



**HAL**  
open science

# Architecture et évolution de trois espèces du genre *Coffea* (groupe *Baracoffea*), illustrant une adaptation remarquable au climat chaud et sec du Nord-Ouest de Madagascar

Rickarlos Bezandry

► **To cite this version:**

Rickarlos Bezandry. Architecture et évolution de trois espèces du genre *Coffea* (groupe *Baracoffea*), illustrant une adaptation remarquable au climat chaud et sec du Nord-Ouest de Madagascar. Sciences de l'environnement. Université de Mahajanga, Madagascar, 2024. Français. NNT : . tel-04617386

**HAL Id: tel-04617386**

**<https://ird.hal.science/tel-04617386v1>**

Submitted on 19 Jun 2024

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

REOBLIKAN'I MADAGASIKARA  
Fitiavana-Tanindrazana-Fandrosoana

-----  
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR  
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
-----



-----  
UNIVERSITÉ DE MAHAJANGA  
-----



-----  
ÉCOLE DOCTORALE ÉCOSYSTÈMES NATURELS  
-----

Équipe d'accueil : Biodiversité, agroécologie, évolution et systématique des Embryophytes

Thèse en vue d'obtention du diplôme de Doctorat en Écosystèmes Naturels

Spécialité : Biologie, Écologie, Architecture Végétale et Évolution

Réf. : 002/2024/DOC/EDEN/UMG

**Architecture et évolution de trois espèces du genre *Coffea*  
(groupe *Baracoffea*), illustrant une adaptation remarquable au climat  
chaud et sec du Nord-Ouest de Madagascar**

Présenté par **Monsieur BEZANDRY Rickarlos**

Contacts : +261326304309 / richarlos@hotmail.fr

Soutenue le 11 Mars 2024 devant le Jury composé de :

- Président** : Monsieur RANDRIANAMBININA Blanchard, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Examineurs** : Madame RASOLOARISOA Vololomboahangy Nomenjanahary Ranaivo, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga  
Madame RAHARIMALALA Nathalie, Docteur, FOFIFA, Antananarivo
- Rapporteur interne** : Monsieur RASOLOHARIJAONA Solofonirina, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Rapporteur externe** : Monsieur RAKOTONASOLO Franck, Docteur, PBZT et KMCC, Antananarivo
- Directeur de thèse** : Madame RANARIJAONA Hery Lisy Tiana, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Co-directeur de thèse** : Monsieur GUYOT Romain, Directeur de Recherches, IRD (UMR DIADE), Montpellier- Montpellier-France
- Co-encadrantes** : Madame VAVITSARA Marie Élodie, Maître de conférence, Université de Mahajanga  
Madame ANEST Artémis, Docteur, CIRAD (UMR AMAP), Montpellier-France



Année universitaire : 2023-2024



REOBLIKAN'I MADAGASIKARA  
Fitiavana-Tanindrazana-Fandrosoana

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR  
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITÉ DE MAHAJANGA

ÉCOLE DOCTORALE ÉCOSYSTÈMES NATURELS



Équipe d'accueil : Biodiversité, agroécologie, évolution et systématique des Embryophytes

Thèse en vue d'obtention du diplôme de Doctorat en Écosystèmes Naturels

Spécialité : Biologie, Écologie, Architecture Végétale et Évolution

Réf. : 002/2024/DOC/EDEN/UMG

**Architecture et évolution de trois espèces du genre *Coffea*  
(groupe *Baracoffea*), illustrant une adaptation remarquable au climat  
chaud et sec du Nord-Ouest de Madagascar**

Présenté par **Monsieur BEZANDRY Rickarlos**

Contacts : +261326304309 / richarlos@hotmail.fr

Soutenue le 11 Mars 2024 devant le Jury composé de :

- Président** : Monsieur RANDRIANAMBININA Blanchard, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Examineurs** : Madame RASOLOARISOA Vololomboahangy Nomenjanahary Ranaivo, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga  
Madame RAHARIMALALA Nathalie, Docteur, FOFIFA, Antananarivo
- Rapporteur interne** : Monsieur RASOLOHARIJAONA Solofonirina, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Rapporteur externe** : Monsieur RAKOTONASOLO Franck, Docteur, PBZT et KMCC, Antananarivo
- Directeur de thèse** : Madame RANARIJAONA Hery Lisy Tiana, Professeur Titulaire, Université de Mahajanga
- Co-directeur de thèse** : Monsieur GUYOT Romain, Directeur de Recherches, IRD (UMR DIADE), Montpellier- Montpellier-France
- Co-encadrantes** : Madame VAVITSARA Marie Élodie, Maître de conférence, Université de Mahajanga  
Madame ANEST Artémis, Docteur, CIRAD (UMR AMAP), Montpellier-France

Année universitaire : 2023-2024





## DÉCLARATION SUR L'HONNEUR

Je, soussigné, **BEZANDRY Rickarlos**, Doctorant inscrit régulièrement au sein de l'École Doctorale des Écosystèmes Naturels (EDEN) de l'Université de Mahajanga, déclare sur l'honneur que dans le corpus de ma thèse de Doctorat, je n'ai pas fait du plagiat.

Fait à Mahajanga, le 11 Mars 2024

**Le Doctorant,**

A handwritten signature in black ink, consisting of stylized initials and a long horizontal stroke extending to the right.

**BEZANDRY Rickarlos**

## DÉDICACE

Je dédie ce travail à toute ma famille et à mes proches,

À ma grand-mère, SOMA Pauline,

À ma mère, TOTOHELY Marie Sylvie,

À ma tante, DIMASY Césarine,

À ma femme, FANOMEZANTSOA Limaria Nadège

À ma petite fille, BEZANDRY Arya Ornélie.

*“If the tree has become beautiful pirogue,  
It’s because it grew on good soil”. (Malagasy proverb)*

*“It’s not that I’m so smart,  
It’s just that I stay with problems longer”. (Albert Einsten)*

*“Give Time, Technic Never Fails”. (Smithing Master Hewg)*

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont rendu la réalisation de ce travail possible.

Mes remerciements vont d'abord à l'endroit de :

- Monsieur RANDRIANAMBININA Blanchard, Professeur Titulaire, Président de l'Université de Mahajanga, qui m'a fait l'honneur de présider cette soutenance de thèse ;
- Madame RASOLOARISOA Vololomboahangy Nomenjanahary Ranaivo, Professeur Titulaire, Responsable du Parcours Zoologie au sein de la Faculté des Sciences, de Technologie et de l'Environnement (FSTE) de l'Université de Mahajanga, qui a consacré son temps à juger le présent travail ;
- Madame RAHARIMALALA Nathalie, Docteure et Chercheure au Centre National de Recherche Appliquée au Développement Rural (CENRADERU) à Antananarivo, qui a également accepté à examiner cette thèse ;
- Monsieur RAKOTONASOLO Franck, Docteur et Chercheur au Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) et au Kew Madagascar Conservation Centre (KMCC), d'avoir voulu sans hésitation de siéger parmi les membres du Jury en tant que Rapporteur Externe ;
- Monsieur RASOLOHARIJAONA Solofonirina, Professeur Titulaire, Directeur de l'École Doctorale des Écosystèmes Naturels (EDEN) et Directeur des Affaires Administratives et Financières (DAAF) de l'Université de Mahajanga, d'être parmi les membres du Jury en tant que Rapporteur Interne ;
- Madame RANARIJAONA Hery Lisy Tiana, Professeur Titulaire, Expert académique du Comité Régional Économique et Scientifique de l'Afrique Australe et de l'Océan Indien, Enseignante-Chercheure de la FSTE et de l'EDEN de l'Université de Mahajanga, qui, malgré ses nombreuses occupations, a bien voulu diriger cette thèse, merci pour le temps consacré ; votre grande disponibilité, vos encouragements et vos conseils m'ont été décisifs dans l'accomplissement de ce présent travail ;
- Monsieur GUYOT Romain, Directeur de Recherche à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD)-Unité Mixte de Recherche (UMR) Diversité Adaptation et Développement des plantes (DIADE) de Montpellier, a bien voulu sans hésitation de Co-diriger cette thèse. Il m'a pris dans ses ailes « papa Romain comme je l'appel », aussi bien sur le plan moral, matériel, équipement et financier. Il m'a initié et m'a partagé sa passion pour la recherche, la génétique et son amour pour les caféiers

durant mes séjours au sein de son laboratoire de recherche à l'IRD de Montpellier. Je voudrais qu'il trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour l'admiration et la confiance qu'il m'a portée, mais aussi pour ses accueils irréprochables, ses aides, sa grande disponibilité et ses encouragements. Merci infiniment « papa Romain », je ne saurais trouver des mots pour qualifier votre aide ;

- Madame VAVITSARA Marie Élodie, Maître de Conférences, Responsable de la Mention de la Sciences de la Vie et de l'Environnement (SVE) au sein de la FSTE, Enseignante-Chercheuse de la FSTE et de l'EDEN de l'Université de Mahajanga, qui a consacré son temps à être mon Co-encadrant. Elle a été mon mentor, la première personne qui m'a sollicité, m'a donné confiance et m'a fait comprendre que j'ai le plein potentiel d'entamer une thèse et débiter une carrière en tant qu'Enseignant-Chercheur au sein de la FSTE de l'Université de Mahajanga. J'en suis là aujourd'hui en partie grâce à elle. Elle m'a transmis sa compétence en architecture végétale et les expériences qu'elle a acquises sur le plan relationnel avec les laboratoires internationaux. Qu'elle trouve ici, ma profonde reconnaissance pour ses sollicitudes ;
- Madame ANEST Artémis, Chercheuse au CIRAD-UMR AMAP, qui a accepté sans délai de me rencontrer, de collaborer, lors de mon deuxième passage à Montpellier, et par la suite d'être mon Co-encadrant. Vous étiez très pédagogue et collaborative, merci pour votre grande disponibilité, pour vos critiques constructives au cours de l'élaboration du présent manuscrit, pour vos conseils et différentes astuces que vous m'avez prodigués ;
- Madame SABATIER Sylvie, Directrice de Recherche au Centre de Coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)-UMR botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations (AMAP) de Montpellier, qui était à l'origine de ce sujet de recherche (Avec Madame HAMON Perla, Directrice de Recherche à l'IRD-URM DIADE) et par la suite a accepté d'être mon Co-encadrant. Merci pour l'accueil à Montpellier durant mes stages, pour les aides et les conseils que vous m'avez prodigués tout au long de la réalisation de ce travail.

J'exprime ma profonde gratitude à :

- Monsieur Le Professeur Titulaire RANDRIANAMBININA Blanchard, Président de l'Université de Mahajanga, d'avoir autorisé à présenter cette thèse au sein de son Institution ;
- Monsieur Le Professeur Titulaire RASOLOHARIJAONA Solofonirina, Directeur de l'École Doctorale Écosystèmes Naturels (EDEN pour avoir validé mon inscription à l'EDEN et d'avoir fourni tous les documents administratifs nécessaire lors de la réalisation du présent travail ;
- Les membres du comité de lecture du présent manuscrit, qui ont consacré leurs temps à évaluer selon la procédure de l'EDEN. Que vous trouvez ici mes chaleureux remerciements pour vos contributions dans l'amélioration sur la forme et sur le fond.

J'adresse également mes remerciements à :

- L'ambassade de France à Madagascar et le Service de Coopération et d'Action Culturelle (SCAC), en la personne de Madame COBACHO Odile (Conseillère adjointe) et son équipe, qui m'a octroyé une bourse de mobilité (BGF) deux fois de suite en 2021 et 2022. Cette bourse m'a permis de continuer mes travaux de recherche au sein des laboratoires spécialisés en architecture et en génétique des caféiers à Montpellier-France ;
- Madame MORINEAU Florence, Déléguée Régionale Occitanie et représentant légal de l'IRD de Montpellier et Monsieur VIGOUROUX Yves, Directeur de l'UMR DIADE de l'IRD, qui ont accepté de m'accueillir au sein de leur laboratoire dans le cadre d'une convention de séjour de recherche ;
- Campus France à Madagascar et en France, l'opérateur exclusif de la bourse BGF, qui m'ont fourni l'ensemble des documents nécessaires à la demande de visa et à mon installation à l'étranger ;
- Monsieur BARHTÉLÉMY Bruno, Gestionnaire administratif Ressource Humaine (RH) de l'UMR DIADE, qui m'a accompagné tout au long des étapes administratives me permettant de séjourner auprès du laboratoire d'accueil.

Je suis vivement reconnaissante envers les personnes et les institutions suivantes :

- Le Ministère de l'Environnement et du Développement Durable (MEDD) ainsi que sa délégation régionale Boeny-Betsiboka Direction Inter-Régionale de l'Environnement et du Développement Durable (DIREDD), d'avoir délivré les autorisations de recherche et l'autorisation d'exportation des échantillons ;
- Madagascar National Parks (MNP), représenté par le Directeur du Parc National d'Ankarafantsika, Monsieur ANDRIAMBOLOLONA Mandimby Heriniaina et, le Chef de

Cantonnement du District de Mahajanga II et le Chef Fokontany à Antsanitia, qui m'ont autorisé à réaliser les travaux de terrain dans les sites ;

- Monsieur BEKARANY Ernest, Directeur de l'Organisation Non Gouvernementale (ONG) Durrell Wildlife Conservation à Ankarafantsika, et ainsi que sa famille, pour l'accueil, l'hébergement et les données climatiques durant les collectes des données sur le terrain à Ankarafantsika ;
- Madame HAMON Perla, ex-Directrice de Recherche à l'IRD, ayant été une personne de référence pour moi avec ses grandes expériences sur le sujet de recherche et plus particulièrement sur les caféiers de Madagascar ;
- Madame Dupeyron Mathilde, Chercheuse de l'IRD et Enseignante à l'Université de Montpellier II, d'avoir été une bonne et première amie et, qui m'a facilité mon installation durant mes séjours et m'a fait découvrir aussi la ville de Montpellier et ses alentours.

Je ne saurais oublier la grande disponibilité, l'encadrement et l'assistance de :

- Monsieur CARAGLIO Yves, Ingénieur et Directeur de Recherche au CIIRAD,
- Monsieur JAEGER Marc, Directeur de Recherche au CIRAD-UMR AMAP ; dans l'analyse, le traitement des données et l'interprétation des résultats sur l'architecture végétale.

Je ne saurais passer sous silence la solidarité de la communauté malgache à Montpellier qui m'a fait ressentir la bonté, la sympathie et le « fihavanana malagasy » et a permis ainsi de rendre encore plus agréable mon séjour. Qu'ils soient assurés de ma profonde reconnaissance.

J'ai une pensée affectueuse et profonde envers ma femme, ma famille, tous mes amis et mes proches pour leurs soutiens, confiances, compréhensions et encouragement inconditionnels. Merci d'avoir supporté mon éloignement et mon peu de disponibilité au cours de ces trois dernières années.

**Si j'ai négligé de citer certaines personnes dans cette liste non exhaustive, ma profonde gratitude leur est acquise.**

# TABLE DES MATIÈRES

DÉCLARATION SUR L'HONNEUR .....	i
DÉDICACE.....	ii
REMERCIEMENTS .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	xii
LISTE DES CARTES.....	xiv
LISTE DES PHOTOS .....	xiv
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES ANNEXES .....	xvi
LISTE DES ABRÉVIATIONS .....	xvii
GLOSSAIRE .....	xix
INTRODUCTION .....	1
<b>Première partie : CONCEPTS ET DEFINITIONS .....</b>	<b>8</b>
I.1. Architecture végétale .....	8
I.1.1. Concept .....	8
I.1.2. Descripteurs morphologiques.....	8
I.1.2.1. Phyllotaxie .....	8
I.1.2.2. Néoformation et préformation des organes .....	10
I.1.2.3. Fonctionnement défini <i>versus</i> indéfini du méristème.....	10
I.1.2.4. Croissance continue <i>versus</i> rythmique .....	11
I.1.2.5. Ramification monopodiale <i>versus</i> sympodiale .....	12
I.1.2.6. Ramification dans l'espace .....	12
I.1.2.7. Symétrie de la ramification.....	13
I.1.2.8. Ramification dans le temps.....	13
I.1.2.9. Ordre de ramification .....	13
I.1.2.10. Direction de croissance.....	15
I.1.2.11. Position de la sexualité .....	16
I.1.3. Concept de modèle architectural.....	17
I.1.4. Concept de catégorie d'axe .....	19
I.1.5. Concept d'unité architecturale.....	19
I.1.6. Concept de réitération.....	21

I.2. Notions sur la taille des génomes.....	22
I.2.1. Définition formelle .....	22
I.2.2. Origine du terme, son évolution et sa variation .....	23
I.2.3. Facteurs de variations de la taille du génome .....	23
I.2.4. Relations entre la taille du génome et l'environnement .....	23
I.3. Séquençage de nouvelle génération (NGS) .....	24
I.4. Phylogénie moléculaire .....	26
I.4.1. Concept .....	26
I.4.2. Méthodes de construction des arbres phylogénétiques.....	27
I.5. Marqueurs moléculaires et diversités génétiques .....	28
<b>Deuxième partie : MATÉRIELS ET MÉTHODES .....</b>	<b>30</b>
II.1. Présentation des sites d'études.....	30
II.1.1 Parc National d'Ankarafantsika (PNA).....	31
II.1.1.1. Climat : pluviométrie et température .....	32
II.1.1.2. Pédologie .....	33
II.1.1.3. Flore et végétation .....	34
II.1.1.4. Cadre humain .....	34
II.1.1.5. Pressions et menaces .....	34
II.1.2. Forêt d'Antsanitia .....	35
II.1.2.1. Climat : pluviométrie et température .....	36
II.1.2.2. Flore et végétation .....	37
II.1.2.3. Pédologie et hydrographie .....	38
II.1.2.4. Cadre humain .....	38
II.1.2.5. Pressions et menaces .....	38
II.2. Matériels .....	38
II.2.1. Matériels biologiques .....	39
II.2.1.1. Systématique du groupe <i>Baracoffea</i> .....	39
II.2.1.2. Choix des espèces .....	41
II.2.1.3. Caractéristiques générales du groupe <i>Baracoffea</i> .....	41
II.2.1.4. Description des espèces étudiées ( <i>sensu</i> Davis et Rakotonasolo, 2008).....	43
II.2.2. Matériels de terrain .....	44
II.2.3. Matériels de laboratoire.....	45
II.3. Méthodes .....	46
II.3.1. Études préliminaires .....	47
II.3.1.1. Analyses documentaires.....	47
II.3.1.2. Prospection préliminaire .....	47



II.3.1.3. Codage des espèces étudiées.....	48
II.3.2. Analyse architecturale.....	49
II.3.2.1. Échantillonnage des arbres .....	49
II.3.2.2. Description des traits architecturaux par l'analyse rétrospective de la croissance.....	52
II.3.3. Mesure des traits quantitatifs .....	53
II.3.3.1. Protocoles de mesures .....	54
II.3.3.2. Détermination du degré d'exposition au soleil des individus étudiés .....	56
II.3.4. Analyses génétiques.....	57
II.3.4.1. Échantillonnage .....	57
II.3.4.2. Protocole de collecte des matériels végétaux .....	57
II.3.4.3. Estimation de la taille des génomes.....	58
II.3.4.4. Extraction de l'ADN.....	59
II.3.4.5. Séquençage de l'ADN extrait.....	59
II.3.5. Traitement et analyses statistiques de données.....	60
II.3.5.1. Données architecturales .....	60
II.3.5.2. Reconstruction du génome chloroplastique .....	61
II.3.5.3. Identification des SNP (Single Nucleotide Polymorphisme) nucléaires .....	61
II.3.5.4. Analyses phylogénétiques .....	61
II.3.5.5. Acquisition, extraction et analyse des données bioclimatiques .....	62
II.3.5.6. Étude inter- et intraspécifique de la variation de la taille du génome en relation avec les variables phénotypiques, les variables géographiques et les facteurs bioclimatiques et environnementaux .....	62
II.3.5.7. Étude de relation entre la phylogénie moléculaire et les variables génomiques, les variables géographiques, les facteurs bioclimatiques et environnementaux.....	64
<b>Troisième partie : RÉSULTATS.....</b>	<b>65</b>
III.1. Distribution des populations inventoriées dans les deux sites d'étude.....	66
III.2. Traits architecturaux des espèces du groupe <i>Baracoffea</i> .....	68
III.2.1. <i>Coffea ambongensis</i> (AMB).....	68
III.2.1.1. Catégories d'axes et unité architecturale .....	68
III.2.1.2. Répétition .....	75
III.2.1.3. Informations complémentaires .....	76
III.2.2. <i>Coffea bissetiae</i> (BIS).....	76
III.2.2.1. Catégories d'axes et unité architecturale .....	76
III.2.2.2. Répétition .....	81

III.2.3. <i>Coffea boinensis</i> (BOI).....	82
III.2.3.1. Catégories d'axes et unité architecturale .....	82
III.2.3.2. Répétition .....	88
III.3. Comparaison de l'architecture des <i>Baracoffea</i> .....	90
III.3.1. Similarités structurales .....	90
III.3.2. Variations structurales et quantitatives intrinsèques et environnementales .....	92
III.3.2.1. Croissance et développement.....	92
III.3.2.2. Différenciation morphologique quantitative .....	95
III.3.2.3. Nombre d'entre nœuds .....	96
III.3.2.4. Hauteur et diamètre basal du tronc.....	99
III.3.2.5. Mesure des entrenœuds et des feuilles .....	100
III.3.2.6. Surface foliaire.....	105
III.3.2.7. Masse sèche (g) et LMA (g/cm <sup>2</sup> ).....	107
III.3.2.8. Masse, longueur et largeur des graines .....	108
III.4. Distribution des populations en fonction des variables étudiés .....	109
III.5. Structure et évolution du génome.....	111
III.5.1 Taille du génome (2C) .....	111
III.5.2 Relation entre la taille des génomes avec les traits foliaires et les facteurs bioclimatiques .....	112
III.5.2.1. <i>Coffea ambongensis</i> .....	113
III.5.2.2. <i>Coffea bissetiae</i> .....	115
III.5.2.3. <i>Coffea boinensis</i> .....	120
III.6. Distribution des populations .....	120
III.7. Évolution moléculaire de <i>Baracoffea</i> .....	122
III.7.1. Phylogénie moléculaire et évolution .....	122
III. 7.1.1. Phylogénie chloroplastique .....	122
III. 7.1.2. Phylogénie nucléaire .....	125
III.7.2. Corrélation entre les variables climatiques, environnementale et taille de génome chez les <i>Coffea</i> de Madagascar .....	127
III.7.2.1. Distribution des <i>Coffea</i> sur un plan factoriel en relation avec les données génomiques, géographiques, bioclimatiques et environnementales à Madagascar .....	127
III.7.2.2. Relation entre l'information phylogénétique et les données géographiques, bioclimatiques et environnementales de Madagascar .....	130

<b>Quatrième partie : DISCUSSION .....</b>	<b>133</b>
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>142</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>145</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>I</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>LXX</b>
<b>RÉSUMÉ .....</b>	<b>LXXI</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Axe feuillé formé par la succession des métamères.....	9
Figure 2 : Différents types d'arrangement de feuilles sur son axe porteur.....	9
Figure 3 : Type de pousses en fonction de la nature du bourgeon au moment de son allongement.....	10
Figure 4 : Représentation schématique de la croissance définie et indéfinie.....	11
Figure 5 : Caractérisation schématique spatio-temporelle du processus de ramification.....	14
Figure 6 : Orientation des axes.....	16
Figure 7 : Représentation schématique de la présence ou non de la floraison sur une tige (avec leurs positions respectives).....	17
Figure 8 : Vingt-trois modèles architecturaux.....	18
Figure 9 : Représentation schématique de l'unité architecturale de <i>Cedrus atlantica</i> (Pinaceae).....	20
Figure 10 : Répétition.....	22
Figure 11 : Principe de la technologie Illumina.....	26
Figure 12 : Diagramme ombro-thermique de Gaussen d'Ankarafantsika (1981-2021).....	33
Figure 13 : Diagramme ombro-thermique de Gaussen d'Antsanitia (1981-2021).....	37
Figure 14 : Classification hiérarchique du genre <i>Coffea</i> .....	40
Figure 15 : Inflorescence terminale des <i>Baracoffea</i> .....	42
Figure 16 : Approches méthodologiques de l'étude.....	46
Figure 17 : Représentation schématique du stade de développement.....	49
Figure 18 : Protocole et paramètres mesurés.....	55
Figure 19 : Classification de l'ouverture de la couronne par l'Indice de Dawkins.....	56
Figure 20 : Hauteur des espèces étudiées selon les stades de développement.....	93
Figure 21 : Évolution de la hauteur et du diamètre depuis la plantule au stade adulte.....	94
Figure 22 : Distribution des catégories d'axes formant l'unité architecturale en fonction des variables quantitative, longueur et diamètre des entre-nœuds.....	95
Figure 23 : Comparaison statistique (post-hoc) du nombre d'entrenœuds par unité de croissance selon les espèces.....	98
Figure 24 : Comparaison statistique (post-hoc) du nombre d'entrenœuds par unité de croissance selon les types d'axes.....	98
Figure 25 : Longueur moyenne des entrenœuds au stade de développement 4.....	101
Figure 26 : Longueur moyenne des feuilles au stade 4 de développement.....	101
Figure 27 : Longueur moyenne des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe.....	103

Figure 28 : Diamètre moyen des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe .....	103
Figure 29 : Nombre moyen des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe .....	104
Figure 30 : Longueurs moyennes des feuilles en fonction du stade de développement et du type d'axe .....	104
Figure 31 : Largeurs moyennes des feuilles en fonction du stade de développement et du type d'axe .....	105
Figure 32 : Surface moyenne des feuilles par catégorie d'axe .....	106
Figure 33 : Masse et LMA moyens des traits foliaires par espèce.....	107
Figure 34 : Valeur moyenne des traits mesurés au niveau du graine .....	108
Figure 35 : Répartition des espèces sur le plan factoriel en fonction de sept variables (Individus au Stade 4).....	110
Figure 36 : Relations significatives du contenu en ADN avec les variables considérées ( <i>C. ambongensis</i> ) .....	114
Figure 37 : Relations significatives du contenu en ADN avec les variables considérées ( <i>C. bissetiae</i> ) .....	119
Figure 38 : Carte thermique (heat map) de la relation du contenu en ADN avec les variables considérées ( <i>C. boinensis</i> ) .....	120
Figure 39 : Regroupement des populations étudiées en fonction de 11 variables .....	122
Figure 40 : Arbre phylogénétique construit en maximum de vraisemblance à partir de 58 génomes chloroplastiques du genre <i>Coffea</i> .....	124
Figure 41 : Arbre phylogénétique nucléaire construit en maximum de vraisemblance à partir de 28800 SNPs .....	126
Figure 42 : Analyse en composante principale avec 7 variables quantitatives (climat, géographie et génomique), séries botaniques (y compris le groupe <i>Baracoffea</i> ) et espèces malgaches .....	129
Figure 43 : Phylogénie nucléaire, distribution géographique, taille du génome et données bioclimatiques pour les espèces de <i>Coffea</i> de Madagascar.....	131

## LISTE DES CARTES

Carte 1 : Localisation des deux principaux sites d'études .....	30
Carte 2 : Localisation et subdivision des zones d'études au sein du PNA .....	32
Carte 3 : Localisation et subdivision des zones d'études à Antsanitia .....	36
Carte 4 : Carte de distribution de 3 espèces de <i>Baracoffea</i> dans la Région Boeny .....	67

## LISTE DES PHOTOS

Photo 1 : Étiquetage des individus étudiés.....	48
Photo 2 : Observation des traits dans les sites d'études .....	53
Photo 3 : Collecte des feuilles sur le terrain .....	58
Photo 4 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> .....	69
Photo 5 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> ....	70
Photo 6 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> .....	71
Photo 7 : Ramification immédiate et retardée chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> .....	72
Photo 8 : Sexualité terminale sur les rameaux courts chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> .....	74
Photo 9 : Réitération chez l'espèce <i>C. ambongensis</i> .....	75
Photo 10 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	77
Photo 11 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	78
Photo 12 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	78
Photo 13 : Ramification immédiate chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	79
Photo 14 : Sexualité terminale sur les rameaux courts chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	81
Photo 15 : Réitération chez l'espèce <i>C. bissetiae</i> .....	82
Photo 16 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	84
Photo 17 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	85
Photo 18 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	85
Photo 19 : Ramification immédiate chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	86
Photo 20 : Sexualité terminale chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	88
Photo 21 : Réitération chez l'espèce <i>C. boinensis</i> .....	89

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Récapitulatif des traits architecturaux de l'unité architecturale.....	20
Tableau 2 : Formations pédologiques du PNA.....	33
Tableau 3 : Matériels utilisés sur terrain.....	44
Tableau 4 : Matériels utilisés dans le laboratoire.....	45
Tableau 5 : Codes des espèces et accessions étudiées .....	48
Tableau 6 : Tableau récapitulatif des accessions des <i>Baracoffea</i> étudiées.....	51
Tableau 7 : Récapitulatif de l'unité architecturale de <i>Coffea ambongensis</i> (AMB).....	68
Tableau 8 : Récapitulatif de l'unité architecturale de <i>Coffea bissetiae</i> (BIS).....	76
Tableau 9 : Récapitulatif de l'unité architecturale de <i>Coffea boinensis</i> (BOI) .....	83
Tableau 10 : Similarité architecturale des <i>Baracoffea</i> .....	90
Tableau 11 : Nombre d'entrenœuds moyen par unité de croissance et par espèce .....	97
Tableau 12 : Nombre d'entrenœuds moyen par unité de croissance et par type d'axe d'une même espèce .....	97
Tableau 13 : Description et comparaison des espèces en fonction des variables Htot et Dbasal .....	100
Tableau 14 : Description et comparaison des espèces au stade 4 en fonction d'entrenœuds et feuilles .....	102
Tableau 15 : Comparaison de la taille des génomes des populations de trois espèces de <i>Baracoffea</i> .....	111
Tableau 16 : Comparaison intraspécifique de la taille du génome.....	112

## LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Généralités sur les Caféiers .....	I
Annexe 2 : fiches de collectes des données sur le terrain .....	XXVII
Annexe 3 : Protocole expérimental du Kit Qiagen d'extraction « Dneasy Olant Mini Kit »	XXXI
Annexe 4 : Préparation, extraction et quantification d'ADN .....	XXXIII
Annexe 5 : Annotation des espèces dans l'analyse phylogénétique.....	XXXIV
Annexe 6 : Matrice des corrélations des variables bioclimatiques et taille de génome ...	XXXVI
Annexe 7 : Modèles linéaires généralisés (GLM) des traits quantitatifs en fonction des facteurs environnementaux.....	XXXVII
Annexe 8 : Articles et communications scientifiques effectués .....	LVI
Annexe 9 : Expérience d'enseignement.....	LXIX



## LISTE DES ABRÉVIATIONS

**A<sub>n</sub>** : Ordre de ramification

**AKF** : Ankarafantsika

**AMAP** : botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

**AMB** : *Coffea ambongensis*

**AP** : Aire protégée

**ARN** : Acide Ribo Nucléique

**BGF** : Bourse du Gouvernement Français

**BIO** : Variables bioclimatiques

**BIS** : *Coffea bissetiae*

**BOI** : *Coffea boinensis*

**C<sub>n</sub>** : Catégorie d'axe

**CENRADERU** : Centre National de Recherche Appliquée au Développement Rural

**CIRAD** : Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement

**Daw** : Indice de Dawkins

**DHP** : Diamètre à Hauteur de Poitrine

**DIADE** : Diversité, Adaptation et Développement des plantes

**EDEN** : École Doctorale Écosystèmes Naturels

**EN** : Entrecœud

**ET** : Éléments Transposables

**F** : Milieu fermé

**FSTE** : Faculté des Sciences, de Technologies et de l'Environnement

**FTM** : Foibe Tao-saritanin'i Madagasikara

**GBIF** : Global Biodiversity Information Facility

**GS** : Genome Size ou "Taille du génome"

**HSD** : Différence Significative Honnête

**ICO** : International Coffee Organization

**IPCC** : Intergovernmental Panel on Climate Change

**IRD** : Institut de Recherche pour le Développement

**JBA** : Jardin Botanique "A" à Ankarafantsika  
**JBB** : Jardin Botanique "B" à Ankafarantsika  
**KMCC** : Kew Madagascar Conservation Centre  
**LMA** : Leaf Mass Area ou "Masse surfacique foliaire »  
**Mb** : Mégabase  
**MNP** : Madagascar National Parks  
**NCBI** : National center for Biotechnology Information  
**NGS** : Next Generation Sequencing ou "Séquençage de Nouvelle Génération"  
**O** : Milieu ouvert  
**Pb** : Paires de base  
**PBZT** : Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza  
**PCR** : Polymerase Chain Reaction ou "Réaction en Chaîne par Polymérase"  
**Pg** : Picogramme  
**PN** : Parc National  
**PNA** : Parc National Ankarafantsika  
**SCAC** : Service de Coopération et d'Action Culturelle  
**SLA** : Specific Leaf Area ou "Surface foliaire spécifique"  
**SNP** : Single Nucleotide Polymorphisme  
**SO** : Milieu semi-ouvert  
**SVE** : Science de la Vie et de l'Environnement  
**UC** : Unité de Croissance  
**UICN** : Union Internationale pour la Conservation de la Nature  
**UMR** : Unité Mixte de Recherche  
**VOI** : Vondron'Olona Ifotony  
**WCSDb** : Wild Coffe Species DataBase

## GLOSSAIRE

**Adaxiale** : orienté vers l'axe de la tige, ou indique une face ventrale ou une face supérieure photosynthétique d'une feuille (ou d'une nervure) tournée vers l'axe et/ou la tige.

**Baracoffea** : regroupement de 11 espèces de caféiers à feuilles caduques et inflorescences terminales, qui sont endémiques et exclusivement présentes de la côte Ouest de Madagascar (ex-sous-genre).

**Cataphylles** : cicatrice d'ébauche foliaire qui protégeait le bourgeon avant le débourrement.

**Deltoïde** : prend la forme d'un delta.

**Domatie** : structure spécialement adaptée (tiges enflées, stipules, pseudobulbes, poches foliaires, tubercules, etc.) qui se développe sur un organe végétal et qui, le plus souvent en échange de bénéfices réciproques (phénomène de symbiose)

**Éléments transposables** : séquence d'ADN capable de se déplacer de manière autonome dans un génome, par un mécanisme appelé transposition et sous l'effet d'une enzyme, la transposase.

**Ellipse** : feuilles en forme de cercle aplati.

**Entre-nœud** : espace compris entre deux nœuds ou deux articulations d'une tige.

**Feuille caduque** : pour qualifier les feuilles destinées à se détacher de son axe porteur en saison défavorable.

**Individu** : correspond aux pieds d'arbre ou accessions appartenant à une espèce donnée.

**LMA** : masse surfacique foliaire représentant la masse de matière sèche par unité de surface foliaire.

**Mascarocoffea** : caféiers des îles de l'océan indien à feuille persistante, majoritairement présent dans la côte Est à Madagascar (ex-section).

**Méristème** : zone de division cellulaire, à l'origine d'organes et/ou de tissus végétaux.

**Obovale** : feuilles qui ont une forme ovale renversé, dont la partie supérieure est plus large que la partie inférieure.

**Phylogénie** : science qui établit des liens de parentés entre des organismes (race, tribu, espèce), aboutissant à l'établissement d'un arbre phylogénétique.

**Phylogénie chloroplastique** : établissement d'un arbre phylogénétique basé strictement sur l'hérédité maternelle (via l'ADN du chloroplaste).

**Phylogénie nucléaire** : établissement d'un arbre phylogénétique basé sur l'hérédité paternelle et maternelle (via l'ADN nucléaire).

**Points chauds de la biodiversité** : région qui doit abriter au moins 1.500 espèces de plantes vasculaires endémiques et avoir perdu au moins 70 % de sa végétation primaire.

**Pool génétique** : ensemble des gènes, ou information génétique, possédés en commun par les membres d'une population d'organismes sexuellement compatibles.

**Post-Hoc** : test statistique effectué à la suite d'une analyse de variance qui exclut l'hypothèse nulle d'absence de différence entre les groupes permettant d'identifier les groupes qui diffèrent.

**Séquençage** : consiste à déterminer l'ordre d'enchaînement des nucléotides pour un fragment d'ADN donné.

**SLA** : rapport de la surface foliaire et au masse sèche de la feuille, qui traduit l'épaisseur des feuilles et a une signification physiologique particulière.

# **INTRODUCTION**

## Introduction

Madagascar est l'un des 35 points-chauds de la biodiversité (Fritz-Vietta *et al.*, 2011 ; Mittermeier *et al.*, 2004, 2011), abritant plus de 5% des espèces végétales sur la Terre. L'île a cependant perdu plus de 70% de ses habitats naturels depuis l'arrivée humaine (Myers *et al.*, 2000). Son isolement géographique suivant sa séparation du continent africain il y a 160 à 180 millions d'années, la variété des climats qui s'y trouve et son relief (Battistini, 1996), ont conduit à l'émergence d'une biodiversité végétale unique, caractérisée par un taux d'endémisme très élevé (Battistini, 1996). Madagascar compte environ 14 000 espèces de plantes vasculaires (angiospermes, gymnospermes, et fougères) avec 11 399 espèces indigènes, et dont 9 294 (soit 82%) sont endémiques (Goodman *et al.*, 2018). Parmi les clades les plus représentés, Madagascar abrite un grand nombre d'espèce appartenant à la famille des Rubiaceae. Cette famille regroupe 291 genre (Kew, 2017) dont 95 sont représentés à Madagascar avec 93,8% d'espèces endémiques (Rakotonasolo et Davis, 2001). L'un de ces genre, *Coffea* L., y est particulièrement représenté ; la Grande Île enregistre le plus grand nombre de caféiers sauvages au monde (Davis et Rakotonasolo, 2021).

Le genre *Coffea* L. regroupe toutes les espèces des caféiers, cultivées ou spontanées, (Davis *et al.*, 2006). Il rassemble actuellement 130 espèces identifiées (Davis et Rakotonasolo, 2021), et est naturellement réparti dans l'Afrique intertropicale, aux Îles de l'Océan Indien occidental, en Inde, en Asie et jusqu'en Australie (Davis, 2011 ; Davis *et al.*, 2006, 2010, 2011, 2019 ; Davis et Rakotonasolo, 2008). Madagascar abrite actuellement 65 espèces parmi les 130 espèces décrites (Davis et Rakotonasolo, 2021). Ces espèces occupent une grande diversité de niches écologiques associée à une grande diversité phénotypique (Rimlinger *et al.*, 2020). Sur la base des caractéristiques foliaires, Davis et Rakotonasolo (2008) ont regroupé les caféiers en deux groupes : le groupe d'espèce à feuille persistante (regroupant la majorité des espèces du genre *Coffea*, soit 91,54 %) et le groupe d'espèces à feuille caduque (groupe des *Baracoffea*). Les espèces du groupe *Baracoffea* sont probablement les moins étudiées du genre (Guyot *et al.*, 2020), bien qu'il puisse avoir un fort intérêt agronomique (Bezandry *et al.*, 2024).

À l'échelle mondiale, l'importance économique du café est capitale (ICO, 2019). C'est l'une des boissons les plus consommées au monde et probablement la culture la plus développée dans les régions tropicales (Club Demeter, 2022). En outre, le café est essentiellement produit au Brésil, Vietnam, Colombie, Éthiopie et au Mexique, puis exporté vers l'Europe et l'Amérique du Nord, qui sont les grands principaux pays consommateurs du café (Club Demeter, 2022). Le café représente donc un produit d'exportation très important sur le marché international, générant plus de 200 milliards de dollars par année (ICO, 2019 ;

Samper *et al.*, 2017). Mais il est principalement cultivé par des millions de petits agriculteurs des pays à faible et moyen revenu, qui dépendent de cette économie (ICO, 2021).

Le café est principalement produit par la culture de deux espèces, à savoir : *C. arabica* (Arabica) et *C. canephora* (Robusta), et toutes les deux représentent 99% de la production mondiale. L'espèce *C. arabica* est originaire des hauts plateaux d'Éthiopie. C'est une espèce pérenne allo-tétraploïde issue d'une hybridation spontanée entre deux espèces de caféiers diploïdes apparentées : *C. canephora* et *C. eugenioides* (Lashermes *et al.*, 1999). Les deux variétés de *C. arabica* les plus connues sont : *typica* et *bourbon*, qui ont donné par la suite de nombreuses souches et cultivars comme les *caterra* du Brésil et Colombie, *mundo novo* du Brésil, *tico* d'Amérique centrale, *san ramon* et *blue mountain* etc. L'espèce *C. canephora*, est une espèce diploïde originaire d'Afrique occidentale et centrale, dont les variétés les plus connues sont : *conilon*, *nganda* et *robusta* (Bertrand *et al.*, 2012; Clifford & Willson, 1985; Wrigley, 1988; Yu *et al.*, 2011 ; [www.ico.org/fr/botanical\\_f.asp](http://www.ico.org/fr/botanical_f.asp)). La culture de ces deux espèces, *C. arabica* et *C. canephora*, est fortement influencée par les paramètres climatiques tels que la température, les précipitations, l'exposition au soleil et l'ombrage (International Coffee Organization, <https://www.ico.org>). La culture de *C. arabica* exige des températures optimales nocturnes et diurnes ayant respectivement 15 °C et 24 °C, et des précipitations optimales moyennes annuelles qui varient entre 1500 et 2000mm. *C. canephora* est plus exigeant, et la plage de température optimale pour sa culture se situe entre 22 et 26°C avec des précipitations moyennes annuelles qui varient entre 2000 et 3000mm (<https://www.ico.org>). Ces caractéristiques climatiques correspondent à celle des climats pantropicaux.

A long et à moyen terme, le changement climatique pourrait impacter négativement les différentes régions du monde propice à la caféiculture d'aujourd'hui (ICO, 2021). De nombreuses études s'accordent qu'une fluctuation de température (vraisemblablement une hausse), accompagnée d'une réduction des précipitations, menacent d'impacter drastiquement la qualité et le rendement de la production du café à l'échelle mondiale, et ce additionné à un risque plus élevé de développement de maladies et de dommages par les bio-agresseurs (Baker et Hagggar, 2007 ; Epse Otchoumou *et al.*, 2012 ; Gokavi et Kishor, 2020 ; Lemma et Megersa, 2021). Les études actuelles indiquent une hausse de température à prévoir de +1,5° à +4,4°C, d'ici 2100 (IPCC, 2022). Dans ce contexte, les aires de production et la superficie mondiale propice à la culture du café seront modifiées et diminueront considérablement au cours des prochaines années (Bunn *et al.*, 2015 ; Davis *et al.*, 2012 ; Gay *et al.*, 2006 ; Lemma et Megersa, 2021), affectant aussi fortement le rendement et la qualité de la production du café (Baker et Hagggar, 2007 ; Epse Otchoumou *et al.*, 2012 ; Gokavi et Kishor, 2020). Pour cette raison, comprendre les stratégies d'adaptation des espèces de caféiers aux variations climatiques est devenu un enjeu mondial et qui avait fait l'objet d'un

nombre considérable d'études ces dernières années. Les études évoquent comme solutions à court terme l'amélioration des systèmes de culture comme l'agroforesterie, la sélection d'arbres d'ombrage, la gestion des ravageurs et maladies, le greffage, la sélection, et l'hybridation interspécifique (Campuzano-Duque et Blair, 2022 ; Cheserek et Gichimu, 2012 ; De Aquino *et al.*, 2022 ; De Sousa *et al.*, 2022 ; Duangsodsri, 2020 ; Jawo *et al.*, 2022 ; Melke et Fetene, 2014 ; Vestalys, 2018 ; Wagner *et al.*, 2021 ; Zaro *et al.*, 2022).

A long terme, l'accent est mis sur l'intérêt grandissant des espèces sauvages qui sont naturellement plus tolérantes aux contraintes climatiques et plus résistantes aux maladies (Armarego-Marriott, 2021; Cheserek et Gichimu, 2012; Davis *et al.*, 2021; Satori *et al.*, 2022; <https://cafeinmaculada.com/> ; <https://swissca.ch/>). C'est dans ce contexte que nous sommes intéressés au groupe *Baracoffea* qui a été initialement classé comme le sous-genre *Baracoffea* (Leroy, 1961a et 1961b), comprend actuellement neuf (09) espèces endémiques (*C. namorokensis* A.P.Davis & Rakotonas, *C. humbertii* J.-F.Leroy, *C. decaryana* J.-F.Leroy, *C. grevei* Drake ex A.Chev, *C. ambongensis* J.-F.Leroy ex A.P.Chev, *C. bissetiae* A.P.Davis & Rakotonas, *C. boinensis* J.-F.Leroy ex A.P.Chev. , *C. labatii* A.P.Davis & Rakotonas., *C. pterocarpa* A.P.Davis & Rakotonas) poussant dans les forêts sèches de la côte Ouest de Madagascar (Davis et Rakotonasolo, 2008). Contrairement aux autres espèces du genre *Coffea*, les *Baracoffea* sont des espèces buissonnantes et caduques avec une inflorescence terminale généralement uniflore et un développement sympodial (Leroy, 1996). Ces caractéristiques morphologiques différentes des autres *Coffea* (Andrianasolo, 2012 ; Davis et Rakotonasolo, 2008 ; Okoma, 2019) et leurs adaptations aux climats chauds et secs en font d'eux un bon modèle pour comprendre les mécanismes évolutifs de l'adaptation des caféiers aux contraintes climatiques extrêmes.

Cependant, l'état de conservation des espèces de caféiers spontanés est actuellement inquiétant, en particulier pour les *Baracoffea*. Ormsby et Kaplin (2005) a estimé que la forêt malgache a perdu de 50 à 80% de sa couverture initiale depuis l'installation des populations humaines il y a 1500 à 2000 ans. De plus, la forêt sèche occidentale de Madagascar, où sont distribués les *Baracoffea*, est l'un des biomes les plus menacés au monde, possédant moins de 3% de sa couverture originale estimée (Pons *et al.*, 2003 ; Pons et Wendenburg, 2005). Les patch de forêt restants continuent d'être affectés par des pratiques agricoles traditionnelles (le Tavy), par le pâturage et surtout par les feux (Aymoz *et al.*, 2013). En conséquence, plus de 62% des espèces de *Coffea* (81/130), sont classées dans la liste rouge de l'UICN dont : 17 espèces (13%) sont « en danger critique d'extinction (CR) », 41 espèces (32%) « en danger (EN) » et 23 espèces (18%) « vulnérables (VU)» (Davis *et al.*, 2019 ; Davis et Rakotonasolo, 2021). Pour les neuf espèces et deux sous-espèces du groupe *Baracoffea* (Davis et Rakotonasolo, 2008), deux espèces (18%) sont classées comme vulnérable (VU ; *C. bissetiae* et *C. labatii*), quatre (36%) comme en danger (EN ; *C. namorokensis*, *C. ambongensis*, *C.*



*boinensis* et *C. pterocarpa*) et une (9%) comme en danger critique d'extinction (CR ; *C. decaryana*) ; (Nic Lughadha *et al.*, 2019; <https://www.iucnredlist.org>). Aucune espèce de *Baracoffea* n'est actuellement conservée dans une quelconque collection *ex-situ* dans le monde.

Outre la révision taxonomique relativement récente de « l'alliance *Baracoffea* » de Davis et Rakotonasolo (2008), les *Baracoffea* sont peu étudiées que ce soit en botanique ou en génétique. Ces études ont mis l'accent sur les différentes clés d'identification et les descriptions botaniques de ces espèces (cartes de distribution, des statuts de conservations et quelques états phénologiques). Du point de vue génomique, le groupe *Baracoffea* n'a reçu que peu d'attention et rares sont les analyses moléculaires ayant été réalisées sur ces espèces (principalement dû à leur absence dans les collections vivantes), à l'exception de deux analyses phylogénétiques de Hamon *et al.* (2017) et Maurin *et al.* (2007). Ainsi, malgré l'intérêt scientifique que présente le groupe *Baracoffea* par ses capacités de se développer dans un environnement aride, et plus spécifiquement dans le contexte du réchauffement climatique actuel, ces espèces sont peu étudiées. Plus particulièrement, les caractéristiques ayant contribué leur adaptation à un climat extrême n'ont jamais été étudiées.

De ces différentes raisons nous ont incitées à mener la présente étude afin de cerner et de répondre aux différentes questions de recherche relative à l'évolution et l'adaptation des *Baracoffea* à la sécheresse. Dans cette optique, nous avons considéré deux approches : l'approche architecturale d'une part et phylogénomique d'autre part.

L'approche architecturale (*sensu* Barthélémy et Caraglio, 2007) définit la nature et l'agencement de chacune des parties de la plante les unes par rapport aux autres. L'architecture d'une plante est ainsi définie comme, à tout moment, l'expression d'un équilibre entre des processus de croissance endogènes et des contraintes exogènes exercées par l'environnement (Barthélémy et Caraglio, 2007). L'utilisation de cette approche nous permettra ici de comprendre et de décrire le mode de développement et la stratégie de croissance des *Baracoffea* dans leur environnement par une analyse rétrospective via des marqueurs morphologiques. Les descripteurs architecturaux permettent la caractérisation de traits stables à l'échelle de l'espèce, et donc potentiellement détenteur d'une valeur adaptative dans le milieu où les espèces se développent (Anest *et al.*, 2023). L'analyse architecturale détient de nombreuses clés pour comprendre la performance écologique des espèces, par leur capacité d'acquérir des ressources et de surmonter les perturbations (Anest *et al.*, 2021). La même autrice a montré que des traits architecturaux sont fortement associés avec les signaux phylogénétiques d'une part, et des facteurs climatiques d'autre part, et suggère que les principaux moteurs de l'évolution des caractéristiques architecturales sont les facteurs

climatiques. Ce cas d'étude dans le genre *Euphorbia* suggère une forte influence du gel et de la compétition pour la lumière sur la sélection des traits architecturaux. Coudert *et al.* (2017) ont mis en évidence la nature du changement de développement apical au développement latéral des organes reproducteurs sous l'influence de multiples pressions sélectives induisant la diversification des formes ramifiées chez les Mousses. Sous un autre angle, différents auteurs ont utilisé l'analyse architecturale comme outils de description et d'amélioration de la performance agronomique, dont notamment les travaux de Vavitsara (2014) sur *Acmella oleracea* ou « Felimafana », et ceux d'Okoma (2019) concernant la production de biomasse chez six espèces de caféiers africains. Cette approche a également servi comme outil appliqué pour la préservation des ressources génétiques, avec un cas d'étude chez les *Mascarocoffea* (Andrianasolo, 2012).

L'approche phylogénomique analyse l'information des génomes séquencés dans le noyau et dans le chloroplaste en vue d'établir les relations de parenté entre les espèces, et donc d'inférer les mécanismes d'évolution moléculaire. Elle permet aussi de connaître potentiellement l'ensemble des gènes et des séquences répétées de chaque organisme et de mettre en perspective l'évolution des organismes, l'acquisition de nouvelle fonction et la variation de la quantité d'ADN nucléaire (ou taille du génome) avec les variables environnementales.

La « taille du génome » représente également une information importante en biologie évolutive (Kang *et al.*, 2014). Elle est estimée par la teneur en ADN nucléaire haploïde notée valeur C. Cette valeur varie de 0,0648 pg (*Genlisea margaretae*) à 152,23 pg (*Paris japonica*) (soit 2400 fois) chez les Angiosperme (Bazin *et al.*, 2000 ; Pellicer *et al.*, 2010). La prolifération des éléments transposables considérée comme le processus le plus probable contribuant à l'augmentation de la taille du génome (Bennetzen *et al.*, 2005 ; Ma *et al.*, 2004 ; Morgan, 2001 ; Wendel *et al.*, 2002). On considère que les variations de la quantité d'ADN nucléaire via l'amplification des séquences répétées seraient une conséquence évolutive de l'adaptation des organismes. Ainsi, chez les palmiers, l'analyse de 141 espèces a montré que la variation de la taille des génomes est contrainte par l'aridité de l'environnement (Schley *et al.*, 2022).

En utilisant l'approche phylogénomique, les travaux de Hamon *et al.* (2017) ont reconstruit l'évolution de la caféine chez les *Coffea* par l'approche phylogénétique nucléaire. Il ressort de cette étude qu'une teneur en caféine élevée et constante n'est trouvée que chez les espèces dans des zones équatoriales et très humides de l'Afrique de l'Ouest et du centre, qui peut être interprété comme une réponse adaptative à des niveaux élevés de prédation par les insectes. La majorité des espèces de Madagascar ne produisent généralement de caféine à l'exception d'une production modérée pour deux espèces (*C. lancifolia* et *C. kianjavatensis* ; Rakotomalala *et al.*, 1992) qui ont divergé récemment entre 2 et 4 Ma. Par la suite, une espèce

de *Coffea* apparentée aux caféiers de Madagascar a été étudiée pour l'absence naturelle de caféine dans ses graines. Il s'agit du génome de *C. humblotiana*, originaire des Comores (Raharimalala *et al.*, 2021b). Cette étude a révélé une grande conservation du génome de *C. humblotiana* par rapport à celui de Robusta (Denoëud *et al.*, 2014), malgré une divergence estimée il y a 11 millions d'années.

La mise en commun des données génomiques, permettant à la fois d'évaluer la taille du génome et les relations de parenté entre les espèces, avec les traits structuraux stables, obtenus au travers des descriptions architecturales, rend possible la reconstruction de l'histoire évolutive des clades, permettant ainsi de comprendre les facteurs à l'origine de leur évolution tant moléculaire que morphologique.

Compte tenu de la grande diversité des espèces de *Coffea* à Madagascar (65 espèces), de leurs distributions géographiques sur l'ensemble du territoire Malgache et leurs adaptations à des conditions environnementales contrastées, il est possible que des traits tant morphologiques que génomiques aient rendus possible la colonisation de ces milieux. Cette thèse a ainsi pour objectif de répondre à la question suivante : **les *Baracoffea* ont-ils développé une nouvelle stratégie de croissance au cours de leur évolution leur permettant de se développer dans le climat chaud et aride de l'Ouest de Madagascar ?**

Pour répondre à cette question, nous avons dans un premier temps cherché :

- (i) L'architecture du groupe *Baracoffea* est-elle différente à celle des autres espèces de caféiers de Madagascar « les Mascarocoffea » et de celle des autres espèces de caféiers au sein du genre *Coffea* ?
- (ii) Quelles sont les relations entre les *Baracoffea* avec les Mascarocoffea d'une part et d'autre part au sein du genre *Coffea* ?
- (iii) Quelle sont les relations entre les facteurs environnementaux et la taille des génomes ? Cette taille varie-t-elle selon un gradient de distribution géographique tel que suggéré par Razafinarivo *et al.* (2012) ?

Pour aborder ces questions, les hypothèses suivantes sont avancées :

- (i) L'architecture des *Baracoffea* contraste avec celle des Mascarocoffea par des différences dans leur stratégie de croissance et de développement.
- (iii) Les espèces de *Baracoffea* partagent une histoire évolutive commune, différente de celle des caféiers de Madagascar, et reflétant un lien entre les architectures et le climat pour les espèces de caféiers de Madagascar
- (ii) L'adaptation du groupe *Baracoffea* au climat sec a un impact sur la diversité génétique.

Pour vérifier ces hypothèses, la présente étude porte les objectifs suivants :

- (i) Décrire les traits architecturaux du groupe des *Baracoffea* qui constitueront également la première description des différents traits morphologiques réalisée sur ce groupe, et identifier les différences avec les traits des *Mascarocoffea*
- (ii) Estimer le contenu en ADN nucléaire des *Baracoffea*, dans le but d'acquérir pour la première fois des données permettant de mieux comprendre l'évolution du génome et sa relation avec l'environnement.
- (iii) Réaliser une phylogénie des *Baracoffea* pour définir les liens de parentés au sein des espèces du groupe et dans le genre *Coffea*, et établir le lien avec la morphologie des espèces et les facteurs bioclimatiques, environnementaux et géographiques au cours de leur histoire évolutive.

Pour réaliser ces objectifs, cette étude implique trois espèces du groupe *Baracoffea* : *C. ambongensis* (AMB), *C. bissetiae* (BIS) et *C. boinensis* (BOI). Ces espèces sont présentes dans deux sites : le parc national d'Ankarafantsika, situé au Sud et à 115 km de la ville urbaine de Mahajanga (entre le district de Marovoay et d'Ambato-Boeny), et le village d'Antsanitia, localisé à 16 km au Nord-Ouest de la ville de Mahajanga (district de Mahajanga II). Le type d'habitat comprend (1) une formation des forêts primaires caducifoliées typique de l'écorégion Ouest de Madagascar, à Ankarafantsika, et (2) un type savane arbustive dégradée en zone côtière à Antsanitia. Ces deux sites sont localisés dans la Région de Boeny (province de Mahajanga) situé géographiquement au Nord-Ouest de Madagascar. Ces espèces sont étudiées sous deux principales approches : l'approche architecturale (*sensu* Barthélémy et Caraglio, 2007) et l'approche phylogénomique (*sensu* Charr *et al.*, 2020 ; Hamon *et al.*, 2017 ; Razafinarivo *et al.*, 2012).

Outre la conclusion, les perspectives et les recommandations, ce manuscrit s'articule autour de quatre grandes parties : (I) la présente introduction constitue la première partie avec les concepts et définitions, et les généralités sur les caféiers (Annexe 1) ; la deuxième, la troisième et la quatrième partie se focaliseront respectivement sur (II) les matériels et méthodes utilisés, (III) les résultats obtenus et enfin (IV) sur la discussion.

**Première partie :**  
**CONCEPTS ET DEFINITIONS**

Les concepts théoriques de base en architecture végétale et en phylogénie moléculaire seront abordés ici.

## **I.1. Architecture végétale**

### **I.1.1. Concept**

L'approche architecturale a émergé il y a environ 50 ans, basée sur l'observation de la structure et le dynamique de développement des arbres tropicaux par Hallé et Oldeman (1970) et Hallé *et al.* (1978), et raffinée par Edelin (1990).

Le but de l'analyse architecturale est d'identifier et de comprendre les processus endogènes qui détermine la structure de la plante entière, dans l'espace et dans le temps. Cette approche se base sur quatre concepts : (1) Les catégories d'axes, suggérant que les axes d'une plante présente des différences morphologiques et fonctionnelles, et identifiables par des descripteurs ; (2) l'unité architecturale, définissant la hiérarchisation des catégories d'axes les unes par rapport aux autres ; (3) la réitération, définissant la capacité d'une plante à répéter une partie ou la totalité de son unité architecturale ; (4) l'ontogenèse, décrivant une suite d'événement morphologique caractérisant les étapes dans le développement et la vie de la plante.

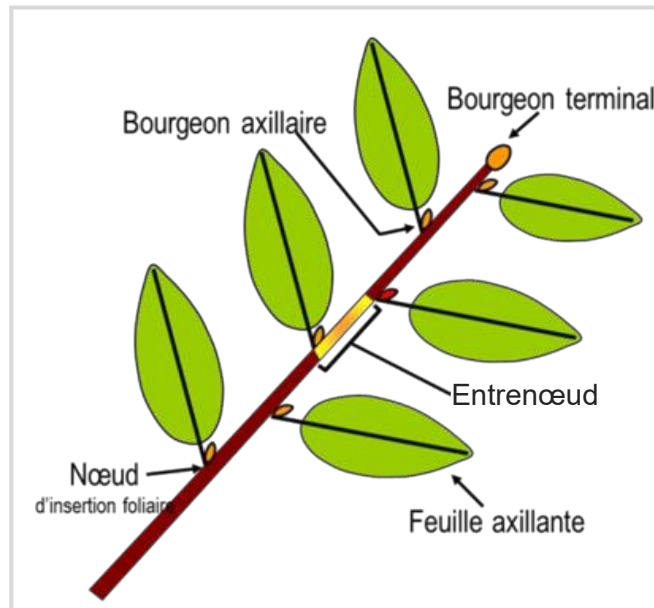
L'identification des catégories d'axes utilise des critères morphologiques, ou descripteurs, détaillés ci-après.

### **I.1.2. Descripteurs morphologiques**

#### **I.1.2.1. Phyllotaxie**

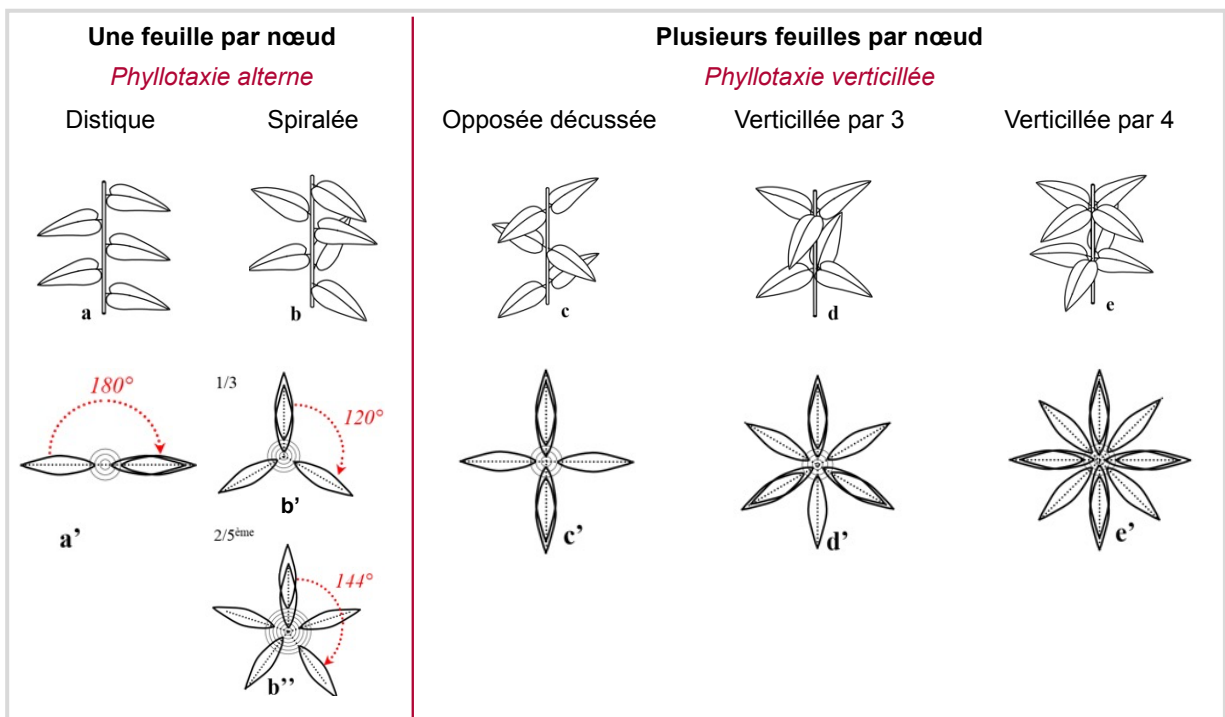
Le phytomère (ou métamère) est l'unité structurale et fondamentale du corps de la plante, qui est composé d'entrenœud et du nœud, associé à la feuille et aux bourgeons axillaires (Figure 1). La succession des phytomères forment l'axe feuillé et par la suite la structure générale de la plante (Moore, 1995 ; White, 1979).

Chaque nœud porte une ou plusieurs feuilles dont sa disposition avec son axe porteur, que l'on appelle « phyllotaxie » (Figure 2). La disposition des feuilles est dite « alterne » quand il n'y a qu'une seule insertion de feuille à chaque nœud (Figure 2-a, a' et -b, b', b''), elles sont « opposées » lorsque deux feuilles sont insérées face à face sur un nœud (Figure 2-c et c'), et elles sont verticillées quand le nœud porte plus de deux feuilles (Figure 2-d, d' et -e, e' ; Heuret, 2002).



**Figure 1 : Axe feuillé formé par la succession des métamères**

Sources : Heuret (2002) et Barthélémy et Caraglio (2007)



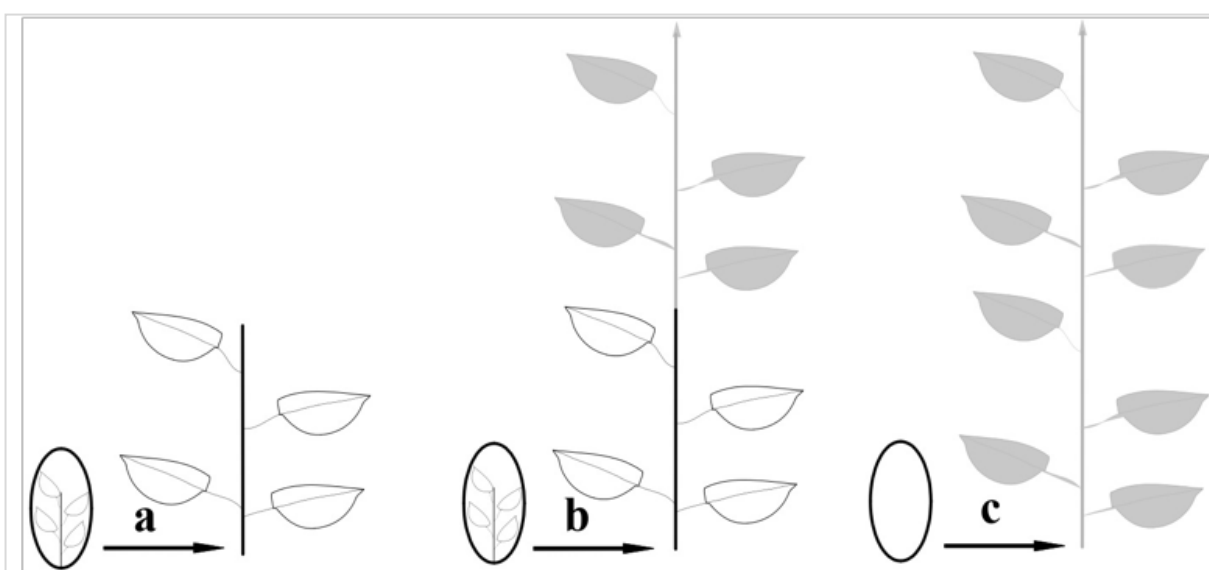
**Figure 2 : Différents types d'arrangement de feuilles sur son axe porteur**

Les lettres a, b, c, d, e et a', b', b'', c', d', e' représentent une vue de profil et une vue de dessus respectivement. a et a' : Phyllotaxie alterne distique ; b, b', b'' : Phyllotaxie alterne spiralée ; c, c' : Phyllotaxie opposée-décussée ; d, d' : Phyllotaxie verticillée par 3 ; et e, e' : Phyllotaxie verticillée par 4.

Source : Heuret (2002).

### I.1.2.2. Néof ormation et préformation des organes

Caraglio et Barthélémy (1997) ont généralisé l'utilisation de ces termes comme suit : « tout élément ou portion ou organe est dit *préformé* s'il est déjà à l'état ébauche (à l'état embryonnaire) dans le bourgeon avant son élongation ou débourrement. On parle d'organe, portion ou tout élément *néoformé* lorsque l'intérieur du bourgeon ne présente que le dôme apical au moment de son élongation, c'est-à-dire que l'organogénèse et l'allongement s'effectuent simultanément ». Alors, trois types de pousses peuvent être distingués en fin d'allongement : (i) une tige ou portion entièrement préformée (Figure 3-a), (ii) une tige ou portion entièrement néoformée (Figure 3-c), et (iii) une tige ou portion constituée d'une partie préformée suivi d'une partie néoformée (Figure 3-b).



**Figure 3 : Type de pousses en fonction de la nature du bourgeon au moment de son allongement**

a : Pousse entièrement préformée, b : Pousse en partie préformée et en partie néoformée, et c : Pousse entièrement néoformée. Les couleurs blanches et grises illustrent les portions préformées et néoformées, respectivement.

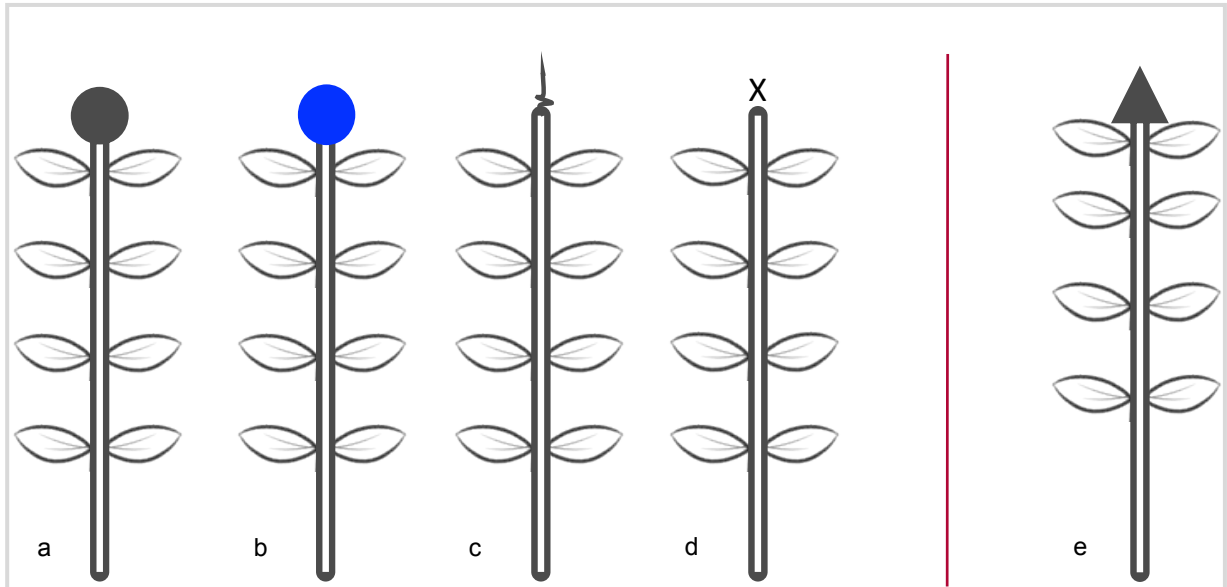
Source : Caraglio et Barthélémy (1997).

### I.1.2.3. Fonctionnement défini versus indéfini du méristème

Selon la faculté du méristème apical à poursuivre la croissance ou non après une certaine période de fonctionnement, on distingue la croissance indéfinie (Figure 4-e) et la croissance définie (Figure 4-a,b,c et d ; Barthélémy et Caraglio, 2007). Le fonctionnement du méristème est dit *défini* lorsque le méristème apical d'un axe feuillé se transforme à un moment de son existence en une structure spécialisée (fleur, inflorescence, épine, vrille, tissus



parenchymateux) et devient alors incapable de poursuivre un fonctionnement végétatif ultérieur ou lorsqu'il meurt (par abscission ou avortement). A l'inverse, si le méristème apical garde la potentialité de fonctionner indéfiniment, on parle de fonctionnement *indéfini*.



**Figure 4 : Représentation schématique de la croissance définie et indéfinie**

a : Transformation du méristème terminal en fleur ou inflorescence, b : Transformation du méristème terminal en parenchyme (en bleu), c : Transformation du méristème terminal en vrille ou épine , d : Abscission du méristème terminal (en croix) ; et e : Croissance indéfinie correspondant à un méristème terminal toujours fonctionnel (en flèche).

Source : Barthélémy et Caraglio (2007)

#### **1.1.2.4. Croissance continue versus rythmique**

La *croissance continue* est caractérisée par l'absence totale d'une période de repos (de nature endogène) au cours de la phase d'extension de la tige ; c'est un cas rare qui s'observe généralement que sur des espèces natives des environnements climatiques constant et stables, notamment en zone équatoriale (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Gill et Tomlinson, 1971 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Kawasaki, 1991 ; Rees, 1964 ; Venkatanarayana, 1957). A l'inverse, lorsque l'extension d'une tige est marquée par l'alternance régulière d'une phase de repos et d'une phase d'allongement (de nature endogène), la croissance est qualifiée de *rythmique* (Figure 5-B), et constitue le cas majoritaire de mode de croissance des végétaux (Barthélémy et Caraglio, 2007).

La portion d'axe mise en place durant la période d'allongement ininterrompue est appelée *unité de croissance* (UC). Généralement, les unités de croissances successives sont séparées les unes aux autres par des marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques, indiquant les arrêts de croissance (cicatrices de cataphylles, entrenœuds rapprochés, rétrécissement du diamètre de la moelle ; Edelin, 1993 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Heuret *et al.*, 2000 ; Raimbault, 1998).

#### **I.1.2.5. Ramification monopodiale versus sympodiale**

La ramification *monopodiale* (Emberger, 1960) résulte de la croissance indéfinie du méristème apical. Dans ce cas, les branches ou rameaux latéraux se développent sans empêcher l'allongement végétatif des nouveaux organes de son axe porteur. L'ensemble du système ramifié qui en découle est qualifié de monopode (Figure 5B-a).

La ramification *sympodiale* (Emberger, 1960) résulte de la croissance définie du méristème apical ou perte de dominance de celui-ci au profit d'axes latéraux que l'on appelle *axes relais*. La succession d'entités morphologiques (métamères, unité de croissance ou pousses annuelles) édifiée par un même méristème apical est appelée *module* (Hallé *et al.*, 1978 ; Prevost, 1967). Le sympode peut être *mono-*, *bi-* ou *polychasial* selon le nombre d'axes relais (Figure 5B-b, c et d).

#### **I.1.2.6. Ramification dans l'espace**

Quand tous les méristèmes axillaires d'une tige se développent et donnent chacun naissance à un rameau, la ramification est dite continue (Figure 5C-a) ; quand uniquement certains méristèmes axillaires d'une tige se développent pour donner des rameaux, qui sont alors regroupés en étages distincts et régulièrement espacés, la ramification est dite rythmique (Figure 5C-b). Enfin, la ramification est qualifiée de *diffuse*, quand la disposition des rameaux sur la tige porteuse ne montre pas d'arrangement particulier (Figure 5C-c).

Trois modalités peuvent s'appliquer à la ramification rythmique et continue :

- La première modalité qualifiée *d'acrotonie* est définie comme le développement préférentiel des rameaux placés au sommet de la tige porteuse (Figure 5D-b ; Troll, 1937),
- La seconde modalité qualifiée de *basitonie*, définie le développement préférentiel de rameaux latéraux à la base d'une tige (Figure 5D-a ; Troll, 1937),
- Enfin, la *mésotonie* est définie le développement préférentiel des rameaux latéraux dans la partie médiane d'une portion de tige (Figure 5D-c ; Troll, 1937).

### **I.1.2.7. Symétrie de la ramification**

Troll (1937) a défini trois modalités possibles, qu'il rassemble sous le terme de « *symétrie latérale* », pour caractériser la symétrie bilatérale qui peut résulter de la répartition des rameaux latéraux sur une tige horizontale ou oblique.

L'*hypotonie* est définie comme le développement préférentiel des rameaux latéraux sur la face inférieure de l'axe porteur et la ramification est alors qualifiée d'*hypotonie* (Figure 5E-a).

L'*amphitonie* correspond au développement préférentiel des rameaux de part et d'autre de l'axe porteur, dans ce cas, elle est qualifiée d'*amphitone* (Figure 5E-b).

L'*épitonie* se caractérise par le développement préférentiel de rameaux vigoureux sur la face supérieur d'une tige et la ramification est alors qualifiée d'*épitone* (Figure 5E-c).

### **I.1.2.8. Ramification dans le temps**

La ramification latérale peut également être caractérisée en fonction du moment du développement d'un rameau à partir du méristème latéral qui lui donne naissance.

Le premier mode de développement est qualifié de *sytleptique ou immédiate*. Dans ce cas de figure, le méristème latéral se développe et s'allonge dès sa mise en place et sans subir de phase de repos. Les rameaux à développement immédiat se reconnaissent *a posteriori* par la présence d'un premier entrenœud long que l'on appelle « *hypopodium* », de préfeuilles à limbe assimilateur et par l'absence de cataphylles dans sa partie proximale (Figure 5F-a).

Le second mode de développement d'un rameau est qualifié de *proleptique ou retardé ou différé*. Dans ce cas de figure, le méristème latéral subi une phase de repos avant de se développer et de s'allonger en rameau. Lorsque ce bourgeon débourre, il donne naissance à un *rameau proleptique* qui se reconnaît souvent par des marqueurs morphologiques, *a posteriori*, par la présence, à sa base, de cataphylles et/ou premiers entrenœuds courts (Figure 5F-b).

### **I.1.2.9. Ordre de ramification**

Un système ramifié implique l'arrangement topologique hiérarchique des différents types d'axe issue de processus de ramification à partir de l'axe porteur. Cette succession spatiale qualifie l'ordre de ramification des axes (Figure 5G). Dans l'analyse de l'architecture végétale, il est courant de considérer la tige principale issue de la germination comme l'axe d'ordre 1 noté A1, s'il se ramifie, il porte des branches qui sont d'ordre 2 (A2). Elles-mêmes pourront porter des rameaux d'ordre 3 (A3) et ainsi de suite (Rey, 1997).

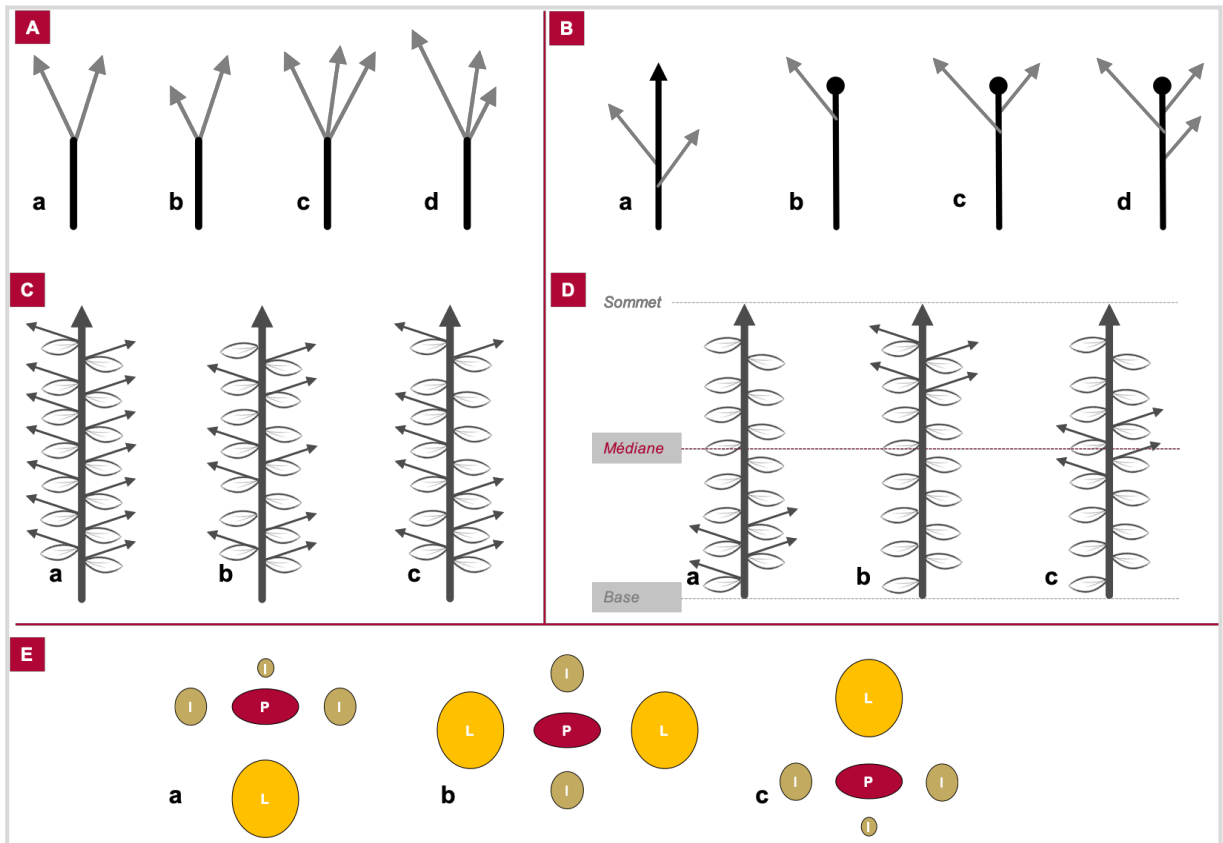


Figure 5A, B, C, D et E : Caractérisation schématique spatio-temporelle du processus de ramification

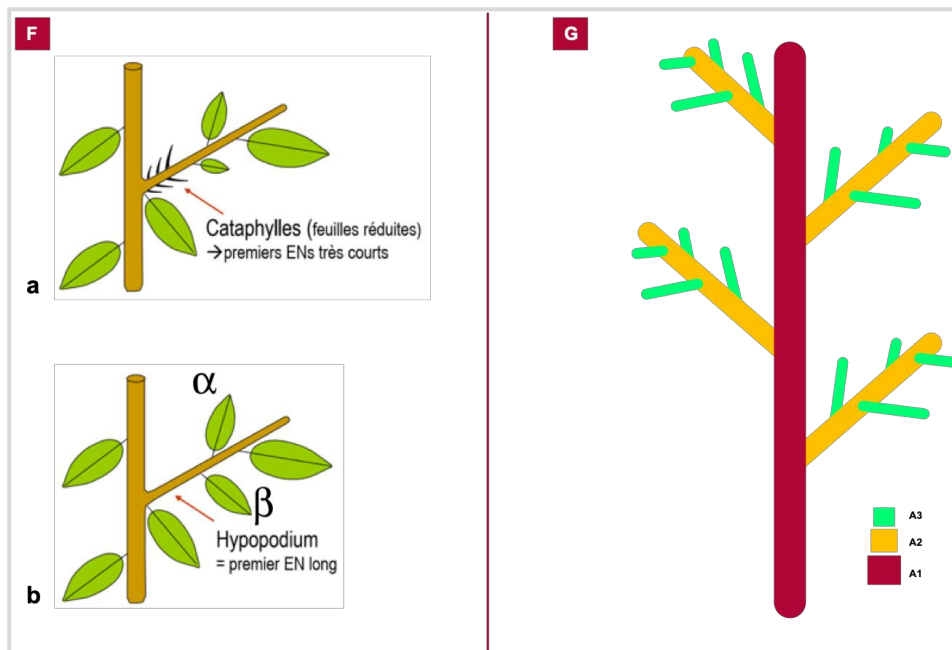


Figure 5 : Caractérisation schématique spatio-temporelle du processus de ramification (suite et fin)

**A** : Ramification terminale. a : Dichotomies isotone, b : Dichotomie anisotone ; c : Polytomies isotone, et d : Polytomies anisotone.

Sources : Emberger (1960) et Gatin (1924).

**B** : Développement monopodiale et sympodiale, a : Ramification monopodiale ; b : Ramification sympodiale monochasiale, c : -Dichasiale, et d :-Polychasiale.

Sources : Emberger (1960) ; Hallé *et al.* (1978) ; et Prevost (1967).

**C** : a : Ramification continue, b : Ramification rythmique, et c : Ramification diffuse.

Source : Hallé *et al.* (1978).

**D** : Symétrie longitudinale de la ramification, a : Basitone, b : Acrotone, et c : Mésotone.

Sources : Rauh (1939) et Troll (1937).

**E** : Symétrie latérale de la ramification, a : Hypotone, b : Amphitone, et c : Épitone.

Source : Rauh (1939).

**F** : Ramification immédiate (a) et différée (b) ;

**et G** : Ordre de ramification, A1 : Axe d'ordre 1, A2 : Axe d'ordre 2, et A3 : Axe d'ordre 3.

Sources : Barthélémy et Caraglio (2007) ; Gill et Tomlinson (1971) ; Hallé *et al.* (1978) ; et Rey (1997).

Les symboles en flèches ou en cercle à l'extrémité des axes désignent respectivement « une zone apicale en croissance » et « un axe à croissance définie ».

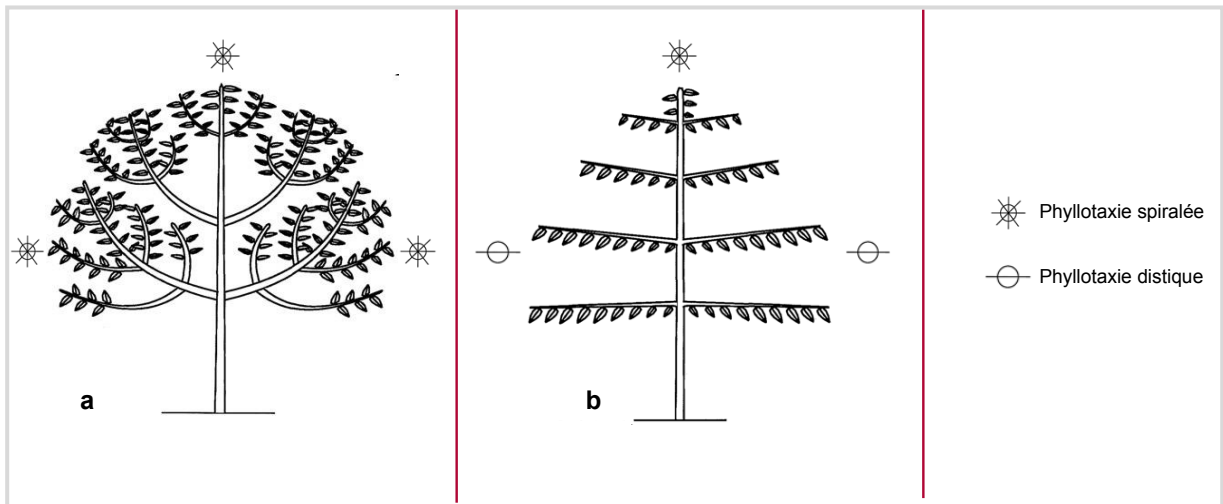
#### **I.1.2.10. Direction de croissance**

Il existe deux types de direction de croissance : verticale et horizontale. L'orthotropie (Figure 6-a), désigne les axes dont l'orientation générale est verticale et présentant une symétrie radiale. Ce type d'axe présente souvent une phyllotaxie spiralée, opposée ou verticillée, et associé avec des branches latérales disposées dans toutes les directions (Sabatier *et al.*, 2015).

Les axes plagiotropes (Figure 6-b), sont caractérisés par une orientation générale horizontale ou oblique et qui présente une symétrie bilatérale. La phyllotaxie est généralement distique chez les axes plagiotropes, et les branches sont disposées dans un même plan (Sabatier *et al.*, 2015).

Pour certaines plantes, une même tige peut être orthotrope dans sa partie proximale, puis plagiotrope dans sa partie distale, ou inversement, que l'on qualifie « *axe mixte* » (Hallé et Oldeman, 1970).

Les tiges qui ne présentent pas une orientation particulière ou l'expression intermédiaire entre les deux précédentes orientations, sont dites *axes agéotropes* (Sabatier *et al.*, 2015).



**Figure 6 : Orientation des axes**

a : orientation verticale dite axe *orthotrope* et b : orientation horizontale ou oblique dite *plagiotrope*.

Source : Rey (1997)

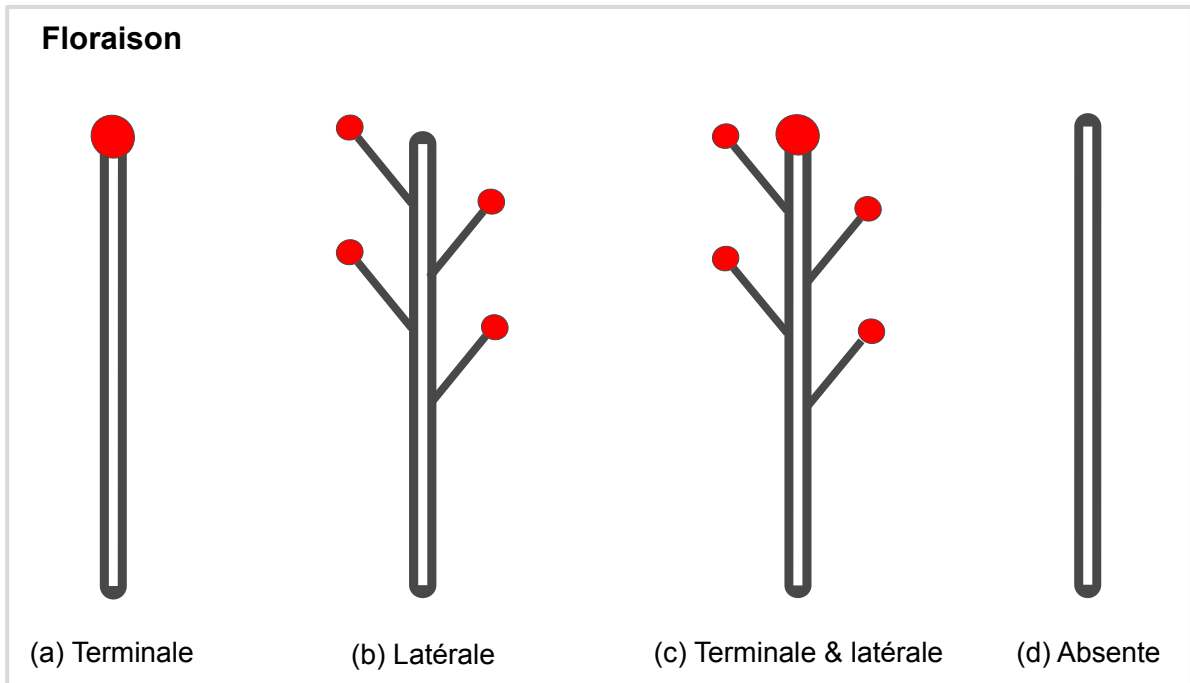
#### I.1.2.11. Position de la sexualité

En toute rigueur, une fleur est toujours terminale sur son axe porteur, car sa formation résulte de la transformation irréversible du méristème apical. Toutefois, les fleurs ou inflorescences peuvent provenir (Barthélémy, 1988) : (i) soit de la transformation du méristème végétatif apical d'un axe ou (ii) soit de la transformation des méristèmes végétatifs latéraux du même axe.

Le premier cas conduit à une sexualité dite *terminale*, qui bloque définitivement la croissance végétative de l'axe porteur après son apparition, c'est-à-dire que l'axe porteur ne pourra plus assurer la croissance primaire (Figure 7-a). Dans ce cas, l'apparition d'un ou plusieurs relais permet d'assurer la pérennité de l'organisme en formant un sympode (Barthélémy, 1988). La sexualité est dite *latérale* si elle provient de la transformation du méristème végétatif latéral qui n'entrave ni la croissance primaire de l'axe porteur de l'axe florifère, ni le développement du végétal (Figure 7-b ; Barthélémy, 1988).

Il existe également un cas dans lequel un même axe développe à la fois une sexualité latérale et également une sexualité terminale (Figure 7-c).

La position de la sexualité est ainsi l'un des facteurs déterminants du caractère sympodial ou monopodial du système ramifié qui en résulte. Elle influence ainsi sur son architecture générale (Rey, 1997).

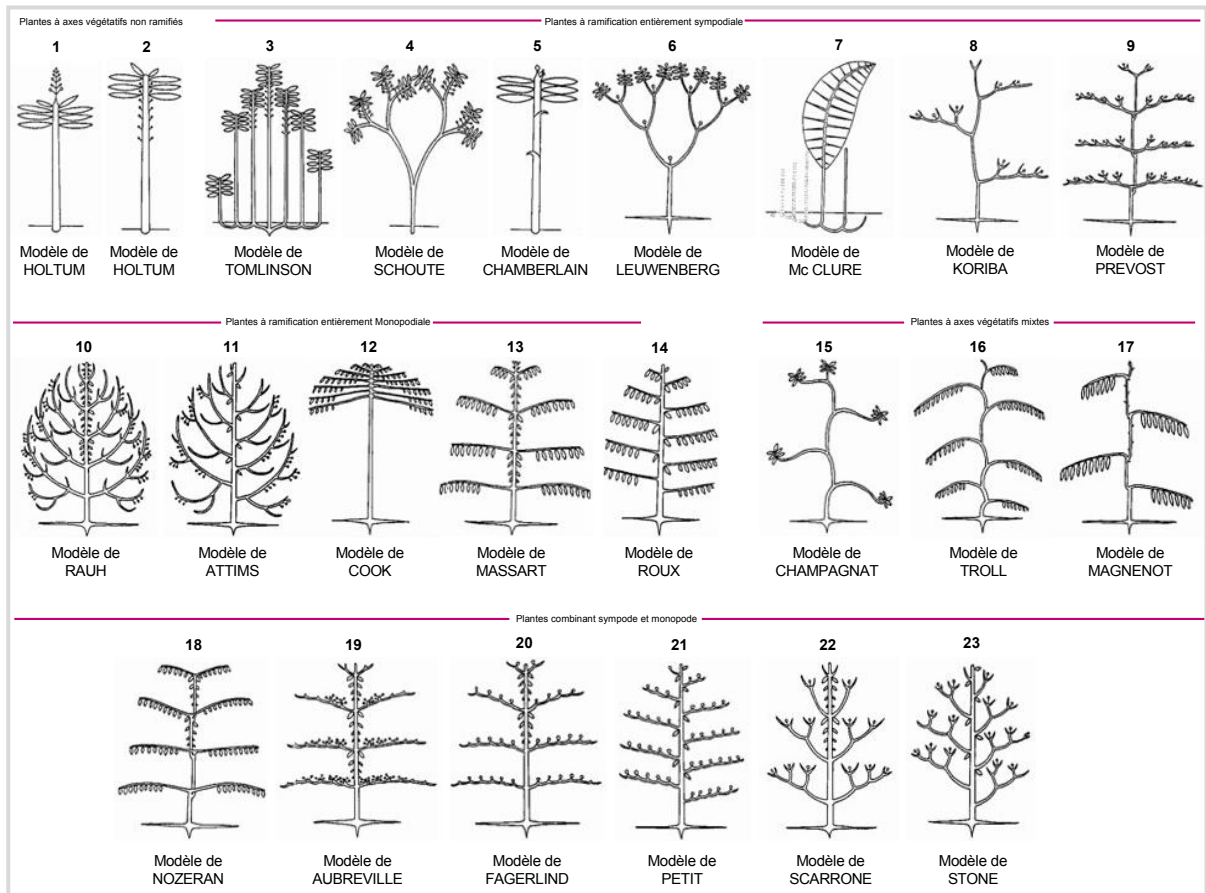


**Figure 7 : Représentation schématique de la présence ou non de la floraison sur une tige (avec leurs positions respectives)**

Source : Barthélémy (1988)

### I.1.3. Concept de modèle architectural

Le concept « *modèle architectural* » a été développé par Hallé et Oldeman (1970) et Hallé *et al.* (1978), initialement établi sur des espèces originaires des régions tropicales, et a été ensuite transposé dans d'autres régions bioclimatiques différentes. Le modèle architectural caractérise la structure d'une plante adulte et se base sur trois descripteurs morphologiques parmi ceux présentés précédemment. Les modèles architecturaux reposent ainsi sur une combinaison particulière des critères morphologiques : (i) la direction de croissance et la symétrie (orthotrope ou plagiotrope), (ii) la ramification (absente ou présente ; si présente : monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse) et (iii) la position de la sexualité (absente ou présente ; si présente : latérale ou terminale). Avec ces trois uniques descripteurs, Hallé *et al.* (1978) ont montré que toutes les plantes vasculaires pouvaient être classées en 23 modèles architecturaux. (Figure 8 ; Hallé *et al.*, 1978).



**Figure 8 : Vingt-trois modèles architecturaux**

Sources : Hallé *et al.* (1978) et Hallé et Oldeman (1970)



#### I.1.4. Concept de catégorie d'axe

Le concept de catégories d'axe suggère que la plupart des espèces de plantes ont différents types d'axes présentant à la fois des caractéristiques morphologiques propres et des fonctions associées. Ces caractéristiques et fonction diffèrent entre les différentes catégories, avec, par exemple, le tronc permettant d'explorer l'espace en hauteur et d'être compétitif dans la canopée, les branches permettant d'explorer l'espace périphérique autour du tronc et permettant d'y disposer les rameaux, qui eux portent la plupart des feuilles (De Haldat *et al.*, 2023) et permettant la fonction photosynthétique. Les caractéristiques morphologiques permettant de différencier ces catégories sont définies par les descripteurs présentés en I.1.2.

#### I.1.5. Concept d'unité architecturale

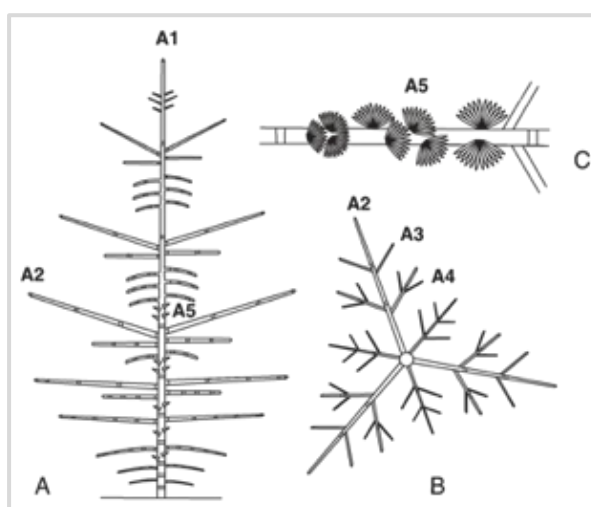
Le modèle architectural représente la stratégie de croissance d'une plante, mais toutefois, son identification s'appuie sur des caractères généraux ne permettant pas de définir avec précision l'architecture des espèces. Comme mentionné précédemment, toutes les plantes vasculaires peuvent être catégorisées en 23 modèles architecturaux, cependant, les architectures elles même présente bien plus de variation que celles restreintes aux modèles.

La présence de rameaux spécialisés comme les rameaux courts ou encore les épines ne sont, par exemple, pas considérées dans le modèle malgré leur fonction importante dans l'assimilation (de Haldat *et al.*, 2023) et la défense contre l'herbivorie (Anest *et al.*, 2023 ; Burns *et al.*, 2009 ; Charles-Dominique *et al.*, 2016). Lorsqu'il travaillait sur le conifère, Edelin (1977) a développé un nouveau concept basé sur la diagnose complète de toutes les catégories d'axe dans un système ramifié, qu'il l'a nommé « diagramme architectural ». Ainsi, le diagramme architectural est l'expression spécifique du modèle architectural. Barthélémy *et al.* (1989) a repris ce concept sous le nom d'« unité architecturale », dont son actuelle appellation. Ces auteurs l'ont décrit et défini comme suit : *“La formation, par le méristème apical du tronc et des branches, de pousses annuelles de plus en plus vigoureuses au cours des premières étapes de l'ontogénie, conduit les structures les plus « différenciées » à être « repoussées » à la périphérie de l'arbre. Quel que soit le mode de croissance spécifique, ce phénomène aboutit à un stade architectural relativement stable et fortement hiérarchisé au niveau duquel il est possible de distinguer un nombre fini de catégories d'axes différenciables entre elles par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Le nombre de ces catégories d'axes, leur nature et la manière dont elles s'agencent entre elles définissent alors « l'unité architecturale » d'une espèce donnée”* (Barthélémy *et al.*, 1989). Ainsi, l'unité architecturale représente l'unité fondamentale de la structure de la plante. L'unité architecturale est composée par l'ensemble des catégories d'axes, et leur hiérarchisation entre elles. Le tronc par exemple, domine sur les branches, elles même dominant sur les rameaux. L'unité

architecturale est stable à l'échelle des espèces et peut être présentée par un tableau accompagné d'un schéma simplifié et récapitulatif du nombre fini de catégorie d'axe, et les différentes caractéristiques de ces derniers (Tableau 1 et Figure 9).

**Tableau 1 : Récapitulatif des traits architecturaux de l'unité architecturale**

Trunk (A1)	Branches (A2)	Branchlets (A3)	Twigs (A4)	Branchyblasts (A5)
Indeterminate growth	Long terme determinate growth	Long terme determinate growth	Medium term Determinate growth	Short term Determinate growth
Rythmic growth	Rythmic growth	Rythmic growth	Rythmic growth	Rythmic growth
Vertical growth direction	Horizontal to slanted growth direction	Horizontal growth direction	No precise growth direction	No precise growth direction
Rythmic delayed and immediate branching	Rythmic delayed and immediate branching	Rythmic delayed and immediate branching	Rythmic delayed branching	Unbranched
No reproductive structures	No reproductive structures	No reproductive structures	No reproductive structures	Terminal male or female cones
Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis



**Figure 9 : Représentation schématique de l'unité architecturale de *Cedrus atlantica* (Pinaceae)**

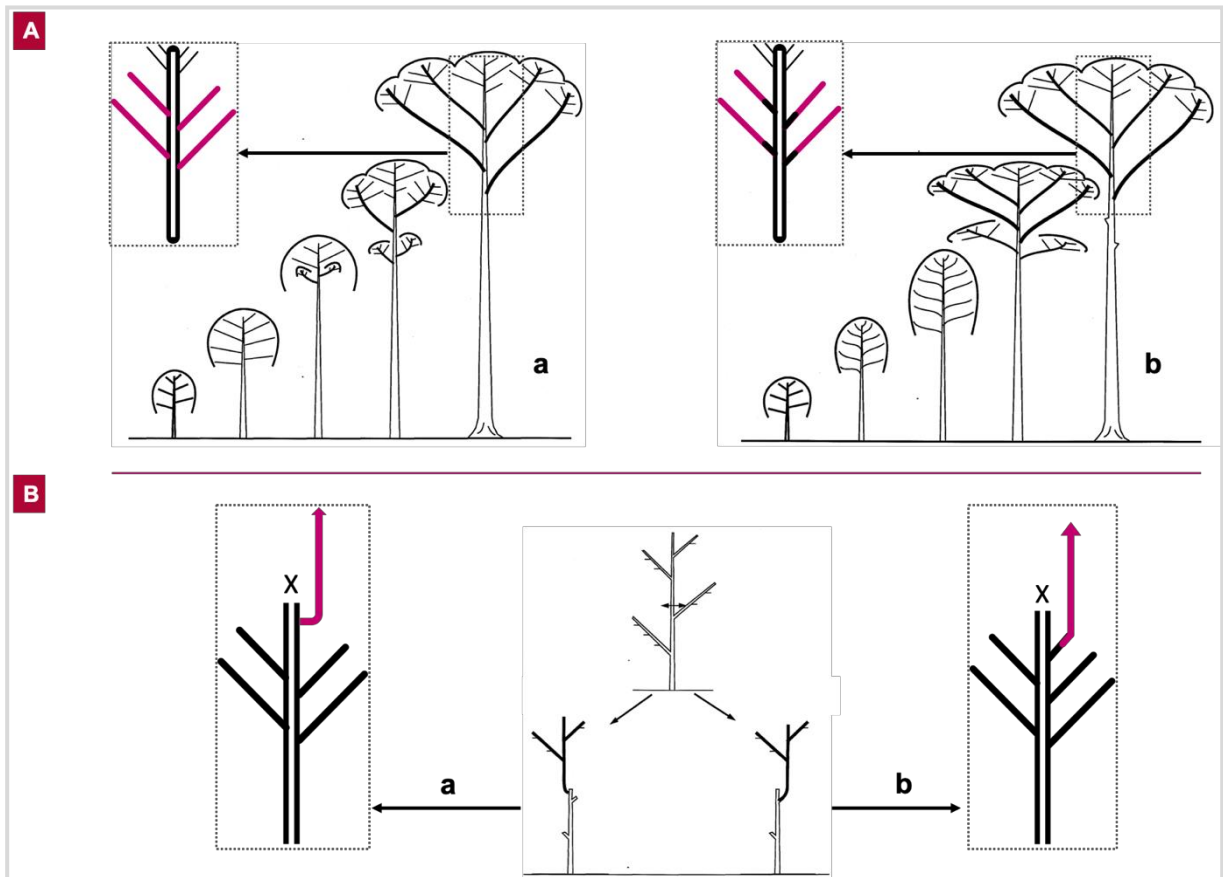
A : représentation schématique de l'unité architecturale illustrant la position relative des différents types d'axe, B et C : Schéma recoupé des branches (vue de haut) et des pousses annuelles, respectivement. Le tableau résume les caractéristiques morphologiques respectifs des différentes catégories d'axes de l'unité architecturale.

Source : Barthélémy et Caraglio (2007)

### I.1.6. Concept de réitération

Une fois que toutes les catégories sont exprimées (c'est-à-dire quand l'**unité architecturale** est exprimée dans sa totalité), certaines plantes peuvent garder cette organisation (cas plutôt rare) tandis que d'autres peuvent développer une structure plus complexe et beaucoup plus ramifiée par la réexpression, répétition ou duplication des catégories déjà existantes (Oldeman, 1972, 1974). Le processus aboutissant à ce système plus complexe est appelé la **réitération**, et le système ramifié qui en résulte est qualifié de « complexe réitéré » (Hallé *et al.*, 1978).

La réitération peut être « totale » si la totalité de l'unité architecturale est dupliquée, ou « partielle » lorsqu'une partie de son architecture seulement est dupliquée. La réitération est qualifiée de « proleptique » si les complexes réitérés se développent à partir d'un bourgeon latent ou néoformé. Dans d'autres cas, les axes réitérés se mettent en place à partir des bourgeons déjà existants et fonctionnels subissant une véritable différenciation et modifiant leur devenir ; par ce processus, elle est qualifiée de « réitération sylleptique ». Le déclenchement du processus de la réitération peut être à l'origine d'un traumatisme ou non, qui qualifie respectivement la réitération « traumatique » ou « adaptive ». La réitération traumatique permet à la plante de régénérer la partie blessée. La réitération adaptive qualifie tout type de réitération occasionnelle, d'une part en réponse à des modifications des conditions du milieu, d'autre part permettant la mise en place de la cime chez l'arbre (Figure 10A et B ; Barthélémy, 1988).



**Figure 10 : Rétération**

**A** : Rétération adaptative qui intervient au cours du développement normal de la plante.

**B** : Rétération traumatique qui régénère la partie blessée à la suite d'un traumatisme en dehors de sa croissance normale. Les lettres a et b désignent respectivement la réitération proleptique et sylleptique. Les axes réitérés sont illustrés en couleur rouge.

Source : Barthélémy (1988)

## I.2. Notions sur la taille des génomes

### I.2.1. Définition formelle

La taille du génome, estimée par la quantité du contenu en ADN nucléaire dans une copie d'un génome (valeur 2C pour un génome diploïde ou 1C pour un génome haploïde). Elle varie entre les espèces et un sujet de questionnement en biologie évolutive (Kang *et al.*, 2014). Elle peut être mesurée soit par sa masse ou soit par le nombre de nucléotides (paires de bases) que l'on note respectivement en picogramme (pg) ou en mégabase (Mb) comme unité, dont 1 pg correspond à 978Mb.

### **I.2.2. Origine du terme, son évolution et sa variation**

L'utilisation du terme « taille du génome » trouve son origine sur les travaux de Hinegardner (1968) et Hinegardner et Rosen (1972) pour quantifier initialement le nombre de gènes renfermé dans l'ADN chez les différentes familles des poissons. Toujours chez les poissons (Famille des Cyprinidae), Wolf *et al.* (1969) ont repris ce terme avec le sens actuel du terme. Depuis sa première utilisation dans le sens actuel, la mesure de la taille du génome est devenue plus courante dans le domaine de l'étude de l'évolution des espèces, notamment suite de la publication du livre « Evolution by gene Duplication » de Susumu (1970).

La taille du génome est normalement un caractère constant pour une espèce donnée, mais ces différents auteurs ont signalé que la taille du génome varie considérablement d'une espèce à l'autre, que ce soit au sein d'un même ordre, d'une même famille ou d'un même genre. Cette variation est plus probablement contrôlée par plusieurs facteurs biologiques (cas des oiseaux, les mammifères et les amphibiens). Chez les plantes, les Angiospermes ont des génomes dont la taille varie de 50Mb à 125 000Mb, soit une plus de 2400 fois (Bazin *et al.*, 2000 ; Pellicer *et al.*, 2010). Ces variations énormes ne sont pas corrélées avec le niveau de la complexité des organismes. Ils sont à l'origine du terme du « Paradoxe de la valeur C », puisqu'une plante peut avoir une taille de génome plus grande qu'un organisme plus complexe comme l'homme.

### **I.2.3. Facteurs de variations de la taille du génome**

Chez les plantes, l'adaptation, l'évolution et la spéciation s'accompagnent régulièrement d'une variation plus ou moins importante de la taille des génomes (Mahé, 2009). L'accumulation ou la réduction de cette taille peut être le résultat de plusieurs mécanismes génétiques (Bazin *et al.*, 2000). Parmi ceux-ci, la polypléidisation et la prolifération des éléments transposables sont considérées comme les processus le plus probable contribuant à l'augmentation de la taille du génome, tandis que le taux élevé de délétion et de sélection contre les éléments transposables, les recombinaisons inégales et illégitimes sont considérés comme les principaux facteurs conduisant à la diminution de la taille du génome (Bennetzen *et al.*, 2005 ; Guyot *et al.*, 2016 ; Ma *et al.*, 2004 ; Morgan, 2001 ; Wendel *et al.*, 2002).

### **I.2.4. Relations entre la taille du génome et l'environnement**

Les relations entre la taille du génome et les différents facteurs tels que la distribution géographique des espèces ou les traits phénotypiques est une question de recherche contemporaine fréquente. Différentes études ont été menées afin de tenter d'aborder cette question mais chacun des résultats ayant émergé de ces travaux n'ont pas permis d'établir de relation générale (Beaulieu *et al.*, 2007 ; Bennett, 1987 ; Knight et Ackerly, 2002 ; Knight et

Beaulieu, 2008 ; Slovák *et al.*, 2009). Toutefois, il a été suggéré que les liens entre la taille du génome et les facteurs écologiques apparaissent plus significatifs lorsqu'il s'agit de variation de taille entre espèces (niveau infragénérique ; Dušková *et al.*, 2010 ; Eilam *et al.*, 2007) ou entre des populations de même espèce (Turpeinen *et al.*, 1999). Chez le genre *Primulina* (Gesneriaceae), la variation de la taille du génome entre les espèces est probablement le résultat combinés d'une évolution neutre et adaptative, avec des relations significativement positives : (i) entre la taille du génome et la surface foliaire spécifique (SLA) et (ii) entre la taille du génome et la latitude (Kang *et al.*, 2014).

Chez les palmiers, l'analyse de 141 espèces a montré que la variation de la taille des génomes est contrainte par l'aridité (Schley *et al.*, 2022). Les espèces de climat tropicaux humides montrent de plus grands génomes et une expansion des éléments transposables.

Chez les espèces de *Coffea*, il a été suggéré que la répartition géographique des espèces en fonction de la taille du génome n'est pas aléatoire (Razafinarivo *et al.*, 2012). Cette étude suggère que la taille du génome a augmenté suivant un gradient du Nord-Ouest au Sud-Est (milieux plus secs à humides) à Madagascar, et de l'Est (forêts sèches ou semi-décidues) à l'Ouest en Afrique (forêts humides, subhumides).

Les travaux de Du *et al.* (2017) ont démontré l'influence des habitats sur la diversité de la taille du génome, illustrant des relations significatives : (i) entre la taille du génome et la température annuelle et (ii) entre la taille du génome et la précipitation annuelle. La relation entre taille des génomes et éléments transposables (ET) semble bien établie et que les éléments transposables peuvent s'activer sous l'effet des stress biotiques et abiotiques, comme les infections, la chaleur, la sécheresse ou le froid. Cette capacité suggère que les éléments transposables (ET) pourraient être impliqués dans l'adaptation des organismes à l'environnement et au climat (Casacuberta et González, 2013), mais le mécanisme moléculaire à l'origine des variations de taille des génomes sous l'influence du climat reste donc à étudier en fonction des modèles davantage pour le comprendre plus en profondeur.

### **I.3. Séquençage de nouvelle génération (NGS)**

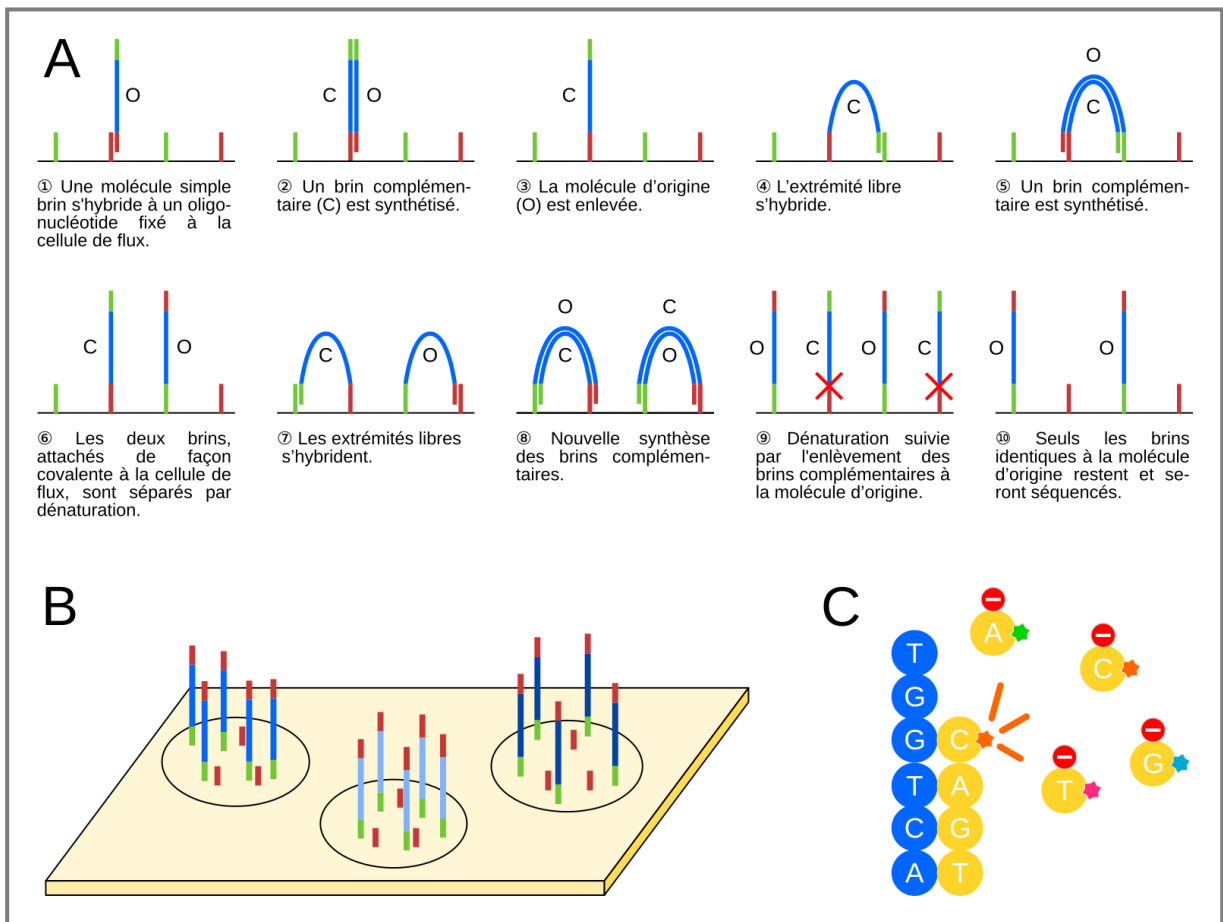
Les séquences nucléotidiques ou protéiques sont les premières sources de données pour procéder à l'analyse comparative et évolutive entre organismes vivants. Il existe cependant diverse méthodes pour séquencer l'ADN des êtres vivants comme la méthode de « sanger » (détaillée dans : Delarue et Furelaud, 2004 et Furelaud et Esnault, 2004).

Le séquençage de nouvelle génération (NGS ou « Next Generation Sequencing »), également connu sous le nom de séquençage à haut débit, permet de séquencer massivement et en parallèle l'ADN et l'ADN converti en ARN à des coûts et temps moins élevés que la précédente méthode de Sanger (Mardis, 2008). Les méthodes de NGS sont actuellement représentées

par Illumina (Solexa) pour le séquençage de séquences courtes (Liu *et al.*, 2012). Les technologies NGS présentent trois étapes communes (Metzker, 2010 et [www. bioinfo-fr.net](http://www.bioinfo-fr.net)) :

- Séquençage par synthèse, observation de l'ADN polymérase à mesure qu'elle synthétise le brin d'ADN.
- Détection des bases les unes après les autres au fur et à mesure que la séquence d'ADN passe à travers un nanopore.
- Observation directe de la molécule d'ADN en utilisant des techniques de microscopie.

La technologie « Illumina » reste la plus utilisée à ce jour par rapport aux autres plateformes de la NGS grâce notamment à la qualité des données acquises, à son débit et à la couverture proposée par cette technologie (Illumina ; Dijk et Thermes, 2021). La plateforme Illumina, introduite en 2006 par Solexa, s'appuie sur le concept de « séquençage par synthèse (SBS) » permettant de séquencer plusieurs centaines de millions d'échantillons en parallèle (Meyer et Kircher, 2010). Le principe de séquençage (Figure 11) consiste à dénaturer les fragments d'ADN (bibliothèque) en brins simples de 100 à 500 paires de base (pb) puis à coupler à leurs extrémités à des adaptateurs fixes jouant un rôle de liaison entre les séquences index et la cellule d'écoulement Oligo-nucléotidiques (Liu *et al.*, 2012 ; Mardis, 2008). Cette étape est suivie d'une amplification PCR "bridge" pour former des fragments d'ADN clonaux (Mardis, 2008). Avant le séquençage, une enzyme de linéarisation est utilisée pour diviser à nouveau en brin simple les fragments d'ADN clonaux nouvellement synthétisés. Ensuite, quatre nucléotides différents (ddATP, ddGTP, ddCTP, ddTTP) contenant chacun différents colorants fluorescents clivables et un groupe de blocage amovible complètent la matrice une base à la fois. Le signal peut être capturé par un dispositif à couplage de charge "CDD, charge-coupled device" (Liu *et al.*, 2012). Les nouvelles plateformes Illumina « Novaseq 600 » (<https://www.illumina.com>) permettent actuellement de séquencer l'équivalent de 2000 génomes humains en 44 heures pour un prix de quelques centaines de dollars par génome. Cette méthode représente donc un grand intérêt pour la connaissance de l'évolution et de la diversité des organismes avec un coût modéré.



**Figure 11 : Principe de la technologie Illumina**

A : Représentation schématique du processus d'amplification en pont « bridge amplification » en utilisant une cellule à flux aux oligonucléotides. B : Différentes molécules d'ADN clonées sur une même cellule de flux. C : Réaction de séquençage. Les lettres O et C désignent respectivement le brin du fragment d'ADN et le brin complémentaire. Les adaptateurs et les oligonucléotides complémentaires identiques sont représentés en rouge et vert, respectivement. La couleur bleue indique le fragment d'ADN à séquencer.

Source : Dijk et Thermes (2021)

## I.4. Phylogénie moléculaire

### I.4.1. Concept

« Deux révolutions conceptuelles ont marqué la biologie évolutive durant le XX<sup>ème</sup> siècle : d'une part le raisonnement en termes de **population** et d'autre part le raisonnement en termes **d'arbre phylogénétique**. La pensée "**populationnelle**" s'est largement développée à partir des années 1930, conduisant à l'essor de la biologie et de la génétique des populations. Dans ce cadre, chaque espèce est considérée comme un ensemble de



populations changeantes comprenant des individus interféconds. La pensée “**phylogénétique**” trouve quant à elle ses racines dans les célèbres arbres évolutifs dressés dans la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle par Darwin et Haeckel. Cependant, c’est seulement avec Henning dans les années 1950 que la pensée “phylogénétique” s’est largement répandue, au travers de sa mise de pratique d’homologie dans l’interprétation des relations de parentés entre les taxons » (Chintauan-Marquier, 2010 ; Douzery et al., 2010 ; Hennig, 1965 ; O’Hara, 1997).

Étymologiquement, le terme phylogénétique est constitué de deux mots « *phylo-* issu du grec *phylon* (*tribu, race*) et *-genetikos* (*propre à la génération*) », qui implique une étude des relations d’évolution entre des groupes d’organismes (espèces, populations) basée sur la notion d’ « héritage » (Bailly, 1901).

La phylogénie était initialement formellement basée sur l’approche morphologique reposant sur la matrice de caractère observable. Suite au progrès de la biotechnologie, elle est maintenant basée sur l’approche moléculaire en s’appuyant sur l’alignement multiple de séquences, pour reconstruire l’histoire évolutive des êtres vivants. En effet, la phylogénie moléculaire reconstruit des relations de parenté entre unités évolutives, en se basant sur l’analyse comparative des séquences d’ADN ou de protéines. Le premier objectif est donc d’élaborer des arbres phylogénétiques à partir des gènes des organismes vivants en comparant leurs caractères moléculaires (Bonnin et Lombard, 2019 ; Lopez, Casane et Philippe, 2002).

#### **I.4.2. Méthodes de construction des arbres phylogénétiques**

Les différentes méthodes utilisées pour construire un arbre phylogénétique peuvent être catégorisées en deux : (i) les méthodes basées sur les distances et les méthodes basées sur les caractères ([www.labunix.uqam.ca](http://www.labunix.uqam.ca)).

Les méthodes basées sur la distance utilisent une matrice de dissimilarité, qui est obtenue à partir de la comparaison des paires de séquences. Il s’agit par exemple, la méthode d’Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGM) et la méthode du Neighbor Joining (NJ).

Les méthodes dites « caractères », reposent sur un ou plusieurs caractères à étudier dont les plus couramment utilisées sont les suivantes : la méthode du maximum de parcimonie (Maximum Parsimony), la méthode bayésienne et la méthode du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood, ML). La méthode du maximum de vraisemblance a été développée par Aldrich (1997) et Stigler (2007) et, est parmi les méthodes les plus communément utilisées à ce jour. C’est une approche probabiliste spécifique qui exige un modèle d’évolution en

examinant l'ordre des branchements et la longueur des branches d'un arbre en termes de probabilités (vraisemblance) ([www .bioinfo-fr.net](http://www.bioinfo-fr.net)).

Toutefois, toutes ces méthodes énoncées doivent être complétées par un bootstrapping (bootstrap) permettant de vérifier la robustesse et la fiabilité de l'arbre obtenu. Cette méthode consiste à relancer la construction de l'arbre phylogénétique de manière itérative et puis à comparer les résultats obtenus après 10, 100, 5000 répétitions. La valeur de bootstrap qui apparaît sur les branches, sur une échelle de 0 à 100%, indique le nombre de fois où cette branche a été trouvée au fil des répétition et permettra de juger ainsi de leur crédibilité ([www .bioinfo-fr.net](http://www.bioinfo-fr.net)).

## **I.5. Marqueurs moléculaires et diversités génétiques**

Le terme marqueur peut être appliqué à différent niveau selon le concept, la considération et le domaine d'application (Santoni *et al.*, 2000). En biologie évolutive, il est considéré comme une portion d'ADN noté « locus marqueur » par rapport à son emplacement physique bien défini (dans le génome), qui doit être stable d'un individu à l'autre, et sont par définition des caractères héréditaires (De Meeûs, 2012 ; Santoni *et al.*, 2000). Ce loci marqueur renseigne sur le génotype de l'individu qui le porte et/ou sur les génotypes des loci voisins permettant ainsi de détecter des polymorphismes existant au niveau des séquences des portions d'ADN.

Les marqueurs moléculaires ont été appliqués notamment dans le domaine de la cartographie génomique, de l'exploration de la diversité génétique et l'analyse phylogénétique (Grover et Sharma, 2016). En effet, différents marqueurs sont actuellement disponibles et qui peuvent être subdivisés en trois parties inégales (De Meeûs, 2012) : (i) les marqueurs cytoplasmiques (spécifique au génome mitochondrial ou au génome chloroplastique chez les plantes) qui sont utilisés principalement dans les études phylo-géographiques ou de metabarcoding ; (ii) les marqueurs nucléaires dominants (avec l'existence d'un allèle dominant et un allèle récessif) dont l'une des familles les plus connues correspond aux marqueurs RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA) ; et (iii) les marqueurs nucléaires codominants (avec la possibilité de structurer et de distinguer les génotypes homo- et hétérozygotes), dont les plus connues sont les isoenzymes (ou alloenzymes), les RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms), AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms), MLST (Multi-Locus Sequence Typing), SSCP (Sinle-Stranded Conformational Polymorphism), les microsatellites et enfin les marqueurs SNP (Single-Nucleotide-Polymorphism).

Les marqueurs SNP sont les plus utilisés actuellement avec le développement des technologies de séquençage à haut débit, qui permettent d'obtenir rapidement des milliers de marqueurs. Pour les études des relations phylogénétiques interspécifiques dans le genre

*Coffea*, les SNP sont maintenant largement utilisés (Charr *et al.*, 2020 ; Hamon *et al.*, 2017). En effet, l'étude phylogénétique des caféiers de Charr *et al.* (2020) et de Hamon *et al.* (2017), a montré la robustesse et la précision de ce type de marqueurs et son transfert aisé dans l'ensemble du genre *Coffea*. En outre, les marqueurs SNP ont été utilisés dans l'étude de variabilité des gènes et permettant ainsi d'établir des cartographies génétiques (Balfourier, 2006).

**Deuxième partie :**  
**MATÉRIELS ET MÉTHODES**

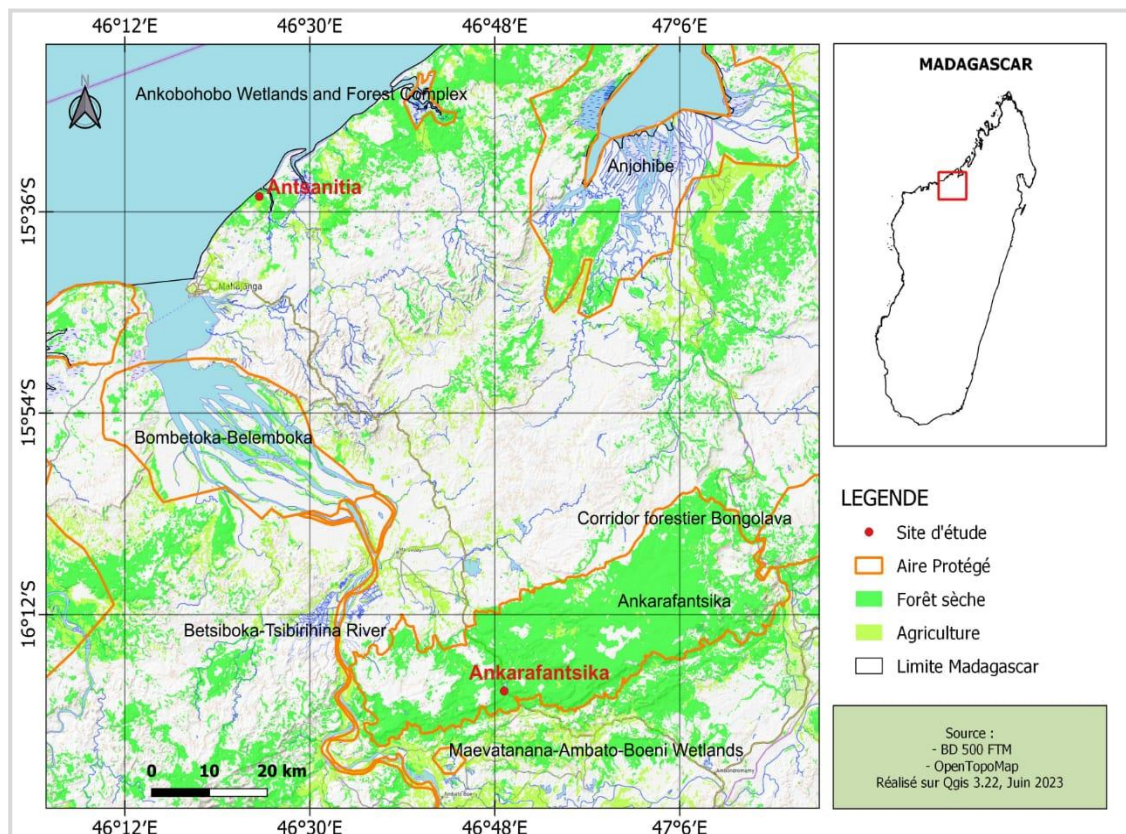
## II. Matériels et méthodes

### II.1. Présentation des sites d'études

Les études ont été menées dans la Région Nord-Ouest de Madagascar, Région Boeny. La Région Boeny appartient au domaine phytogéographique occidentale de Madagascar (Guillaumet et Koechlin, 1971). Elle est caractérisée par une végétation dense sèche associée à une physionomie des feuilles majoritairement décidues. Pour l'ensemble des végétations qui se trouvent dans cette région phytogéographique, l'eau est considérée comme le principal facteur limitant de leur développement (Guillaumet et Koechlin, 1971). Le climat de la Région Boeny est de type tropical sec, chaud et fortement influencé par la mousson (ONE, 2015).

En rapport avec la partie II.2.1.2., la présente étude a été menée dans deux sites différents, à savoir : le Parc National d'Ankarafantsika et la forêt d'Antsanitia.

La Carte 1 projette la situation géographique du Parc National d'Ankarafantsika et le village d'Antsanitia à Madagascar et au sein de la région Boeny. Les deux sites sont représentés par les points de couleur rouge sur la carte.



**Carte 1 : Localisation des deux principaux sites d'études**

Source : FTM (2016) modifiée par Bezandry (2023)

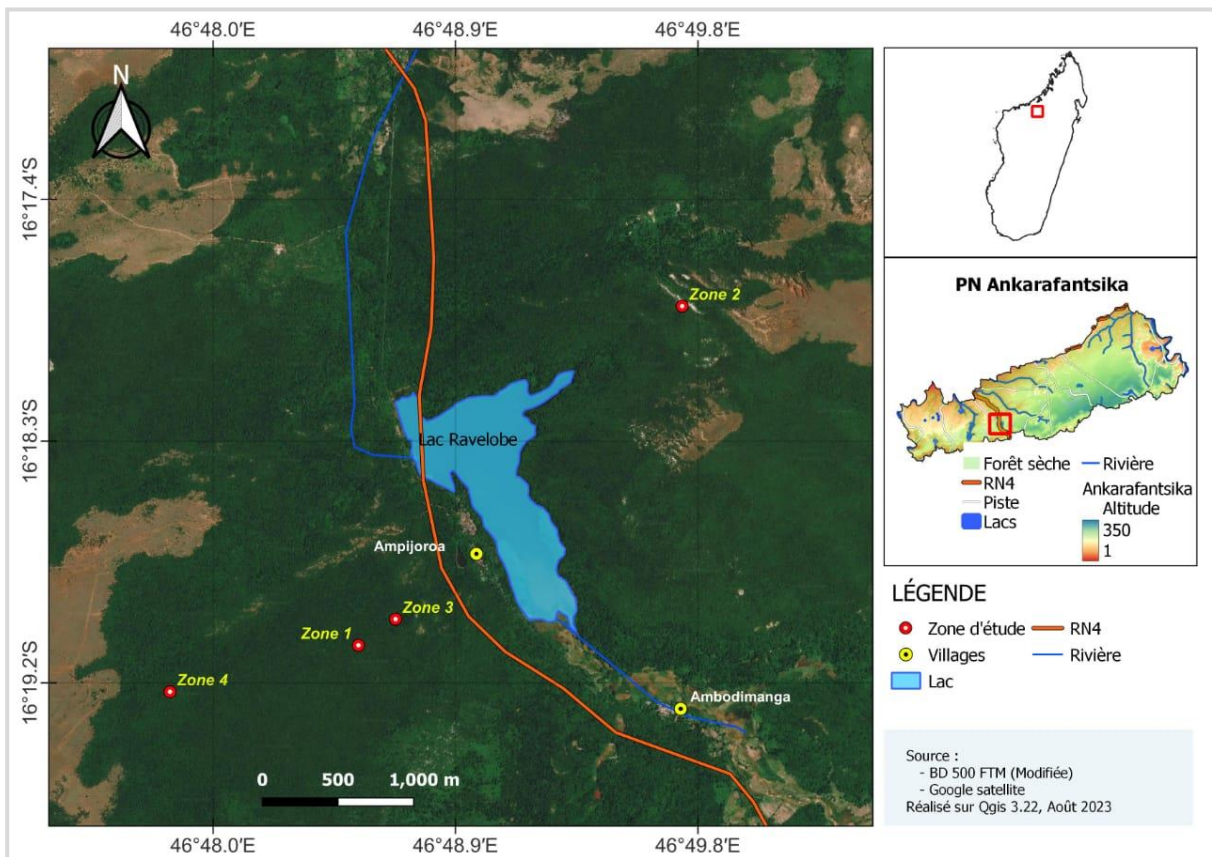
### II.1.1 Parc National d'Ankarafantsika (PNA)

Situé au Nord-Ouest de Madagascar, à cheval sur les districts de Marovoay et Ambato-Boeny, limité à l'Est par la rivière de Mahajamba et à l'Ouest par le Betsiboka, le Parc National d'Ankarafantsika comprend une formation des forêts primaires et secondaires s'étendant d'une surface de 136 513 Ha (MNP, 2023). Il est situé entre 16° 00' et 16° 20' de la latitude Sud et 46° 34' et 47° 17' de longitude Est, situé à 115 km au Sud de la ville de Mahajanga sur la route nationale RN4 reliant Antananarivo et Mahajanga.

D'après FAPBM (2020), le Parc National d'Ankarafantsika est reconnue comme : le site RAMSAR (zone humide) ; Zone clé pour la biodiversité, site Alliance zéro Extinction (AZE) ; et Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux (ZICO).

Au sein du PNA, la zone d'étude a été subdivisée en quatre (4) zones selon les résultats de notre prospection préliminaire en 2020, à savoir : zone 1, dans le jardin botanique A (JBA) ; zone 2, dans le jardin botanique B (JBB) ; zone 3, le long du circuit layon E (entre PM J50 à PM E00) ; et zone 4, le long de la piste menant vers Canyon (entre PM 650 à PM 900). Ces quatre zones ont été choisies selon la présence et le nombre d'individus présents des espèces étudiées. L'espèce *C. boinensis* est présente dans les zones d'étude 1 et 2, tandis que l'espèce *C. bissetiae* se trouve dans les zones d'étude 3 et 4 (Carte 2). Ces quatre (4) zones sont délimitées administrativement dans le fokontany ou *quartier* d'Ampijoroan'Ala, commune rurale de Marosakoa.





**Carte 2 : Localisation et subdivision des zones d'études au sein du PNA**

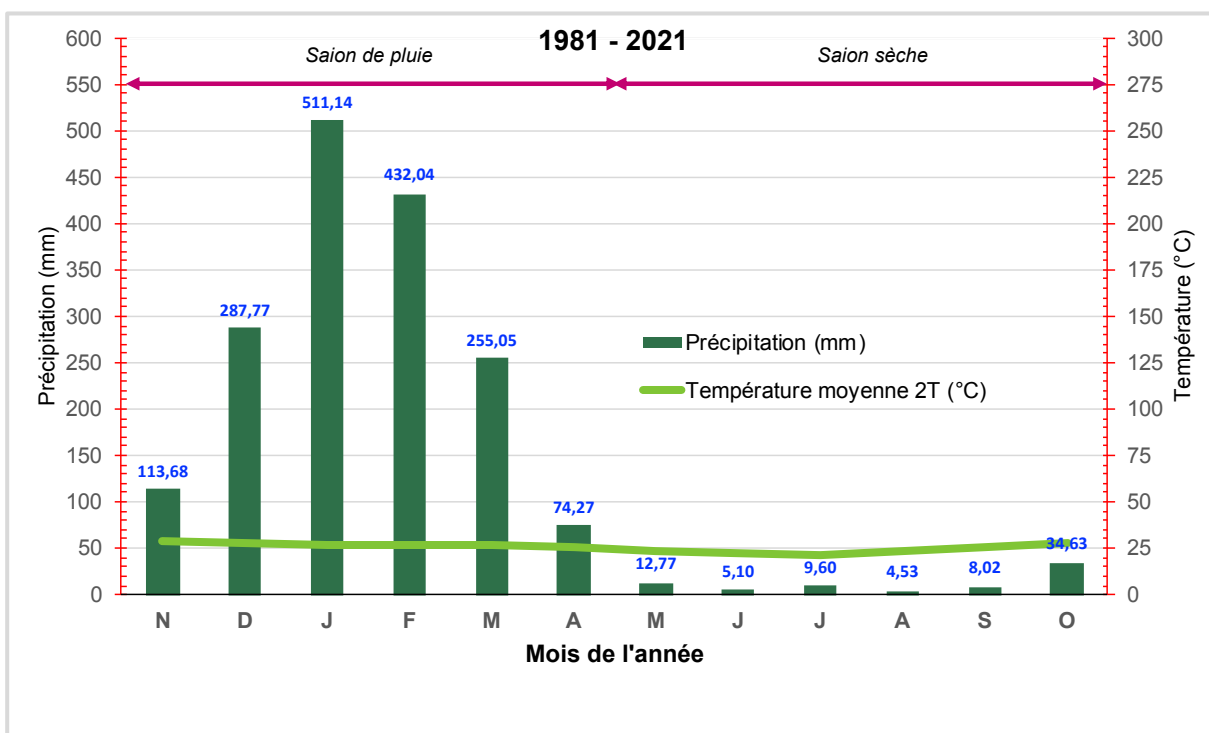
Source : FTM (2016) modifiée par Bezandry (2023).

### II.1.1.1. Climat : pluviométrie et température

La Région Boeny appartient à la zone topo-climatique sèche fortement influencée par la Mousson. Le diagramme ombro-thermique de Gaussen illustré sur la Figure 12 ci-dessous montre que PNA présente deux saisons bien distinctes :

- **Une saison pluvieuse (Asara)** de six mois, allant de Novembre à Avril et avec un pic de précipitation supérieur à 500 mm en Janvier. Généralement, les précipitations se concentrent entre le mois de Janvier et le mois de Mars. Durant cette période, la température moyenne varie faiblement entre 26 et 27°C. La température la plus chaude, 28 à 29 °C, est situé entre les mois d'Octobre et Décembre.
- **Une saison sèche (Maintany)** allant de Mai à Octobre avec une précipitation allant de 5 (Août) à 13 mm (Mai). Durant cette saison, la température moyenne varie de 22 à 26°C dont les mois les plus froids sont Juin (22,1°C) et Juillet (21,8°C).

Le mois d'Avril et Octobre sont considérés respectivement comme intersaison entre la saison pluvieuse à sèche et la saison sèche à pluvieuse.



**Figure 12 : Diagramme ombro-thermique de Gausse d'Ankarafantsika (1981-2021)**

Source : Nasa (2021)

### II.1.1.2. Pédologie

Trois (3) des six (6) formations pédologiques qui ont été identifiées dans la Commune de Marosakoa sont présentes dans le PNA, et décrites dans le

Tableau 2 ci-dessous.

**Tableau 2 : Formations pédologiques du PNA (PAGE et GIZ, 2018)**

Formation pédologique	Appellation locale	Fertilité	Superficie (Ha)
Sables roux	Tany mena, tany fasehana	Stérile	141
Sol d'apport peu évolué avec phase humifère	Jia-pasika, jia-mavo, jia-mena, jian-domoine, tany mainty	Fertile	40 867
Sol ferrugineux tropical rouge, brun ou jaune sur basalte, roche basique ou juxtaposition	Tany mena	Fertile	564

Les trois autres formations pédologiques sont les suivantes : le sol ferrugineux tropical rouge ou jaune regosolique, le sol hydromorphe organique et le sol alluvial (gley ou pseudogley ; PAGE et GIZ, 2018).



Le sol sableux du PNA provient de la dégradation de la roche mère et ce qui explique la facilité de l'érosion à la fois plus rapide et plus grave lorsqu'il est dénudé.

### **II.1.1.3. Flore et végétation**

Le PNA abrite sept (7) types de milieux naturels très variés tels que les forêts denses sèches sur sable, les forêts ripicoles, les fourrés xérophiles, les forêts marécageuses, les raphières, la formation de transition forêt-savane et les lacs permanents (PAGE et GIZ, 2018). Ces différents types de milieux peuvent être regroupés en trois (3) types d'écosystèmes : les forêts denses sèches, les savanes arborées et les milieux marécageux (FAPBM, 2020).

Cette végétation, typique des habitats de l'écorégion Ouest de Madagascar, est constituée environ de 830 espèces végétales qui peuvent être regroupées en 443 genres et 111 familles avec un taux d'endémisme de 90%. Les familles des Fabaceae, Rubiaceae, Poaceae et des Euphorbiaceae sont les mieux représentées (PAGE et GIZ, 2018).

### **II.1.1.4. Cadre humain**

Les communes riveraines comptaient environ 70 000 habitants en 2010 et représentés par dix-huit (18) groupes ethniques. La population dominante est représentée par les groupes ethniques suivants : Sakalava, Sihanaka, Tsimihety, Betsimisaraka, Betsileo, Merina et Antandroy (MNP, 2016). Par ailleurs, environ 110 000 habitants vivant à l'intérieur et aux alentours du PNA bénéficient des avantages directs des services écosystémiques procurés par l'aire protégée, entre autres, l'irrigation des plaines rizicoles de Marovoay et les zones périphériques jusqu'à Soalala et Besalampy (FAPBM, 2020).

Les principales activités pratiquées par la population riveraines sont l'agriculture (la riziculture de bas-fonds, cultures pluviales et/ou sèches etc.), l'apiculture, le collecte des produits forestiers, la pêche, la chasse et l'élevage ; avec des productions agricoles essentiellement le riz, le manioc, l'arachides, le maïs, le coton et le tabac (MNP, 2016).

Outre les pratiques agricoles, chaque ethnie développe leurs propres pratiques culturelles, organisations sociales et activités singulières. Ces différentes pratiques ont des impacts négatifs ou positifs sur le PNA.

### **II.1.1.5. Pressions et menaces**

Basé sur la gestion antérieure du Madagascar National Parks (MNP) sur le suivi de pression au sein du Parc, les feux de brousses, le défrichement pour la conquête de nouvelles terres de culture, les collectes de produits non ligneux tels que Maciba ou *Discorea maciba*, la coupe illicite de bois et de produits secondaires, la divagation sauvage de bétail, le piégeage et la chasse des lémuriers, la prolifération des espèces envahissantes comme le jacinthe d'eau, la pêche illicite aux filets au niveau des lacs permanents, la carbonisation pour la

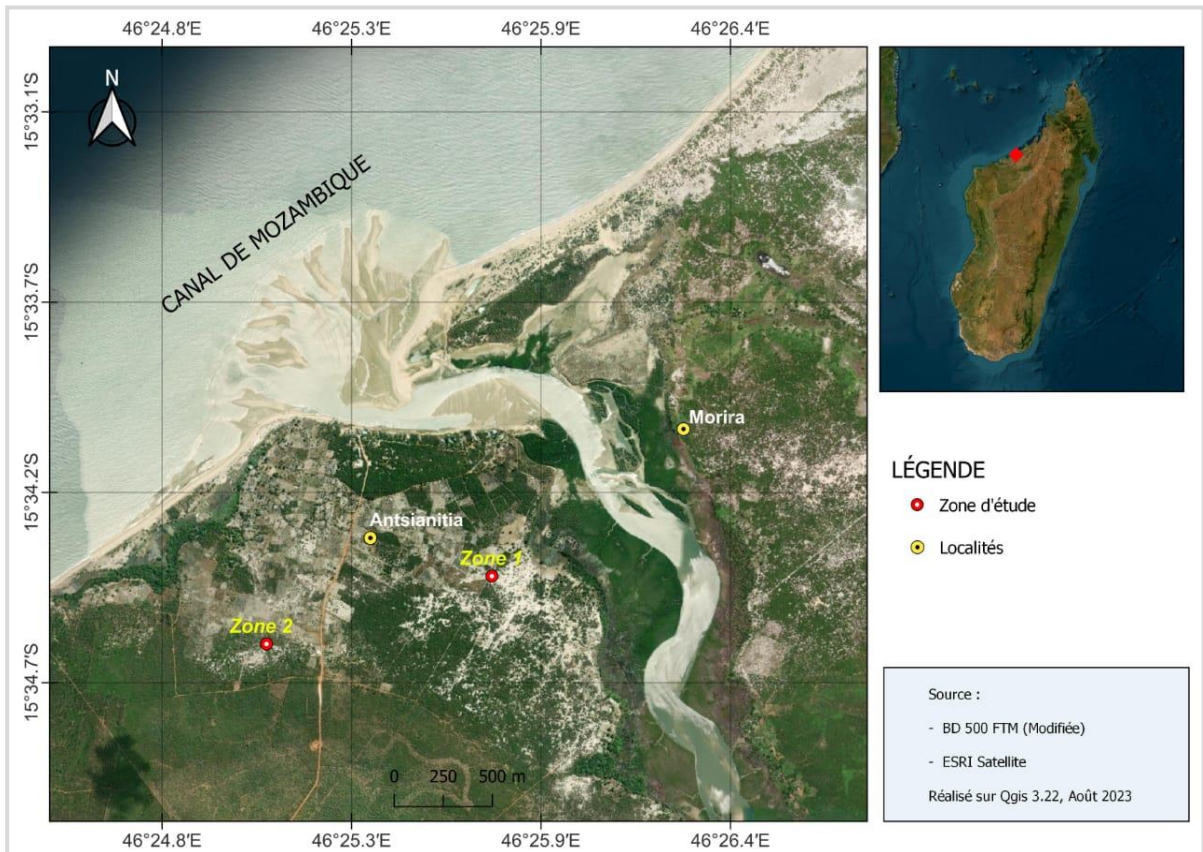
production de charbon, l'exploitation minière et l'occupation humaine ont été identifiés comme les principales pressions historiques et actives du PNA (FAPBM, 2020 ; MNP, 2016 ; PAGE et GIZ, 2018).

### **II.1.2. Forêt d'Antsanitia**

Situé au Nord-Ouest de Madagascar, dans la Région Boeny, district de Mahajanga II et commune rurale de Belobaka, le site Antsanitia comprend une formation de forêt et/ou de savane littorale dégradée sur le sable. Elle faisait partie du Domaine Forestier National (DFN) de la Région Boeny, institué comme une « Reserve forestière et périmètre de reboisement » par l'arrêté N°474-DOM du 18 Février 1955 TN°784-BR, et occupant une superficie officielle de 1 385 Ha (ONE, 2015).

Le site Antsanitia se localise géographiquement entre 15°33' à 15°35' de la latitude Sud et 46°24' à 46°26' de longitude Est, et situé à 16 Km de l'aéroport Ambovo (Carte 3). Le fokontany "quartier" d'Antsanitia comprends trois (3) villages : Antsanitia, Belamoty et Ankabokakely.

La zone d'étude a été subdivisée en deux (2) zones selon les résultats de notre prospection préliminaire en 2020, à savoir : zone 1 et 2, situées respectivement à l'Est et à l'Ouest de la principale route menant vers Antsanitia (Carte 3). Les espèces *C. ambongensis* et *C. bissetiae* se trouvent dans ces deux zones.



**Carte 3 : Localisation et subdivision des zones d'études à Antsanitia**

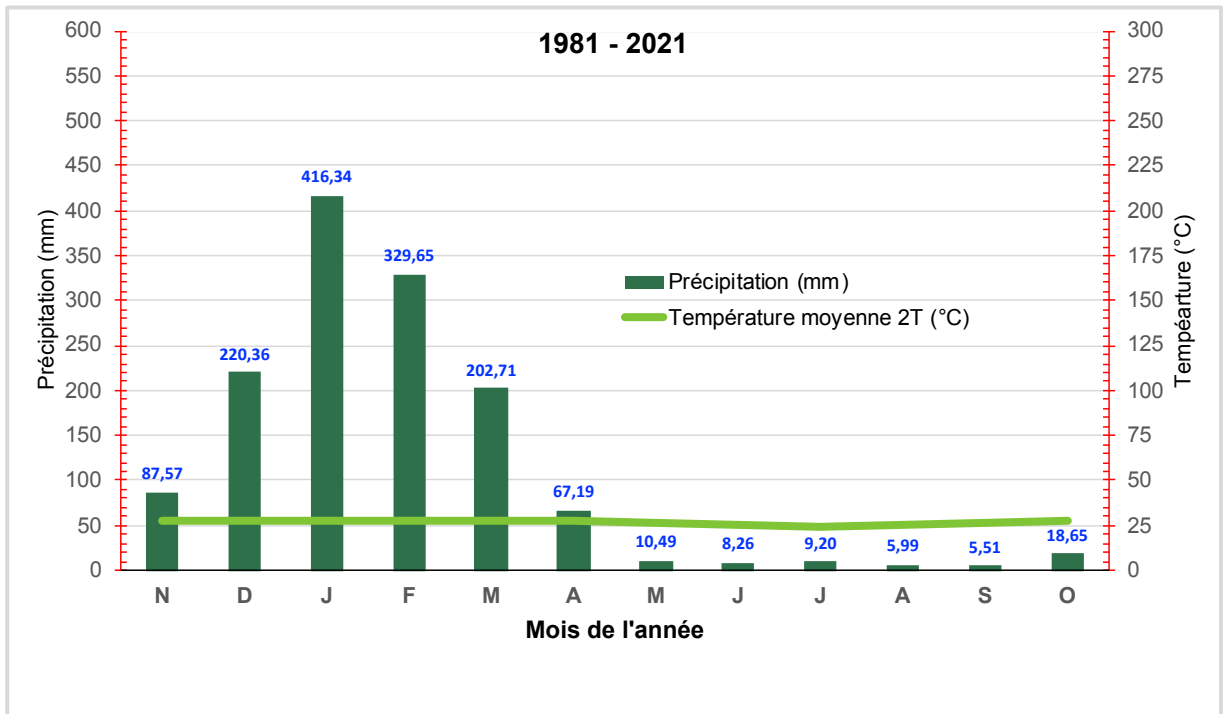
Source : FTM (2016) modifiée par Bezandry (2023).

### II.1.2.1. Climat : pluviométrie et température

Le diagramme ombro-thermique de Gaussen illustré sur la Figure 13 montre que le site présente deux saisons bien distinctes sous la dépendance de la Mousson :

- **Une saison pluvieuse (Asara)** de cinq mois, allant de Novembre à Avril et avec un pic de précipitation supérieur à 400 mm en Janvier. Les précipitations se concentrent régulièrement entre le mois de Janvier au mois de Mars. Durant cette période, la température moyenne est de 27°C. Les mois d'Octobre et Décembre sont les mois les plus chauds de l'année, avec une température qui varie légèrement entre 27 à 28°C.
- **Une saison sèche (Maintany)** allant de Mai à Octobre avec des précipitations allant de 6 (Septembre) à 10 mm (Mai). Durant cette période, la température moyenne varie de 24 à 26°C dont les mois les plus froids sont Juillet (24,5°C) et Août (24,9°C).

Le mois d'Avril et Octobre sont considérés respectivement comme intersaison entre la saison pluvieuse à sèche et la saison sèche à pluvieuse.



**Figure 13 : Diagramme ombro-thermique de Gausson d'Antsanitia (1981-2021)**

Source : Nasa (2021)

### II.1.2.2. Flore et végétation

La zone forestière à Antsanitia est soumise à la responsabilité des VOI « TARATRA » du village, délégué par la Direction Régionale de l'Environnement et Forêt (DREF) et le ministère tutelle, pour une gestion durable des ressources forestières (Mandimbiarimanga, 2016).

La végétation d'Antsanitia appartient à la zone éco-floristique occidentale de basse altitude (0 à 800m) de Madagascar. Elle est influencée par des facteurs pédologiques et topographiques. Le site est caractérisé par trois de formations végétales (Tomboanona, 2017) :

- Littorale, qui est typique des formations halophiles et mangroves à dominance de *Cerriops tagal* Perr., *Avicennia marina* Vierh., *Rhizophora mucronata* Lam.
- Savane arbustive, composée principalement par des espèces ligneuses des *Arecaceae* (*Bismarckia nobilis* Hilderbr&H. Wendendl, *Hyphaene coriacea* Gaertn) et des *Poaceae* (*Aristida rufescens* Steud, *Heteropogon contortus* L., *Hyparrhenia rufa* Stapf).
- Forêt dense sèche typique de l'Ouest, composée par des espèces particulièrement adaptées à la sécheresse. La forêt est constituée des petits arbres avec de faible diamètre et perdent leurs feuilles en saison défavorable, telles que les espèces de *Strychnos decussata* Gilg. et de *Pachypodium*

*rutenbergianum* Vatke. (pachycaulie). Ce type de formation se développe sur des sols ferrugineux, sur des sables blancs et sur des dunes.

### **II.1.2.3. Pédologie et hydrographie**

Deux (2) types de sols peuvent être rencontrés à Antsanitia : sols à texture sablo-argileuses prédominé par type de formation végétale primaire ou secondaire et sols à texture sablo-limoneuse. Concernant le réseau hydrographique, le site est traversé par la rivière Morira sur la partie Nord-Est du village. Et elle se déverse dans le canal de Mozambique (Mandimbiarimanga, 2016).

### **II.1.2.4. Cadre humain**

Le fonkontany d'Antsanitia compte environ 621 habitants avec 213 ménages en 2016. La structuration de la population est cosmopolite et prédominée par le Sakalava avec une cohabitation avec d'autres ethnies de Madagascar dont les Tsimihety, les Betsileo, les Antalaotra et les Merina (Mandimbiarimanga, 2016).

La grande majorité des villageois sont des pêcheurs et cette activité constitue la principale source de revenus de la population locale où s'ajoute l'activité touristique. La population riveraine pratique également d'autres activités telles que l'agriculture, notamment la riziculture (seulement en saison des pluies, ce qui implique une seule récolte par an), la plantation d'Anacardier, la culture de manioc, des brèdes et d'autres cultures vivrières. On y trouve également de l'élevage (bovin et volailles) et d'artisanat (Mandimbiarimanga, 2016).

### **II.1.2.5. Pressions et menaces**

En se référant au rapport de ONE (2015), les principales pressions pesant sur la biodiversité au sein de la Région Boeny sont les espèces envahissantes, les espèces introduites et l'exploitation illicite.

D'après notre observation au cours de la réalisation de cette étude, l'installation humaine ou l'extension du village, le défrichement, la carbonisation par des coupes illicites et la conversion des couvertures forestières en terrain de culture constituent les principales pressions et menaces au sein et à la zone périphérique du village d'Antsanitia. La situation est devenue plus alarmante à chaque nouvelle mission sur le terrain.

## **II.2. Matériels**

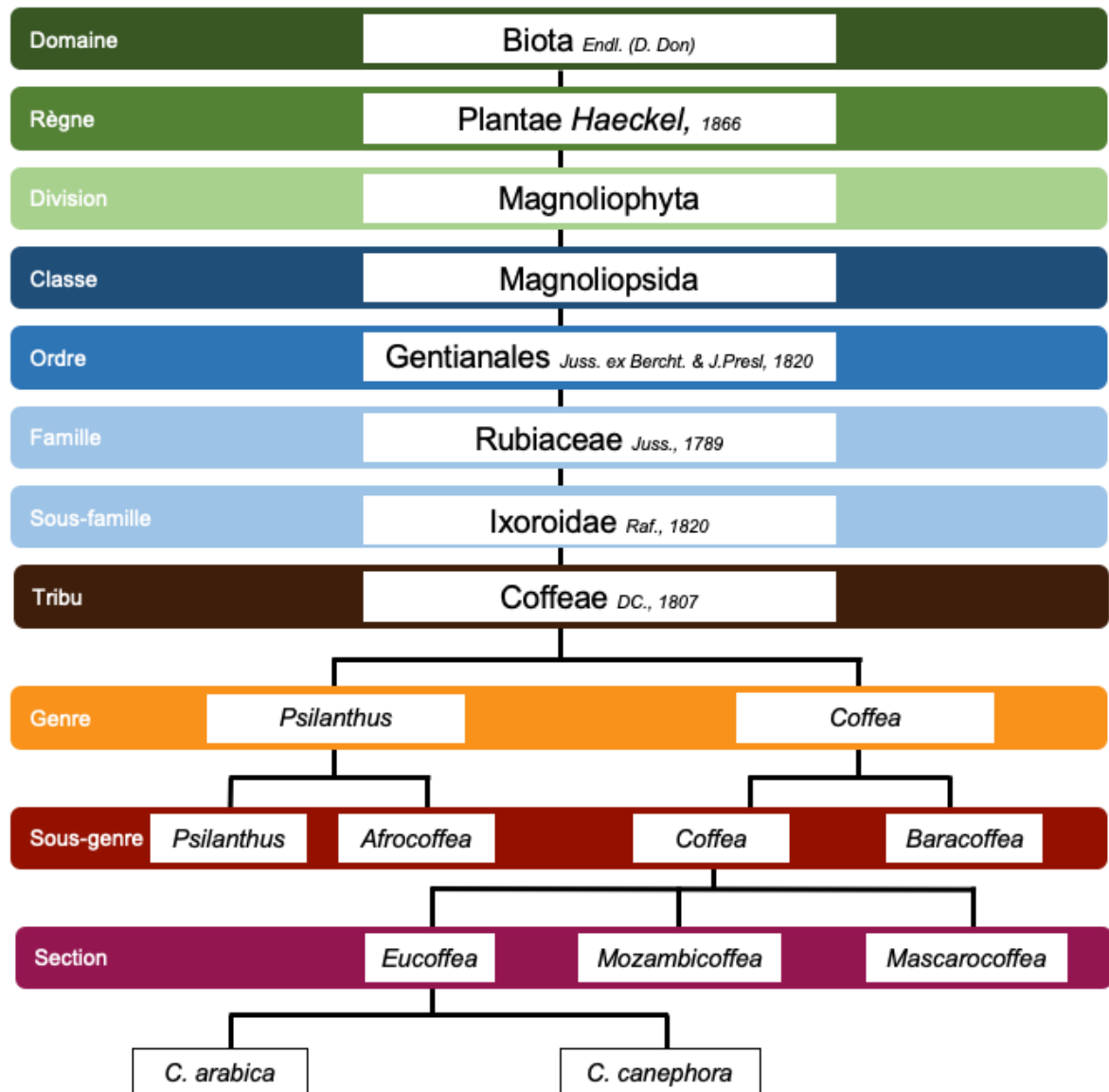
Outre les sites d'études, trois (3) types de matériels ont été utilisés lors de la réalisation de cette étude, à savoir : les matériels biologiques, de terrains, et de laboratoires. Cette partie est consacrée à la description de ces matériels.

### **II.2.1. Matériels biologiques**

Le matériel biologique est composé de trois (3) espèces végétales du genre *Coffea*, groupe *Baracoffea* (Davis et Rakotonasolo, 2008) de la famille des Rubiaceae : *Coffea ambongensis* Leroy ex Davis & Rakotonasolo (AMB), *Coffea bissetiae* Davis & Rakotonasolo (BIS) et *Coffea boinensis* Davis & Rakotonasolo (BOI).

#### **II.2.1.1. Systématique du groupe *Baracoffea***

Au sein du genre *Coffea*, il existe de multitude de classification adoptée par les botanistes depuis sa création. Ces différentes classifications sont décrites dans l'annexe 1 (voir la partie : III.1). La classification de Bridson et Verdcourt (1988), présentée sur la Figure 14, est la plus largement utilisée d'entre elles. Dans la présente étude, nous avons choisi la classification actualisée de Davis *et al.* (2011) qui place les *Baracoffea*, y compris nos trois (3) espèces, comme un groupe séparé des autres espèces du genre *Coffea*, « l'alliance des *Baracoffea sensu* Davis et Rakotonasolo (2008) » des espèces de caféiers de Madagascar. Les noms de l'ancienne classification : *Eucoffea*, *Mozambicoffea* et *Mascarocoffea* ont été utilisés pour la bonne compréhension de la zone de distribution géographique des caféiers sans tenir compte de sa signification d'un point de vue taxonomique.



**Figure 14 : Classification hiérarchique du genre *Coffea***

Source : Bridson et Verdour (1988)



### II.2.1.2. Choix des espèces

Les trois espèces étudiées sont naturellement distribuées dans deux sites différents dans la région Boeny, à l'Ouest de Madagascar : la forêt d'Antsanitia et le parc national à Ankafarafantsika. Elles ont été choisies selon plusieurs critères, par le fait que ces espèces présentent les caractéristiques générales communes avec les autres espèces du groupe de *Baracoffea*, telles que la caducité des feuilles et la floraison terminale, d'une part ; et d'autre part, par l'emplacement et l'accessibilité de ces sites par rapport à la ville de Mahajanga.

### II.2.1.3. Caractéristiques générales du groupe *Baracoffea*

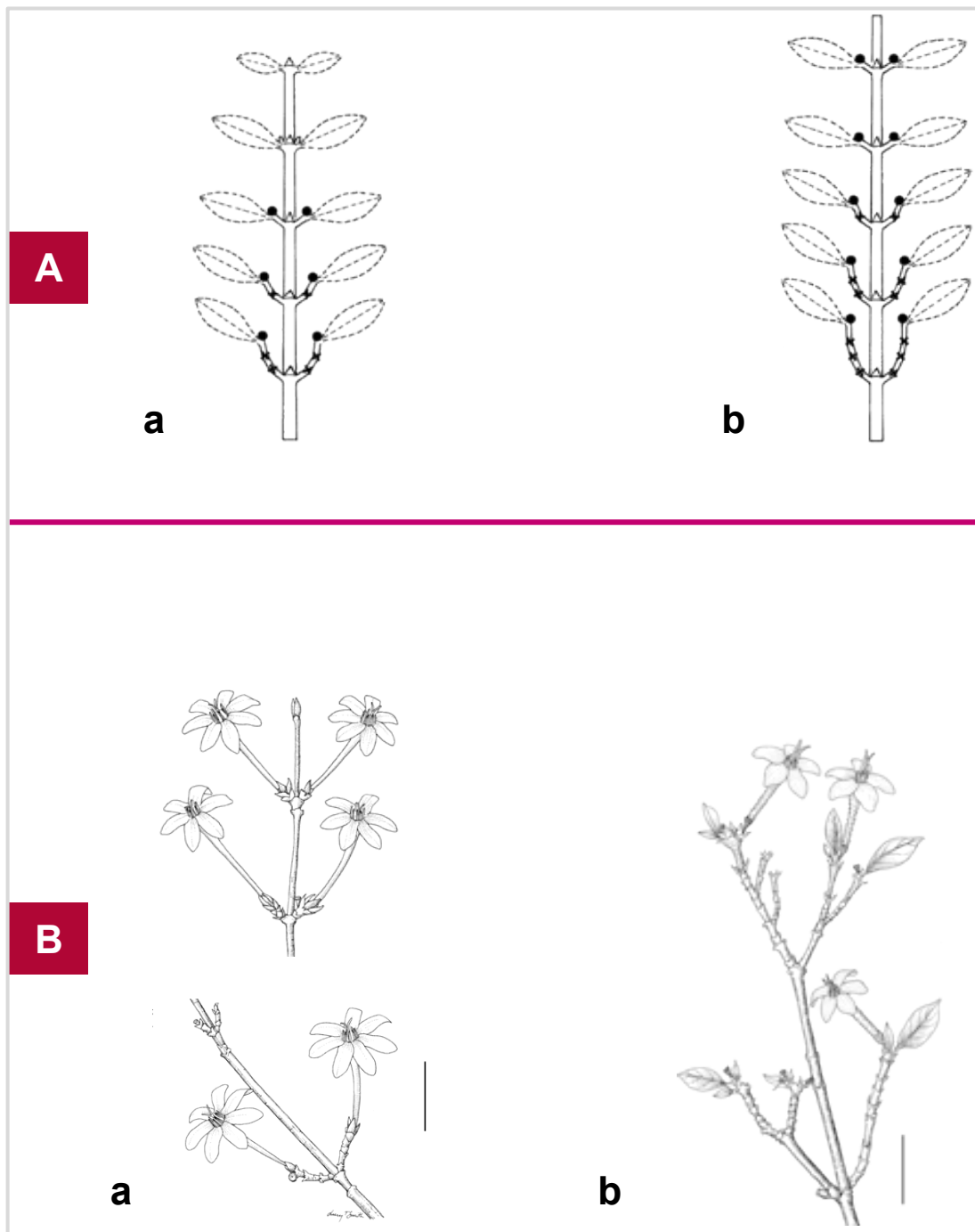
Les espèces du groupe *Baracoffea* sont généralement des arbustes ou des petits arbres, d'un tronc unique à multi-tronc, de 1 à 6 m de haut, avec un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) allant jusqu'à 5 cm (Davis *et al.*, 2005).

Les feuilles sont caduques et présentent des domaties situées sur la surface adaxiales des feuilles, habituellement au point de l'intersection entre la nervure principale et les nervures secondaires ou parfois entre les nervures secondaires et les nervures tertiaires (Davis et Rakotonasolo, 2008).

D'après Davis et Rakotonasolo (2008), les inflorescences sont initialement axillaires et se transforment en inflorescences terminales, par une activité méristématique saisonnière renouvelée (Figure 15A-a et b), qui après plusieurs saisons de floraison elles deviennent généralement un brachyblaste (ou une courte pousse condensée). Cette courte pousse condensée porte soit une inflorescence [uniflore (Figure 15B-a) ou appariée (Figure 15B-b)] ou de feuilles. L'inflorescence terminale s'observe la plus souvent sur un brachyblaste qui a déjà porté des inflorescences (Davis et Rakotonasolo, 2008).

Les graines des espèces du groupe *Baracoffea*, comme toutes autres espèces du genre *Coffea*, possèdent un endocarpe dur présentant une invagination ou sillon « cofféenne » ventrale profonde sur la surface adaxiale (Davis *et al.*, 2007 ; Robbrecht, 1981 ; Robbrecht et Puff, 1986). Les fruits des espèces du groupe *Baracoffea* contiennent des « graines de café *sensu Coffea* » mais avec des variations plus régulières d'un point de vue de la taille et la forme que chez les autres espèces de *Coffea* (Davis et Rakotonasolo, 2008).





**Figure 15 : Inflorescence terminale des *Baracoffea***

**A** : a : Première saison de floraison, et b : Deuxième saison de floraison avec le même processus. **B** : a : Inflorescences appariées aux niveaux des pousses courtes qui ont déjà porté des inflorescences ou non chez les *C. ambongensis*, et b : Inflorescences uniflores chez les *C. bissetiae*. Les cercles, les croix et les triangles représentent respectivement les fleurs, l'activité saisonnière des méristèmes latéraux et les stipules ou l'apex des pousses.

Source : Davis et Rakotonasolo (2008)

#### II.2.1.4. Description des espèces étudiées (*sensu* Davis et Rakotonasolo, 2008)

- ***C. ambongensis* Leroy A.P. Davis & Rakotonas : AMB**

Ce sont des arbustes ou petits arbres, à multi-troncs, généralement bien ramifié, avec 3-5 m de haut, de DHP 0,5 à 4 cm. Les rameaux ont de diamètre allant de 4 à 5,5 mm avec des pousses saisonnières régulièrement aplaties, de 1,7 à 4 mm de diamètre et de couleur verte ou brune. Les feuilles sont stipulées et pétiolées et légèrement pubescentes (environ 0,2 mm de long) : pétioles de 1,2 à 2 cm de long ; limbe cordé ou rarement ovale (observé que sur les jeunes feuilles) de 8 à 8,5 cm de long, 4,2 à 7 cm de large ; base cordée à sub-cordée ; bord cilié, poils de 0,1 à 0,2 mm ; apex largement aigu à obtus. Inflorescence de 11,5 à 16,3 mm de long, corolle en forme d'entonnoir de 4,4 à 4,8 cm de long, de couleur blanche, pubescente (poils de 0,4 à 0,5 mm de long) ; à tube corollaire de 3,1 à 3,7 cm de long ; filaments de 0,2 à 0,5 mm de long ; style de 3,4 à 4,1 cm de long. Les fruits sont de formes obovoïdes à plus ou moins piriformes, glabre, absence de pédicelle (ou fruit sessile). Ils sont de couleur jaune ou jaune-rouge lorsqu'ils sont mûrs. Les graines sont de formes elliptiques ou obovale, légèrement invaginées, de couleur brun clair lorsqu'elles sont sèches.

*C. ambongensis* se distribue dans l'Ouest de Madagascar, dans la province de Mahajanga, du district de Mahajanga II (Ambongo) et du district de Soalala (Boina). Elle est présente dans la forêt littorale et arbustive, saisonnièrement sèche et sur le sable blanc de 0-30 m d'altitude. Sa phénologie est imparfaitement connue, avec un cycle de floraison/fructification probablement entre le mois d'Octobre et Mars.

- ***C. bissetiae* A.P. Davis & Rakotonas: BIS**

C'est un arbuste ou petit arbre (mono- ou multi-tronc), bien ramifié, 2 à 3 m de haut, avec dhp 1 à 5 cm. Les rameaux ont 2 à 3 mm de diamètre, couleur gris à bruns, avec une pousse saisonnière cylindrique à légèrement aplatie. Les feuilles sont stipulées et pétiolées : pétiole de 1,4 à 2,3 mm de long ; limbe elliptique à ovale ; base à arrondie ; bord cilié ; et apex brusquement acuminé ou rarement aigu. L'inflorescence est de 5 à 6,4 mm de long. Fleurs 5-mères ; pédicelle de 1 à 1,5 mm de long ; calice, 0,2 à 0,3 mm de long ; style 2,2 à 2,4 cm de long. Le fruit est pubescent (recouvert de poils, de 0,1 à 0,3 mm de long), comprimé latéralement (0,6 à 0,8 de long et de large), bilobé (didyme). Les graines sont elliptiques (5,3 à 6,2 mm et 4,4 à 5,3 mm de long et large respectivement), à invagination ventrale principale non ramifiée et de couleur brun blanchâtre à l'état sec.

*C. bissetiae* se distribue sur la côte Ouest de Madagascar, dans la province de Mahajanga, du district de Marovoay, Mahajanga II et Boriziny. Elle se croit dans de type d'habitat de forêt saisonnièrement sèche et caducifoliée, sur de sable ou sols latéritiques et de 10 à 240 m d'altitude.

- **C. boinensis A.P. Davis & Rakotonas : BOI**

Petit arbre monocaule (ou à tige unique), généralement bien ramifié, de 3 à 6 m de haut et de DHP 6 à 8 cm. Les branches ont de diamètre allant de 1 à 3 mm de diamètre, de couleur gris ou bruns comportant une pousse saisonnière aplatie de 2,5 à 3,5 mm de diamètre de couleur verte à brune. Les feuilles sont stipulées et pétiolées : pétiole légèrement pubescent (recouvert de poils blanc de 0,2 à 0,3 mm de long) ; limbe deltoïde à largement deltoïde, cordé ou parfois ovale à elliptiques de 5,5 à 10 cm de long et de 3,4 à 6,5 cm de large ; la base de la feuille est de forme tronquée à sub-cordée ; apex aigu à largement aigu ; et surface adaxiale. Inflorescence de 12,2 à 16,5 mm de long. Le fruit est de forme obovoïde à pyriforme ou turbiné, de 1,8 à 2,7 cm de long et de 1,9 à 2,5 cm de large. Il est de couleur jaune-vert à jaune à maturité. Les graines sont de formes elliptiques à obovales, avec invagination ventrale, de couleur marron clair à l'état sec.

*C. boinensis* est présente sur la côte Ouest de Madagascar, dans la province de Mahajanga, du district de Marovoay et limité au Parc National d'Ankarafantsika. Elle est présente dans la forêt caducifoliée saisonnièrement sèche et ayant comme substrat le sable blanc de 170 à 210 m d'altitude.

## II.2.2. Matériels de terrain

Pour bien mener les travaux de terrain, différents outils ont été utilisés en fonction des objectifs poursuivis. Le Tableau 3 suivant présente les matériels qui ont été utilisés au cours de la réalisation de l'étude dans nos deux (2) sites.

**Tableau 3 : Matériels utilisés sur terrain**

MATERIELS	UTILISATIONS
GPS	Enregistrement les coordonnées géographiques
Flags, Markers et corde	Marquage et affaissement des individus (ou pieds) des espèces étudiées
Pied à coulisse électronique et mètre ruban	Mesures les traits architecturaux quantitatifs au niveau des appareils végétatifs, les feuilles et les graines
Stylos fins	Représentation graphique des traits architecturaux qualitatifs
Fiche de notes	Prise des notes
Appareil photo reflex et Smartphone	Prise de photos
Enveloppes papiers, bocaux et silicagel	Séchage et conservation des feuilles depuis le terrain jusqu'à leur utilisation dans le laboratoire
Balance électronique haute précision	Pesée des feuilles et des graines
Scanner	Scan des feuilles pour un éventuel calcul de surface foliaire

### II.2.3. Matériels de laboratoire

Les différents matériels listés dans le Tableau 4 suivant ont été utilisés lors de la réalisation des travaux de laboratoire au sein de l'UMR DIADE de l'IRD Occitanie à Montpellier, France.

**Tableau 4 : Matériels utilisés dans le laboratoire**

MATERIELS	UTILISATIONS
Kit d'extraction « Qiagen, Dneasy Plant Mini Kit »	Extraction des acides nucléiques selon le protocole suivant : <a href="https://www.qiagen.com/">https://www.qiagen.com/</a>
Spectrophotomètre « NanoDrop » Thermofisher	Mesure et analyse de l'absorbances des acides nucléiques ; Analyses de la qualité et concentration des acides nucléiques.
Centrifugeuse de paillasse pour tube Eppendorf (1,5ml)	Sédimentation du matériel en suspension
Mortier et pilon	Broyage du matériel végétal (feuilles sèches)
Bain-marie de 65°C	Mise à température du tampon d'extraction
Tube type « Eppendorf » de 1,5 et 2 ml	Manipulation, traitement, arrangement et stockage de liquides extraits
Pipettes de 1ml, 100 µl et 10 µl	Mesure avec précision de liquides

## II.3. Méthodes

Les différentes approches méthodologiques qui ont été mises en œuvre pour atteindre les différents objectifs de l'étude sont présentées dans cette partie. Elles concernent la phase préliminaire de l'étude, les travaux de terrain en adoptant les méthodes appropriées de chacun des objectifs poursuivis, les travaux de laboratoires à l'IRD UMR DIADE et les méthodes de traitement et d'analyses des données acquises (Figure 16).

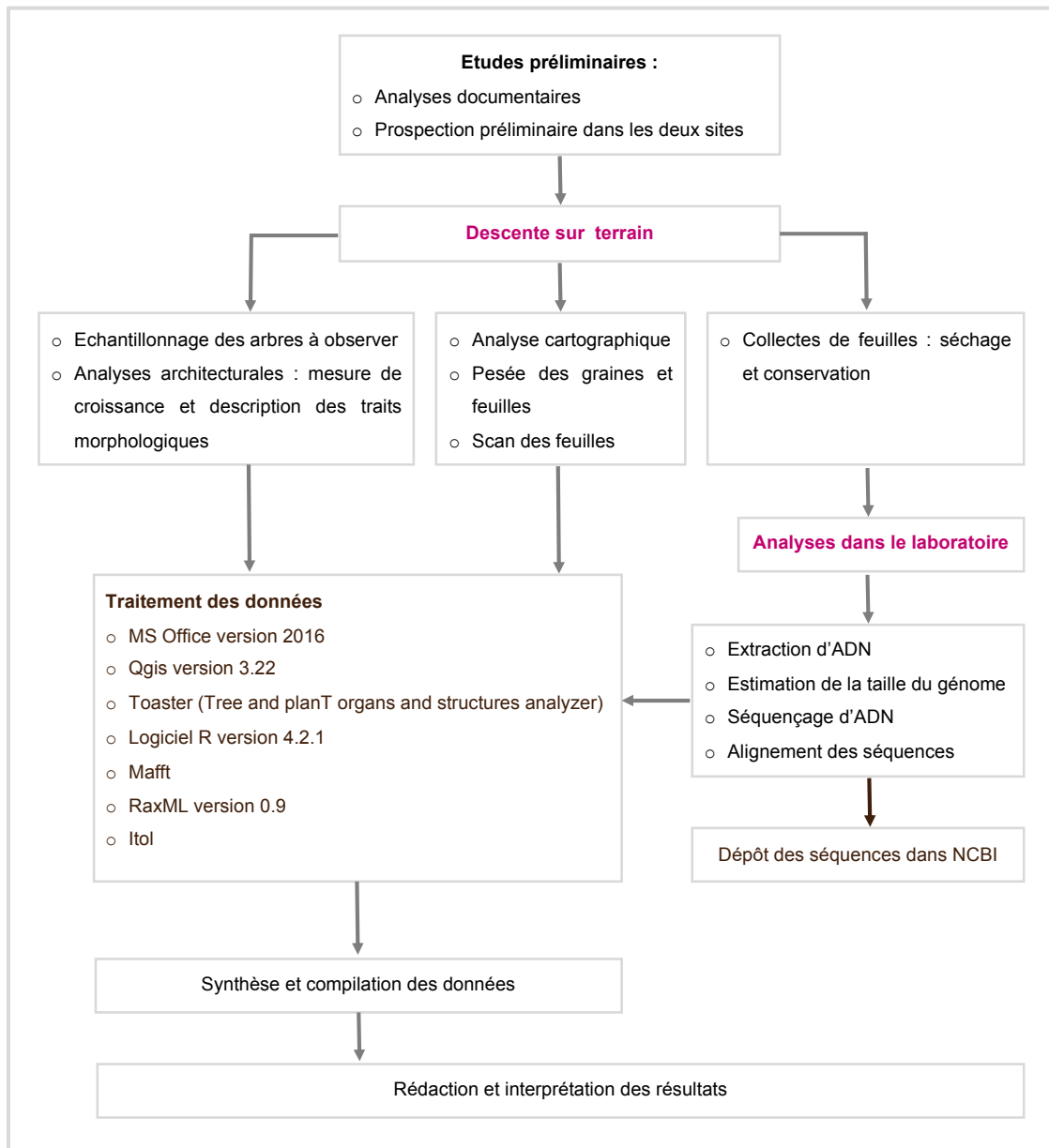


Figure 16 : Approches méthodologiques de l'étude

## **II.3.1. Études préliminaires**

### **II.3.1.1. Analyses documentaires**

Diverses ressources ont été consultées au cours de la réalisation de cette étude afin de collecter le maximum d'information à propos des caféiers de Madagascar, de la biologie évolutive, de l'architecture végétale et de l'écologie végétale. Les sites web suivant ont été décisifs pour la collecte des informations en ligne :

- Tropicos (<http://legacy.tropicos.org>), pour la vérification des noms binomiaux des espèces végétales ;
- Wild Coffee Species Database "WCSDB" (<http://publish.plantnet-project.org>). Ce site fournit des informations concernant l'identification, la morphologie, les composants biochimiques, la diversité génétique et la séquence d'ADN des caféiers (Guyot *et al.*, 2020) ;
- Global Biodiversity Information Facility "GBIF" (<https://www.gbif.org>). Le site nous a été utile particulièrement pour la détermination des zones d'occurrence des espèces de caféiers dans le monde ;
- Inaturalist "iNaturalist" (<https://www.inaturalist.org>), pour compléter la description des traits morphologiques via des photos disponibles sur le site,
- National Center for Biotechnology Information "NCBI" ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)), pour collecter et déposer des données moléculaires. Ce site a été créé en 1988 pour développer des systèmes d'information pour la biologie moléculaire et qui gère actuellement un ensemble diversifié de 35 bases de données qui contiennent ensemble 3,6 milliards d'enregistrement (Sayers *et al.*, 2022).

### **II.3.1.2. Prospection préliminaire**

Avant de débiter les travaux de terrain, une prospection a été faite en Novembre 2020 dans les deux sites sous l'expertise d'un spécialiste des Rubiaceae, Monsieur Rakotonasolo Frank (Docteur, Botaniste et Taxonomiste du PBZT et KMCC), étant une personne-ressource. Durant la prospection, la méthode de transect linéaire a été adoptée le long des circuits et/ou pistes dans chaque site et localité. Les objectifs étaient d'identifier les trois (3) espèces étudiées et ensuite de définir le nombre et l'emplacement des populations disponibles de chacune de ces espèces. Pour chaque espèce identifiée, les coordonnées géographiques, le stade de développement et les états phénologiques ont été notés. Le nombre de populations existantes pour chaque localité et le nombre d'individus pour chaque population trouvée ont été également notés.

### II.3.1.3. Codage des espèces étudiées

Tout au long de l'étude, les espèces étudiées et les arbres ou individus observés ont été codés, d'une part, pour standardiser l'écriture des données et, d'autre part, pour faciliter la bonne compréhension du manuscrit.

Les espèces étudiées ont été codées avec l'initiale des trois (3) premières lettres du nom de l'espèce. Pendant la collecte des données sur le terrain, les arbres ou individus observés ont été également codés avec l'initial du prénom et nom de l'auteur suivi de la numérotation correspondante pour l'étude architecturale. Des flags comportant ces codes ont été posés sur le tronc d'arbres (Photo 1). Pour l'étude génétique, les accessions échantillonnées ont été codées avec l'initial du nom et du prénom de l'auteur suivi de la numérotation correspondante, c'est-à-dire de façon inverse de l'étude architecturale (Tableau 5).

**Tableau 5 : Codes des espèces et accessions étudiées**

Espèces (individu)	Codes	Étude architecturale	Étude génétique
<i>C. boinensis</i>	BOI	RB001 à RB025	BR001 à BR030 et BR051 à BR060
<i>C. bissetiae</i>	BIS	RB026 à RB051	BR031 à BR050 et BR081 à BR083
<i>C. ambongensis</i>	AMB	RB052 à RB065	BR061 à BR080



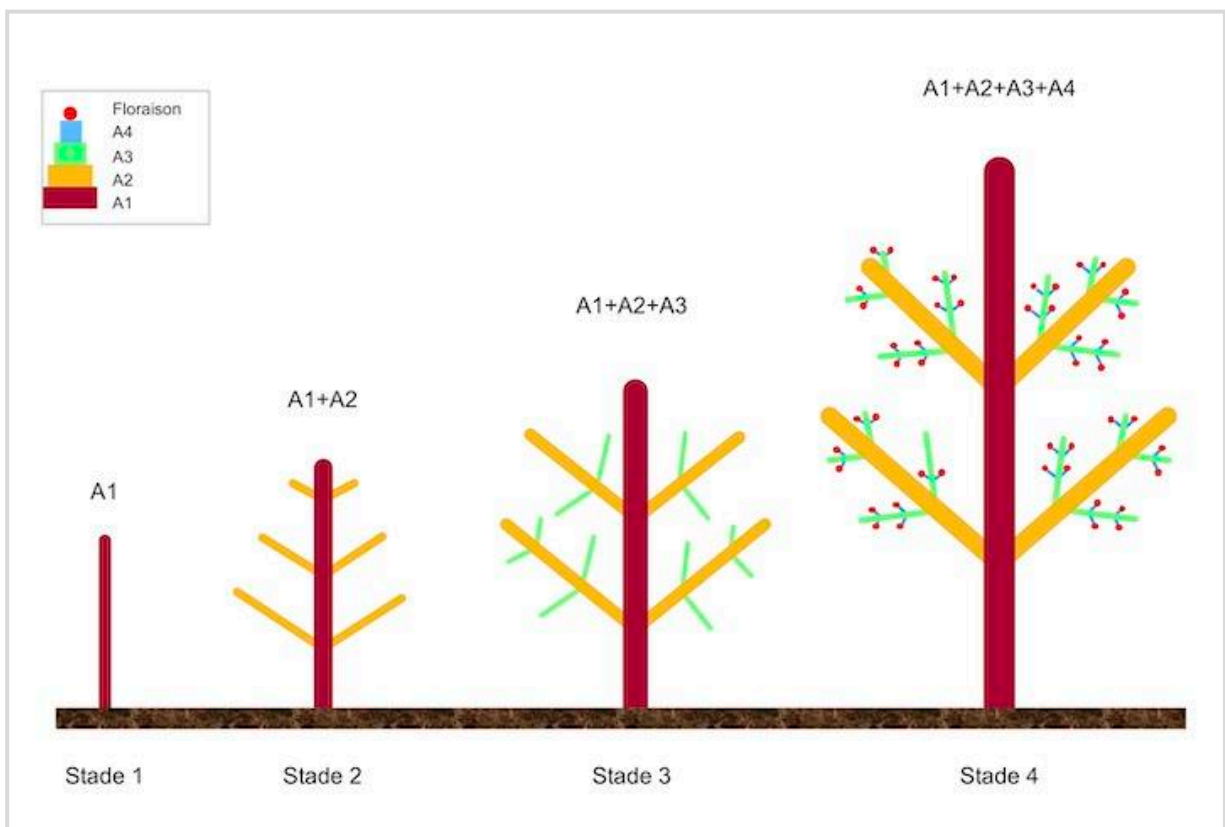
**Photo 1 : Étiquetage des individus étudiés**



## II.3.2. Analyse architecturale

### II.3.2.1. Échantillonnage des arbres

Pour commencer, l'observation de tous les individus des trois espèces s'est basée sur leurs stades théoriques de maturité, classés selon les ordres de ramification apparus sur les individus au moment de l'observation. Tels qu'ils ont été définis par Andrianasolo (2012), le stade 1 correspond aux individus non ramifiés, stade 2 aux individus portant des branches A2, stade 3 aux individus avec des rameaux A3 et stade 4 aux individus adultes portant des rameaux-courts A4 (Figure 17).



**Figure 17 : Représentation schématique du stade de développement**

L'observation, la description et la mesure des traits ont été effectuées sur cinq (5) individus minimums, selon leurs disponibilités, pour chaque stade de développement et chaque espèce. Le choix des échantillons d'individus dépend principalement de l'état de santé des individus. Les individus échantillonnés ont été sélectionnés selon leur état de santé (absence de traumatismes dans la mesure du possible). Les trois (3) espèces étudiées sont peu abondamment distribuées dans les deux sites. Cela implique que parfois, pour certaines espèces et stades de développement, le choix des échantillons a été limité en quantité et en qualité.



- Traits au niveau des organes végétatifs :

Entre les mois de Mars et Juillet 2021, des observations et des mesures ont été effectuées sur 65 individus pour les trois espèces à différents stades de développement dans les deux sites d'études (PNA et Antsanitia). Parmi les 65 individus, 25, 26 et 14 individus respectivement pour *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis*. La répartition détaillée du nombre des individus échantillonnés par site et par stade de développement sont présentés dans le (Tableau 6).

- Traits au niveau des graines :

Concernant l'analyse des traits au niveau des graines, un total de 317 graines sèches a été mesuré et pesé dont 222 graines pour *C. boinensis*, 69 graines pour *C. bissetiae* et 26 graines pour *C. ambongensis* (Tableau 6).

- Traits foliaires :

Pour l'analyse des traits foliaires, 960 feuilles sèches ont été mesurées, pesées et scannées dont 300 feuilles pour *C. boinensis*, 360 feuilles pour *C. bissetiae* et 300 feuilles pour *C. ambongensis* (Tableau 6).

**Tableau 6 : Tableau récapitulatif des accessions des *Baracoffea* étudiées dans les deux (2) sites**

Espèce	Codes	Sites	Localités	Architecture				Génétique			Traits sur les graines	Traits foliaires
				S1	S2	S3	S4	P1	P2	P3		
<i>C. boinensis</i>	BOI	PNA	JBB	6	7	3	9	30	-	-	222	150
			JBA	-	-	-	-	-	10	-		150
<i>C. bissetiae</i>	BIS	PNA	Layon E	7	7	6	6	10	-	-	-	150
			Vers Canyon	-	-	-	-	-	10	-	-	150
		Antsanitia	Village Antsanitia	-	-	-	-	-	-	3	69	60
<i>C. ambongensis</i>	AMB	Antsanitia	Village Antsanitia	3	3	0	8	6	14	-	26	300

Les effectifs des individus étudiés avec leurs localités respectives dans l'étude architecturale et dans l'étude génétique sont indiqués dans chaque colonne. Les effectifs des individus analysés sont groupés par stade de développement (stade 1 « S1 », stade 2 « S2 », stade 3 « S3 » et stade 4 « S4 ») pour l'étude architecturale et tandis qu'ils sont groupés par population (population 1 « P1 », population 2 « P2 » et population 3 « P3 ») ou "localité" pour l'étude génétique. Les effectifs des graines et feuilles sèches étudiées sont indiqués sur les deux dernières colonnes.

### II.3.2.2. Description des traits architecturaux par l'analyse rétrospective de la croissance

Compte tenu de l'état de conservation des espèces étudiées, nous avons opté pour les analyses non destructives qui se sont basées principalement sur l'observation et le dessin des traits morphologiques. Pour une espèce donnée, nous avons essayé d'analyser le maximum d'arbres à différents endroits de la zone d'étude pour chaque stade de développement afin d'identifier et rassembler plus d'information pour avoir une représentation globale de l'espèces en question, en se basant sur les concepts et critères morphologiques, précédemment définis dans la partie I.1.2.

En adoptant le protocole d'analyse architecturale de Heuret *et al.* (2000) et de Sabatier (1999), les observations ont été portées sur les métamères. A chaque observation, l'objectif était de décrire les caractéristiques structurales via des marqueurs morphologiques.

Durant les observations, les principaux marqueurs que nous avons identifiés et utilisés sont les suivants :

- les cicatrices foliaires laissées par des feuilles assimilatrices, permettant de délimiter l'entre-nœud dans une portion d'axe,
- la présence ou l'absence des cataphylles sur les entités botaniques, particulièrement en partie apicale,
- la présence ou l'absence d'un hypopodium à la base des rameaux,
- l'aspect de l'écorce telles que la forme, la taille et la couleur,
- le redressement d'un axe,
- le mode d'arrangement des feuilles et des fleurs.

Les descripteurs morphologiques utilisés pour caractériser l'architecture de la plante entière pour chaque individu ont été : (1) la phyllotaxie, (2) la direction de croissance et la symétrie, (3) le développement et le fonctionnement méristématique, (4) la rythmicité de la croissance, (5) la ramification dans l'espace, (6) la ramification dans le temps, et (7) la position de la sexualité.

Pour chaque stade de développement (c'est-à-dire depuis la germination au stade adulte), cinq (5) individus ou plus ont été observés, dessinés et photographiés. Ils ont été observés *in vivo* et en milieu forestier comme le cas à Ankarafantsika, et des cordes ont été utilisées pour affaiblir les troncs d'arbre afin de procéder à l'analyse (Photo 2).

Après avoir caractérisé tous les traits morphologiques, les différents caractères ont été synthétisés pour mettre en évidence les différentes catégories d'axes et l'unité architecturale des espèces étudiées.



**Photo 2 : Observation des traits dans les sites d'études**

### **II.3.3. Mesure des traits quantitatifs**

Les individus ont également fait l'objet d'une analyse quantitative par différentes mesures faites au niveau des différentes parties de l'arbre. Les mesures ont été faites de la base au sommet pour le tronc, et de la base (c'est-à-dire partie proximale) vers l'apex pour les branches et les rameaux.

Le long du tronc, toutes les longueurs, tous les diamètres et tous les nombres d'entrenœuds (EN) ont été mesurés. Pour les branches et les rameaux, les mêmes mesures ont été prises au troisième, cinquième, dixième, quinzième et vingtième entrenœud de leur axe porteur (du tronc pour les branches, et des branches pour les rameaux).

Cinq (5) feuilles (ou plus) par type d'axe ont été également mesurées. Les paramètres mesurés ont été leur longueur et leur largeur. Une fois séchées, les feuilles ont été ultérieurement utilisées pour les analyses génétiques. Elles ont été pesées avec une balance électronique (de précision  $<0,01$  g), et scannées (après le séchage) afin de pouvoir calculer les surfaces foliaires avec le logiciel Toaster (Tree and planT organs and structures analyzer) développé pour l'application ImageJ version 2.0 (<http://umramap.cirad.fr>).

### II.3.3.1. Protocoles de mesures

La longueur d'entre-nœud a été mesurée sur la distance séparant deux nœuds successifs. Le diamètre a été mesuré à l'aide d'un pied à coulisse, juste au-dessus du premier nœud situé en position basale de la portion de tige entre des deux nœuds formant l'entre-nœud (Figure 18A).

La longueur de feuilles a été mesurée sur la distance entre les deux extrémités (c'est-à-dire la partie basale et apicale du limbe), et la largeur sur la partie la plus large de la feuille de façon perpendiculaire à la mesure de la longueur. Ces mesures ont été faites sur pied et uniquement sur les feuilles fraîches (Figure 18B).

La longueur et la largeur des graines sèches ont été mesurées de façon similaire que la longueur et la largeur des feuilles et avec un pied à coulisse (Figure 18C).

La surface foliaire a été calculée avec le logiciel Toaster. Elle est par définition le produit de la longueur (L) par la largeur (l) du limbe foliaire ( $S_f = L \times l$  du limbe ; *sensu* Rimlinger *et al.*, 2020). Avec le logiciel Toaster, elle est évaluée à partir du comptage des pixels de la région définissant la feuille et est exprimée en mm<sup>2</sup> (Figure 18E). Le logiciel propose également des longueurs et des largeurs foliaires ajustées et sont respectivement calculées comme suit : (i) par la projection de tous les points de la feuille sur le grand axe de l'ellipse recouvrant et (ii) par la projection de tous les points de la feuille sur le petit axe de l'ellipse recouvrant (Amap, 2023) (Figure 18F).

Les masses des graines et des feuilles sèches ont été mesurées individuellement et à l'aide d'une balance électronique de précision (Figure 18D). La hauteur des arbres étudiés a été calculée par la somme cumulée de la longueur des entre-nœuds depuis la base jusqu'au sommet de l'arbre.



**Figure 18 : Protocole et paramètres mesurés**

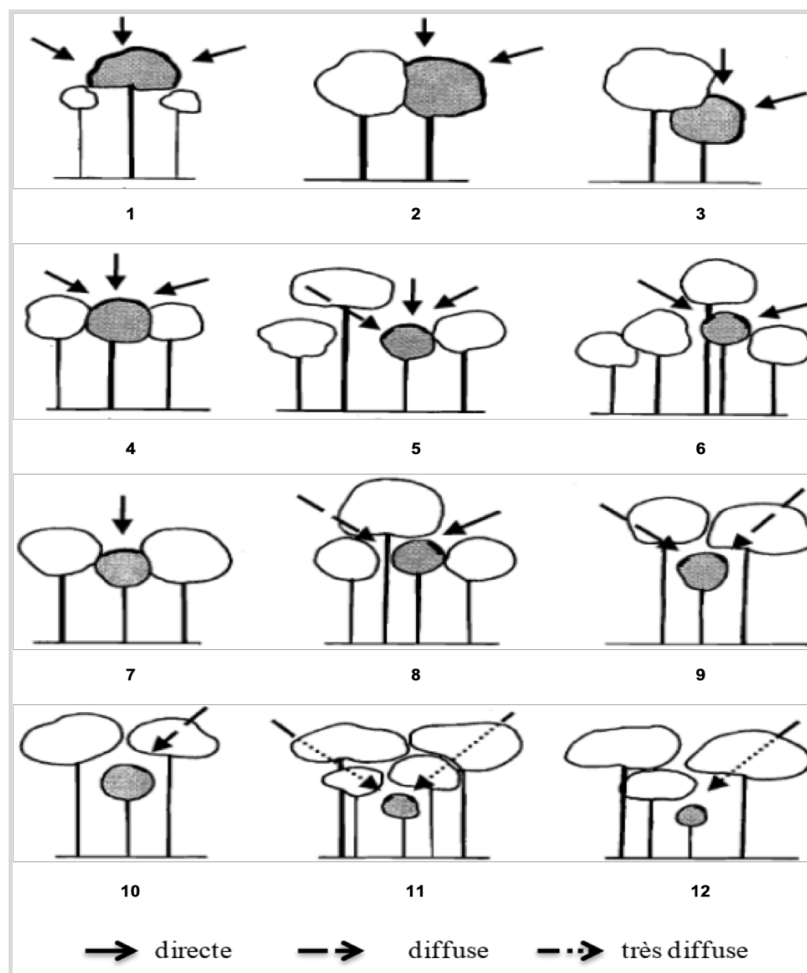
A : Mesure de la longueur « L » et du diamètre « d » d'entrenœud. B : Mesure de la longueur « L » et de la largeur « l » de feuilles sur le terrain. C : Mesure de la longueur et de la largeur



des graines avec le pied à coulisse. C : Pesée des graines et des feuilles à l'aide d'une balance de précision. E : Processus d'évaluation des paramètres mesurés avec le logiciel Toaster. F : Concept du calcul des longueurs et des largeurs foliaires ajustées avec Toaster.

### II.3.3.2. Détermination du degré d'exposition au soleil des individus étudiés

L'ouverture du milieu a été étudiée en utilisant l'indice de Dawkins (Anten et Hirose, 1999 ; Dawkins, 1958) pour déterminer le degré d'exposition au soleil des individus étudiés. Il a été divisé en trois (3) classes majeures : lumière directe (1-2), lumière directe modérée (3-7) et lumière diffuse (8-12) (Figure 19). Ce gradient est important pour identifier des variations des traits foliaires entre les individus selon le type du milieu (Taugourdeau *et al.*, 2010).



**Figure 19 : Classification de l'ouverture de la couronne par l'Indice de Dawkins**

Source : Dawkins (1958)

## **II.3.4. Analyses génétiques**

### **II.3.4.1. Échantillonnage**

Au moins deux (2) populations (selon les localités) par espèce ont été considérées dans ce travail afin de favoriser une plus grande diversité génétique (ou de signature génomique). La distance séparant deux peuplements, qui se trouvent dans une même localité, étaient au moins d'une trentaine de mètres. Nous avons échantillonné au total sept (7) populations répartis en cinq (5) localités dont trois (3) populations pour le *C. bissetiae* (localités : layon E, vers Canyon et village d'Antsanitia), deux (2) populations de *C. boinensis* (localités : JBA et JBB) et deux (2) de *C. ambongensis* (localité : forêt d'Antsanitia). Le codage des individus échantillonnés est précédemment décrit dans la partie « II.3.1.3. » et dans le Tableau 5 (p.48).

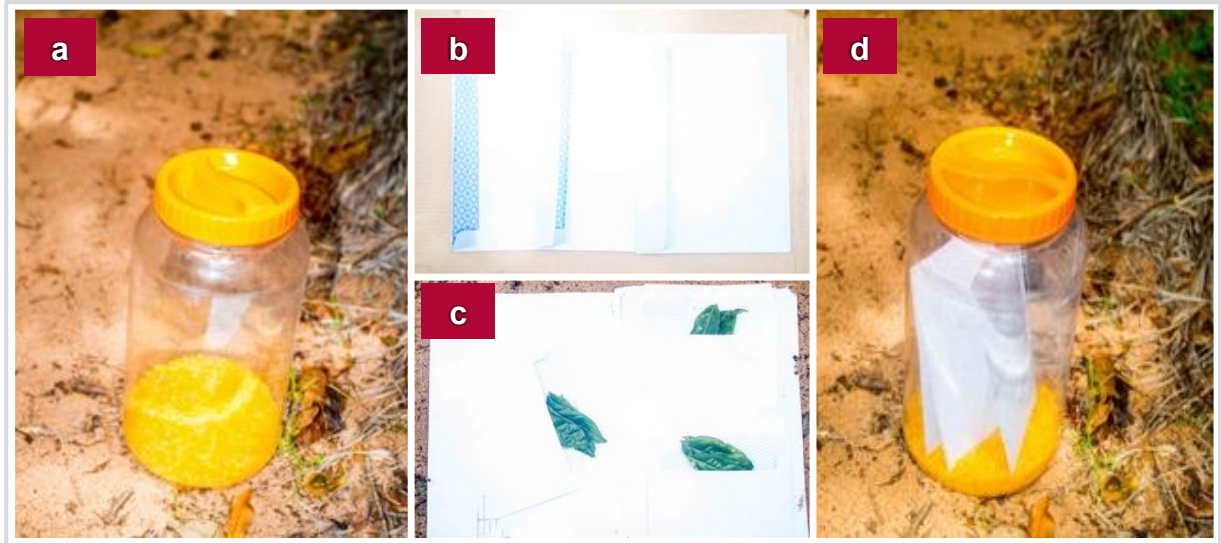
### **II.3.4.2. Protocole de collecte des matériels végétaux**

Nous avons utilisé une fiche de collecte préétablie durant la collecte des feuilles dans les deux sites. Cette fiche contient les informations suivantes : le numéro de collecte (composé des initiales du récolteur et d'un numéro en trois chiffres, voir Tableau 5), le nom de l'espèce, la date de récolte, les coordonnées GPS et l'altitude, le site et la localité, le type de formation végétale, le type de matériel collecté, la quantité de matériel collecté, le stade de croissance et la population d'appartenance de l'arbre (Annexe 2).

Entre les mois de Mars et Juillet 2021, 960 jeunes feuilles ont été collectées pour les trois espèces (3) étudiées dont 300 feuilles pour *Coffea boinensis*, 300 feuilles pour *Coffea ambongensis* et 360 feuilles pour *Coffea bissetiae*. L'échantillonnage a été fait comme suit : 15 feuilles par pied et 10 pieds par population pour chaque espèce (15feuilles x 10 pieds x 2 populations par espèce = 300 feuilles par espèce). Comme il s'agit d'espèces en danger de disparition, le nombre de 10 pieds n'était pas obligatoirement disponible pour chaque population. Le nombre d'individus par population était restreint, d'où la variation du nombre de feuilles collectées par espèce (Tableau 6, p.51).

Les feuilles collectées ont d'abord été mises dans une enveloppe papier (3 feuilles par enveloppe ; Photo 3b et c). Les enveloppes contenant des feuilles ont été placées dans des bocaux contenant du silica-gel (Photo 3a et d). La couleur est un indicateur de saturation pour le silica-gel, il vire de l'orange au vert, puis au bleu lorsqu'il est saturé. Ainsi, nous avons régénéré fréquemment le silicagel pour assurer le bon séchage et conservation de nos échantillons jusqu'à leur utilisation à l'IRD UMR DIADE, Montpellier-France (mois de septembre 2021).





**Photo 3 : Collecte des feuilles sur le terrain**

#### **II.3.4.3. Estimation de la taille des génomes**

Le contenu en ADN nucléaire a été mesuré par cytométrie en flux via la plateforme Imagif Cell Biology (Gif-sur-Yvette, France). Cette technique permet de mesurer, quantifier et caractériser les cellules en suspension dans un flux liquidien. Elle a été déjà appliquée chez les caféiers en feuilles fraîches (Noirot *et al.*, 2003) et en feuilles lyophilisées (Razafinarivo *et al.*, 2012) ; aussi sur les Rubiaceae genre *Craterispermum* sur les feuilles sèches (Taedoung et Hamon, 2013).

De façon succincte, les principaux composants d'un cytomètre sont les suivants : un faisceau de laser qui permet de capter les différents signaux émis par les noyaux en suspension, un photomultiplicateur qui convertit les signaux optiques en signaux électroniques, et un système informatique permettant de visualiser le résultat (Zafrani et Monneret, 2017).

Cinq (5) à neuf (9) mesures par espèce (selon le nombre de population inventorié) ont été réalisées à partir des feuilles sèches des trois espèces étudiées (*C. ambongensis*, *C. boinensis* et *C. bissetiae*). L'évaluation a été faite en utilisant deux témoins internes (*Lycopersicon esculentum* (2C = 1,99 pg) et *Petunia hybrida* (2C = 2, 85 pg) et l'iodure de propidium comme agent intercalant fluorescent selon la norme de Razafinarivo *et al.* (2012). Les détails techniques et expérimentaux ont été menés de manière similaire aux travaux de Razafinarivo *et al.* (2012) sur les espèces de *Coffea* de Madagascar. Le présent travail inclut également la taille des génomes de 35 espèces malgaches qui a été mesurée par Razafinarivo *et al.* (2012).

#### **II.3.4.4. Extraction de l'ADN**

Au mois de novembre 2021, nous avons procédé à l'extraction d'ADN total de *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis* à l'IRD UMR DIADE, Montpellier-France. L'ADN des trois espèces étudiées a été extrait à l'aide d'un kit Qiagen d'extraction « Dneasy Plant Mini Kit » en suivant le « Quick-Start Protocol » fourni avec le kit sur 20 mg de feuilles lyophilisées (Annexe 3). Les détails techniques pour la conduite expérimentale sont indiqués dans le protocole du fabricant (Annexe 3). L'ADN extrait a été quantifié par un spectrophotomètre NanoDrop selon la norme recommandée par la compagnie de séquençage (Annexe 4).

#### **II.3.4.5. Séquençage de l'ADN extrait**

L'ADN extrait à partir des feuilles sèches à l'IRD UMR DIADE a été expédié à la compagnie de séquençage « Eurofins, France » (<http://eurofins.com>). L'ADN a été séquençé en utilisant la plateforme NGS Illumina HiSeq2500 dans un séquençage apparié de 150 bases (2X150 pb) selon les instructions du fabricant. Pour *C. ambongensis*, 2X49 millions de lectures brutes ont été produites (14,7 Gb), pour *C. boinensis*, 2X58 millions (17,5 Gb) et pour *C. bissetiae*, 2X46 millions (13,8 Gb), et inclus dans le projet publique NCBI : BioProjet PRJNA898910.

## II.3.5. Traitement et analyses statistiques de données

### II.3.5.1. Données architecturales

Les statistiques descriptives ont été effectuées à l'aide du logiciel R pour décrire la moyenne, l'écart-type et la variance des variables étudiées.

Le test de Shapiro-Wilk et le test de Bartlett nous ont permis de vérifier respectivement la normalité de la distribution et l'homogénéité de la variance des échantillons étudiés.

Les différents tests statistiques suivants ont été utilisés selon leurs conditions d'application : le test de Student t, le test Anova, le test de Mann-Whitney et le test de Kruskal-Wallis. Si la valeur de p-value est inférieure à 0,05, les deux échantillons indépendants proviennent d'une population différente. A l'inverse, si la valeur de p-value est supérieure à 0,05, on considérera que les deux échantillons proviennent de la même population. S'il y a une différence significative entre les échantillons testés, les tests statistiques de Dunn et de Tukey ont été respectivement utilisés pour les tests non paramétriques et les tests paramétriques afin de comparer deux à deux les échantillons étudiés.

Un test de corrélation a été utilisé pour évaluer une association (dépendance) entre les différentes variables. La corrélation de rho Spearman est utilisée lorsque les données ne proviennent pas d'une distribution normale. Si la p-value est inférieure à 5%, la corrélation est dite significative. Les degrés de significativités du coefficient de corrélation r sont comme suit (±) : 0,00 à 0,19 « très faible » ; 0,20 à 0,39 « faible » ; 0,40 à 0,69 « moyenne » ; 0,70 à 0,89 « forte » et 0,90 à 1 « très forte ».

Des analyses de régression ont été effectuées pour identifier si les facteurs environnementaux pouvaient prédire les traits mesurés. Si la valeur de p est <0,05, on peut conclure qu'il existe une relation statistiquement significative entre la variable expliquée et la ou les variable(s) explicative(s).

Une analyse en composante principale (ACP) a été utilisée pour regrouper les trois espèces étudiées dans un plan 2D par rapport aux 7 traits morphologiques.

Toutes ces analyses ont été effectuées avec le logiciel R version 4.3.1 (2023-06-16) sous l'interface de R-Studio version 2023.06.2 Build 561 ; en faisant appel aux packages suivants :

- Tidyverse version 2.0.0 (Wickham *et al.*, 2019)
- Ggpubr version 0.6.0 (Kassambara, 2020)
- Rstatix version 0.7.2 (Kassambara, 2022)
- Agricolae version 1.3-6 (Mendiburu, 2019)
- RcmdrMisc version 2.7-2 (Fox *et al.*, 2018)
- Ggplot2 version 3.4.3 (Wickham *et al.*, 2016)
- FactoMiner version 2.8 (Lê *et al.*, 2008)
- Factoextra version 1.0.7 (Kassambara et Mundt, 2017),

- Patchwork version 1.1.3,
- Readxl version 1.4.3,
- DescTools version 0.99.50,
- Lme4 version 1.1-35.1

### **II.3.5.2. Reconstruction du génome chloroplastique**

Les génomes chloroplastiques des trois (3) espèces de *Baracoffea* ont été reconstruits selon le protocole de Charr *et al.* (2020). Rapidement, les séquences Illumina générées ont été alignées avec le logiciel bowtie2 (Langmead et Salzberg, 2012) contre le génome chloroplastique de *Coffea arabica* (EF044213) comme référence. Les séquences alignées ont ensuite été utilisées pour un assemblage dit « *de novo* » avec le logiciel NOVOPLASTY version 4.2 (Dierckxsens *et al.*, 2017). Les génomes reconstruits ont ensuite été annotés automatiquement avec le logiciel GeSeq ([www.chlorobox.mpimp-golm.mpg.de](http://www.chlorobox.mpimp-golm.mpg.de)). Les séquences chloroplastiques obtenues et nouvellement assemblées ont été déposées publiquement au NCBI (accessions : ON101707, ON101708 et ON117418).

### **II.3.5.3. Identification des SNP (Single Nucleotide Polymorphisme) nucléaires**

L'identification des marqueurs de type SNP nucléaire a été réalisée de manière similaire à Charr *et al.* (2020). A savoir, à partir des séquences Illumina générées, les marqueurs SNP ont été identifiés avec l'outil Multisample Variants Detector de la suite logiciel NGSEP (Tello *et al.*, 2019). Les marqueurs SNP totaux ont été filtrés pour les positions dans le génome de *C. canephora*, identiques à l'étude de Hamon *et al.* (2017) (soit 28 800 marqueurs SNP). Les données des marqueurs SNP de *C. boinensis*, *C. bissetiae*, et *C. ambongensis* ont été associées à celles de l'étude de Hamon *et al.* (2017) et analysées avec la suite logiciel Tassel version 4 (<https://www.maizegenetics.net/tassel>).

### **II.3.5.4. Analyses phylogénétiques**

La phylogénie chloroplastique a été reconstruite selon la même approche méthodologique que Charr *et al.* (2020). Les trois (3) séquences chloroplastiques de *Baracoffea* nouvellement établies ont été alignées avec les séquences chloroplastiques des espèces de *Coffea* publiées dans Charr *et al.* (2020) à l'aide du logiciel d'alignement Mafft version 7 (Kato et Standley, 2013). Selon les mêmes paramètres utilisés dans Guyeux *et al.* (2019), 58 séquences complètes de chloroplastes ont été traitées et alignées en maximum de vraisemblance à l'aide de RaxML version 0.9 (Stamatakis, 2014) avec 100 répétitions.

L'espèce *Empogona congesta* (ex *Tricalysia congesta*), une espèce de la famille des Rubiaceae, sous-famille des Ixoroideae et tribu des Coffeae, a été utilisée comme groupe extérieur dans cette analyse. Toutes ces séquences de chloroplastes sont accessibles sur NCBI (Sayers *et al.*, 2022).

La phylogénie nucléaire *sensu* Charr *et al.* (2020) a été établie pour compléter l'analyse phylogénétique chloroplastique. Cette analyse a été effectuée à l'aide des marqueurs SNP (Single Nucleotide Polymorphisms) précédemment développés par Hamon *et al.* (2017) via une approche GBS (Genotyping By Sequencing) sur le genre *Coffea*. Les 28 800 SNP ont été récupérés à partir des séquences Illumina créées pour *C. ambongensis*, *C. boinensis* et *C. bissetiae*, et ont été concaténés et utilisés pour l'analyse phylogénétique en maximum de vraisemblance avec 100 répétitions. L'arbre phylogénétique a été construit avec 40 espèces d'origine malgache, une espèce de Mayotte (*C. humblotiana*), trois espèces des Îles de Mascareignes, une espèce d'Afrique de l'Est et un groupe extérieur (*Empogona congesta*, Rubiaceae). Les SNP utilisés dans cette étude sont fournis en séquence concaténée au format FASTA. Les arbres phylogénétiques ont été édités avec itol (<https://itol.embl.de>).

#### **II.3.5.5. Acquisition, extraction et analyse des données bioclimatiques**

Les données bioclimatiques et environnementales ont été extraites de la base de données de WorldClim (<http://www.worldclim.org>) et de Madaclim (<https://madaclim.cirad.fr/>) à partir des coordonnées géographiques des trois (3) espèces étudiées et les autres espèces de *Coffea* incluent dans les études phylogénétiques (chloroplastique et nucléaire). Pour chacune des coordonnées géographiques, la résolution spatiale est de l'ordre de 10 min et 30s. Outre les trois (3) espèces étudiées, les positions GPS des espèces de *Coffea* ont été collectées des précédents travaux de Razafinarivo *et al.* (2012) et de Rimlinger *et al.* (2020). Certaines coordonnées ont été tirées du site web *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)).

L'analyse des données bioclimatiques a été réalisée avec QGIS version 3.32 (Lima). Cette analyse concerne principalement la projection géographique des positions GPS et l'extraction de la valeur propre des 28 variables de WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org) ; 19 variables) de Madaclim (<https://madaclim.cirad.fr/> ; 9 variables) en utilisant l'extension « Point Sampling Tool ». Cette approche a été précédemment appliquée par Rimlinger *et al.* (2020).

#### **II.3.5.6. Étude inter- et intraspécifique de la variation de la taille du génome en relation avec les variables phénotypiques, les**

## **variables géographiques et les facteurs bioclimatiques et environnementaux**

Le test statistique « Anova » est utilisé, après la vérification de la normalité de la distribution par la fonction “ shapiro.test” et de l’homogénéité de la variance par la fonction “ bartlett.test”, pour comparer la taille du génome entre les 3 espèces et puis au sein d’une même espèce.

Un test de corrélation, une régression linéaire et une analyse multivariée ont été réalisés pour identifier l’association et la relation de la taille du génome entre les variables phénotypiques, géographiques, bioclimatiques et environnementales.

Au total, 39 variables ont été disponibles dont 8 variables phénotypiques des espèces étudiées, 3 variables géographiques acquises lors des observations sur le terrain, 19 variables bioclimatiques de WorldClim et 9 variables environnementales de madaclim. Après un premier tri sur ces 39 variables via le test de corrélation, nous n’avons retenu que 26 de ces variables dans l’analyse de variation inter- et intraspécifique de la taille du génome. Les variables considérées ont été codées comme suit :

**1) Variables phénotypiques** : Masse foliaire (Masse) ; Surface foliaire (Surface) ; Longueur de feuille (Longueur) ; Largeur de feuille (Largeur) ; Produit de longueur et largeur foliaire (Lxl) ; Masse surfacique foliaire (LMA) et Surface spécifique foliaire (SLA) ;

**2) Variables géographiques** : Longitude (Long), Latitude (Lat) et Altitude (Alt) ;

**3) Variables bioclimatiques** : BIO3 = Isothermalité  $((\text{BIO2}/\text{BIO7}) * 100)$  ; BIO4 = Saisonnalité de la température (écartype \* 100) ; BIO5 = Température maximale du mois le plus chaud (°C) ; BIO7 = Plage annuelle de température (BIO5-BIO6) ; BIO10 = Température moyenne du trimestre le plus chaud ; BIO12 = Précipitation annuelle (mm) ; BIO13 = Précipitation du mois le plus humide (mm) ; BIO14 = Précipitation du mois le plus sec (mm) ; BIO17 = Précipitation du trimestre le plus sec (mm) ; BIO18 = Précipitation du trimestre le plus chaud (mm) et BIO19 = précipitation du mois le plus froid (mm) ;

**4) Variables environnementales** : Indice de Dawkins mesuré sur le terrain (Daw) ; pente (pente) ; géologie (Geo) et bassin versant (Bass).

### **II.3.5.7. Étude de relation entre la phylogénie moléculaire et les variables génomiques, les variables géographiques, les facteurs bioclimatiques et environnementaux**

L'analyse multivariée a été utilisée pour modéliser la variation individuelle des variables étudiées et les corrélations existantes entre elles. L'ACP a été réalisée avec le logiciel R version 4.3.1 (2023-06-16) sous l'interface de R-Studio version 2023.06.2 Build 561 en utilisant les packages "FactoMiner" et "Factoextra" à partir des 28 variables bioclimatiques. L'analyse a été faite sur la base de sept (7) variables climatiques [déficit climatique annuel d'eau (mm), nombre de mois secs, température annuelle (°C), températures saisonnières (° C), précipitations moyennes annuelles (mm), et l'altitude (m)], et d'une variable génomique [taille du génome (2C)] et de la série botanique (incluant *Baracoffea*). Les espèces pour lesquelles les tailles du génome n'étaient pas disponibles ont été retirées de l'étude. Le calcul des régressions linéaires a été fait à l'aide des packages "tidiverse" et "car". Les packages suivants ont été également utilisés sous l'interface du logiciel Rstudio :

- Hmisc version 5.1-0 (Harrell et Frank, 2019),
- Corrplot version 0.92 (Wei et al., 2017),
- PerformanceAnalytics version 2.0.4 (Peterson et al., 2018).

**Troisième partie :**  
**RÉSULTATS**



### III. Résultats

#### 1. Articles scientifiques

**Bezandry R.**, M. Dupeyron, A. Anest, P. Hamon, HLT. Ranarijaona, ME. Vavitsara, SA. Sabatier and R. Guyot (2024). The evolutionary history of three *Baracoffea* species from western Madagascar revealed by chloroplast and nuclear genomes. *PLOS ONE*, vol. 19 (1) : 1-16. DOI: 10.1371/journal.pone.0296362

Hamon P., S. Hamon, M. Dupeyron, NE. Raharimalala, **R. Bezandry**, E. Couturon, D. Crouzillat, S. Akaffou et R. Guyot. Evolution and organization of *Coffea* genomes. *in* Preedy VR. (2023) : *Coffee in health and disease prevention, second eds.* Academic press Elsevier. **Sous-presse.**

**Bezandry R.**, SA. Sabatier, R. Guyot et ME Vavitsara (2021). Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de *Baracoffea* : *Coffea boinensis*, *Coffea bissetiae* et *Coffea ambongensis*. *Revue des Sciences, de Technologies et de l'Environnement*, vol. 5 : 8-16.

Vavitsara ME., **R. Bezandry** et SA. Sabatier (2021). Analyse architecturale des *Baracoffea*, caféiers sauvages endémiques de la côte Ouest de Madagascar : Cas de *Coffea grevei* ssp. *mahajangensis* Davis & Rakotonasolo (Rubiaceae). *In* Profizi JP. *et al.* (2021) : *Biodiversité des écosystèmes intertropicaux : connaissance, gestion durable et valorisation*, eds. IRD. Pages : 237-247. ISBN : 978-2-7099-2940-0.

#### 2. Communications scientifiques

Évolution de trois espèces de *Baracoffea* dans le genre *Coffea*, illustrant une adaptation remarquable à la sécheresse et aux températures élevées. **Communication affichée.** 40<sup>ème</sup> anniversaire de la FSTE (2023) à l'Université de Mahajanga.

Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de *Baracoffea* : *Coffea boinensis*, *Coffea bissetiae* et *Coffea ambongensis*. **Communication orale.** AMAPhD (2021) à l'UMR AMAP CIRAD, Montpellier, France.

Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de *Baracoffea* : *Coffea boinensis*, *Coffea bissetiae* et *Coffea ambongensis*. **Communication orale.** Université d'été, 3<sup>ème</sup> édition (2021) à l'Université de Mahajanga.

Studies of the *Baracoffea* : Malagasy coffee trees growing on the West Coast of Madagascar. **Communication affichée.** 28<sup>ème</sup> Conférence ASIC (2021) à Montpellier, France. DOI: 10.13140/RG.2.2.19405.31201.

Analyse architecturale de *Baracoffea* (Rubiaceae) en vue d'anticiper au changement climatique. Cas de *Coffea grevei* sbsp. *mahajangensis* Davis&Rakotonasolo. **Communication orale.** Université d'été, 2<sup>ème</sup> édition (2020) à l'Université de Mahajanga.

### III.1. Distribution des populations inventoriées dans les deux sites d'étude

Dans le Parc National d'Ankarafantsika, six populations de *Coffea bissetiae* ont été inventoriées de part et d'autre du Lac Ravelobe et quatre populations pour *C. boinensis* dont trois populations d'entre elle dans le Jardin Botanique B (JBB) et une dans le Jardin Botanique A (Carte 4A). Le nombre d'individus par population le plus élevé et le moins élevé de *Coffea bissetiae* et *C. boinensis* sont respectivement : 165 individus - 10 individus et plus de 50 individus – 8 individus. Les populations de *C. bissetiae* dans le site Ankarafantsika se trouvent dans un milieu sous ombrage et au bas fond et en zone de pente partant des vallées. Les populations de *C. boinensis* se trouvant dans les JBA et JBB sont situées en altitude (en montagne) et exposée au soleil, sauf pour les plantules et les jeunes plants. Le JBB est une zone de collecte des produits forestiers illicites tels que le *Discorea maciba*. Dans cette zone, nous avons observé plusieurs grands trous laissés par les collecteurs de *Siscorea maciba* provoquant la chute des grands arbres aux alentours lorsqu'il y avait une forte pluie. La partie Est du Parc (où se situe le JBB) est plus fréquemment ravagée par les feux violents pendant la saison sèche.

Pour le site d'Antsanitia, deux populations de *Coffea bissetiae* et deux populations de *Coffea ambongensis* ont été identifiées. Pour chacune de ces populations, le nombre d'individu maximum par population est inférieur à 10 (Carte 4B). Les populations de *C. ambongensis* et *C. bissetiae* vivant dans le site à Antsanitia sont très exposées au soleil et à basse altitude, avec un environnement sans couverture du sol (litière ou herbacée) et fortement anthropisé.



## III.2. Traits architecturaux des espèces du groupe *Baracoffea*

Basés sur les sept (7) descripteurs morphologiques, les traits architecturaux des espèces du groupe *Baracoffea* étudiées sont décrits dans les Tableau 7 ci-dessous et Tableau 9 (p.83). Ces traits concernent les modes de croissance et ramification, la position de la sexualité, les modes de développement du système ramifié et la phyllotaxie. Ces différents traits ont permis d'identifier les différentes catégories d'axes pour chaque espèce.

### III.2.1. *Coffea ambongensis* (AMB)

#### III.2.1.1. Catégories d'axes et unité architecturale

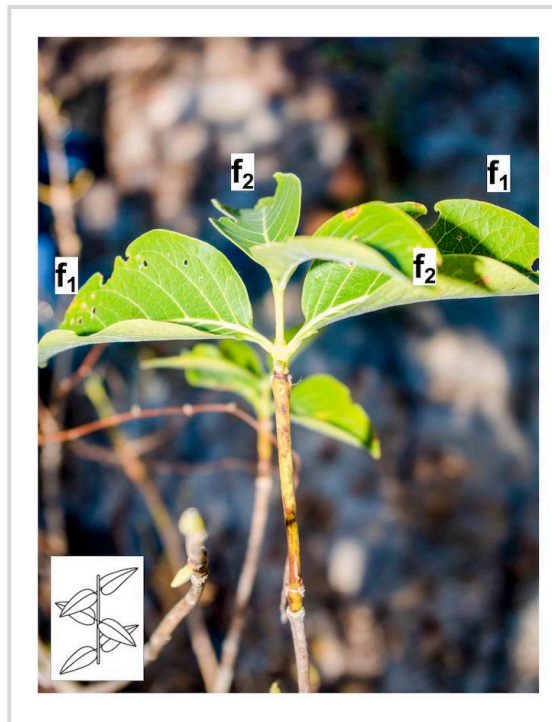
Nous avons identifié quatre (4) catégories d'axes dans l'unité architecturale de *C. ambongensis* qui diffèrent par les traits décrits ci-après. Le tableau suivant décrit les traits des quatre (4) catégories d'axes formant l'unité architecturale de l'espèce AMB.

**Tableau 7 : Récapitulatif de l'unité architecturale de *Coffea ambongensis* (AMB)**

Descripteurs	C1	C2	C3	C4
Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée, phyllotaxie secondaire	Opposée, phyllotaxie secondaire	Alterne, rarement opposée
Direction de croissance et symétrie	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
Fonctionnement méristématique et développement	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Défini, sympodial
Rythmicité de la croissance	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Ramification dans l'espace	Continue	Continue	Diffuse	Non ramifié
Ramification dans le temps	Immédiate	Immédiate	Différée	Non ramifié
Floraison	Absente	Absente	Absente	Terminale
Durée de vie	Vie de la plante	Très long	Très long	Court (3 unités de croissance « UC »)

### **Tronc (C1)**

Le tronc (C1) est un monopode orthotrope avec une phyllotaxie opposée décussée (Photo 4). Les feuilles sont stipulées avec un limbe généralement de forme cordée (apex ou pointe largement aigu à obtus et bord lisse ou légèrement pubescent), rarement ovales (principalement les jeunes feuilles), et légèrement pubescentes. Leur taille augmente avec l'ombrage. Le limbe est composé d'une nervure principale et des nervures secondaires et tertiaires.



**Photo 4 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce *C. ambongensis***

f : Feuilles assimilatrices

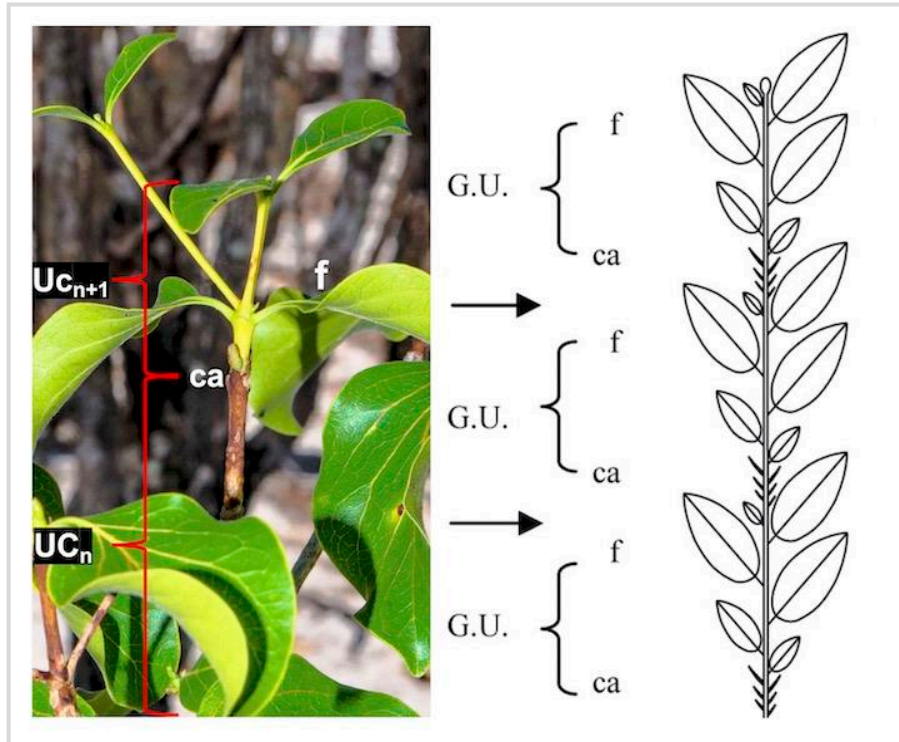
Le développement est monopodial sur ces axes (C1), caractérisé par un méristème apical fonctionnel tout au long de la vie de la plante et dont le fonctionnement est donc indéfini (Photo 5).



**Photo 5 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce *C. ambongensis***

Nous avons observé une alternance régulière d'une phase d'allongement et une phase de repos le long du tronc qui se traduisent respectivement par des longs entrenœuds, correspondant des unités de croissances délimitées par le rapprochement des entrenœuds marquant des ralentissements de croissance. Parfois, nous avons des feuilles réduites et écailleuses (cataphylles) au niveau des arrêts de croissance. Ces caractères impliquent que le tronc a une croissance rythmique (Photo 6).

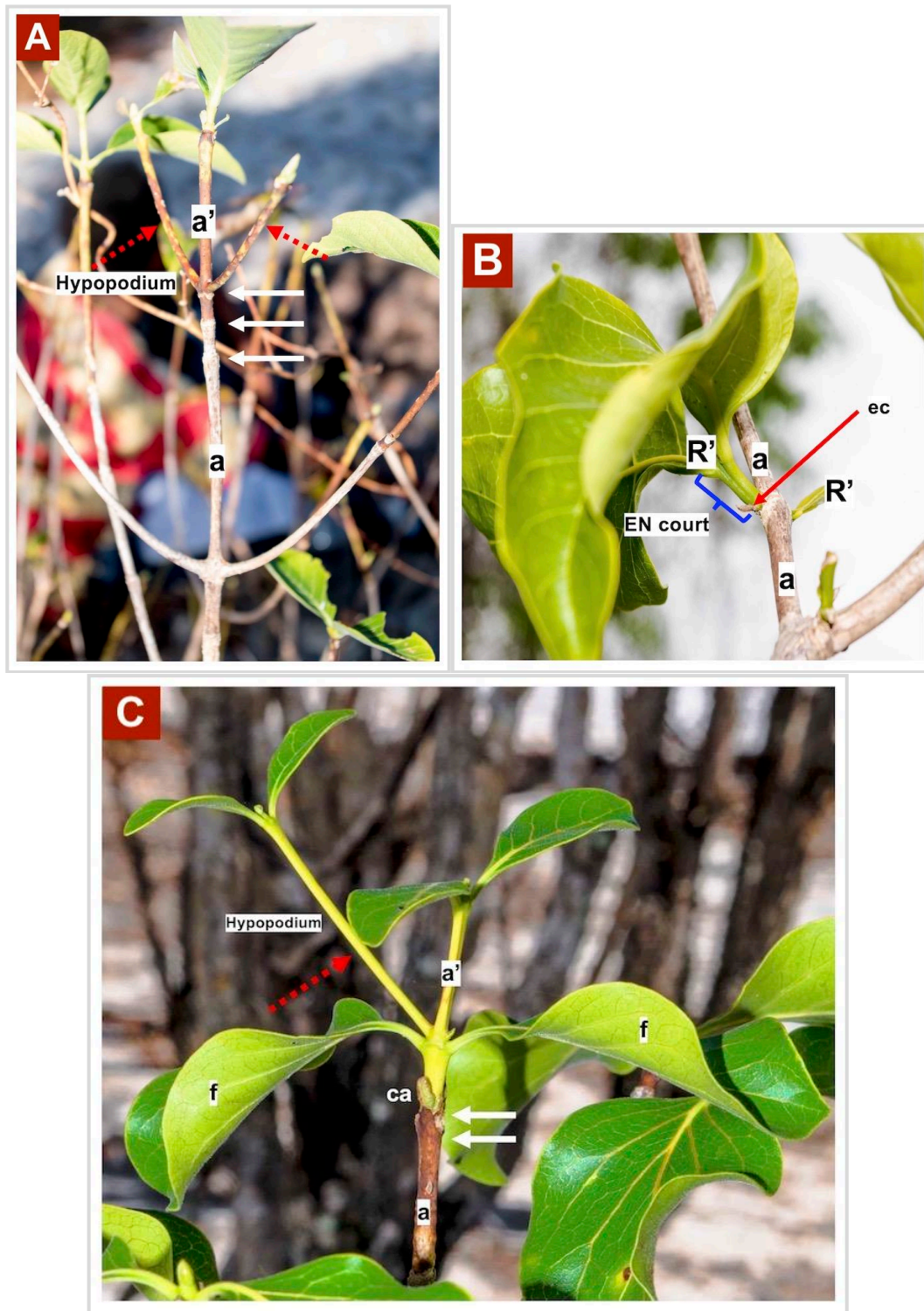




**Photo 6 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce *C. ambongensis***

UC : Unité de croissance (ce sont des portions d'axes qui se sont allongées sans interruption au cours d'une phase d'extension). ca : cataphylles, qui sont des marqueurs morphologiques marquant les arrêts de croissance. Les cataphylles enveloppent et protègent les méristèmes apicaux durant les phases de repos au cours des périodes défavorables. Les anciennes unités de croissance sont de couleur marrons et les nouvelles unités de croissance en vert claire.

Sur le tronc, la ramification est habituellement continue avec un gradient basitone (vers la base des unités de croissance) mais peut être diffuse. Elle est souvent immédiate (sylleptique) mais peut occasionnellement être retardée également (proleptique). La ramification immédiate démarre généralement sur le premier nœud formé (qui est souvent un nœud court) de la nouvelle unité de croissance après un ralentissement de croissance où l'on observe fréquemment deux axes insérés à l'aisselle des deux feuilles opposées (Photo 7A), plus rarement un seul bourgeon sur les deux se développe (Photo 7C). En revanche, la ramification retardée démarre souvent à l'aisselle d'un long nœud (strictement non sur le premier nœud formé d'une nouvelle unité de croissance) (Photo 7B). La ramification retardée donnant naissance à des axes plagiotropes sont moins fréquentes vers la base. Le tronc (C1) fait partie des catégories d'axes qui restent en place pendant toute la vie de la plante. Il ne porte pas la sexualité.



**Photo 7 : Ramification immédiate et retardée chez l'espèce *C. ambongensis***

A : Ramification immédiate sur les axes en croissances, B : Ramification retardée sur les axes ayant fini leur allongement et C : Ramification immédiate sur le premier nœud formé de la nouvelle unité de croissance avec un seul axe inséré à l'aisselle des deux feuilles opposées.  
a : Ancienne pousse, a' : Nouvelle pousse, ca : Cataphylles, f : Feuilles assimilatrices, ec : Écailleux, R' : Axes nouvellement ramifiés sur les axes ayant fini son allongement (avec une taille largement inférieure et une couleur différente à son axe porteur).



Les flèches de couleur blanche indiquent les arrêts de croissance (traduit par des EN rapprochés) et les flèches en traits de couleur rouge indiquent les branches issues de ramification immédiate (c'est-à-dire, des branches ayant comme axe porteur des portions du tronc en cours d'allongement) qui sont constituées de premiers entrenœuds long (hypopodium). Pour les ramifications différées, durant la phase d'allongement des axes porteurs (C1), ses bourgeons axillaires entrent en dormance après leurs formations, auxquelles ils sont protégés par des écailles ou cataphylles (ec) et ne s'éveillent qu'après une certaine période. Lorsque ces bourgeons dormants s'allongent, les premiers entrenœuds formés sont relativement courts (EN court).

### ***Branches (C2)***

Les branches (C2) sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie opposée dont les feuilles sont secondairement disposées sur un même plan par torsion des pétioles. Elles ont un développement monopodial avec un fonctionnement méristématique indéfini. Des arrêts de croissance sont marqués par des entrenœuds très rapprochés, témoignant d'une croissance rythmique. (C2) Leur ramification est latérale et majoritairement continue (tous les bourgeons se développent). Les axes qui se développent latéralement sur les branches peuvent être issus de bourgeons tout juste formés sur l'unité de croissance en cours d'allongement (ramification immédiate) ou issus de bourgeons latents (ramification différée). Alors que la ramification immédiate donne naissance à des rameaux, la ramification différée (fréquemment observée au niveau des branches) donne naissance à des axes morphologiquement similaires à la branche porteuse. Les branches (C2) ont une durée de vie très longue, équivalente à la durée de vie de la plante. Nous n'avons pas observé de sexualité portée par les branches.

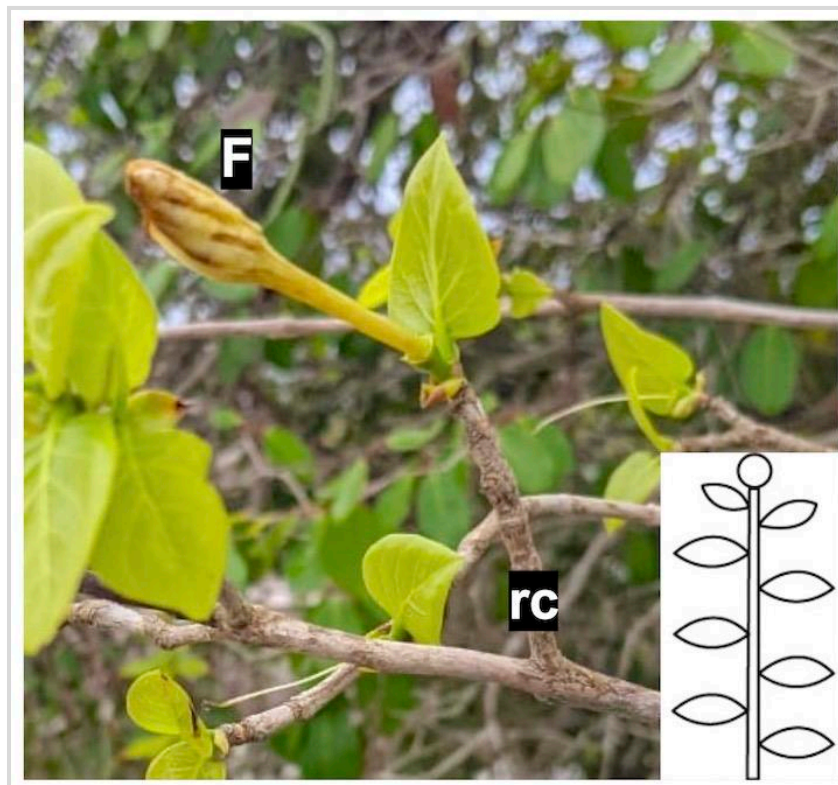
### ***Rameaux (C3)***

Les rameaux (C3) sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie opposée et, identiquement aux branches, sont secondairement disposées sur un même plan par torsion des pétioles. Ces rameaux ont un développement monopodial et un fonctionnement méristématique indéfini, bien que rarement défini. Dans les rares cas du fonctionnement défini, nous avons observé la transformation d'un méristème apical en une inflorescence après plusieurs phases de fonctionnement méristématique initialement indéfini. Leur croissance est rythmique, avec des arrêts de croissance marqués par des entrenœuds très rapprochés. Comme le tronc (C1) et les branches (C2), les rameaux (C3) font partie des axes qui restent en place pendant toute la vie de la plante. Les rameaux (C3) ont une ramification latérale et

majoritairement différée. Ils développent rarement des organes reproductifs (en position terminale le cas échéant).

### **Rameaux-courts (C4)**

Les rameau court (C4) sont des sympodes plagiotropes. Ils ont une phyllotaxie d'abord alterne (lorsqu'il est en phase de croissance végétative) et/ou opposée (lorsqu'il porte un appareil reproducteur). Ils ont un développement sympodial avec un fonctionnement méristématique défini. Ils ont une croissance rythmique, caractérisée par des entrenœuds très courts. Ces axes sont ramifiés de façon sympodiale (mono ou dichasiale). La sexualité est généralement terminale (transformation du méristème apical en fleur) et rarement latérale (Photo 8). Après maturation des fruits, un (occasionnellement deux) relais se développe(nt) par ramification sympodiale, issu(s) des bourgeons latéraux situé(s) juste sous la zone de floraison terminale. La durée de vie des rameaux courts (C4) est largement inférieure à des autres catégories d'axes (C1, C2 et C3). Ils peuvent être élagués plusieurs saisons de floraison/fructification.



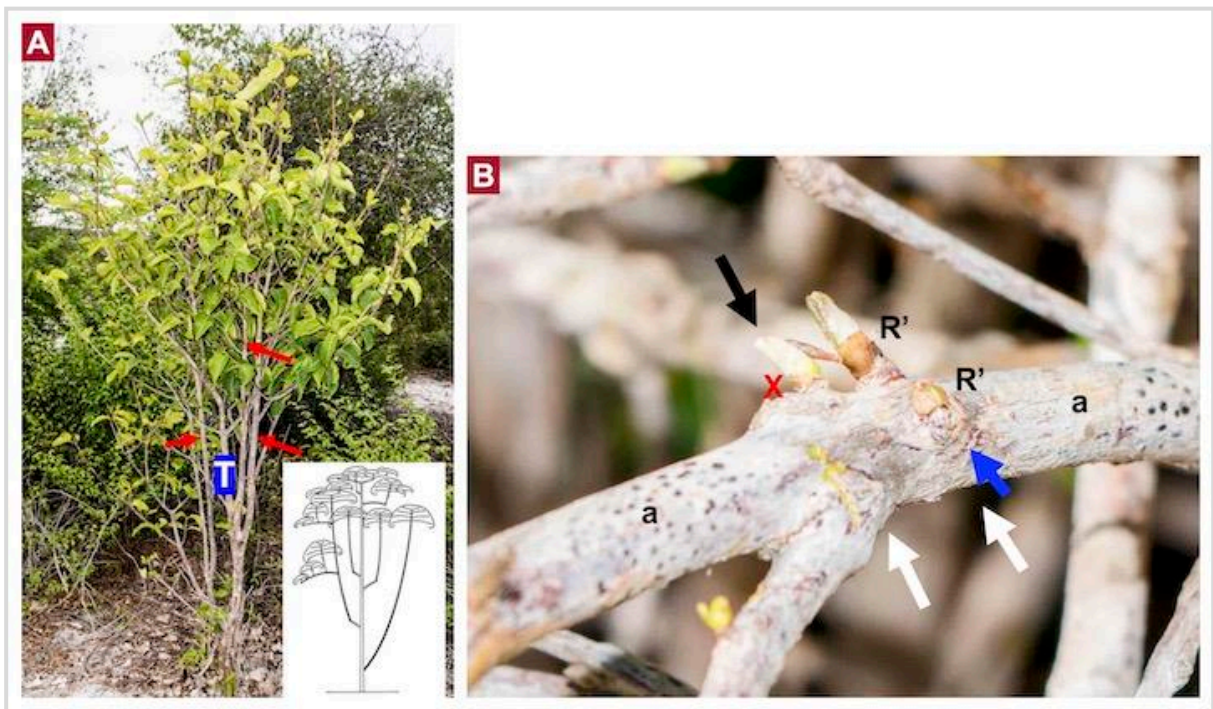
**Photo 8 : Sexualité terminale sur les rameaux courts chez l'espèce *C. ambongensis***

F : fleur et rc : Rameaux-courts. Les « rc » sont la seule catégorie d'axe capable de développer des fleurs à partir de son méristème apical. Ce qui implique qu'ils sont les seuls axes à développement sympodiaux.

### III.2.1.2. Réitération

La réitération est exprimée plus ou moins fréquemment sur toutes les catégories d'axe de l'arbre. Nous avons observé la présence de réitération différée partielle (répétition des du tronc ou des branches ou des rameaux uniquement), souvent abondante à la base du tronc et issue du développement de méristèmes latents (Photo 9A).

La réitération des rameaux (C3) portés par les branches (C2) est différée et généralement issue du développement de bourgeons à l'aisselle d'une vieille branche ou d'une branche morte (Photo 9B). Des réitérats partiels différés s'observent aussi au niveau des rameaux courts.



**Photo 9 : Réitération chez l'espèce *C. ambongensis***

A : Réitération séquentielle (proleptique), totale. B : Réitération et ramification différées. Sur la figure A, T : Tronc et T' (indiqué par les flèches en couleur. Rouge) : Tronc réitéré (réexpression du tronc sur un même système ramifié). Les flèches en couleurs rouges indiquent les réitérats issus de la réitération séquentielle du tronc. Toutes les unités architecturales sont dupliquées et le système ramifié résultant est à multi-tronc. Sur la figure B, R : Rameaux, R' : Rameaux en cours d'allongement qui s'est développé à partir des bourgeons latents. Les flèches en couleurs blanches indiquent deux nœuds qui se succèdent et très rapprochés. La flèche en bleu désigne une cicatrice foliaire en forme V. La flèche en couleur noir montre le début d'une réitération différée d'un rameau après son ablation indiquée par la croix de couleur rouge.

### III.2.1.3. Informations complémentaires

Le nombre d'ordres d'axe (densité de ramification) est souvent supérieur au nombre des catégories d'axe formant l'unité architecturale (expliqué par la présence de réitéras sur les branches, et les rameaux). Selon l'âge de la plante, on observe jusqu'à six ordres de ramification notés de A2 à A6 (A1 étant le tronc).

### III.2.2. *Coffea bissetiae* (BIS)

#### III.2.2.1. Catégories d'axes et unité architecturale

Nous avons identifié quatre (4) catégories d'axes dans l'unité architecturale de *C. bissetiae*, qui diffèrent par les traits décrits ci-après. Le tableau suivant décrit les traits des quatre (4) catégories d'axes formant l'unité architecturale de l'espèce BIS.

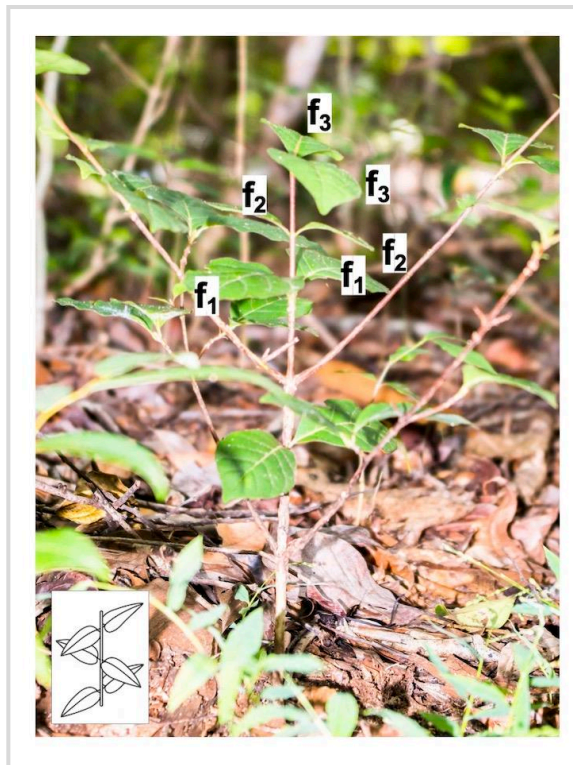
**Tableau 8 : Récapitulatif de l'unité architecturale de *Coffea bissetiae* (BIS)**

Descripteurs	C1	C2	C3	C4
Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée, phyllotaxie secondaire	Opposée, phyllotaxie secondaire	Alterne, rarement opposée
Direction de croissance et symétrie	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
Fonctionnement méristématique et développement	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Défini, sympodial
Rythmicité de la croissance	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Ramification dans l'espace	Continue	Continue	Diffuse	Non ramifié
Ramification dans le temps	Immédiate	Immédiate	Différée	Non ramifié
Floraison	Absente	Absente	Absente	Terminale
Durée de vie	Vie de la plante	Très long	Très long	Court (3 unités de croissance « UC »)



### **Tronc (C1)**

L'axe principal (C1) a une phyllotaxie opposée décussée. C'est un axe monopodial orthotrope. Il peut être relativement court (à Antsanitia, avec un milieu très ouvert) ou très long (à Ankarafantsika, en forêt avec un milieu fermé) (Photo 10). La feuille est de type simple (modérément pubescente), stipulée et pétiolée, avec un limbe de forme elliptique (parfois lancéolée ou ovale) et légèrement pubescent. Le limbe est constitué d'une nervure principale, des nervures secondaires et tertiaires. La forme des feuilles est identique le long des différentes catégories d'axes.



**Photo 10 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce *C. bissetiae***

f : Feuilles assimilatrices

Le tronc (C1) a un fonctionnement méristématique indéfini (Photo 11). Nous avons observé une alternance régulière d'entrenœuds longs et courts, illustrant une croissance rythmique. Les arrêts de croissance sont marqués par un rapprochement des entrenœuds, ainsi que par la présence de feuilles transformées protectrices du méristème apical (cataphylles) durant la phase de repos et un changement de la couleur des axes (Photo 12). Le tronc (C1) fait partie des axes qui restent en place pendant la durée de vie de la plante. La ramification est principalement continue et immédiate (Photo 13). Le tronc ne porte pas la sexualité.

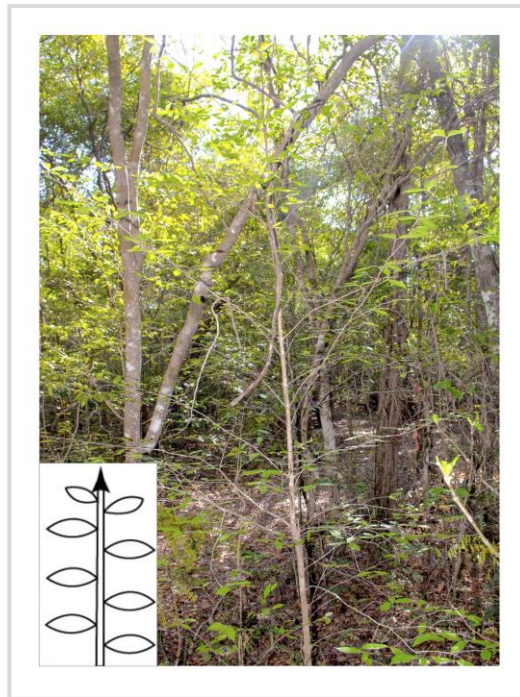


Photo 11 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce *C. bissetiae*

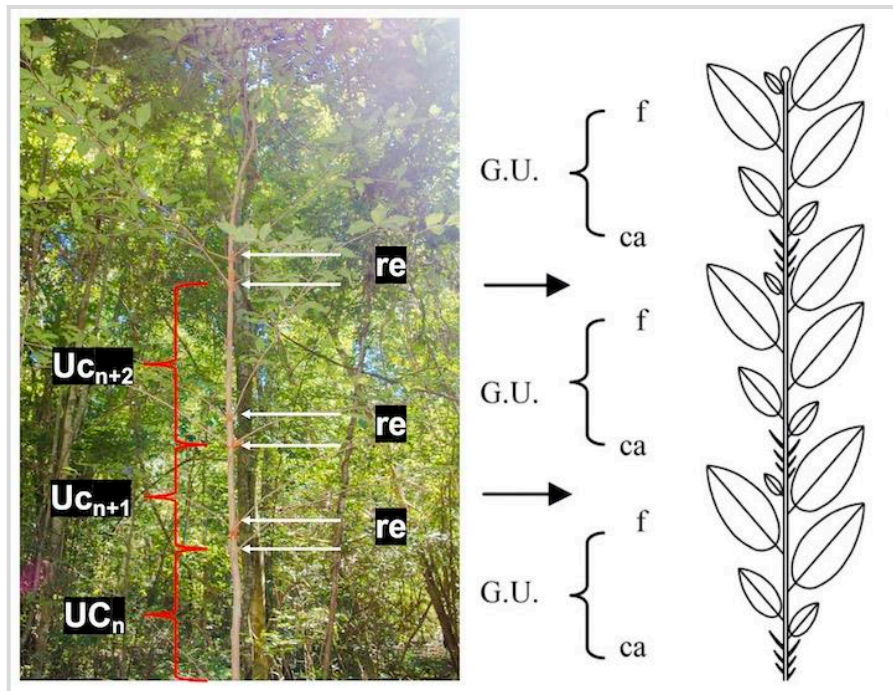
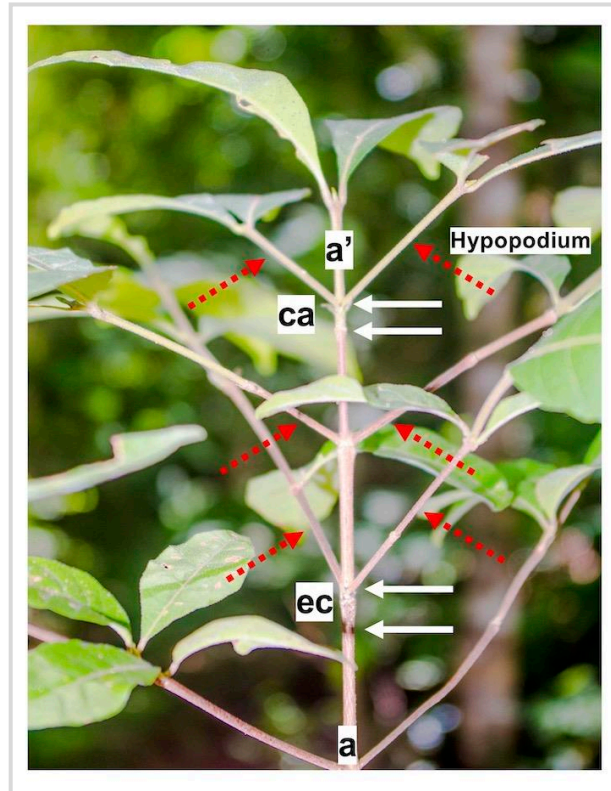


Photo 12 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce *C. bissetiae*

UC : Unité de croissance (ce sont des portions d'axes qui se sont allongées sans interruption au cours d'une phase d'extension). re : rapprochement des EN, qui sont des marqueurs morphologiques marquant les arrêts de croissance.



**Photo 13 : Ramification immédiate chez l'espèce *C. bissetiae***

a : Ancienne pousse, a' : Nouvelle pousse, ca : Cataphylles, f : Feuilles assimilatrices, ec : Écailleux. Les flèches de couleur blanche indiquent les arrêts de croissance (traduit par des EN rapprochés) et les flèches en traits de couleur rouge indiquent les branches issues de ramification immédiate (c'est-à-dire, des branches ayant comme axe porteur des portions du tronc en cours d'allongement) qui sont constituées de premiers entrenœuds long (hypopodium). Tous les nœuds sont ramifiés (ramification continue).

### **Branches (C2)**

Les branches (C2) sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie opposée non décussée et dont les feuilles sont secondairement disposées dans un même plan par torsion des entrenœuds.

Elles ont un fonctionnement méristématique indéfini et une croissance rythmique. Des arrêts de croissance sont souvent marqués par le rapprochement des entrenœuds, la présence de feuilles réduites à la base d'une unité de croissance et la couleur de l'écorce précédent l'arrêt de croissance. La couleur d'une unité de croissance nouvellement mise en place est plus claire et la couleur d'une ancienne unité de croissance (UC), plus sombre. Les branches (C2) ont une durée de vie équivalente à la plante elle-même. La ramification des branches (C2) est continue et généralement immédiate.

### ***Rameaux (C3)***

Les rameaux (C3) sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie opposée et dont les feuilles sont secondairement placées dans un même plan par torsion des entrenœuds. Ils ont un fonctionnement méristématique indéfini et une croissance rythmique. Comme le tronc (C1) et les branches (C2), les rameaux (C3) restent en place pendant toute la vie de la plante. Les rameaux (C3) ont une ramification diffuse et différée. Ils ne portent pas la sexualité.

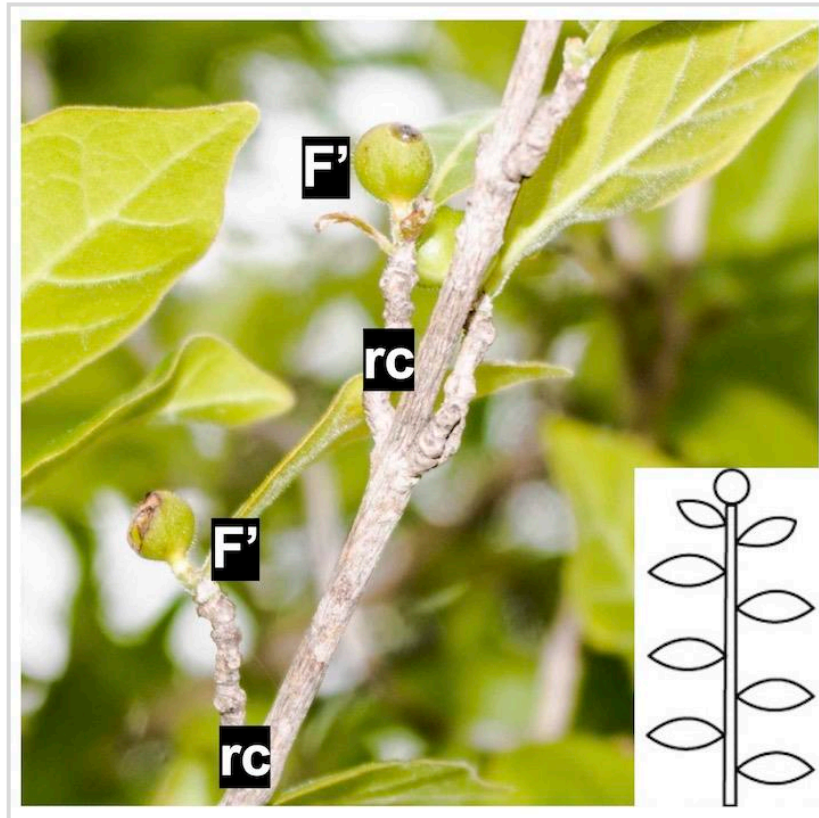
### ***Rameaux-courts (C4)***

Les rameaux courts (C4) sont des sympodes à phyllotaxie opposée ou alterne parfois portant une seule feuille à la base de son axe en croissance. Ces axes (C4) ont un fonctionnement méristématique défini et une croissance rythmique. Le méristème apical du rameau court présente une activité florale saisonnière dont un axe relais (rarement deux) se développe par ramification différée.

La croissance est rythmique, caractérisée par l'alternance d'une phase d'allongement et d'une phase de repos. Les phases de repos sont caractérisées par la mise en place de cataphylles (ou écailles) de couleur brunâtre et des entrenœuds très courts. L'unité de croissance précédant la saison de croissance en cours est de couleur grise à brunâtre et tandis que la nouvelle unité de croissance est de forme légèrement aplatie, pubescente, de couleur vert-brun.

La sexualité est strictement terminale par la transformation du méristème apical en bouton floral (Photo 14). Contrairement aux troncs (C1), aux branches (C2) et aux rameaux (C3), les rameaux-courts (C4) ont une durée de vie courte. Ils peuvent s'élaguer après plusieurs saisons de fonctionnement (floraison/fructification). Nous avons observé occasionnellement le développement de rameaux courts en position apicale (après un arrêt de croissance) des branches (C2).

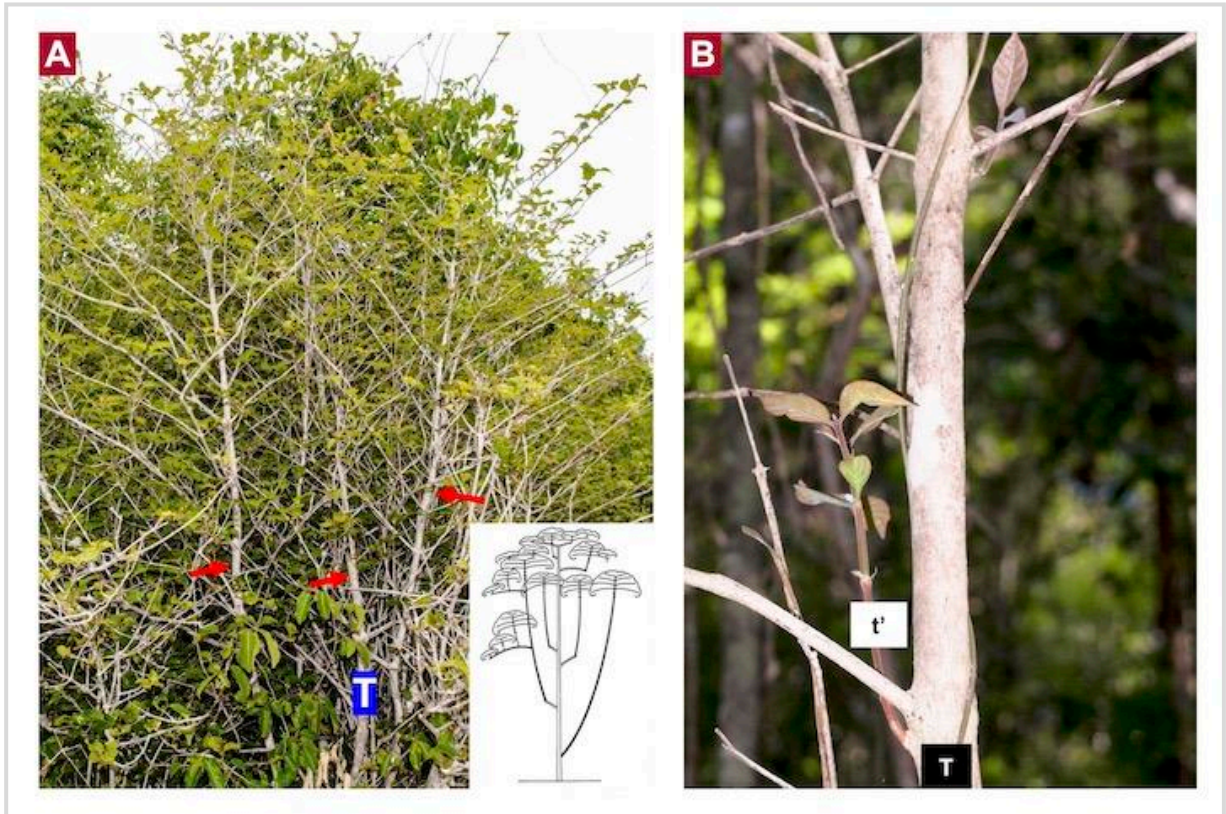




**Photo 14 : Sexualité terminale sur les rameaux courts chez l'espèce *C. bissetiae***  
 F' : Fruit en cours de maturation et rc : Rameaux-courts. Sur cette figure, les rc sont portés par les rameaux (C3).

### III.2.2.2. Réitération

En milieu ouvert, nous avons observé une ramification plus importante, donnant notamment naissance à des axes morphologiquement similaires au tronc qui les porte (réitération séquentielle totale). Cette espèce prend la forme d'arbustes multi tronc par une abondante réitération totale différée dans la partie basale des axes. La hauteur totale de la plante est alors moins importante que celle des individus en forêt. Ici, nous avons constaté une réitération séquentielle fréquente en position basale du tronc (Photo 15A). En milieu fermé, nous avons fréquemment observé la présence de réitération différée et totale au niveau de l'axe principal (C1) issus des bourgeons surnuméraires donnant naissance à un axe orthotrope (C1') (Photo 15B).



**Photo 15 : Réitération chez l'espèce *C. bissetiae***

A : Réitération séquentielle (proleptique), totale. B : Réitération différée (proleptique). T : Tronc (C1) et t' : Réitéra du tronc (C1'). Ces deux types de réitéras se sont développés tous à partir des bourgeons dormants mais leurs différences se situent sur le temps de dormance avant qu'ils s'allongent.

### **III.2.3. *Coffea boinensis* (BOI)**

#### **III.2.3.1. Catégories d'axes et unité architecturale**

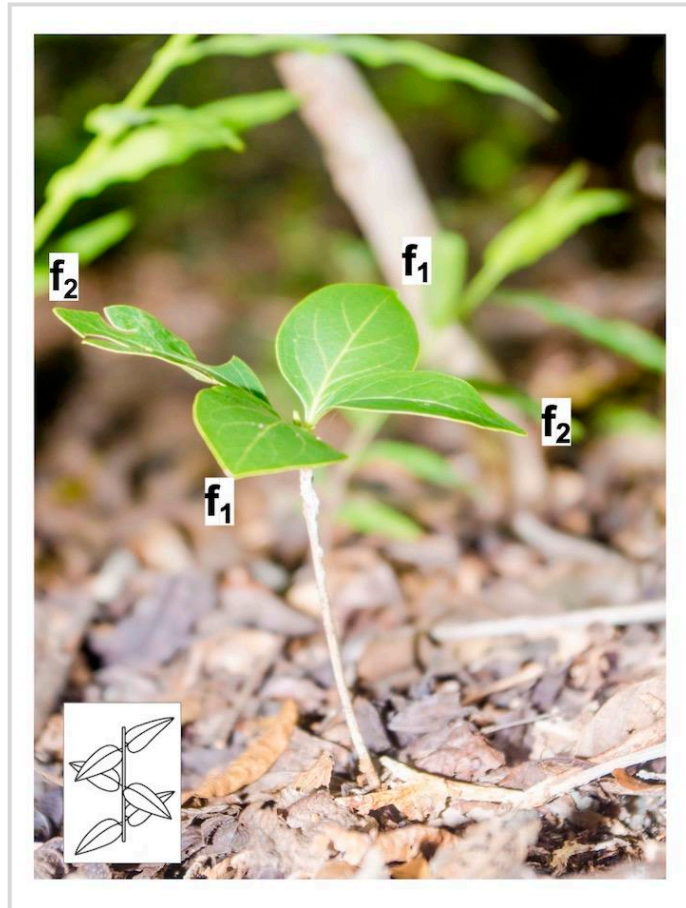
Nous avons identifié quatre (4) catégories d'axes dans l'unité architecturale de *C. boinensis*, qui diffèrent par les traits décrits ci-après (Tableau 9).

**Tableau 9 : Récapitulatif de l'unité architecturale de *Coffea boinensis* (BOI)**

Descripteurs	C1	C2	C3	C4
Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée, phyllotaxie secondaire	Opposée, phyllotaxie secondaire	Opposée, rarement alterne
Direction de croissance et symétrie	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
Fonctionnement méristématique et développement	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Défini, sympodial
Rythmicité de la croissance	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Ramification dans l'espace	Continue	Continue	Diffuse	Non ramifié
Ramification dans le temps	Immédiate	Immédiate	Différée	Non ramifié
Floraison	Absente	Absente	Absente	Terminale
Durée de vie	Vie de la plante	Très long	Très long	Très court (2 unités de croissance « UC »)

### **Tronc (C1)**

Le tronc (C1) est monopode orthotrope à phyllotaxie opposée décussée (Photo 16). La feuille est de type simple, stipulée et pétiolée, avec un limbe de forme deltoïde ou cordée ou ovale, apex pointu et bord de type entier. Le limbe est constitué d'une nervure principale, nervure secondaire et tertiaire.

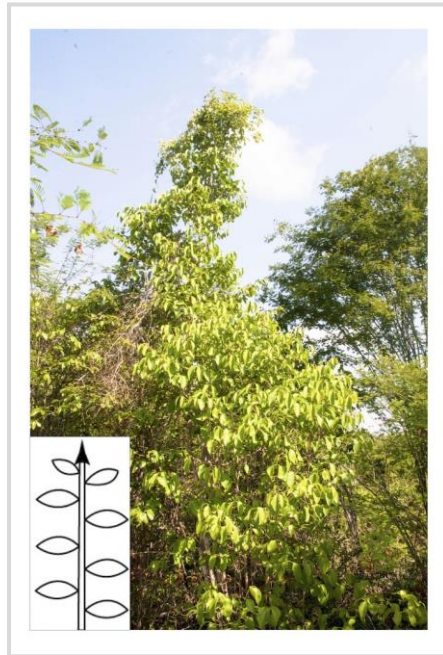


**Photo 16 : Phyllotaxie opposée décussée chez l'espèce *C. boinensis***

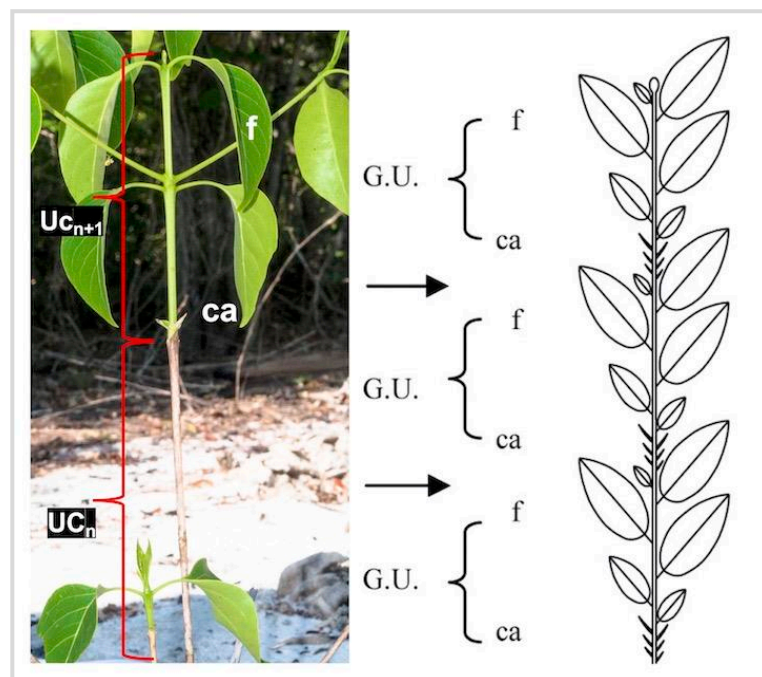
f : Feuilles assimilatrices

Le tronc a un fonctionnement méristématique indéfini et une croissance rythmique. (Photo 17). La croissance est rythmique avec une pousse saisonnière (nouvelle unité de croissance) de couleur verte brune et aplatie, formée par un (ou plusieurs) long(s) entrenœud(s). Les unités de croissance antérieures ont de couleur grise ou brune. Les arrêts de croissance sont souvent marqués par des entrenœuds courts et la présence de cataphylles (Photo 18). Le tronc (C1) a la même durée de vie que la plante. Cet axe a une ramification continue et immédiate (Photo 19). Le tronc ne porte pas la sexualité.



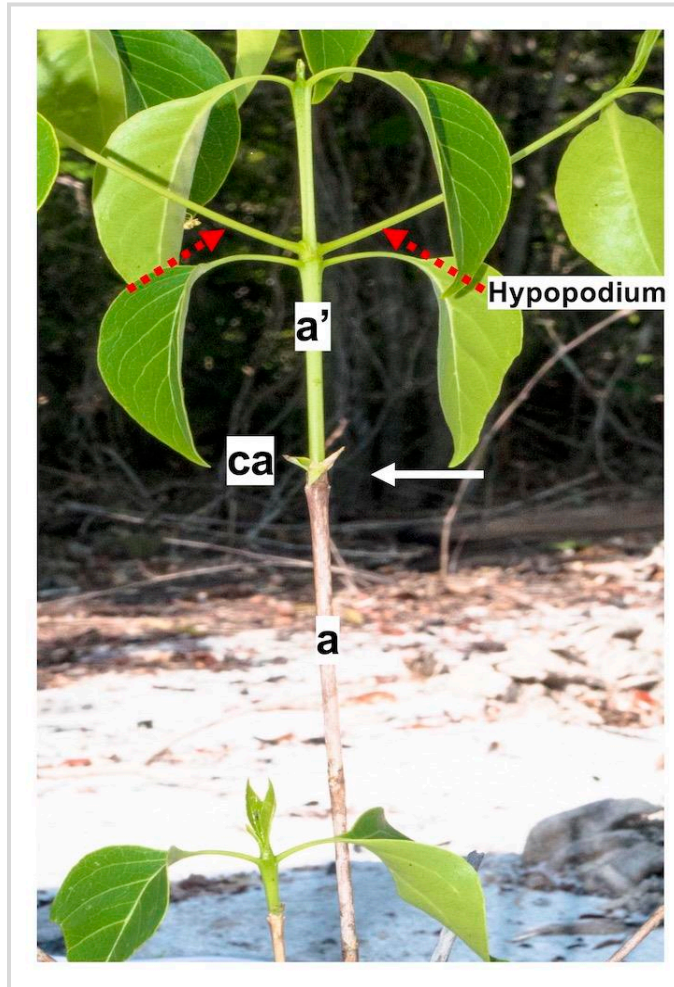


**Photo 17 : Système ramifié à développement monopodial chez l'espèce *C. boinensis***



**Photo 18 : Croissance rythmique et marqueurs morphologiques chez l'espèce *C. boinensis***

UC : Unité de croissance (ce sont des portions d'axes qui se sont allongées sans interruption au cours d'une phase d'extension). ca : Cataphylles, qui sont des marqueurs morphologiques marquent les arrêts de croissance. Les cataphylles enveloppent et protègent les méristèmes apicaux durant les phases de repos au cours des périodes défavorables. Les anciennes unités de croissance sont de couleur gris et les nouvelles unités de croissance en vert claire.



**Photo 19 : Ramification immédiate chez l'espèce *C. boinensis***

a : Axe ayant terminé son allongement, a' : Axe en cours d'allongement et ca : Cataphylles, séparant les deux unités de croissance a et a' qui se succèdent. Les deux flèches en tirets de couleurs rouge indiquent les branches issues de ramification immédiate (c'est-à-dire, développement des branches (C2) sur une portion de tronc (C2) en cours d'allongement). Ces nouvelles branches sont constituées des premiers entrenœuds longs (hypopodium).

### **Branches (C2)**

Les branches (C2) sont des axes monopodiaux plagiotropes à phyllotaxie opposée avec disposition secondaire des feuilles sur un même plan par torsion des pétioles. Elles présentent une croissance indéfinie et rythmique caractérisée par une pousse saisonnière composé d'un ou plusieurs longs entrenœuds suivant une phase de repos. Les marqueurs morphologiques qui caractérisent les arrêts de croissance et les unités de croissance sont identiques à ceux du tronc.

Les branches sont maintenues à long terme pendant la durée de la plante. Leur ramification est immédiate et continue (mais on peut observer une ramification différée au niveau de certains axes âgés). La couleur et le diamètre de l'axe nouvellement formé et ramifié est différente (couleur verte brune, de forme aplatie) et est plus petit que celui de son axe porteur (couleur grise ou brune, de taille supérieure). Les branches (C2) ne portent pas d'organes sexuels.

### ***Rameaux (C3)***

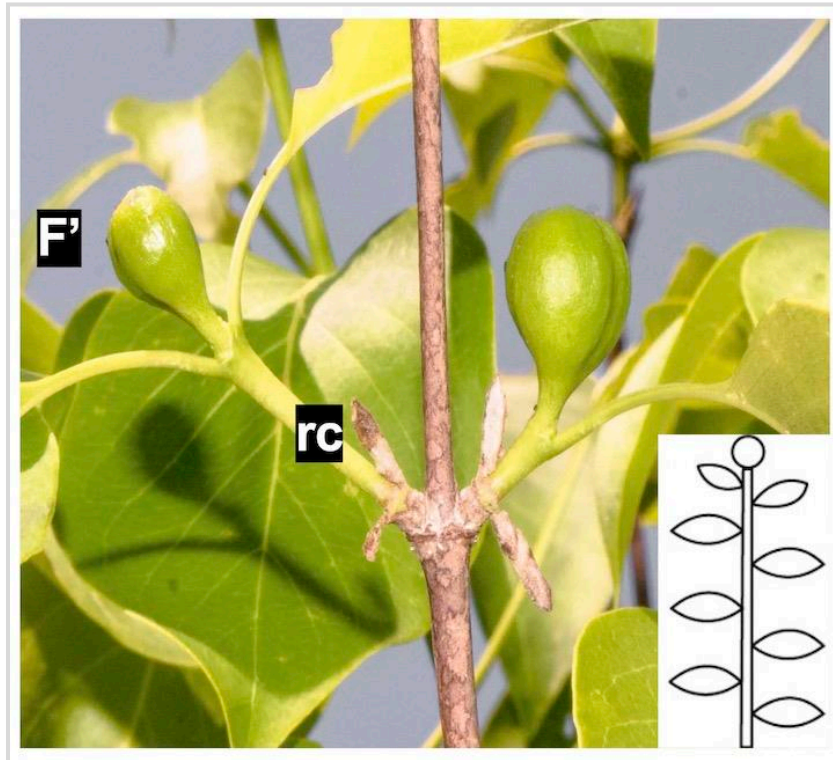
Les rameaux (C3) sont des axes monopodes plagiotropes à phyllotaxie opposée avec disposition secondaire des feuilles sur un même plan par torsion des pétioles. Ils présentent une croissance indéfinie et rythmique. Ils restent en place pendant la durée de vie de la plante. La ramification est généralement différée (occasionnellement immédiate) et diffuse. Les rameaux ne portent pas de sexualité.

### ***Rameaux-courts (C4)***

Les rameaux courts (C4) sont des axes sympodiaux plagiotropes. Ils sont relativement courts avec une longueur totale cumulée qui ne mesure que quelques centimètres. Généralement, ces axes portent une feuille unique (rarement deux feuilles) située à la base de l'organe floral ou du fruit situé en position terminale.

Ces axes présentent un fonctionnement méristématique défini et une croissance rythmique. Leur méristème apical a une activité florale. Un axe relais sympodial peut se développer (issue de bourgeon latéral dormant situé juste en dessous du fruit) après l'avortement ou la maturation des fruits. La croissance des rameaux courts présente un rythme avec des entrenœuds très petit marquant les arrêts de croissance et une unité de croissance très courte comparée à l'unité de croissance des autres catégories d'axe (C1, C2 et C3)). Le rameau court est caractérisé par une première unité de croissance relativement longue depuis la base avant raccourcissement des entrenœuds suivants. Les arrêts de croissance sont caractérisés par des entrenœuds très courts, écaillés, enflés et de couleur brune ou grise. Les unités de croissance sont marquées par des entrenœuds longs, pour la nouvelle pousse, et une couleur verte brune.

Ces axes sont les seuls à porter les organes reproducteurs, en position terminale (Photo 20). La durée de vie des rameaux courts est relativement courte (composée de 2 ou 3 unités de croissance avant d'être élagué). Nous avons observé fréquemment le développement de rameaux courts se développant également sur les branches (C2).



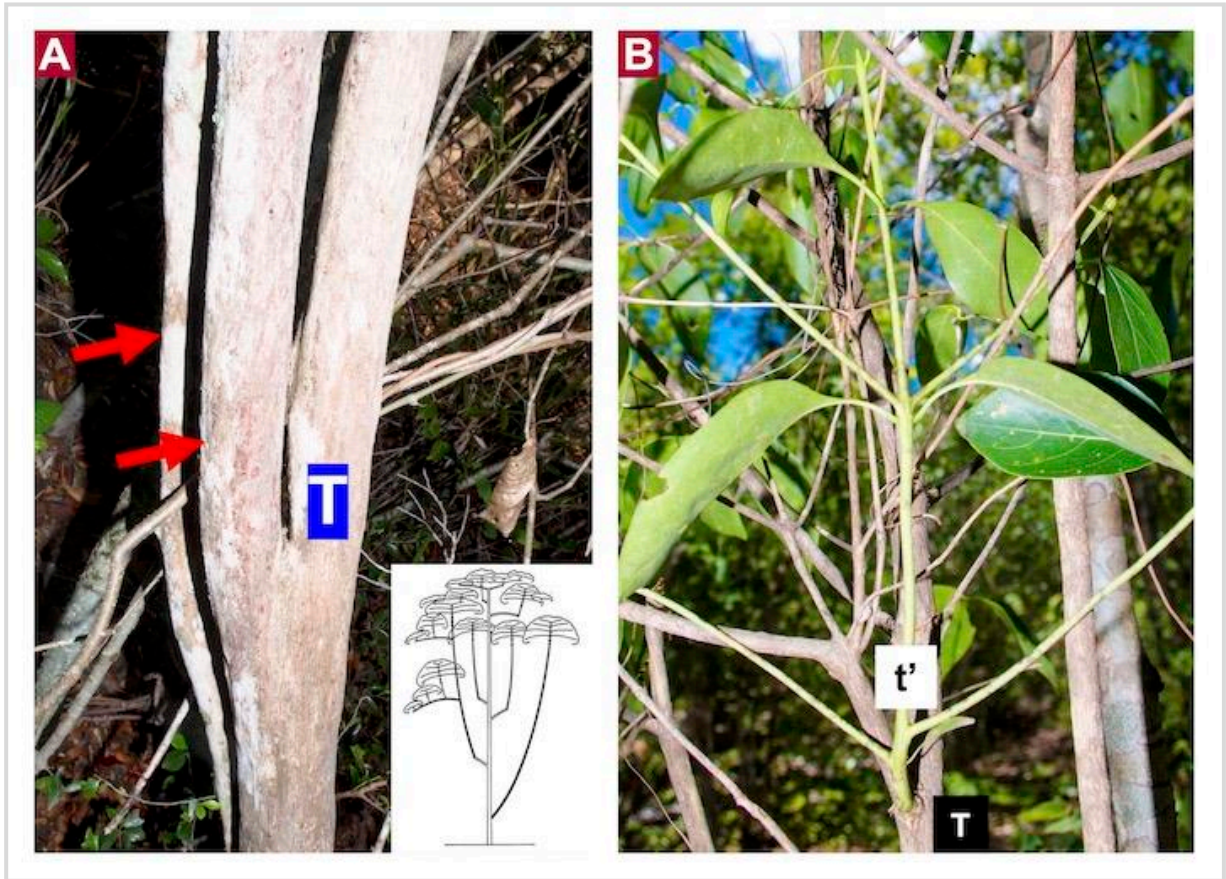
**Photo 20 : Sexualité terminale chez l'espèce *C. boinensis***

F' : Fruits en cours de maturation et rc : Rameaux-courts. Sur cette figure, les rc sont portés par les rameaux (C2). Le développement des rc sur les rameaux ont eu lieu via la ramification différée.

### III.2.3.2. Réitération

Au niveau du tronc (C1), on observe la présence de réitération séquentielle totale, et différée totale (Photo 21A). La réitération séquentielle est fréquemment située en position basale du tronc, plus ou moins importantes. La réitération différée s'observe principalement en position mésotone et apicale du tronc (Photo 21B).





**Photo 21 : Réitération chez l'espèce *C. boinensis***

A : Réitération séquentielle (proleptique), totale. B : Réitération différée (proleptique). T : Tronc (C1) et t' : Réitéra du tronc (C1'). Ces deux types de réitéra se sont développés tous à partir des bourgeons dormants mais leurs différences se situent sur le temps de dormance avant qu'ils s'allongent.

### III.3. Comparaison de l'architecture des *Baracoffea*

#### III.3.1. Similarités structurales

Les trois espèces décrites possèdent de fortes similarités structurales résumées dans le Tableau 10. En effet elles possèdent toutes une unité architecturale composée de quatre (4) catégories d'axes, qui sont : le tronc, les branches, les rameaux et les rameaux courts. Le tronc est orthotrope, à fonctionnement méristématique indéfini (sauf la mort du méristème apical, indépendant de sa nature interne) et à croissance rythmique, à développement monopodial et à phyllotaxie opposée décussée. Les branches et les rameaux sont plagiotropes, à croissance indéfinie et rythmique, à développement monopodial et à phyllotaxie opposée dont les feuilles opposées se disposent sur le même plan. Les rameaux courts sont des axes qui sont élagués à court terme, spécialisés pour développer et porter les organes reproducteurs. Ces derniers sont le seul type d'axe capable d'initier les organes floraux à partir de son méristème apical. Les rameaux courts sont plagiotropes, à croissance définie et rythmique, et constituent le seul type d'axe à développement sympodial, et à phyllotaxie alterne ou opposée. Le Tableau 10 résume les similarités dans l'unité architecturale des trois espèces de *Baracoffea* : *C. ambongensis*, *C. bissetiae*, *C. boinensis*. L'absence de modalité dans une case grisée indique que le trait varie d'une espèce à l'autre.

**Tableau 10 : Similarité architecturale des *Baracoffea***

Descripteurs	C1	C2	C3	C4
Phyllotaxie	Opposée-décussée			Alterne
Direction de croissance et symétrie	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
Fonctionnement méristématique et développement	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Indéfini, monopodial	Défini, sympodial
Rythmicité de la croissance	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Ramification dans l'espace	Continue	Continue	Diffuse	Non ramifié
Ramification dans le temps	Immédiate	Immédiate	Différée	Non ramifié
Floraison	Absente	Absente	Absente	Terminale
Durée de vie	Vie de la plante	Très longue	Très longue	

Les trois espèces du groupe *Baracoffea*, et également le cas des autres espèces de caféiers, suivent le modèle architectural de Roux (selon Hallé *et al.*, 1978) défini par : tronc orthotrope monopodial à ramification continue ou diffuse qui forme des étages de branches plagiotropes monopodiales. Selon le modèle de Roux, la sexualité est latérale au niveau du tronc et des branches. Dans le cas des espèces étudiées ici, la sexualité est terminale et portée par les rameaux courts qui s'insèrent latéralement sur des rameaux, eux-mêmes portés par les branches. Le fait que le modèle ne tient pas compte de la présence des rameaux les plus périphériques (après les branches) masque ainsi l'information de la floraison terminale sur les rameaux courts dans cette variation du modèle de Roux.

Les trois espèces étudiées diffèrent des *Mascarocoffea* et les autres espèces de caféiers par l'expression spécifique. Les individus observés mettent en place un axe monopodial orthotrope à développement indéfini et croissance rythmique. Cet axe émet à son tour des axes plagiotropes dans la partie basale de ses unités de croissance par ramification latérale, continue et immédiate. Leur direction de croissance est oblique. Ces axes, sont également à croissance rythmique. Comme sur l'axe orthotrope, leur phyllotaxie est toujours opposée décussée et surtout sur la zone de croissance. Toutefois, une torsion non négligeable du pétiole tend à disposer les feuilles sur un même angle d'insertion (opposée « non décussée ») sur la zone proximale du point d'insertion des branches avec le tronc. Les rameaux amphitone apparaissent continuellement en position latérale des branches. La sexualité apparaît en position terminale, strictement sur les axes ultimes (rameaux courts).

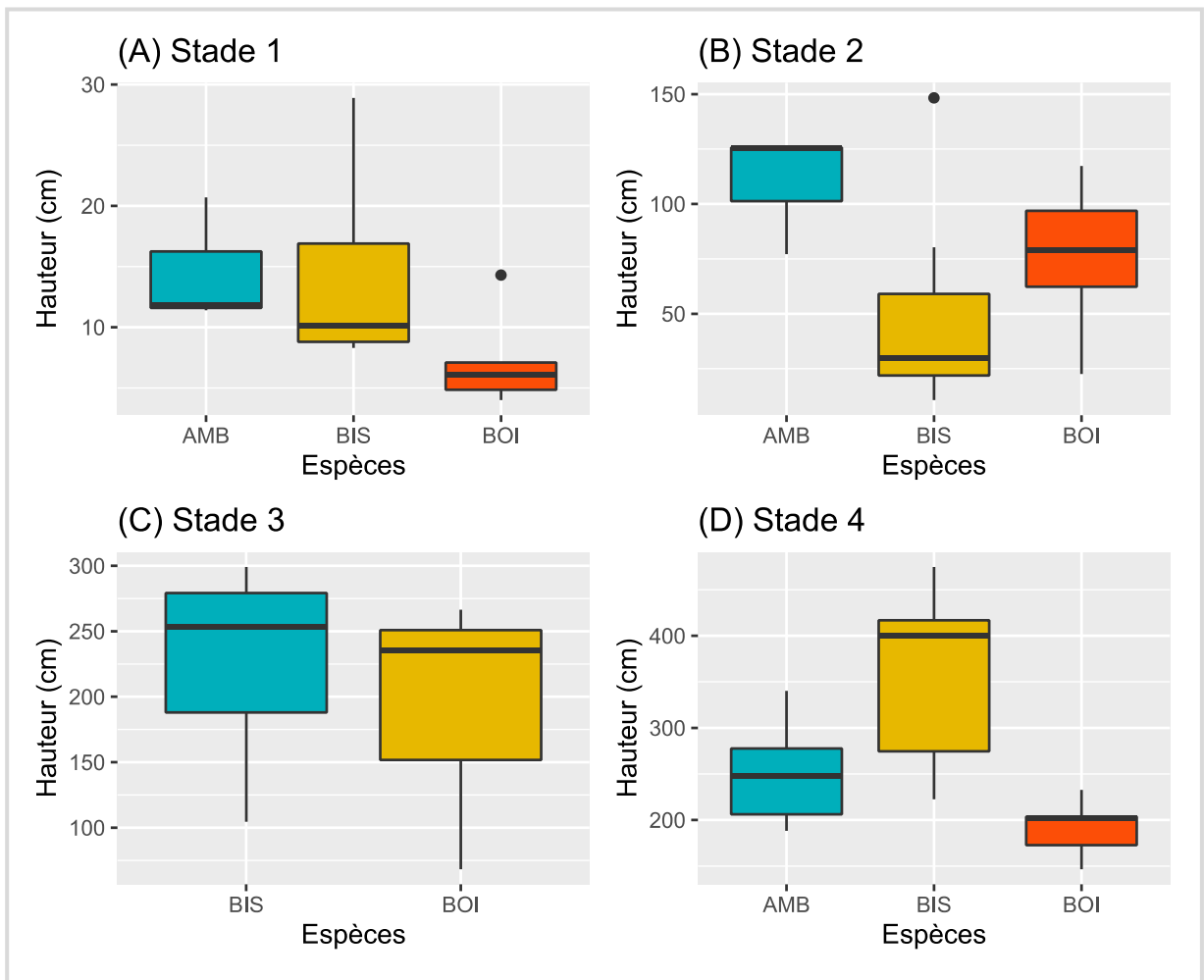
### III.3.2. Variations structurales et quantitatives intrinsèques et environnementales

#### III.3.2.1. Croissance et développement

Les valeurs mentionnées dans cette partie sont des valeurs moyennes pour l'ensemble des sites d'observation par espèce.

Quatre (4) stades de développement ont été mise en considération en fonction de l'ordre de ramification et catégorie d'axe. Le stade 1 correspond à des individus ou plantules encore non ramifiés. Ces individus comportent des branches plagiotropes à partir de stade 2. Le stade concorde aux individus ou jeunes plantes à deux (2) ordres de ramification (avec des axes A2, correspondant aux C2), le stade 3 aux individus ou arbustes qui ont des axes C3. Le stade 4 correspond aux individus ou arbres adultes florifères dont la floraison apparaît avec la catégorie d'axe la plus différenciée, les axes C4.

La hauteur varie de 4 à 28,9 cm chez les individus au stade 1 de développement (Figure 20A). En moyenne, l'espèce *C. ambongensis* est la plus haute ( $14,62 \pm 5,26$  cm) tandis que l'espèce *C. boinensis* est la plus petite ( $7,05 \pm 3,77$  cm) et l'espèce *C. bissetiae* a une hauteur intermédiaire ( $14,1 \pm 7,8$  cm). Au stade 2 (Figure 20B), l'espèce *C. ambongensis* est la plus haute et suivie de *C. boinensis* et *C. bissetiae*. La hauteur variait de 10,7 à 148 cm chez les individus observés. Elle variait de 68,3 à 299,1 cm au stade 3 dont l'espèce *C. bissetiae* est la plus haute avec une hauteur moyenne de  $249,73 \pm 51,45$  cm (Figure 20C) ; nous n'avons pas trouvé de *C. ambongensis* pour ce stade de développement (stade 3) pendant l'observation. Au stade 4 de développement (Figure 20D), la hauteur variait de 146,6 à 474,73 cm. L'espèce *C. bissetiae* est la plus haute ( $358 \pm 104,14$  cm) contrairement à l'espèce *C. boinensis* qui est la plus petite ( $190,61 \pm 31,8$  cm) et l'espèce *C. ambongensis* a une hauteur intermédiaire ( $249,73 \pm 51,45$  cm).

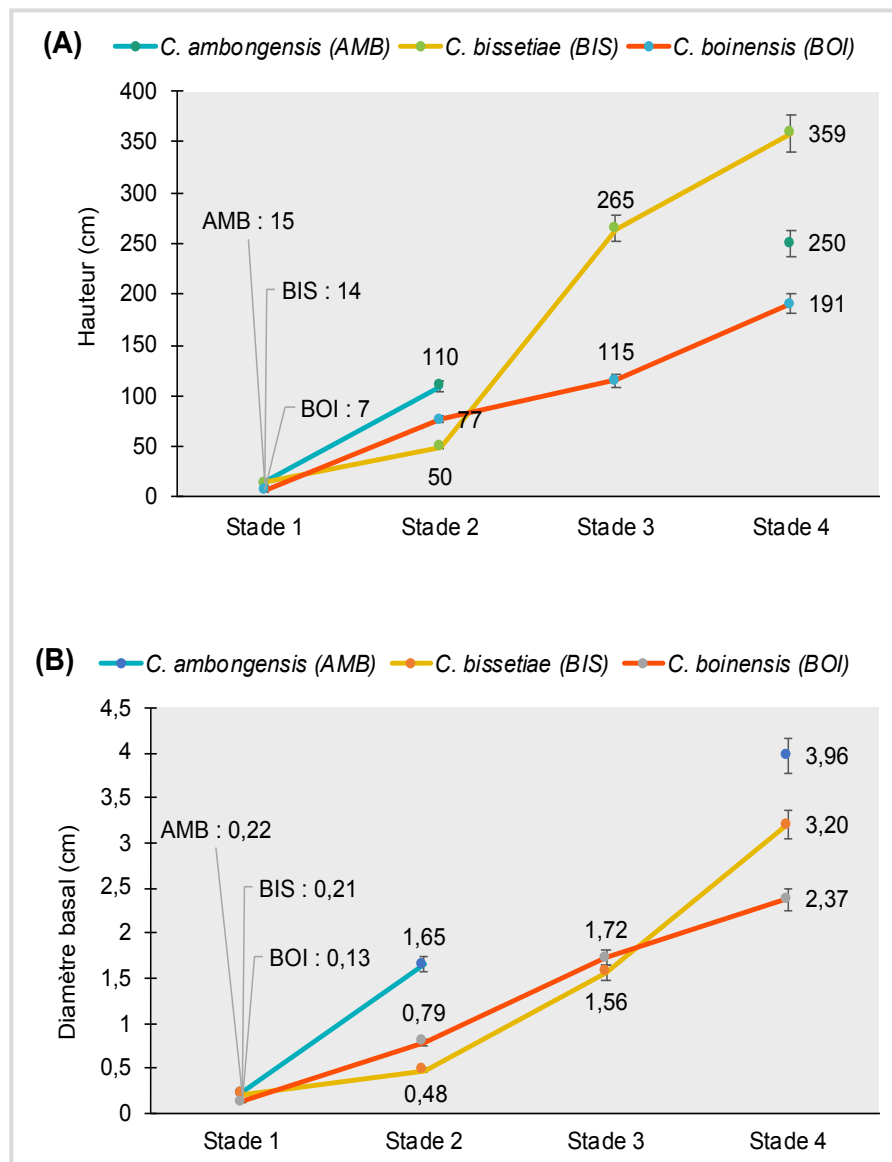


**Figure 20 : Hauteur des espèces étudiées selon les stades de développement**

Les figures (A), (B), (C) et (D) représentent respectivement les stades (1), (2), (3) et (4) de développement. AMB : *C. ambongensis*, BIS : *C. bissetiae* et BOI : *C. boinensis*.

En plus des variations de hauteur intrinsèques décrites, les régressions linéaires montrent un fort impact du milieu sur la hauteur des espèces (Annexe 7.1) : L'ombrage prédit significativement et positivement la hauteur des individus observés. Les individus sont plus hauts en milieu fermé. L'altitude a un impact négatif et significatif sur la hauteur. Les individus en hautes altitudes sont moins élevés. L'ombrage et l'altitude ont un effet interactif, négatif et significatif sur la hauteur. Les comparaisons statistiques sont en accord avec ces interactions. *C. bissetiae* (moins exposé au soleil et au moyenne altitude ;  $358,73 \pm 104,14$ ) est à des individus plus hauts que *C. ambongensis* (moyennement exposé au soleil et au très basse altitude ;  $249,73 \pm 51,45$ ), eux même plus hauts que *C. boinensis* (très exposé au soleil et au haute altitude ;  $190,61 \pm 31,8$ ). Il s'agit des individus au stade 4 de développement.

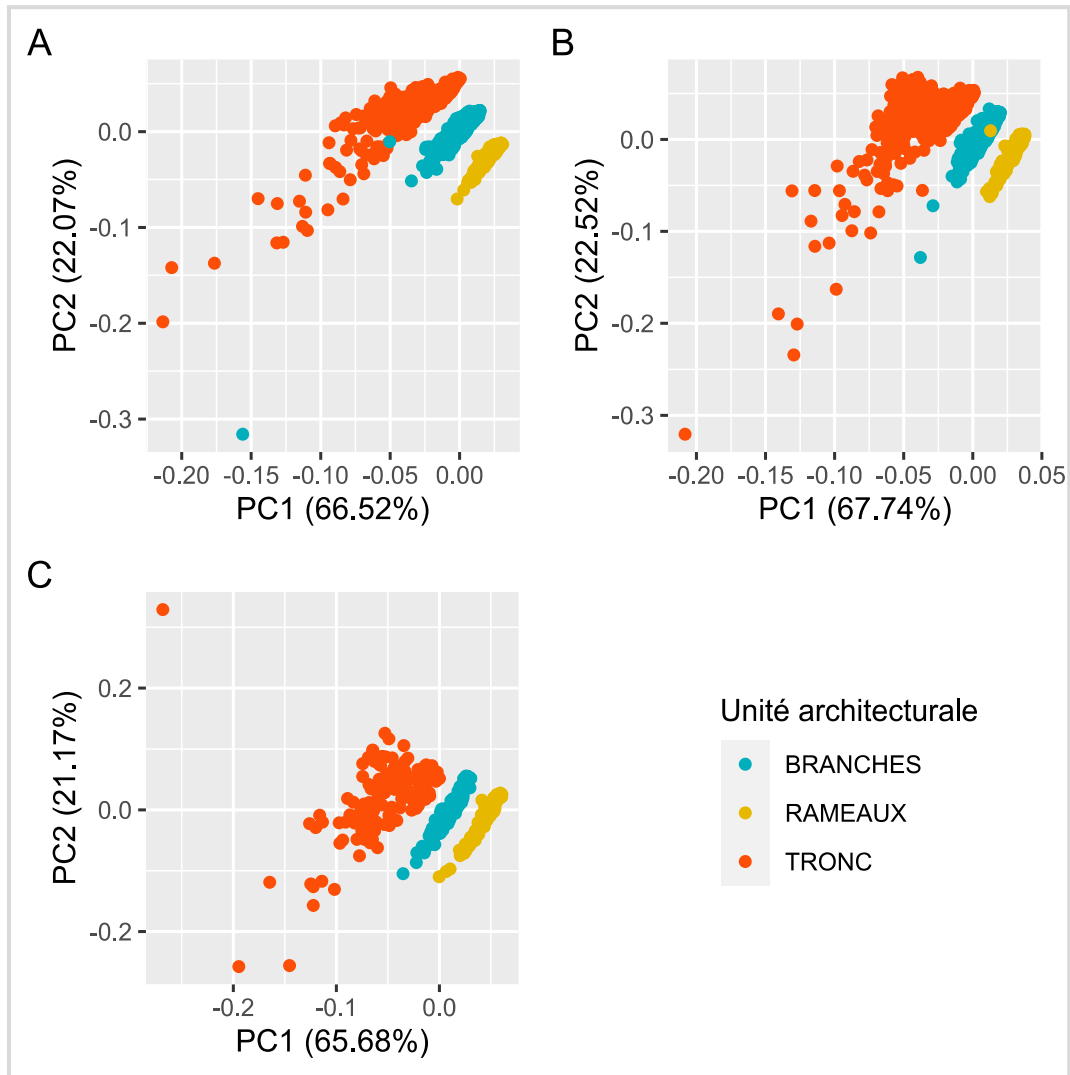
La figure 21 ci-après représente l'évolution de la hauteur et du diamètre basal en fonction du stade de développement. Les trois (3) espèces démarrent avec un rythme plus ou moins similaire au stade 1 et elles sont différentes au stade 4. L'espèce *C. bissetiae* est la plus courte au stade 1 mais elle prend brusquement la hauteur à partir du stade 2 et elle reste l'espèce la plus haute au stade 3 et 4. En termes de diamètre, l'espèce *C. bissetiae* suit également à peu près le même rythme mais elle est l'espèce intermédiaire au stade 4 tandis que l'espèce *C. boinensis* évolue en diamètre de façon progressive.



**Figure 21 : Évolution de la hauteur et du diamètre depuis la plantule au stade adulte**  
 (A) : Hauteur et (B) : Diamètre basal des individus observés. Au stade 1, les valeurs de la hauteur et du diamètre sont indiquées à l'aide des traits de couleur gris et le sigle de l'espèce correspondante pour éviter la superposition de ces valeurs.

### III.3.2.2. Différenciation morphologique quantitative

Les longueurs et les diamètres des entrenœuds des catégories d'axes définissant l'unité architecturale se regroupent nettement en classes correspondant aux catégories identifiées avec les caractères qualitatifs uniquement (ACP, Figure 22). Les deux premiers axes pour chacune des ACP présentées dans la Figure 22 représentent plus de 86% de l'inertie totale.



**Figure 22 : Distribution des catégories d'axes formant l'unité architecturale en fonction des variables quantitative, longueur et diamètre des entre-nœuds**

(A) : *C. ambongensis* (AMB), (B) : *C. bissetiae* (BIS) et (C) *C. boinensis* (BOI).

En plus des variations de longueur et de diamètre intrinsèques décrites, les régressions linéaires montrent un impact du milieu sur la longueur des UCs du tronc (C1, Annexe 7.2) : Au niveau du tronc, il n'y a pas d'interaction significative de la longueur des EN en fonction de l'exposition au soleil et l'altitude, que ce soit individuel ou interactif. Au niveau des branches, seule l'interaction entre la longueur des EN et l'altitude est significative. En haute altitude, les



individus observés ont tendance à avoir des EN plus longs sur les branches. La tendance est la même que chez les branches au niveau des rameaux.

Concernant les diamètres des UCs, pour le tronc, l'altitude uniquement prédit significativement négative le diamètre des EN (Annexe 7.3). Les individus qui se situent en altitude sont moins coniques. Les diamètres des UCs dans branches sont significativement plus bas en altitude et ombrés, mais ces deux facteurs n'ont aucun impact sur le diamètre des UCs des rameaux.

### III.3.2.3. Nombre d'entre nœuds

Le nombre d'entrenœuds par unité de croissance varie selon l'espèce (Tableau 11) et selon la catégorie d'axe (Tableau 12) considéré chez les arbres au stade 4 de développement (individus adultes). Au niveau de l'axe principal, le nombre d'entrenœuds varie faiblement, entre  $3,91(\pm 1,81)$  à  $4,82(\pm 2,51)$  pour les trois espèces étudiées. Des variations statistiquement significatives sont observées au niveau des branches et rameaux entre les trois espèces ( $p$ -value  $< 0,01$ ). L'espèce *C. bissetiae* possède le plus grand nombre d'entrenœuds par unité de croissance au niveau des branches ( $4,35 \pm 1,67$ ) et rameaux ( $3,48 \pm 1,22$ ) (Tableau 11 et Figure 23). Pour les espèces *C. ambongensis* et *C. boinensis*, le nombre d'entrenœuds par unité de croissance varie significativement entre l'axe principal et les axes périphériques ( $p$ -value  $< 0,01$ ). Le nombre d'entrenœuds par unité de croissance diminue progressivement du tronc vers les axes les plus différenciés pour les trois espèces étudiées, ils sont respectivement de  $4,82(\pm 2,51)$ ,  $2,93(\pm 1,56)$  et  $2,90(\pm 1,25)$  au niveau du tronc (C1), des branches (C2) et des rameaux (C3) (Tableau 12 et Figure 24).

Les tableaux 10 et 11 comportent les valeurs moyennes (moyenne  $\pm$  écart-type) ; celles portant les mêmes lettres dans une même ligne ne sont pas significativement différentes au seuil de risque de 5%.



**Tableau 11 : Nombre d'entrenœuds moyen par unité de croissance et par espèce**

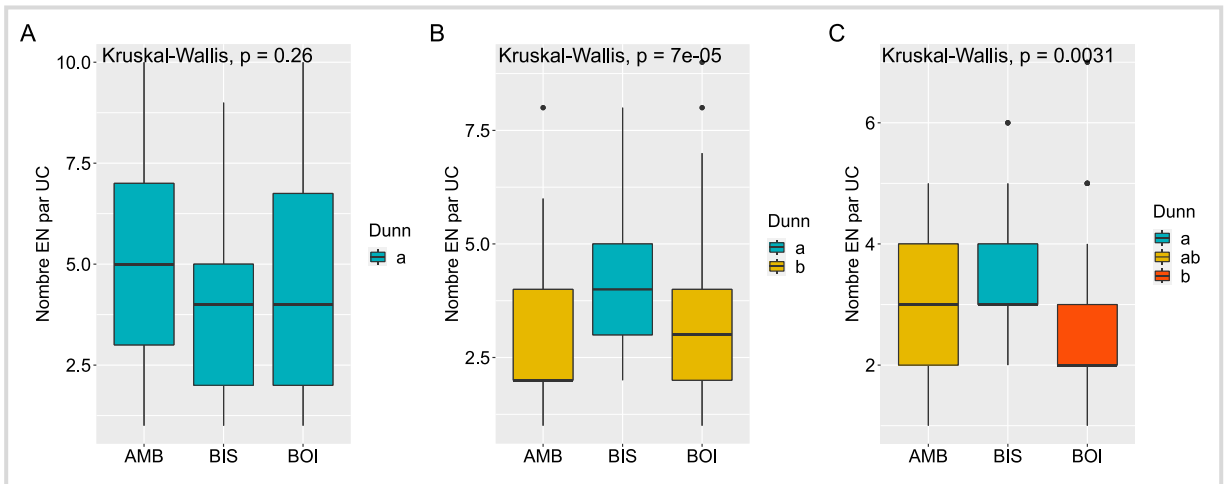
Type d'axe	AMB	BIS	BOI	Pr>F	Tests
Tronc (C1)	4,82±2,51 a	3,91±1,81 a	4,50±2,72 a	0,26 <sup>NS</sup>	Kruskal-Wallis
Branches(C2)	2,93±1,59 b	4,35±1,67 a	3,09±1,78 b	7,00e <sup>-5</sup> ***	Kruskal-Wallis
Rameaux(C3)	2,90±1,25 ab	3,48±1,22 a	2,53±1,29 b	0,0031**	Kruskal-Wallis

Signification du test de Kruskal-Wallis : \* Significative, \*\* Hautement significative, \*\*\* Très hautement significative et NS Non-significative. AMB : *C. ambongensis*, BIS : *C. bissetiae* et BOI : *C. boinensis*.

**Tableau 12 : Nombre d'entrenœuds moyen par unité de croissance et par type d'axe d'une même espèce**

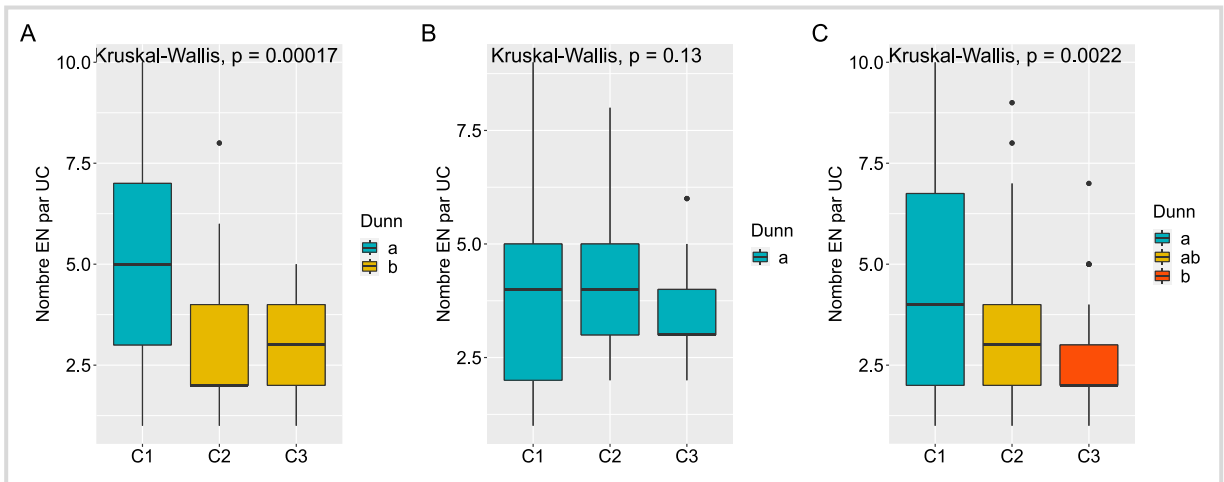
Espèces	Tronc (A1/C1)	Branches (A2/C2)	Rameaux(A3/C3)	Pr>F	Tests
AMB	4,82±2,51 a	2,93±1,56 b	2,90±1,25 b	0,00017***	Kruskal-Wallis
BIS	3,91±1,81 a	4,35±1,67 a	3,48±1,22 a	0,13 <sup>NS</sup>	Kruskal-Wallis
BOI	4,50±2,72 a	3,09±1,78 ab	2,53±1,29 b	0,0022**	Kruskal-Wallis

Signification du test de Kruskal-Wallis : \* Significative, \*\* Hautement significative, \*\*\* Très hautement significative et NS Non-significative. AMB : *C. ambongensis*, BIS : *C. bissetiae* et BOI : *C. boinensis*.



**Figure 23 : Comparaison statistique (post-hoc) du nombre d'entrenœuds par unité de croissance selon les espèces.**

(A), (B) et (C) sont respectivement les représentations graphiques du test de Kruskal-Wallis du tronc, branches et rameaux. Le test de Dunn a été utilisé pour la comparaison deux à deux des échantillons (Post-Hoc). Les espèces portant les mêmes couleurs ne sont pas statistiquement différentes au seuil de risque de 5%.



**Figure 24 : Comparaison statistique (post-hoc) du nombre d'entrenœuds par unité de croissance selon les types d'axes**

(A), (B) et (C) sont respectivement les représentations graphiques du test de Kruskal-Wallis de *C. ambongensis*, de *C. bissetiae* et de *C. boinensis*. Les types d'axes sont les troncs (C1), les branches (C2) et les rameaux (C3). Le test de Dunn a été utilisé pour la comparaison deux à deux des échantillons (Post-Hoc). Les catégories d'axes portant les mêmes couleurs ne sont pas statistiquement différentes au seuil de risque de 5%.

En plus des variations intrinsèques dans le nombre d'entrenœuds par catégorie d'axe, les régressions linéaires montrent un fort impact du milieu sur le nombre d'entrenœuds (Annexe 7.4) : L'ombrage et l'altitude, indépendamment, prédisent significativement le nombre des EN du tronc. Les individus les plus ombragés émettent plus des EN par UC. Les individus en altitudes émettent moins d'EN par UC. L'effet interactif de l'ombrage et de l'altitude est positivement significatif. Ces résultats supportent les comparaisons de moyennes effectuées, *C. bissetiae* (moins exposé au soleil et se situant en milieu de moyenne altitude ;  $48 \pm 15$ ) produit plus d'entrenœuds que *C. ambongensis* (moyennement exposé au soleil et se situant en milieu de basse altitude ;  $38 \pm 7,6$ ), qui en produit plus que *C. boinensis* (très exposé au soleil et se situant en altitude ;  $22 \pm 4$ ). La même tendance est observée au niveau des feuilles et des rameaux, cependant sans effet interactif de l'ombrage et de l'altitude (seules les variables indépendantes sont significatives).

#### III.3.2.4. Hauteur et diamètre basal du tronc

Le Tableau 13 montre que la hauteur (Htot) et le diamètre basal (Dbasal) varient en fonction du stade de développement des individus pour l'ensemble des espèces. La hauteur (Htot) et diamètre basal (Dbasal) du tronc sont significativement différents en fonction des espèces. Au stade de développement 4, la taille de l'espèce *C. bissetiae* ( $358,73 \pm 104,14$  cm) a la hauteur la plus importante tandis que l'espèce *C. boinensis* ( $190,61 \pm 31,8$  cm) a la moins importante ; l'espèce *C. ambongensis* ( $249,73 \pm 51,45$  cm) est l'intermédiaire entre les deux. Leur diamètre basal est plus ou moins similaire pour ce même âge physiologique. Ces espèces se différencient entre elles au stade 1 et 2, en particulier entre l'espèce *C. bissetiae* et l'espèce *C. ambongensis*, en termes de diamètre basal.

Le Tableau 13 suivant comporte les valeurs moyennes (moyenne  $\pm$  écart-type) ; celles portant les mêmes lettres dans une même ligne ne sont pas significativement différentes au seuil de risque de 5%.

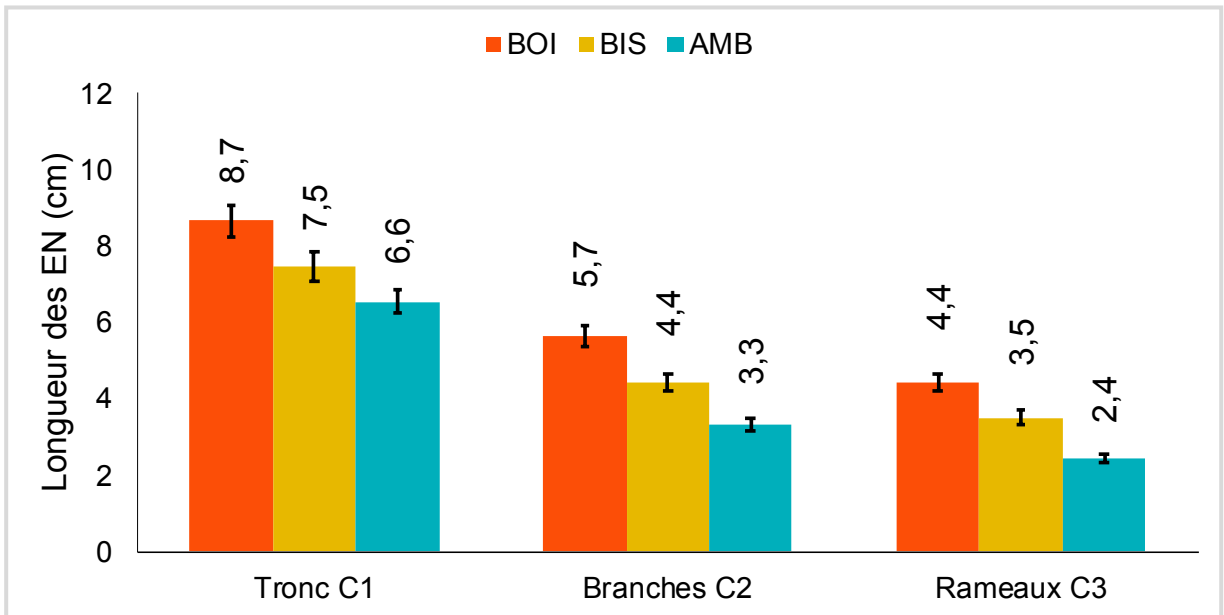
**Tableau 13 : Description et comparaison des espèces en fonction des variables hauteur (Htot) et diamètre basal (Dbasal)**

Stade de développement	Espèce	Htot (cm)	Dbasal (cm)
1	BOI	7,05±3,77 b	0,13±0,02 ab
	BIS	14,10±7,80 a	0,21±0,05 a
	AMB	14,63±5,26 ab	0,22±0,08 b
	<b>Pr&gt;F</b>	0,039*	0,0189
2	BOI	76,79±31,23 a	0,79±0,18 ab
	BIS	50,10±48,77 a	0,48±0,33 b
	AMB	109,51±28,4 a	1,65±0,1 a
	<b>Pr&gt;F</b>	0,49 NS	0,0208 **
3	BOI	189,99±106,55 a	1,72±0,86 a
	BIS	227,35±75,13 a	1,56±0,43 a
	<b>Pr&gt;F</b>	0,62 NS	0,708 NS
4	BOI	190,61±31,8 b	2,37±0,36 a
	BIS	358,73±104,14 a	3,20±0,79 a
	AMB	249,73±51,45 ab	3,96±1,5 a
	<b>Pr&gt;F</b>	0,0055**	0,094 NS

Signification du test de Kruskal-Wallis : \* Significative, \*\* Hautement significative, \*\*\* Très hautement significative et NS Non-significative. AMB : *C. ambongensis*, BIS : *C. bisetiae* et BOI : *C. boinensis*.

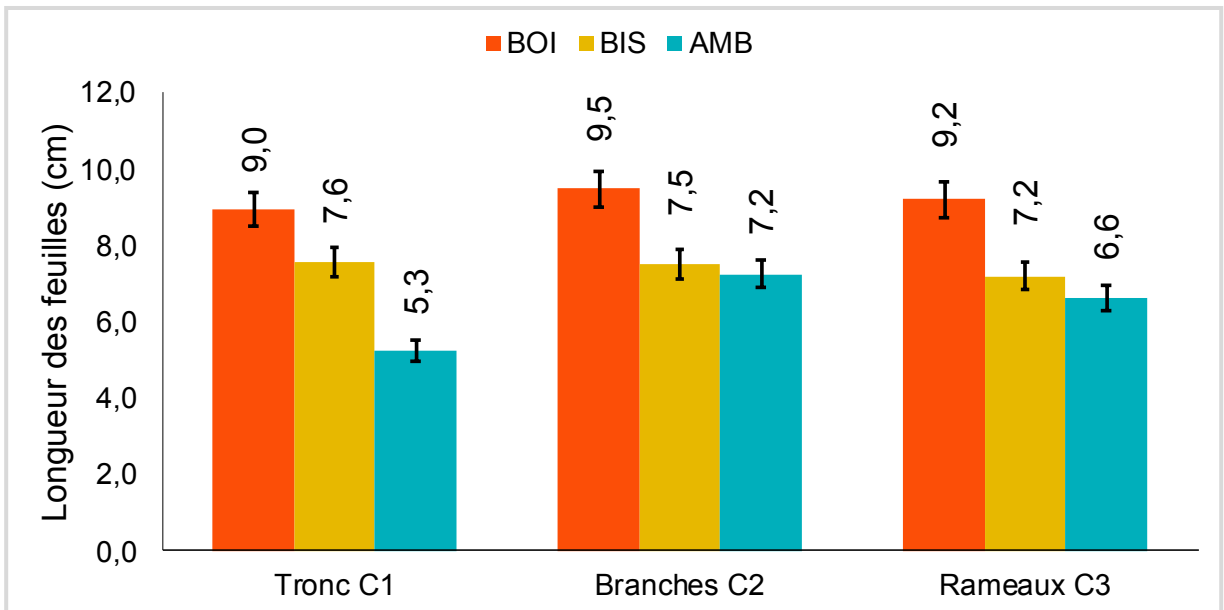
### III.3.2.5. Mesure des entrenœuds et des feuilles

La longueur, le diamètre et le nombre des entrenœuds, la longueur et largeur des feuilles ont été étudiés entre les espèces et entre les catégories d'axe au stade de développement 4 (Tableau 14). Les espèces ont tendance à se différencier entre elles au stade 4 en fonction de la longueur moyenne des entrenœuds et des feuilles (Figure 25 et Figure 26).



**Figure 25 : Longueur moyenne des entrenœuds au stade de développement 4**

Les espèces ont été différenciées par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.



**Figure 26 : Longueur moyenne des feuilles au stade 4 de développement**

Les espèces ont été différenciées par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.

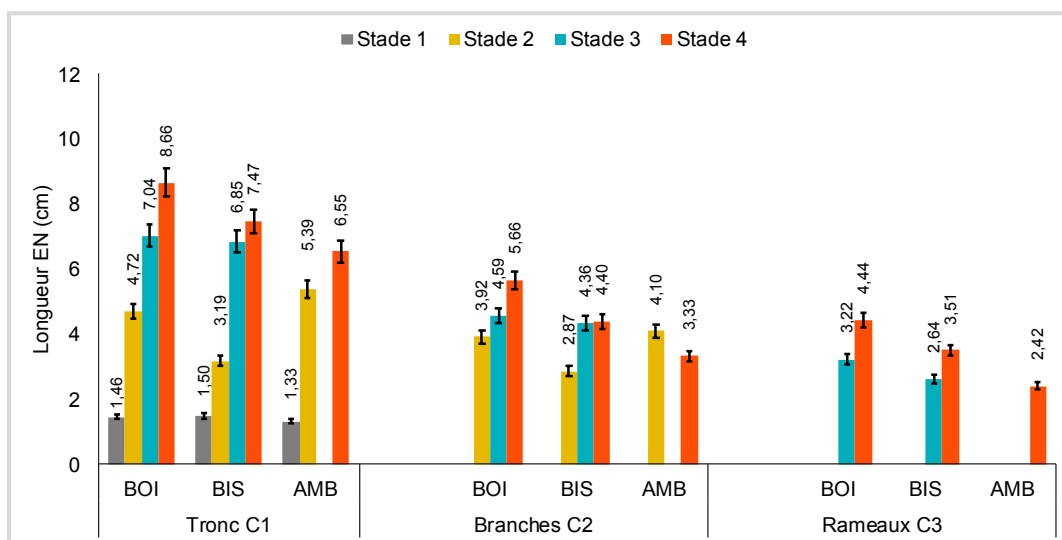
Le Tableau 14 comporte les valeurs moyennes (moyenne  $\pm$  écart-type) des traits étudiés et celles portant les mêmes lettres dans une même ligne ne sont pas significativement différentes au seuil de risque de 5%. Les traits étudiés sont : la hauteur (Htot) et le diamètre basal (Dbasal) du tronc, la longueur (LongF) et largeur (LargF) des feuilles, la longueur des entrenœuds (LongEN), le diamètre des entrenœuds (DiamEN), le nombre d'entrenœuds (nbEN), la masse sèche des feuilles (MSF), la masse surfacique (LMA), la masse sèches des graines (MSG), la longueur des graines (LongG) et la largeur des graines (LargG).

**Tableau 14 : Description et comparaison des espèces au stade 4 en fonction d'entrenœuds et feuilles**

Stade de développement	Espèce	LongEN (cm)	DiamEN (cm)	nbEN	LongF (cm)	LargF (cm)
4	BOI A1	8,66 $\pm$ 5,50 a	1,20 $\pm$ 0,86 b	22 $\pm$ 4 b	8,95 $\pm$ 1,29 a	3,77 $\pm$ 0,74 a
	BIS A1	7,47 $\pm$ 6,57 b	1,45 $\pm$ 0,80 a	48 $\pm$ 15 a	7,58 $\pm$ 1,29 a	3,12 $\pm$ 0,48 a
	AMB A1	6,55 $\pm$ 6,33 c	1,45 $\pm$ 1,11 ab	38 $\pm$ 7,6 a	5,25 $\pm$ 1,32 b	3,88 $\pm$ 1,11 a
	<b>Pr&gt;F</b>	8,947e-09***	0,005**	0,0009***	0,000188***	0,062 NS
	BOI A2	5,66 $\pm$ 3,50 a	0,36 $\pm$ 0,12 b	8,54 $\pm$ 3,7 b	9,48 $\pm$ 1,38 a	4,50 $\pm$ 0,89 a
	BIS A2	4,40 $\pm$ 2,43 b	0,25 $\pm$ 0,14 c	15,03 $\pm$ 5,79 a	7,51 $\pm$ 1,70 b	3,19 $\pm$ 0,79 b
	AMB A2	3,33 $\pm$ 2,43 c	0,45 $\pm$ 0,27 a	14,93 $\pm$ 7,81 a	7,24 $\pm$ 1,81 b	4,08 $\pm$ 1,63 a
	<b>Pr&gt;F</b>	2,2e-16***	2,2e-16***	3,505e-05***	1,473e-09***	2,466e-10***
	BOI A3	4,44 $\pm$ 2,42 a	0,22 $\pm$ 0,07 b	4,63 $\pm$ 2,40 b	9,21 $\pm$ 1,52 a	4,23 $\pm$ 0,83 a
	BIS A3	3,51 $\pm$ 2 b	0,16 $\pm$ 0,09 c	10,53 $\pm$ 4,40 a	7,19 $\pm$ 1,52 b	3,07 $\pm$ 0,84 b
	AMB A3	2,42 $\pm$ 1,90 c	0,31 $\pm$ 0,10 a	9,88 $\pm$ 5,29 a	6,64 $\pm$ 1,80 b	3,89 $\pm$ 1,01 a
	<b>Pr&gt;F</b>	2,2e-16***	2,2e-16***	1,86e-07***	1,319e-11***	1,847e-10***

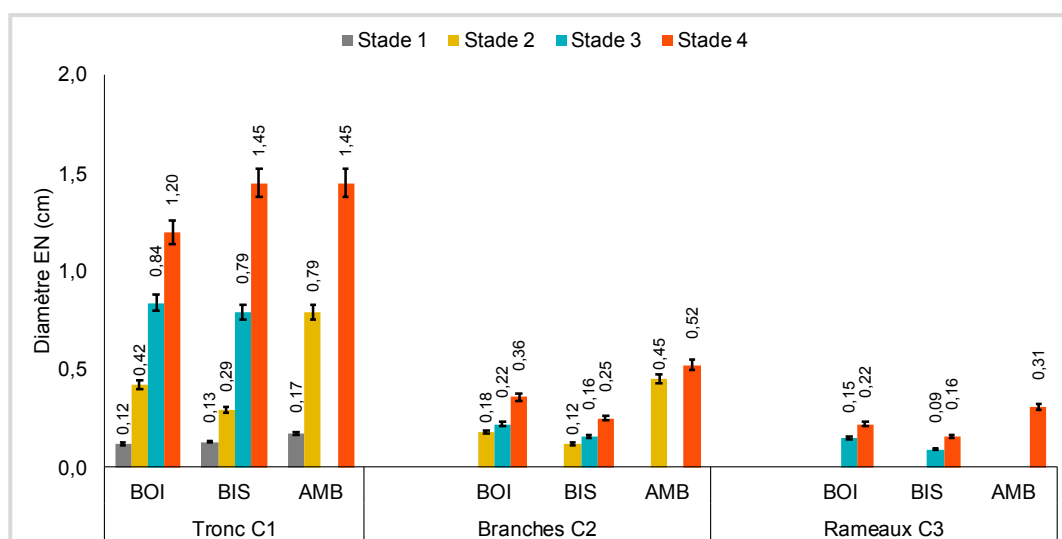
Signification du test de Kruskal-Wallis : \* Significative, \*\* Hautement significative, \*\*\* Très hautement significative et NS Non-significative. AMB : *C. ambongensis*, BIS : *C. bissetiae* et BOI : *C. boinensis*.

Le stade de développement aussi a une forte influence sur la longueur, le diamètre et le nombre des entrenœuds. Les individus deviennent plus haut et plus gros en diamètre en fonction de leur stade de développement (Figure 27, Figure 28 et Figure 29). Il y a une diminution progressive de la longueur et de diamètre des entrenœuds de l'axe principal vers les axes les plus différenciés. Cette diminution davantage notable entre l'axe C1 et l'axe C2.



**Figure 27 : Longueur moyenne des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe**

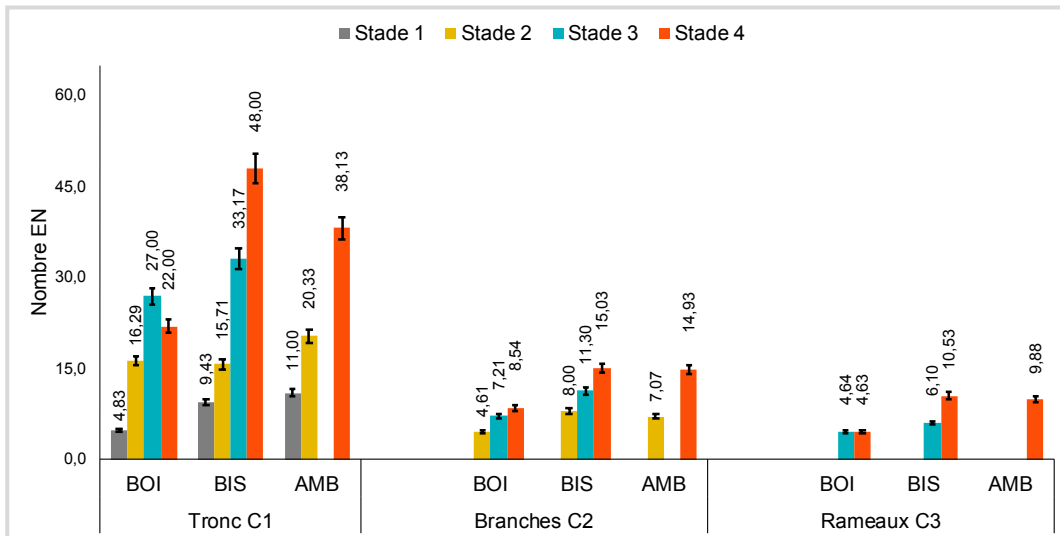
Les stades de développement ont été différenciés par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.



**Figure 28 : Diamètre moyen des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe**

Les stades de développement ont été différenciés par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.

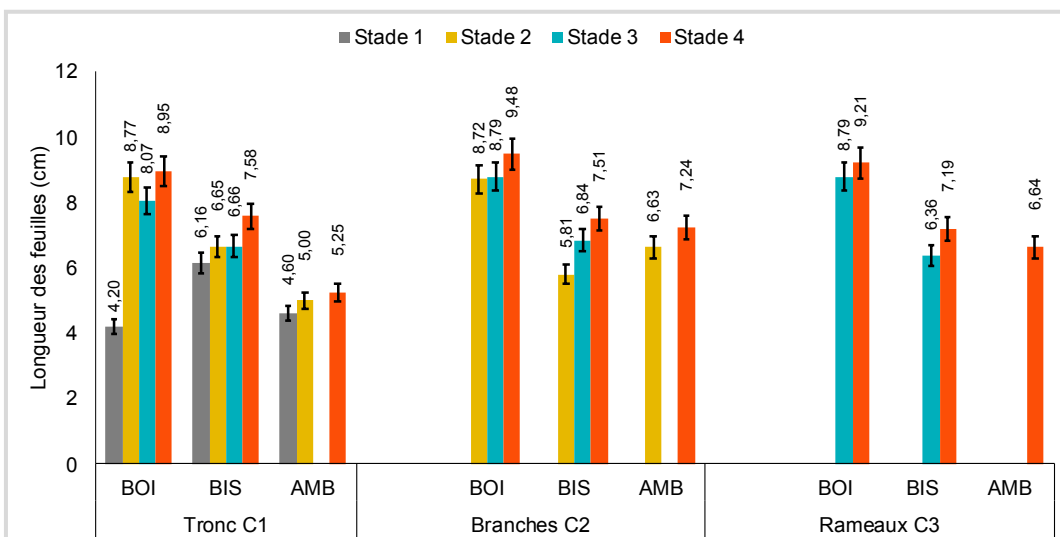




**Figure 29 : Nombre moyen des entrenœuds en fonction du stade de développement et de la catégorie d'axe**

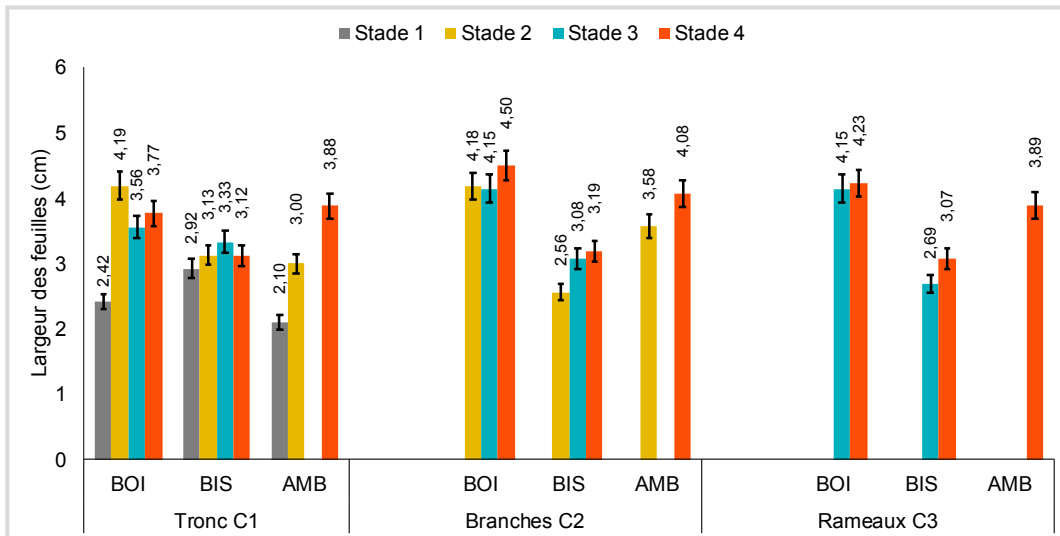
Les stades de développement ont été différenciés par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.

La longueur et la largeur des feuilles varient faiblement en fonction du stade de développement. La principale variation observable concerne le tronc (C1) au stade 1 (Figure 30 et Figure 31) dont les feuilles sont plus petites.



**Figure 30 : Longueurs moyennes des feuilles en fonction du stade de développement et du type d'axe**

Les stades de développement ont été différenciés par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.

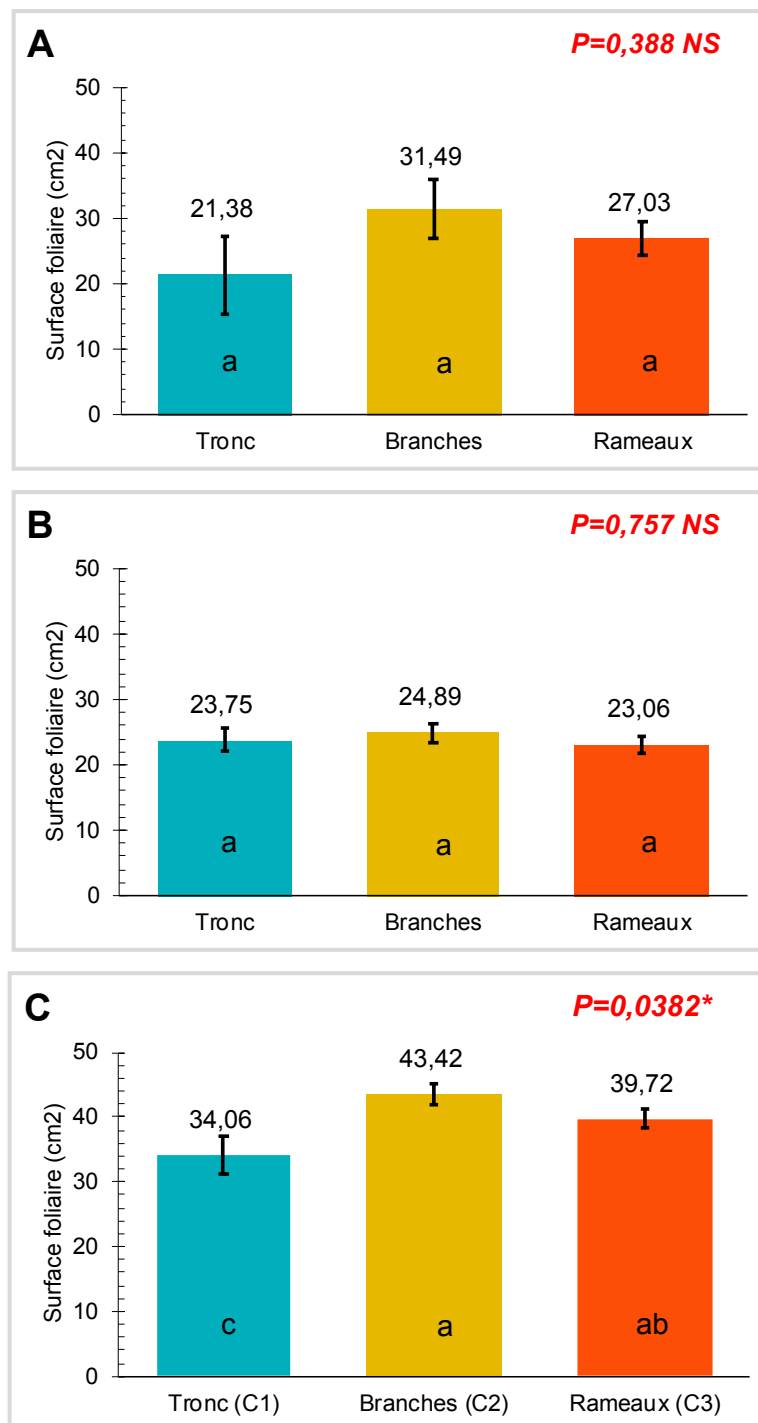


**Figure 31 : Largeurs moyennes des feuilles en fonction du stade de développement et du type d'axe**

Les stades de développement ont été différenciés par le code couleur. BOI : *C. boinensis*, BIS : *C. bissetiae* et AMB : *C. ambongensis*.

### III.3.2.6. Surface foliaire

Les surfaces foliaires (Longueur x largeur, en  $\text{cm}^2$ ) ne sont pas significativement différentes en fonction des catégories d'axe chez les individus au stade 4 (Figure 32A et B) à l'exception des branches et du tronc chez l'espèce *C. boinensis* ( $P\text{-value} = 0,0382^*$  ; Figure 32C). L'écart est plus important entre les branches et le tronc qu'entre les branches et les rameaux, sauf pour *C. bissetiae*. L'espèce *C. boinensis* est l'espèce possédant la plus grande surface foliaire.



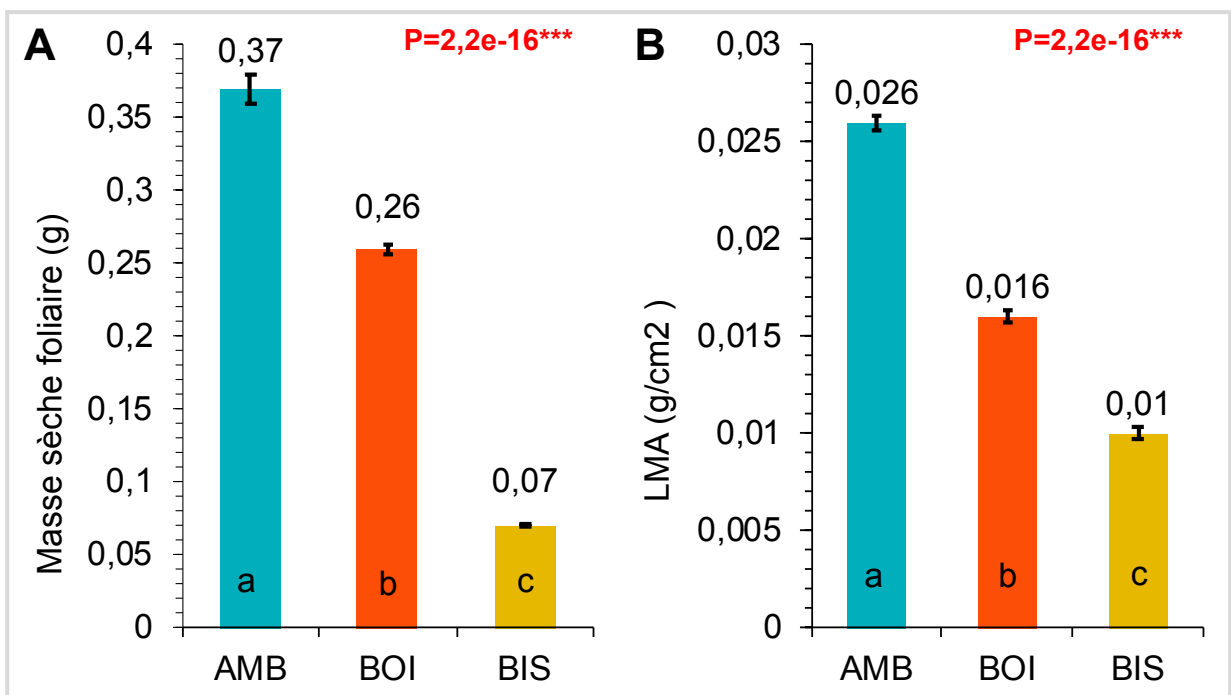
**Figure 32 : Surface moyenne des feuilles par catégorie d'axe**

Les catégories d'axes ont été différenciées par le code couleur. Les lettres A, B et C représentent respectivement : *C. ambongensis*, *C. bissetiae* et *C. boinensis*. Le test de Dunn a été utilisée pour la comparaison deux à deux des échantillons (Post-Hoc), et les résultats du test sont présentés par les lettres a, b et c. Les axes portant les mêmes lettres ou portant deux lettres différentes ne sont pas statistiquement différentes, au seuil de risque de 5%.

En plus des variations intrinsèques dans la surface foliaire par catégorie d'axe, les régressions linéaires montrent un fort impact du milieu sur ce trait (Annexe 7.5) : L'ombrage et l'altitude ont un effet significatif sur la surface des feuilles et permet de prédire ces valeurs. Les individus les plus exposés au soleil et se trouvant en altitude ont des feuilles plus développées. Ces interactions sont en accord avec les comparaisons de moyennes effectuées. Même tendance trouvée chez branches et les rameaux.

### III.3.2.7. Masse sèche (g) et LMA (g/cm<sup>2</sup>)

La masse sèche (g) et LMA (g/cm<sup>2</sup>) varient significativement pour ces trois espèces ( $p=2,2e-16^{***}$ ) (Figure 33A). La masse sèche foliaire varie de 0,07 (*C. bissetiae*) à 0,37 g (*C. ambongensis*) et elle est de 0,01 (*C. bissetiae*) à 0,026 g/cm<sup>2</sup> (*C. ambongensis*) pour le LMA. L'espèce *C. ambongensis* a la masse et le LMA les plus importants, l'espèce *C. bissetiae* la masse et le LMA les plus petits (Figure 33B).



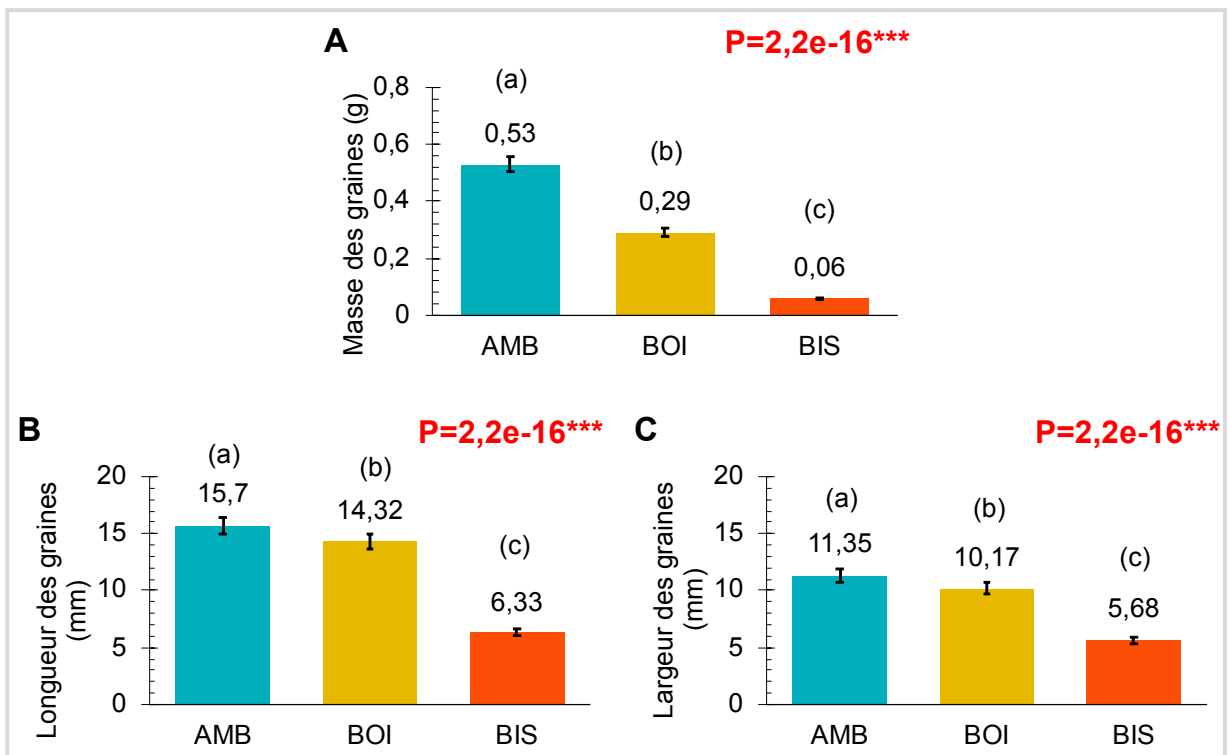
**Figure 33 : Masse et LMA moyens des traits foliaires par espèce**

A : Masse moyenne des feuilles sèches (g) et (B) LMA moyen (g/cm<sup>2</sup>). Les espèces ont été identifiées entre elles par le code couleur. Les espèces portant les mêmes lettres (a, b et c) ne sont pas statistiquement différentes au seuil de risque de 5%.

### III.3.2.8. Masse, longueur et largeur des graines

La masse, la longueur et la largeur des graines ont été étudiées en fonction des espèces. Il y a une différence très significative ( $P$ -value =  $0,001^{***}$ ) entre ces trois espèces aussi bien sur la longueur et la largeur que sur la masse. La masse, la longueur et la largeur des graines de *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis* sont respectivement :  $0,29 \pm 0,09$  g,  $14,32 \pm 1,66$  mm et  $10,17 \pm 0,87$  mm ;  $0,06 \pm 0,02$  g,  $6,33 \pm 0,46$  mm et  $5,68 \pm 0,80$  mm ;  $0,53 \pm 0,13$  g,  $15,70 \pm 1,37$  mm et  $11,35 \pm 1,19$  mm.

Par rapport à la masse moyenne des graines, trois groupes peuvent être distingués (Figure 34A), des espèces à graines lourdes comme *C. ambongensis*, des espèces à graines moyennement lourdes telles que *C. boinensis* et des espèces à graines légères comme *C. bissetiae*. La longueur et la largeur se regroupent en deux classes (Figure 34B et C), dont on peut distinguer, des espèces à graines longues et larges comme *C. ambongensis* et *C. boinensis* ; et des espèces à graines relativement courtes et étroites comme *C. bissetiae*.



**Figure 34 : Valeur moyenne des traits mesurés au niveau du graine**

A : Moyenne de la masse des graines (g), de leur longueur (B) et largeur (C) (mm). Les espèces ont été identifiées entre elles par le code couleur.

### III.4. Distribution des populations en fonction des variables étudiés

Nous avons utilisé une ACP dans le but de visualiser les corrélations entre les traits étudiés dans un espace factoriel à deux dimensions. L'objectif était alors de placer les trois espèces étudiées (au stade 4) dans un plan à deux dimensions en fonction de leurs valeurs respectives pour les sept traits morphologiques suivants : LongEN, DiamEN, nbEN, Htot, Dbasal, LongF et LargF.

Les deux premiers axes représentent 86,3% de l'inertie totale dont l'axe 1 représente 54,2% de la variance totale et l'axe 2 32,1% (Figure 35). La projection en fonction des variables étudiées forme deux blocs nettement séparés, l'espèce *C. boinensis* d'une part, et les espèces *C. bissetiae* et *C. ambongensis* d'autre part. Le premier bloc est caractérisé par un long tronc et beaucoup d'entrecœuds appartient à l'espèce *C. bissetiae*. Le deuxième bloc concerne les espèces avec un fort diamètre et diamètre basal, de longs entrecœuds et de grandes feuilles.

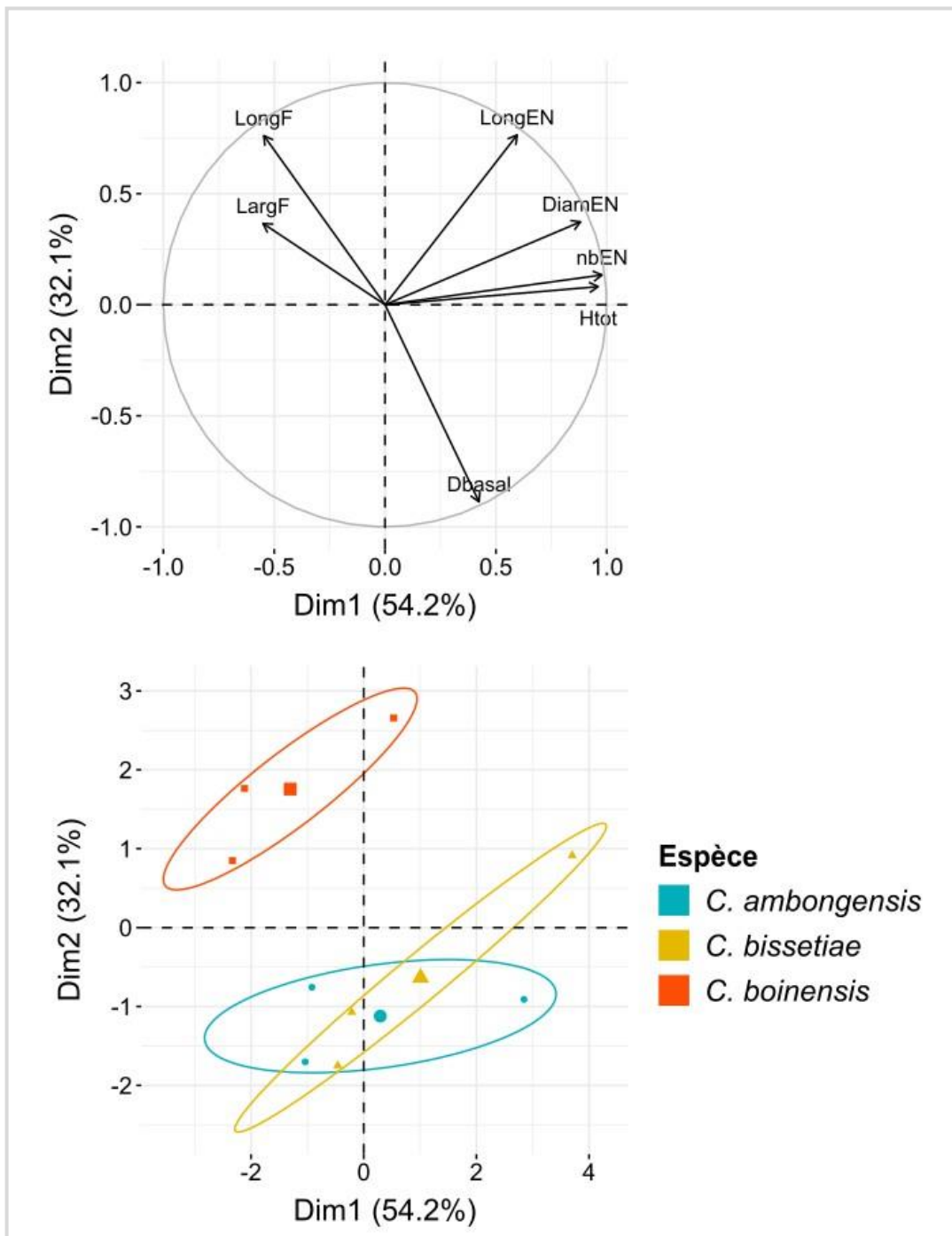


Figure 35 : Répartition des espèces sur le plan factoriel en fonction de sept variables (Individus au Stade 4)



### III.5. Structure et évolution du génome

#### III.5.1 Taille du génome (2C)

Au total, 27 *novo* mesures ont été effectuées sur 7 populations et 3 espèces. La taille du génome (2C) varie faiblement entre ces trois espèces ( $p > 0,05$ ), avec 1,28 ( $\pm 0,08$ ) picogramme (pg), 1,28 ( $\pm 0,09$ ) pg et 1,27 ( $\pm 0,09$ ) pg respectivement pour les espèces *C. ambongensis*, *C. bissetiae* et *C. boinensis* (Tableau 16).

La taille du génome varie significativement en fonction des 7 populations étudiées ( $p < 0,05$ ), allant de 1,17 ( $\pm 0,04$ ) pg à 1,35 ( $\pm 0,04$ ) pg d'après l'analyse de variance (Anova) effectuée. La différence est plus importante entre l'une des deux populations de *C. ambongensis* située à Antsanitia (localisé au Nord-Ouest de la ville de Mahajanga) et l'une des deux populations de *C. bissetiae* localisée dans le PN d'Ankarafantsika, au Sud de la ville de Mahajanga selon la comparaison de moyenne par paire de Tukey (HSD,  $p < 0,05$ ) (Tableau 15).

**Tableau 15 : Comparaison de la taille des génomes des populations de trois espèces de *Baracoffea***

L'analyse a été effectuée par le test Anova au seuil de risque de 5%. Les valeurs moyennes ( $\pm$ Ecart-type) portant les mêmes lettres ne sont pas statistiquement différentes. Pop : population.

Populations	Taille du génome 2C (pg)	Localités
<i>C. ambongensis</i> pop1	1,35 $\pm$ 0,04 a	Antsanitia
<i>C. ambongensis</i> pop2	1,22 $\pm$ 0,03 ab	Antsanitia
<i>C. bissetiae</i> pop1	1,17 $\pm$ 0,04 b	PN Ankarafantsika, Layon E
<i>C. bissetiae</i> pop2	1,33 $\pm$ 0,06 ab	PN Ankarafantsika, vers Canyon
<i>C. bissetiae</i> pop3	1,34 $\pm$ 0,07 ab	Antsanitia
<i>C. boinensis</i> pop1	1,27 $\pm$ 0,08 ab	PN Ankarafantsika, JBB
<i>C. boinensis</i> pop2	1,27 $\pm$ 1,11 ab	PN Ankarafantsika, JBA
Pr>F	p-value = 0,0151*	

Des variations intraspécifiques ont été également observées entre les populations de même espèce. La différence en contenu d'ADN entre les deux populations de *C. ambongensis* est hautement significative ( $p < 0,01$ ). Elle est également significative entre les trois populations de *C. bissetiae* ( $p < 0,05$ ). Il n'y a pas de différence significative entre les deux populations de *C. boinensis* ( $p > 0,05$ ) (Tableau 16).

**Tableau 16 : Comparaison intraspécifique de la taille du génome**

Le résultat du statistique est représenté par les lettres a, b et c. Les valeurs ayant la même lettre dans une même colonne ne sont pas statistiquement différente au seuil de risque de 5%.

Populations	<i>C. ambongensis</i>	<i>C. bissetiae</i>	<i>C. boinensis</i>
Population 1	1,35±0,04 a	1,17±0,04 b	1,27±0,08 a
Population 2	1,22±0,03 b	1,33±0,06 a	1,27±1,11 a
Population 3	-	1,34±0,07 a	-
Pr>F	0,00136**	0,0147*	0,948 NS

### III.5.2 Relation entre la taille des génomes avec les traits foliaires et les facteurs bioclimatiques

La variation interspécifique de la taille des génomes entre ces trois espèces est relativement faible alors que la variation intraspécifique (entre les populations de même espèce) est statistiquement significative. L'influence des traits fonctionnels foliaires tels que la masse (g), la surface (cm<sup>2</sup>), la longueur et largeur (cm) le produit de la longueur et largeur (Lxl), la masse surfacique foliaire « LMA » (g.cm<sup>2-1</sup>) et la surface foliaire spécifique « SLA » (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>), l'ouverture du milieu par l'indice de Dawkins, les facteurs bioclimatiques de WorldClim et de Madaclim a été étudiée intra-spécifiquement pour les trois espèces étudiées. Les analyses ont été menées de manière indépendante pour ces trois espèces, car l'influence des traits étudiés sur la taille de génome ne présentait une tendance générale pour ces trois espèces. 11 variables disponibles ont été considérées, majoritairement représentant des données bioclimatiques. Certaines de ces variables n'ont pas été prises en compte le cas échéant ou des populations était trop proches géographiquement, et ne présentaient pas de variation (populations soumises aux mêmes conditions bioclimatiques).

L'ensemble des traits (16) étudiés sont les suivantes : taille de génome (GS), longueur de feuille (Longueur), largeur de feuille (Largeur), surface foliaire (Surface), LMA, SLA, produit de longueur et largeur de feuille (Lxl), masse sèche de feuille (Masse), ouverture du milieu (Daw), altitude (Alt), latitude (Lat), longitude (Long), pente, géologie (geol), végétation (veg), bassins versant (bass) et ont été mis en parallèle les 11 variables bioclimatiques de WorldClim (Isothermalité (BIO3), Saisonnalité de la température (BIO4), Température maximale du mois le plus chaud (BIO5), Plage annuelle de température (BIO7), Température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10), Précipitation annuelle (BIO12), Précipitation du mois le plus humide (BIO13), Précipitation du mois le plus sec (BIO14), Précipitation du trimestre le plus sec (BIO17), Précipitation du trimestre le plus chaud (BIO18), Précipitation du mois le plus

froid (BIO19). Comme expliqué ci-dessus, les 11 variables de WorldClim et de Madaclim ont été retenues car elles présentaient des variations aux populations étudiées.

### III.5.2.1. *Coffea ambongensis*

Pour l'espèce *C. ambongensis*, 11 traits et variables ont été considérées. Ces 11 traits et variables peuvent être regroupés en deux groupes, dont le premier groupe est composé des gradients géographiques (latitude et longitude), de la taille du génome et du LMA. Le deuxième groupe est formé des traits foliaires (Figure 36A).

Le test de corrélation de Spearman indique des liaisons fortes, positives et négatives, entre la taille du génome des deux populations géographiquement très proches situées à Antsanitia et les variables géographiques : la latitude ( $R=0,87$ ), la longitude ( $R=-0,73$ ) et l'altitude ( $R=-0,62$ ) (Figure 36A). La valeur des liens, définie par la matrice de corrélation, entre la taille du génome (GS) et les différentes variables considérées sont indiquées sur la figure 36A.

L'analyse de la régression linéaire a montré une relation très hautement significative entre la taille de génome et l'altitude ( $p<0,001$ ) et des relations significatives également entre la taille du génome et la longitude et la latitude ( $p<0,05$ ) (Figure 36B, C et D). Ceux-ci impliquent que la taille du génome a une tendance à augmenter pour les gradients locaux géographiques du Sud vers le Nord-Ouest et des hautes vers les basses altitudes dans la forêt d'Antsanitia. Il n'y pas de relation statistiquement significative entre la taille du génome et les traits foliaires, les facteurs climatiques et environnementaux. C'est-à-dire que la morphologie des feuilles et les facteurs environnementaux n'affectent pas la taille du génome.

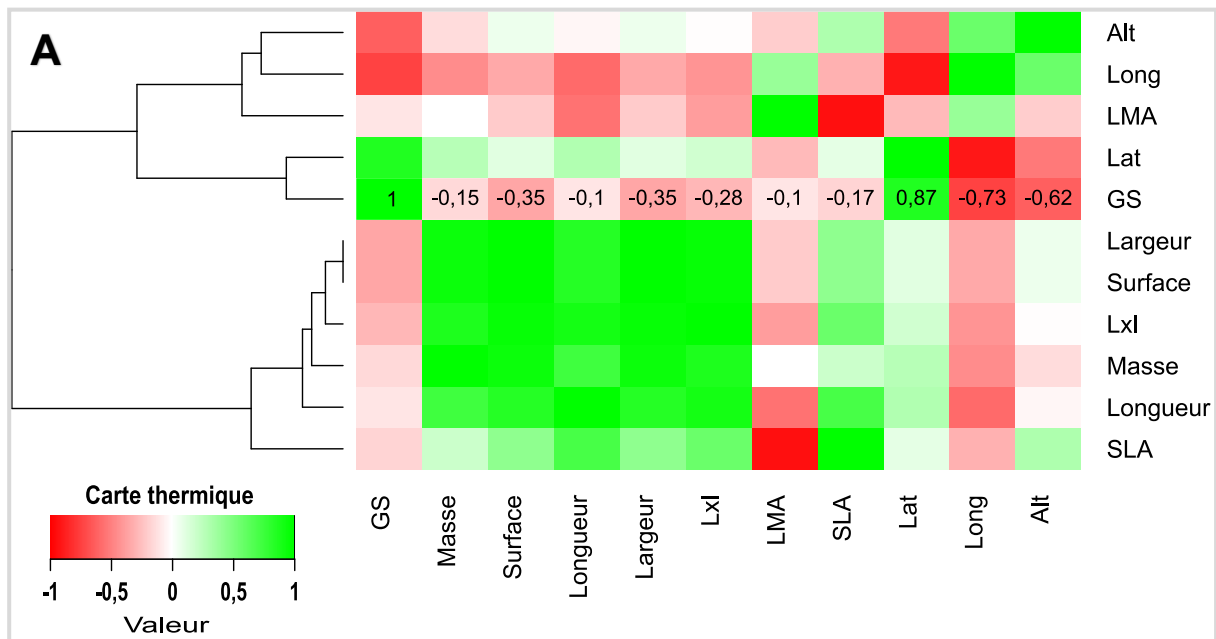


Figure 36A : Carte thermique

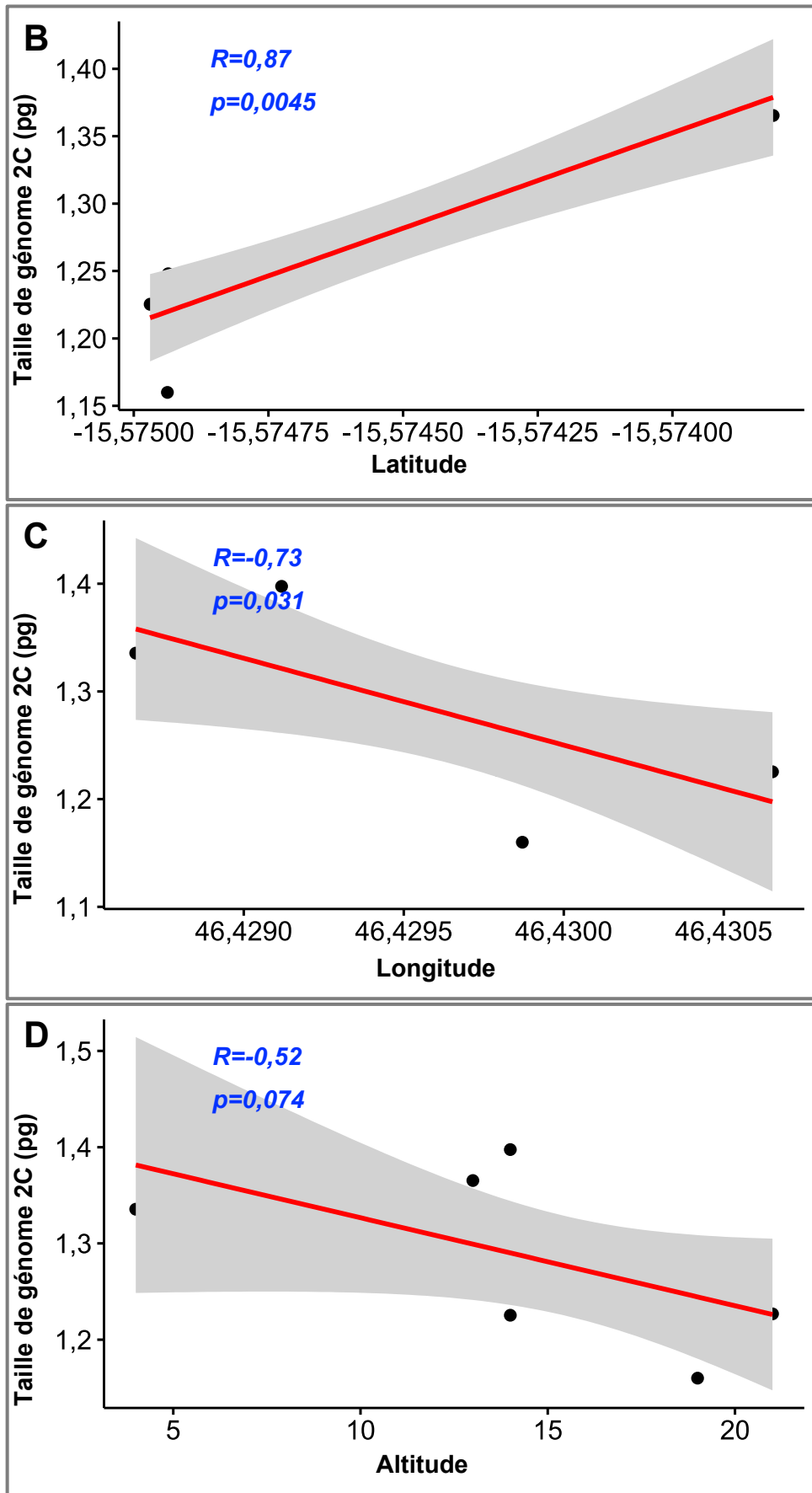


Figure 36 : Relations significatives du contenu en ADN avec les variables considérées (*C. ambongensis*)

**A : Carte thermique** (Heat map) des coefficients de corrélation de Spearman entre chaque paire des variables considérées. Les couleurs rouges, blanches et vertes indiquent respectivement des corrélations négatives, nulles et positives. Régression linéaire entre la taille de génome et la latitude (**B**), la longitude (**C**) et l'altitude (**D**).

### III.5.2.2. *Coffea bissetiae*

Pour l'espèce *C. bissetiae*, 24 traits et variables ont été considérées. Deux des trois populations de *C. bissetiae* sont situées dans le Parc Naturel d'Ankarafantsika et sont séparées d'une distance importante l'une à l'autre. La troisième population est localisée à Antsanitia. Ces trois populations sont soumises à des conditions contrastées. Selon leurs affinités, les 24 variables ont formé deux groupes dont la taille du génome s'associe toujours avec le premier groupe, comprenant le LMA (Figure 37A).

D'après le test de corrélation de Spearman, 20 des 24 variables considérées sont modérément et fortement liées avec la taille du génome. Les liaisons fortement positives sont celles avec l'isothermalité (BIO3) ( $R=0,89$ ), la précipitation annuelle (BIO12) ( $R=0,81$ ), la précipitation du trimestre le plus chaud (BIO18) ( $R=0,76$ ), la précipitation du mois le plus froid (BIO19) et la précipitation du trimestre le plus sec (BIO17) ( $R=0,53$ ), et avec la masse foliaire. Les variables : plage annuelle de température (BIO7) ( $R=-0,78$ ), saisonnalité de la température (BIO4) ( $R=-0,78$ ), température maximale du mois le plus chaud (BIO5) ( $R=-0,74$ ), longitude ( $R=-0,72$ ), précipitation du mois le plus humide (BIO13) ( $R=-0,69$ ), la pente ( $R=-0,64$ ) et le SLA ( $R=-0,63$ ) sont fortement corrélées dans le sens négatif avec la taille du génome (Figure 37A). Seules les valeurs de corrélation liées à la taille du génome sont indiquées en chiffre sur la Figure 37A.

L'analyse de la régression linéaire avec les variables fortement corrélées à la taille de génome a montré des relations statistiquement significatives (Figure 37). Il s'agit des relations avec la longitude ( $p<0,37$ ), avec l'isothermalité (BIO3) ( $p<0,001$ ), température maximale du mois le plus chaud (BIO5) ( $p<0,024$ ), plage annuelle de température (BIO7) ( $p<0,01$ ), température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10) ( $p<0,042$ ), précipitation annuelle (BIO12) ( $p<0,008$ ), précipitation du mois le plus humide (BIO13) ( $p<0,04$ ) et précipitation du trimestre le plus chaud (BIO18) ( $p<0,018$ ). Ces résultats impliquent que près de 46% à 81% de la variation de la taille du génome chez l'espèce *C. bissetiae* est expliquée par ces variables (Figure 37).

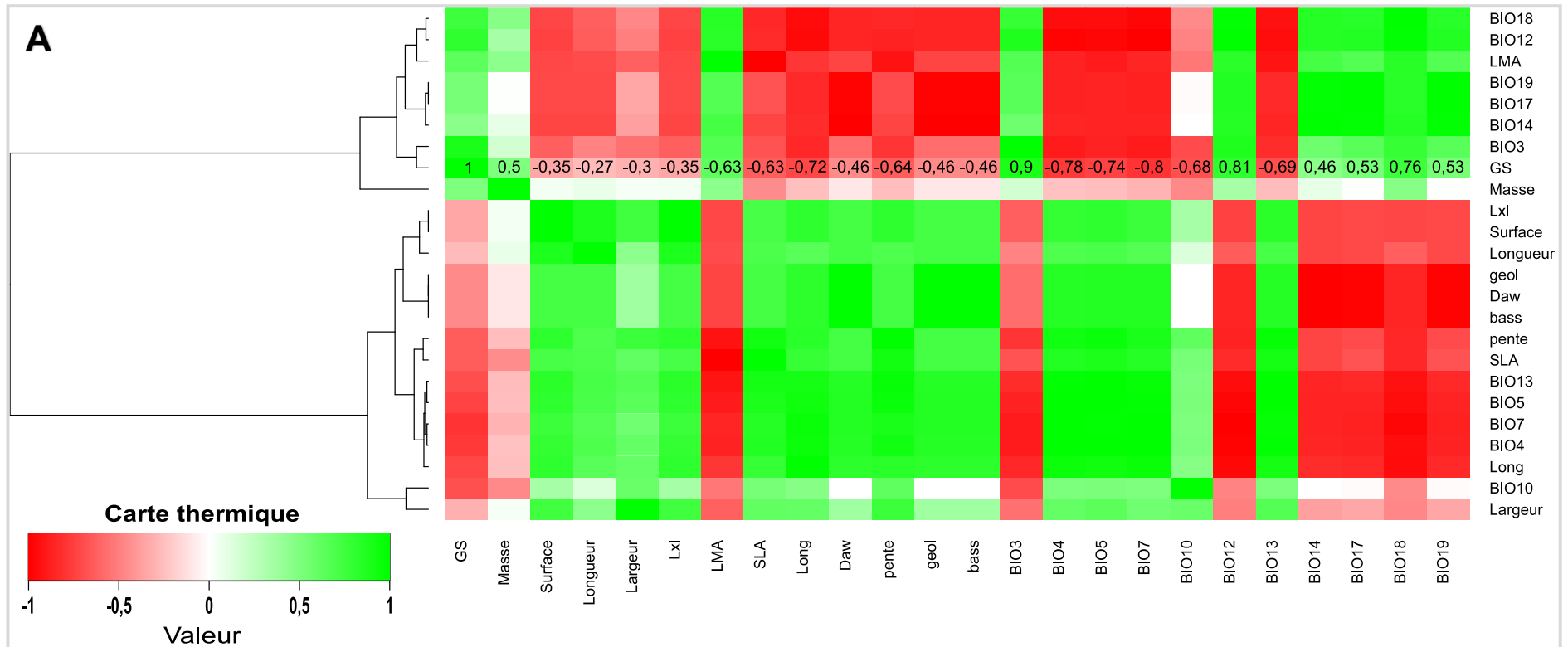


Figure 37A : Carte thermique

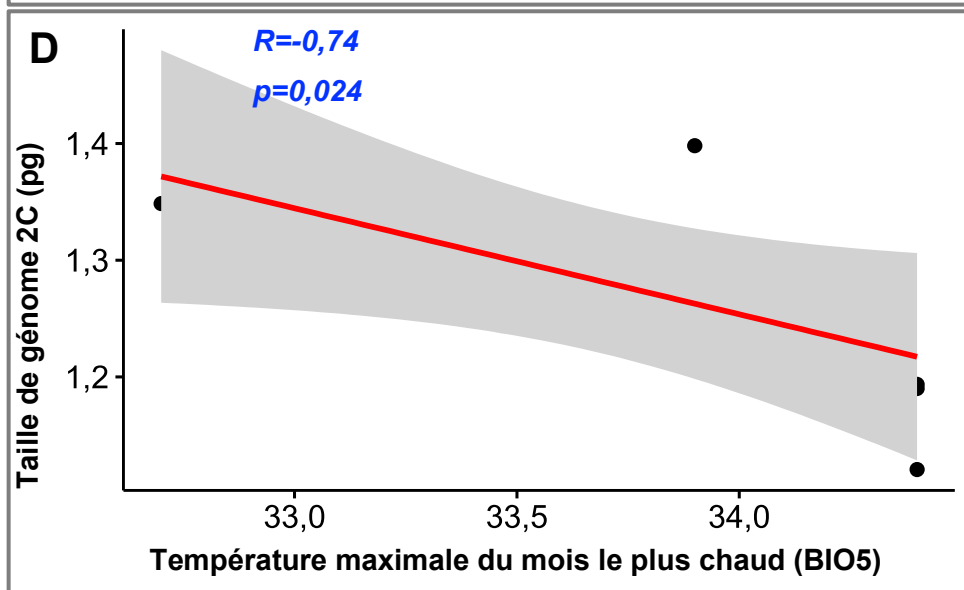
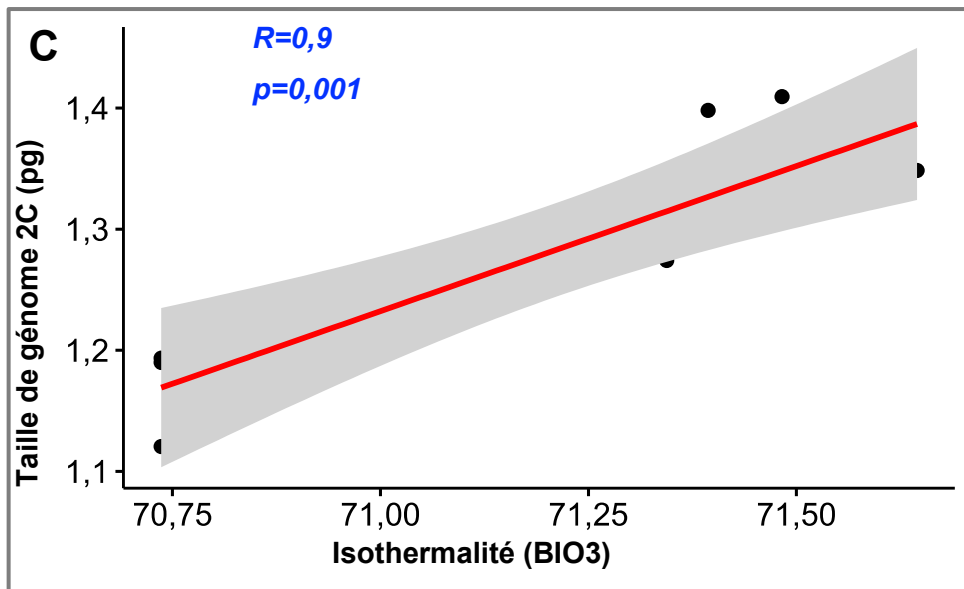
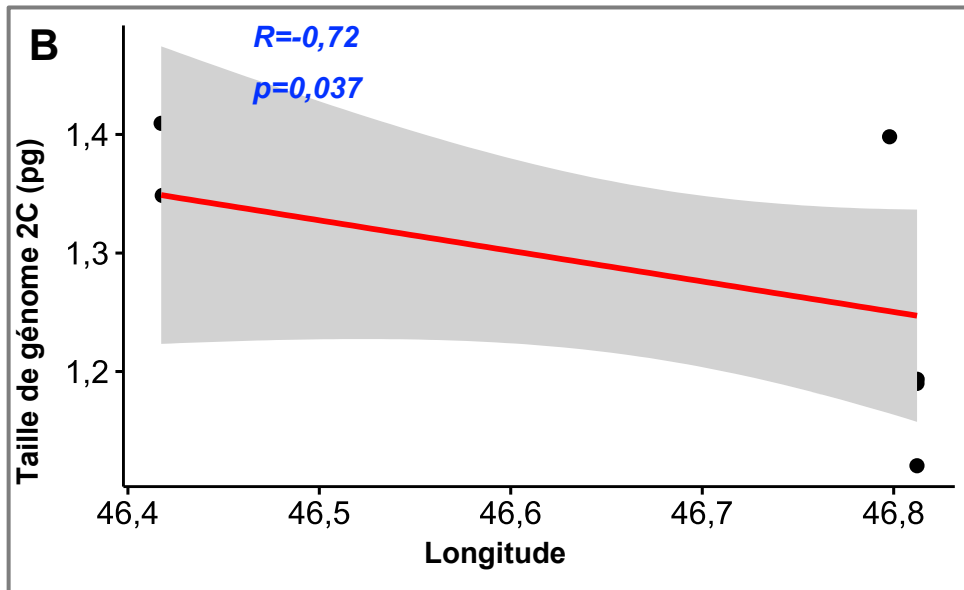


Figure 37B, C et D : Relations entre la taille de génome et la longitude, BIO3 et BIO5



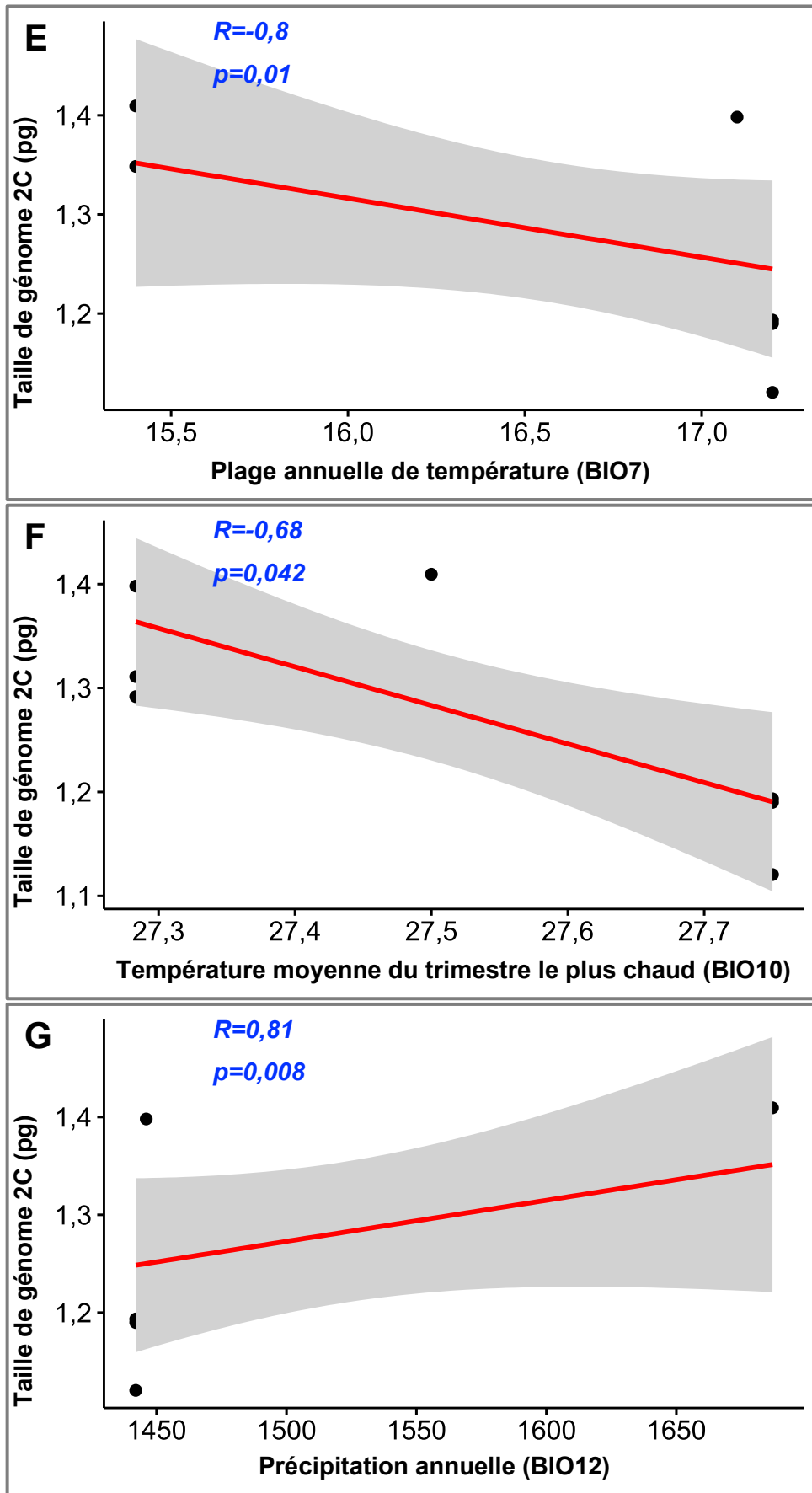
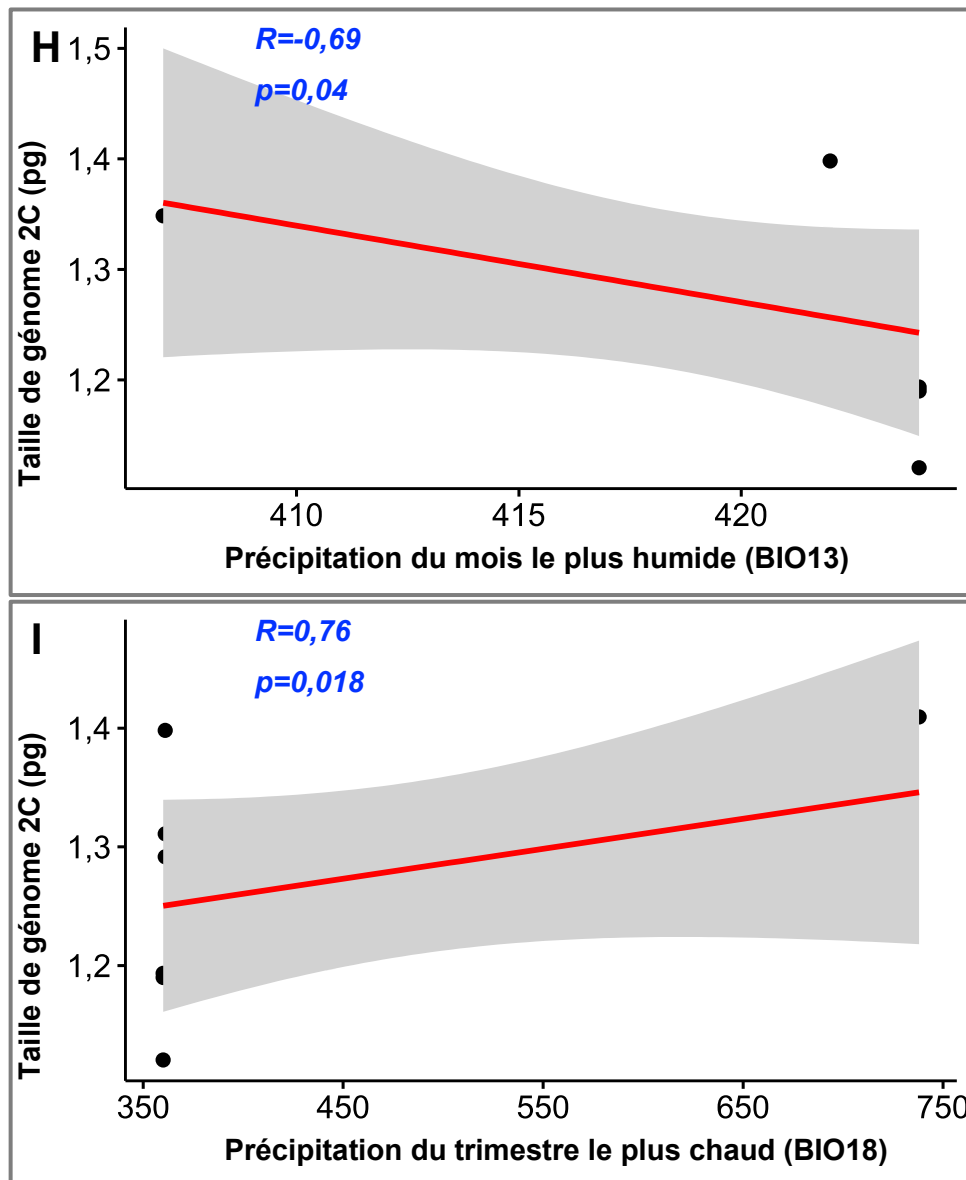


Figure 37E, F et G : Relations entre la taille de génome et BIO7, BIO10 et BIO12

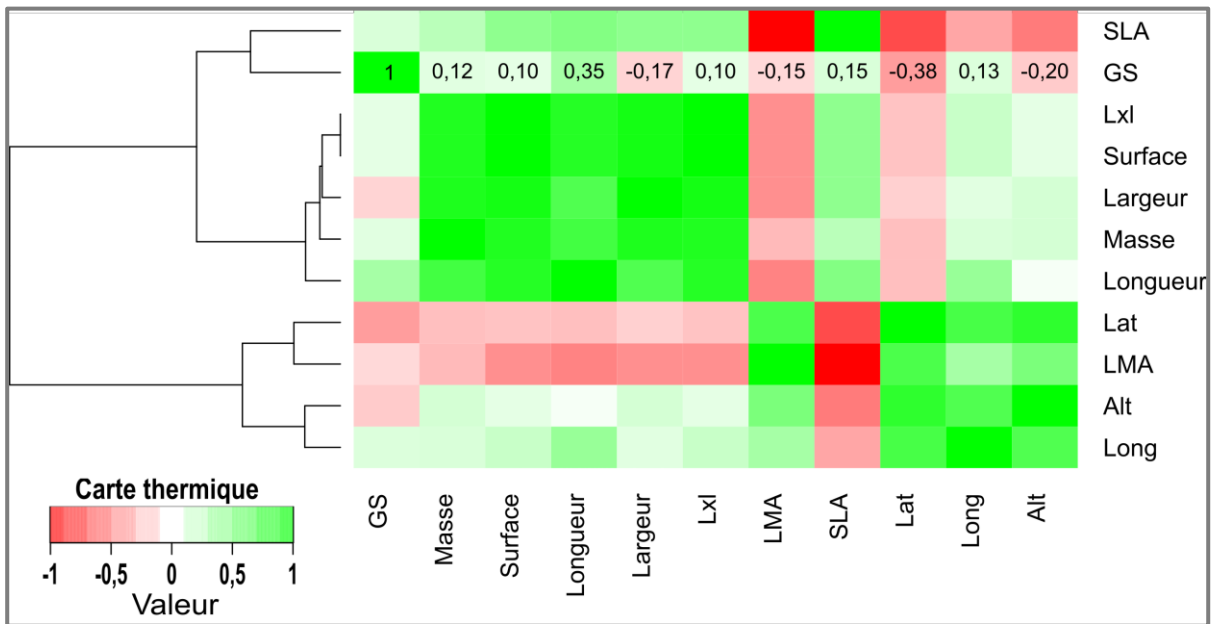


**Figure 37 (suite et fin) : Relations significatives du contenu en ADN avec les variables considérées (*C. bissetiae*)**

**A : Carte thermique (Heat map)** des coefficients de corrélation de Spearman entre chaque paire des variables considérées. Les couleurs rouges, blanches et vertes indiquent respectivement des corrélations négatives, nulles et positives. La régression linéaire entre la taille de génome avec la longitude, les BIO3, BIO5, BIO7, BIO10, BIO12, BIO13 et BIO18 est respectivement représentée par les figures B, C, D, F, G, H et I.

### III.5.2.3. *Coffea boinensis*

Les traits et variables considérées étaient au nombre 11 pour l'espèce *C. boinensis*. Les deux populations de *C. boinensis* sont localisées dans le Parc National d'Ankarafantsika de part et d'autre du Lac Ravelobe. La population 1 se trouve dans le jardin botanique B (JBB) situé à l'Ouest du Lac Ravelobe. La population 2 est située à l'Ouest du Lac dans le jardin botanique A (JBA). Chez cette espèce, la taille de génome est faiblement corrélée avec la longueur de feuilles ( $R=0,35$ ), la latitude ( $R=-0,38$ ) et l'altitude ( $R=-0,2$ ). Il n'y a pas de relations significatives entre la taille du génome et ces 3 variables d'après l'analyse de régression linéaire effectuée ( $p>0,05$ ) (Figure 56).



**Figure 38 : Carte thermique (heat map) de la relation du contenu en ADN avec les variables considérées (*C. boinensis*)**

Les coefficients de corrélation de Spearman entre chaque paire des variables considérées sont représentés par heat map. Les couleurs rouges, blanches et vertes indiquent respectivement des corrélations négatives, nulles et positives. Seules les valeurs de corrélation liées à la taille du génome sont indiquées en chiffre.

### III.6. Distribution des populations

Les variables présentant des relations significatives avec la taille de génome (GS), à savoir les gradients géographiques [longitude (Long), latitude (Lat) et l'altitude (Alt)] et les facteurs bioclimatiques (Isothermalité (BIO3), Plage annuelle de température (BIO7), Température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10), Précipitation annuelle (BIO12), Précipitation du mois le plus humide (BIO13) et Précipitation du trimestre le plus chaud (BIO18) ont été reconsidérées dans cette partie pour évaluer la distance entre les populations étudiées

en utilisant l'indice de dissimilarité de Ward afin de regrouper ces populations entre-elles. Le dendrogramme obtenu sur la Figure 39A ci-dessous montre deux agrégations correspondant aux deux sites de provenance de ces populations.

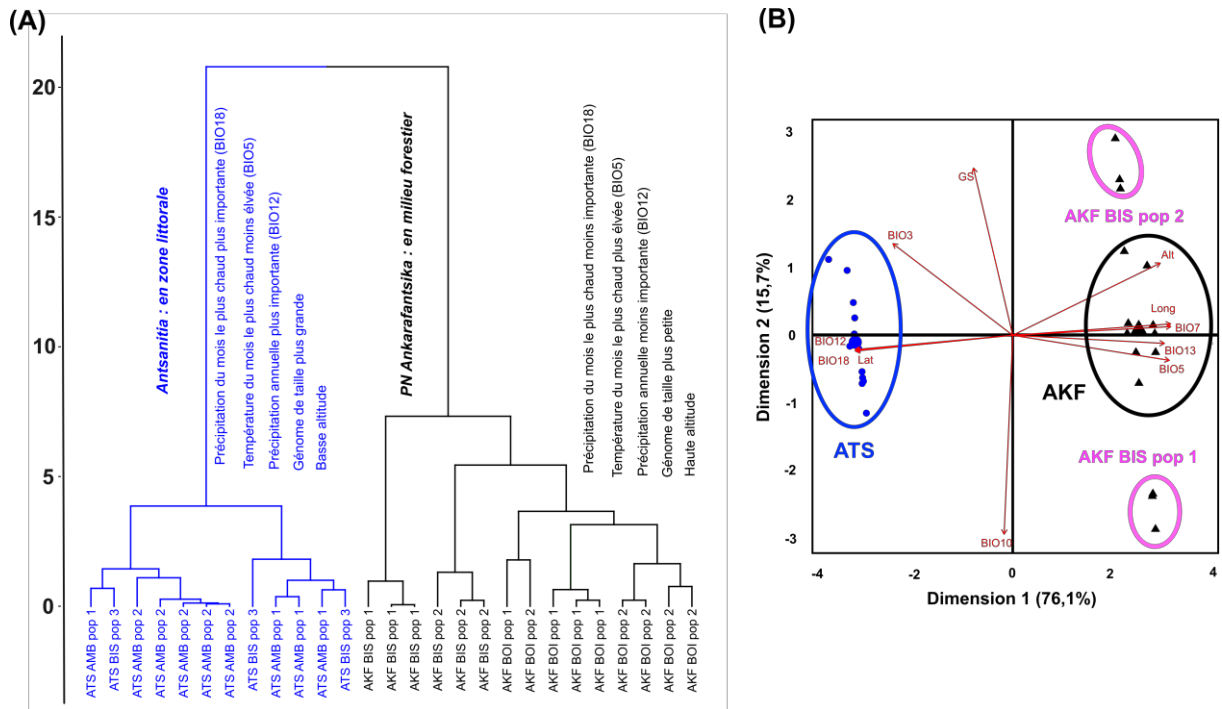
Le premier groupe est formé par les populations situées en zone littorale de basse altitude à Antsanitia et représenté par deux espèces : *C. ambongensis* et *C. bissetiae*. Ces populations ont une taille du génome légèrement plus grande, et elles sont soumises à de précipitation annuelle et de précipitation du mois le plus chaud plus élevées, et de température du mois le plus chaud mois important comparées au second groupe (situé dans le PN Ankarafantsika). Ces populations sont exposées au degré d'ensoleillement de façon très directe.

Le second groupe est constitué par les populations localisées en milieu forestier de haute altitude dans le PN Ankarafantsika et composé de deux espèces : *C. boinensis* et *C. bissetiae*. Ce groupe est caractérisé par des populations ayant la taille de génome plus petite comparée aux populations d'Antsanitia. Les facteurs bioclimatiques également sont moins importants en termes de précipitation (précipitation annuelle et précipitation du mois le plus chaud), mais la température du mois le plus chaud est plus élevée.

L'analyse en composante principale (ACP) a mis en évidence une répartition en deux groupes nettement séparés qui correspond aux deux agrégations du dendrogramme, c'est-à-dire les populations d'Antsanitia et les populations du PN d'Ankarafantsika. Les populations d'Antsanitia sont plus ou moins proches d'entre-elles tandis que les populations d'Ankarafantsika peuvent être séparées en plusieurs sous-populations du fait qu'elles sont soumises à des conditions plus variées les unes des autres (Figure 39B).

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 91,8% de l'inertie totale. L'axe 1 explique 76,1% de la variance. Cet axe écarte les populations d'Antsanitia en position négative et les populations d'Ankarafantsika du côté positif. L'axe 2 contribue jusqu'à 15,7% de la variance totale. Elle oppose les populations de mêmes provenances du côté négatif et positif.

L'ensemble des variables considérées est bien représenté sur le plan factoriel. Ces variables considérées sont également corrélées, d'une part avec les deux axes de l'ACP et d'autre part entre elles ; par exemple il y a une corrélation entre la taille de génome et l'isothermalité (BIO3). Les deux sous-populations indiquées sur les cercles sont bien isolées et ne semblent pas être influencées par les variables considérées. Il s'agit des deux populations de *C. bissetiae* qui se trouvent Ankarafantsika.



**Figure 39 : Regroupement des populations étudiées en fonction de 11 variables**

A : Classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur l'indice de dissimilarité de Ward.  
 B : Distribution des populations étudiées sur un plan factoriel F1 et F2. Les deux regroupements majeurs correspondant aux deux sites de provenance sont différenciés par la couleur bleue et verte.

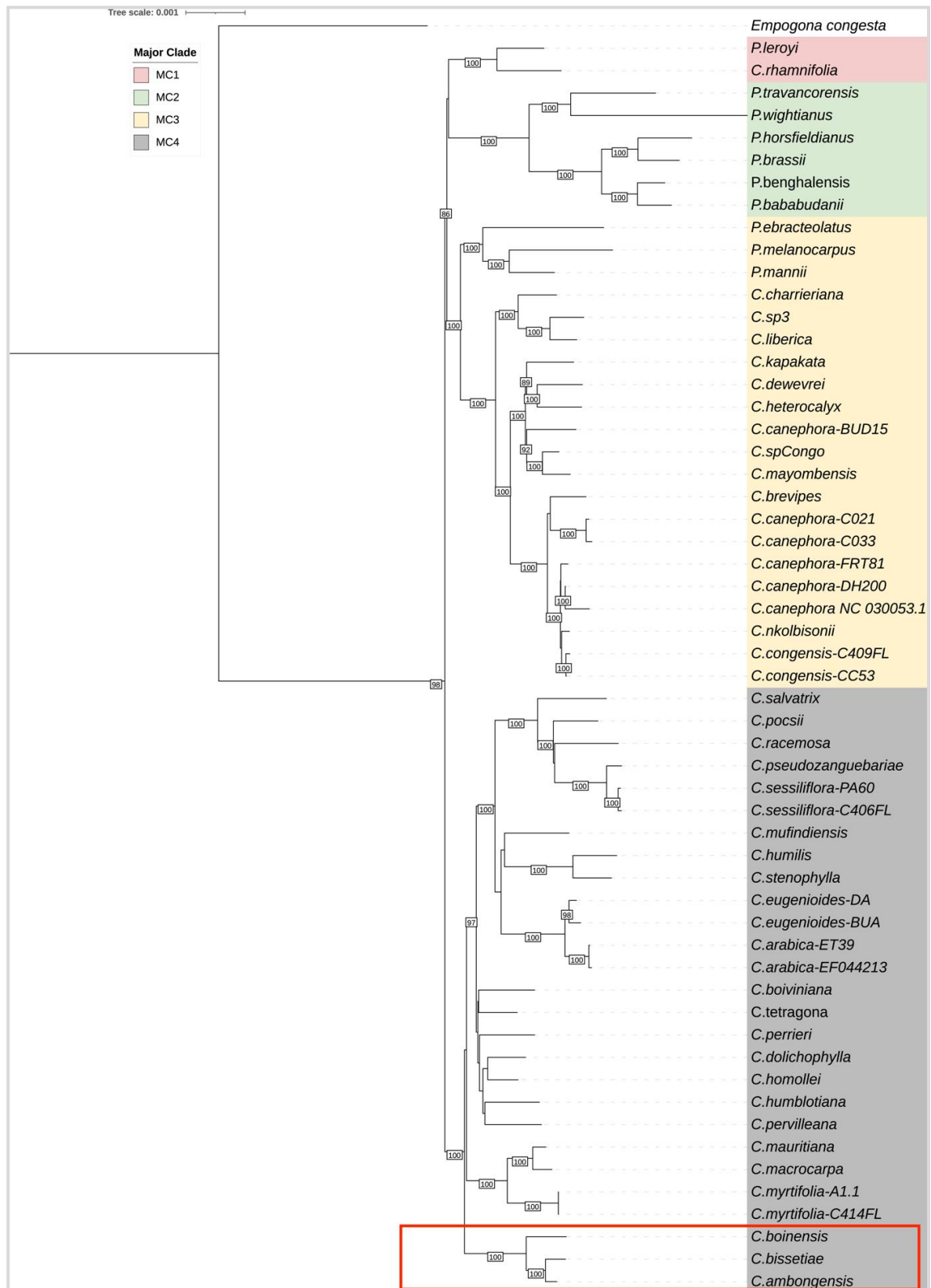
### III.7. Évolution moléculaire de *Baracoffea*

#### III.7.1. Phylogénie moléculaire et évolution

##### III. 7.1.1. Phylogénie chloroplastique

Le génome chloroplastique des espèces de *C. ambongensis* (ON101708.1), de *C. boinensis* (ON101707.1) et de *C. bissetiae* (ON101709.1) a été entièrement reconstruit, à partir des lectures d'ADN générées par la plateforme Illumina, en utilisant le logiciel NOVOplasty (Dierckxsens *et al.*, 2017). Les trois séquences de *C. ambongensis*, *C. boinensis* et *C. bissetiae* ont une longueur de 154,826 pb, 154,781 pb et 154,781 pb respectivement. La séquence nucléotidique des trois espèces étudiées et nouvellement reconstruits dans cette étude ont été alignés avec les séquences de *Tricalysia congensta* (Rubiaceae, étant un groupe extérieur), de 10 espèces de l'ex-genre *Psilanthus* et de 43 espèces du genre *Coffea*, récemment établies par d'autres auteurs et disponible dans une base des données publiques. L'arbre phylogénétique établi basé en maximum de vraisemblance a révélé 4 clades majeurs de chloroplaste (MC1 à MC4). Les génomes chloroplastiques du groupe *Baracoffea* appartiennent au clade MC4 (Figure 40) comprenant des espèces de *Coffea* des îles de

l'Océan Indien, de l'Afrique de l'Est, de l'Afrique de l'Ouest (telles que *C. stenophylla* et *C. humilis*) et de l'Afrique centrale (dont *C. arabica*). Au sein de ce clade, les espèces du groupe *Baracoffea* forment un groupe monophylétique (dérivé d'un seul ancêtre), nommé « clade *Baracoffea* » ci-après. Ce clade apparaît en position basale du clade chloroplastique MC4 (encadré en rouge sur la Figure 40), divergeant des autres espèces de différentes origines géographiques dont en particulier des espèces des Comores et des îles de l'Océan Indien (*C. humblotiana*, *C. myrtifolia*, *C. mauritiana* et *C. macrocarpa*) et des espèces de Madagascar (*C. tetragona*, *C. boiviniana*, *C. perrieri*, *C. dolichophylla*, *C. homollei* et *C. pervilleana*) (Figure 40).



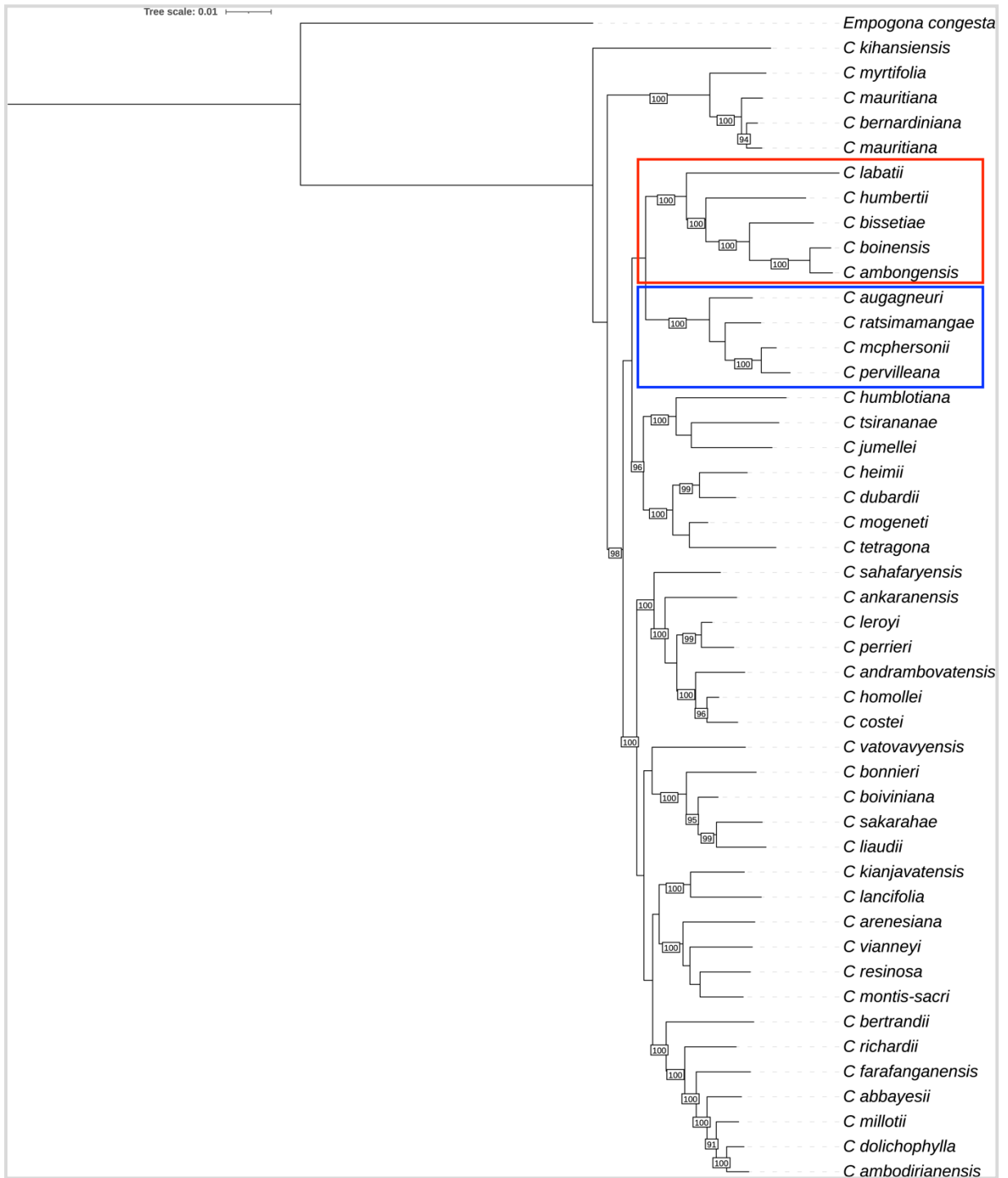
**Figure 40 : Arbre phylogénétique construit en maximum de vraisemblance à partir de 58 génomes chloroplastiques du genre *Coffea***

Les valeurs numériques indiquent le support des branches. Seuls les supports supérieurs à 85 sont indiqués. Les majeurs clades (MC1-MC4) ont été codés en couleur.



### III. 7.1.2. Phylogénie nucléaire

Pour compléter l'analyse phylogénétique chloroplastique, une analyse phylogénétique nucléaire a été réalisée en utilisant les marqueurs SNP (Single Nucleotide Polymorphisms ou polymorphisme nucléotidique d'une base) précédemment développé par d'autres auteurs via l'approche de GBS (Genotyping by Sequencing) sur le genre *Coffea*. L'approche GBS a permis l'identification de 28 800 SNP dont les positions sont connues dans les génomes. Les 28,800 SNP ont aussi été retrouvés dans les séquences générées via la plateforme Illumina pour les espèces *C. ambongensis*, *C. boinensis* et *C. bissetiae*. Ces 28,800 SNP ont été utilisés dans la construction de l'arbre phylogénétique nucléaire en maximum de vraisemblance avec 40 espèces originaires de Madagascar, une espèce en provenance de Mayotte (*C. humblotiana*), 3 espèces des îles de Mascareignes, une espèce de l'Afrique de l'Est et un groupe extérieur (*Tricalysia congesta* de la famille des Rubiaceae) (Figure 41). Dans cette analyse, le groupe *Baracoffea* est représenté par 5 espèces, dont 3 espèces dans le cadre de cette présente étude (*C. ambongensis*, *C. bissetiae* et *C. boinensis*) et 2 espèces déjà présentes dans l'analyse moléculaire du genre *Coffea*. Comme avec la phylogénie chloroplastique, l'arbre nucléaire établi indique une origine monophylétique du groupe *Baracoffea* au sein d'un groupe comprenant toutes les espèces de *Coffea* de Madagascar (valeur de bootstrap = 100%). Le « clade *Baracoffea* » (encadré en rouge sur la Figure 41) est attaché avec un clade formé par des espèces de *Mascarocoffea* appartenant à la série botanique des « subterminales » [*C. augagneuri*, *C. pervilleana*, *C. ratsimamangae* et *C. mcphersonii* (synonyme de *C. vohemarensis* dans ce travail)] (encadré en bleu sur la Figure 41). Des autres espèces classifiées dans cette série botanique sont écartées et éparpillées dans d'autres clades de l'arbre (*C. boiviniana*, *C. vatovavyensis*, *C. bonnieri*, *C. tsirananae*, *C. jumellei* et *C. sakarahae*).



**Figure 41 : Arbre phylogénétique nucléaire construit en maximum de vraisemblance à partir de 28800 SNPs**

Les valeurs numériques indiquent le support des branches. Seuls les supports supérieurs à 85 sont indiqués. Le groupe des *Baracoffea* est indiqué en rouge et le groupe des subterminales le plus proche en bleu.

### **III.7.2. Corrélation entre les variables climatiques, environnementale et taille de génome chez les *Coffea* de Madagascar**

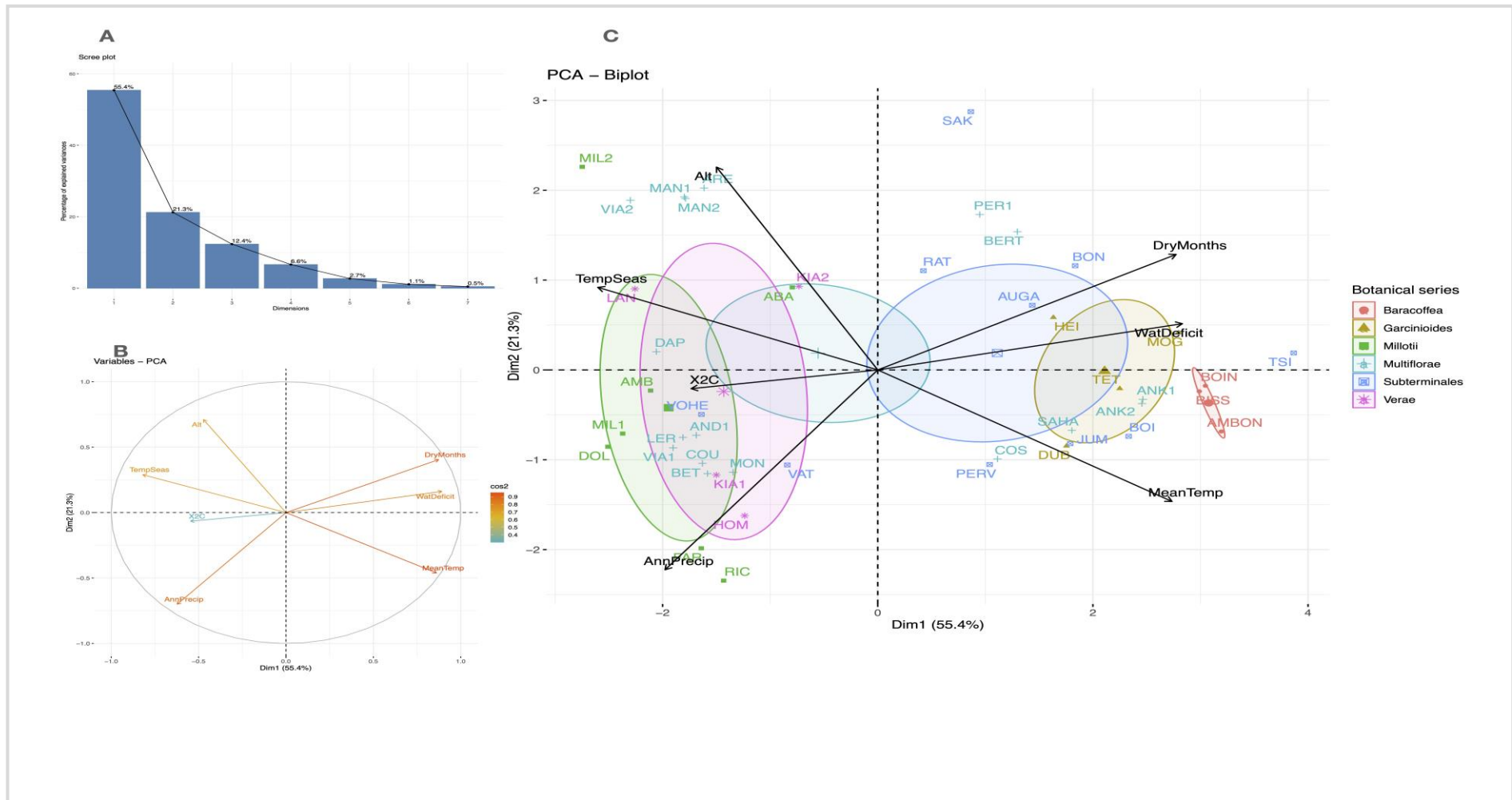
Pour étudier en détail la relation entre l'évolution des espèces de caféiers malgaches et leurs environnements climatiques dans leurs habitats naturels, nous avons effectué une analyse de corrélation entre les variables environnementales disponibles dans WorldClim et Madaclim et la taille du génome.

Parmi les 30 variables, 6 variables plus la taille du génome ont montré une corrélation significativement positive et négative (Annexe 6) : déficit hydrique climatique annuel (mm, WatDeficit), nombre de mois secs (DryMonths), température annuelle (°C, MeanTemp), saisonnalité des températures (°C, TempSeas), précipitations annuelles moyennes (mm, AnnPrecip), altitude (m, Alt) et la taille du génome (2C, X2C).

#### **III.7.2.1. Distribution des *Coffea* sur un plan factoriel en relation avec les données génomiques, géographiques, bioclimatiques et environnementales à Madagascar**

L'analyse en composantes principales basée uniquement sur ces six variables climatiques (déficit hydrique climatique annuel (mm, WatDeficit), nombre de mois secs (DryMonths), température annuelle (°C, MeanTemp), saisonnalité des températures (°C, TempSeas), précipitations annuelles moyennes (mm, AnnPrecip), altitude (m, Alt)) plus la taille du génome montre que plus de la moitié de la variance est expliquée dans la dimension 1 (57,4 %), et près de 76 % pour les deux dimensions (Figure 42A). Le cercle de corrélation (Figure 42) montre une corrélation opposée entre les précipitations annuelles et le nombre de mois secs, entre la taille du génome et le déficit hydrique, et une corrélation positive entre le nombre de mois secs et le déficit hydrique. La Figure 42 superposant le cercle de corrélation et les espèces appartenant à la série botanique, montre clairement les associations d'espèces avec des caractéristiques environnementales spécifiques. Le clade *Baracoffea* est clairement corrélé à des températures annuelles élevées, à un déficit hydrique et à un nombre de mois secs. Les séries botaniques Multiflorae et Subterminales sont les plus diverses en termes de paramètres environnementaux, suggérant des adaptations contrastées pour les espèces de ces séries botaniques. Le clade comprenant quatre espèces de la série des Subterminales (*C. augagneurii* (AUGA), *C. pervilleana* (PERV), *C. ratsimamangae* (RAT) et *C. mcphersonii* (synonyme de *C. vohémarensis*, VOHE)) est dispersé dans tout le plan. A noter également la série du complexe Millotii (en vert) et Verae (en rose), qui se trouvent à l'extrémité opposée du clade *Baracoffea*, avec des paramètres climatiques fortement corrélés à des précipitations annuelles élevées. Il est intéressant de noter que la taille du génome (2C) est relativement corrélée aux précipitations annuelles et opposée au nombre de mois secs et aux températures.

Les observations effectuées entre la taille du génome et les variables environnementales ont également été analysées à l'aide de régressions linéaires. Ces régressions indiquent une corrélation bien négative entre la taille du génome et les latitudes géographiques, et le nombre de mois secs et une corrélation positive avec la saisonnalité de la température ( $p < 0,001$ ) et une corrélation négative avec la température moyenne ( $p < 0,005$ ), déficit hydrique ( $p < 0,05$ ) et corrélation positive avec les précipitations annuelles ( $p < 0,05$ ).



**Figure 42 : Analyse en composante principale avec 7 variables quantitatives (climat, géographie et génomique), séries botaniques (y compris le groupe *Baracoffea*) et espèces malgaches**

Annotation des espèces est accessible dans la partie annexe 5. A : Pourcentage des variables expliquées par dimension, B : Cercle de corrélation des variables et C : projection de l'ACP superposant les espèces et les variables étudiées.

### III.7.2.2. Relation entre l'information phylogénétique et les données géographiques, bioclimatiques et environnementales de Madagascar

Nous avons comparé la phylogénie nucléaire présentée sur la Figure 43A ci-dessous avec des paramètres environnementaux et climatiques extraits de leurs positions géographiques (déficit hydrique climatique annuel (mm, WatDeficit), nombre de mois secs (DryMonths), température annuelle (°C, MeanTemp), saisonnalité des températures (°C, TempSeas), précipitations annuelles moyennes (mm, AnnPrecip), altitude (m, Alt)) (Figure 43B, C et D).

Les paramètres climatiques présentés sous forme de carte thermique par rapport à la phylogénie nucléaire (Figure 43B) montrent que les caféiers occupent une grande variété de zones climatiques (ou écorégions) à Madagascar, allant d'un climat tropical humide (sur la côte Est de Madagascar), un climat subhumide et montagneux (dans le centre), un climat sec (dans l'extrême Nord et sur la côte Ouest) et un climat subaride (dans le Sud et Sud-Ouest). Les aires de distribution géographique du clade *Baracoffea* (*C. labatii*, *C. humbertii*, *C. bissetiae*, *C. ambongensis* et *C. boinensis*) présentent des paramètres climatiques élevées pour les températures (températures annuelle, maximales et minimales) et le nombre de mois secs, et très faible pour les précipitations annuelles (Figure 43B). Le clade le plus proche de *Baracoffea* est constitué de 4 espèces appartenant à la série subterminale. Ces espèces, originaires du Nord de Madagascar (Figure 43D), sont soumises à des paramètres climatiques hétérogènes et, contrairement au clade *Baracoffea*, ont un déficit hydrique annuel favorable et un nombre de mois secs plus faible. L'ensemble de ces données suggère que le clade *Baracoffea* s'est divergé des autres espèces de Madagascar, et plus particulièrement du clade le plus proche qui est constitué d'espèces de la série botanique subterminale, en termes d'évolution et d'environnement climatique, pour une adaptation spécifique.

Ces observations, étayées avec les données de la taille de génome (2C) des espèces de *Coffea* malgaches émergent une tendance avec des génomes légèrement plus grand dans des conditions de pluviométrie plus élevées et de température plus basse (Figure 43C).

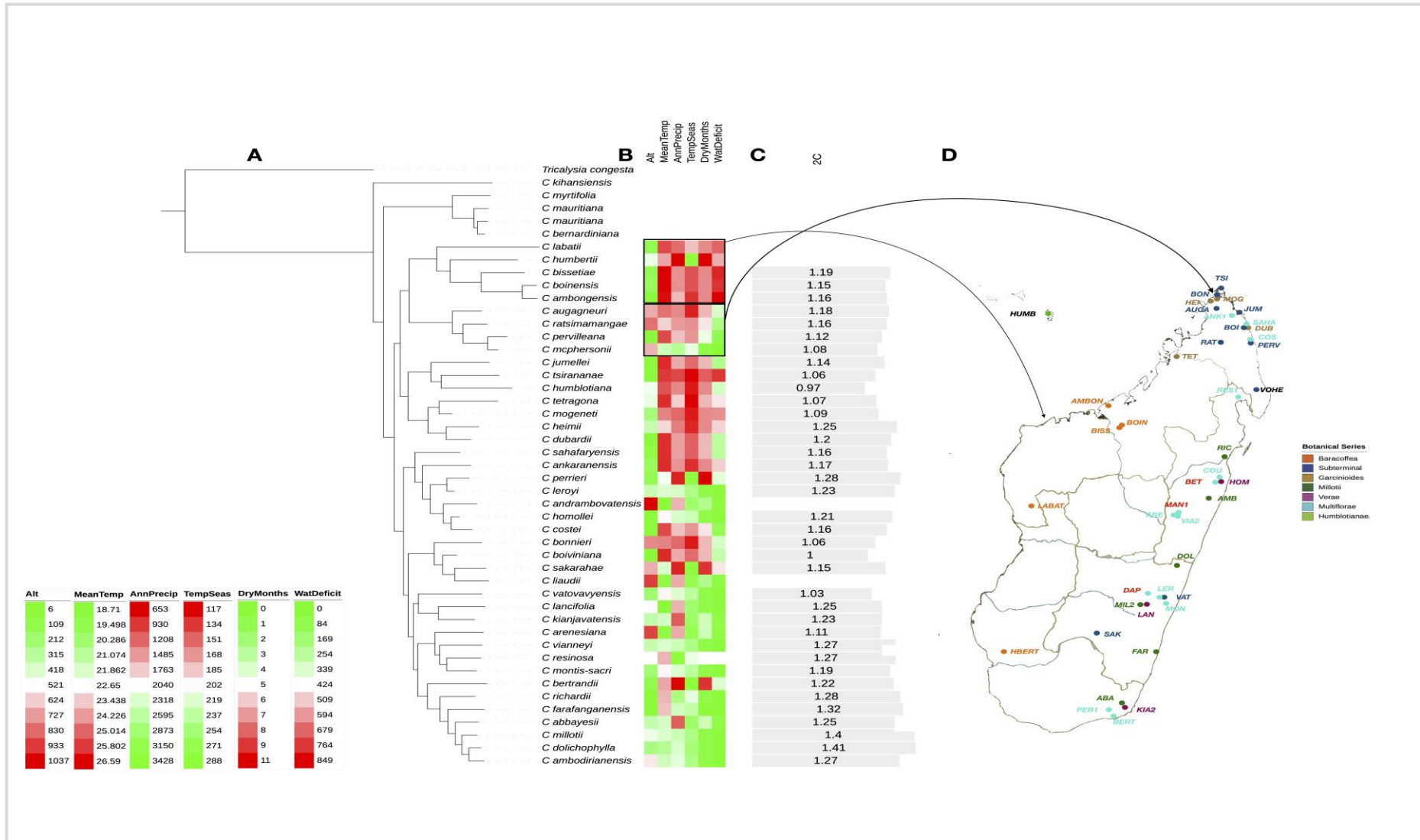


Figure 43 : Phylogénie nucléaire, distribution géographique, taille du génome et données bioclimatiques pour les espèces de *Coffea* de Madagascar



A : Arbre phyllogénétique en maximum de vraisemblance. B : Données climatiques (déficit hydrique climatique annuel (mm, WatDeficit), nombre de mois secs (DryMonths), température annuelle (°C, MeanTemp), saisonnalité des températures (°C, TempSeas), précipitations annuelles moyennes (mm, AnnPrecip), altitude (m, Alt)) pour les positions géographiques des espèces malgaches. C : taille des génomes 2C en pg. D : Carte de distribution géographique des espèces à Madagascar. Les zones de distribution de *Baracoffea* et du clade subterminale sont représentées en gris. L'annotation des espèces est accessible dans la partie annexe 5.

## **Quatrième partie : DISCUSSION**

## IV. Discussion

Trois espèces du groupe *Baracoffea* endémique de Madagascar ont fait l'objet de la présente étude : *Coffea ambongensis*, *Coffea bissetiae* et *Coffea boinensis*. Les résultats obtenus nous ont permis de caractériser la morphologie, les traits architecturaux et leurs variations interspécifiques et de mettre en évidence la structure génomiques et par la suite de déterminer la place phylogénétique du groupe *Baracoffea* au sein du genre *Coffea*.

Nous rapportons ici la première donnée architecturale et génétique concernant les trois espèces étudiées voir même avec le groupe *Baracoffea*. La discussion portera sur (i) Les différences dans l'architecture, et dans les stratégies de croissance et de développement des *Baracoffea* et par rapport aux *Mascarocoffea* et leur implication pour comprendre l'écologie et l'évolution de ces espèces; (ii) La différence de taille du génome des *Baracoffea* par rapport aux *Mascarocoffea* et sa relation avec l'environnement; (iii) Les futures étapes nécessaire pour la mise en relation des caractéristiques morphologique et génomiques, et leur l'intérêt pour la mise en place de stratégies de conservation de ces espèces.

Nous abordons cette section par la divergence morphologique et environnementale, d'un point de vue architectural des espèces du genre *Coffea*. Chez les *Mascarocoffea*, les espèces mettent en place un axe (tronc) monopodial orthotrope à développement indéfinie, à croissance continue et à phyllotaxie opposée décussée. Le tronc émet à son tour des axes plagiotropes, selon une ramification continue et immédiate. Ils sont également à croissance continue et à phyllotaxie opposée, avec disposition secondaire. Le développement des rameaux à partir des branches sont faites par ramification continue et immédiate. La sexualité apparait strictement en position latérale, sur les branches et les rameaux. Chez les *Baracoffea*, les trois espèces étudiées ont toute une unité architecturale composée de 3 catégories d'axes, à fonctionnement méristématique indéfini, à croissance rythmique, à ramification continue, à développement monopodial, à phyllotaxie opposée décussée et ne peut directement pas porter des organes floraux, et d'une catégorie d'axe à fonctionnement méristématique défini, à croissance rythmique, à développement sympodial, à phyllotaxie alterne et à sexualité terminale. Ainsi, les principaux points de divergence entre les *Baracoffea* et les *Mascarocoffea* se trouvent sur les descripteurs suivants : la structure de l'unité architecturale avec 4 catégories chez les *Baracoffea* contre 3 chez les *Mascarocoffea*, la modalité et le rythme de croissance qui est continue chez les *Mascarocoffea* et rythmique chez les *Baracoffea* et la position de la sexualité étant latérale sur les branches (ou sur les rameaux) des *Mascarocoffea* et terminale sur les rameaux-courts des *Baracoffea*.

L'eau est l'un des principaux facteurs limitant pour la croissance et la survie chez les végétaux (Ordoñez *et al.*, 2009 ; Wright *et al.*, 2001). En condition de stress hydrique, par exemple, durant les sécheresses saisonnières, deux stratégies peuvent être adoptées par les végétaux : la tolérance à la sécheresse et l'évitement à la sécheresse. La tolérance à la sécheresse inclut des mécanismes tels que le stockage d'eau (succulence) permettant de faire face au manque de ressources hydriques tout en maintenant les processus physiologiques nécessaires à la survie et à la croissance. L'évitement de la sécheresse est un ensemble de stratégie visant à décaler temporellement la période de déficit hydrique des processus physiologiques liés à la croissance et à la survie (par exemple : photosynthèse en CAM, stratégies des plantes annuelles ou hémicryptophytes, etc.). Les caractéristiques morphologiques des *Baracoffea* et leurs différences avec les *Mascarocoffea* suggèrent que le groupe *Baracoffea* a adopté la deuxième stratégie, le mécanisme de l'évitement à la sécheresse (Reich et Borchert, 1984). Chez les *Baracoffea*, cette stratégie prend la forme de la caducité du feuillage, sempervirent chez les *Mascarocoffea*, lorsque le potentiel hydrique diminue pendant la saison sèche.

En plus de cette différence au niveau du feuillage, chez les *Baracoffea*, le mécanisme de l'évitement à la sécheresse s'accompagne d'un ralentissement, voire des arrêts de croissance pendant la période défavorable conduisant à une croissance rythmique, qui diffère de la croissance continue des *Mascarocoffea*, et présentant l'alternance de deux phases temporellement séparées : une phase de croissance ou d'allongement (UC) durant la période favorable et une phase de repos qui se traduit par un rapprochement des EN, par une présence de cataphylles ou d'un rétrécissement de la moelle durant la saison sèche.

Ces résultats suggèrent que les espèces du groupe des *Baracoffea* ont divergé des *Mascarocoffea* de Madagascar (Andrianasolo, 2012) et de la majorité des espèces du genre *Coffea* (Hallé *et al.*, 1978 ; Okoma, 2019) suite à la sélection de caractères structuraux permettant l'évitement de la sécheresse (feuilles caduques et croissance rythmique). Le fait que le feuillage ne soit pas maintenu chez les *Baracoffea* durant la période sèche force un renouvellement des feuilles à chaque nouvelle saison favorable, à l'inverse des *Mascarocoffea* qui maintiennent leur feuillage en place. Cette capacité à la caducité par la régénération du feuillage a pu être permise par l'acquisition d'un nouveau trait structural : l'apparition d'une nouvelle catégorie d'axe, le rameau-court. Cette catégorie est la plus périphérique et différenciée, et permet de mettre en place du feuillage chaque année sur des pousses courtes et ainsi peu coûteuse en bois (et donc en ressources).

Des hypothèses soulèvent en effet que les arbres à feuilles caduques sont souvent associés à des structures de pousses courtes pour faciliter le remplacement des feuilles de l'année précédente dans la même position sans qu'il soit nécessaire d'investir dans de nouveaux tissus de tige (Dörken et Stützel, 2009). Selon Anest *et al.* (2021), chaque nouvelle

catégorie d'axe différenciée est l'occasion de renforcer l'expression d'une fonction existante ou de développer une nouvelle fonction. Dans le cas des *Baracoffea*, en plus de cette capacité à générer du feuillage à faible coût (de Haldat *et al.*, 2023 ; Dörken *et al.*, 2010 ; Dörken et Stützel, 2009, 2012), cette nouvelle structure pourrait avoir permis d'augmenter exponentiellement le nombre de sites de fructification.

Malgré ces nouvelles acquisition de traits , les espèces du groupe *Baracoffea* ont gardé la ramification continue qu'on retrouve chez la grande majorité des *Coffea* (Andrianasolo, 2012 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Okoma, 2019) suggérant, soit que cette caractéristique permet d'exploiter au maximum les ressources pendant la saison de pluie, la ramification continue accentuant le nombre de rameaux courts et donc la fonction assimilatrice, soit que ce trait a une forte contrainte développementale (Anest *et al.*, 2021) n'ayant pas eu d'impact sur la sélection des traits structuraux des *Baracoffea* en milieu aride. Le fait que les *Baracoffea* aient acquis une grande complexité structurelle avec quatre types d'axes aux fonctions spécialisées implique que ces espèces sont fortement adaptées à leurs milieux d'une part par spécialisation fonctionnelle et en même temps très sensible aux changements, par la difficulté qu'implique cette complexification à l'évolution de nouveaux traits (Anest *et al.*, 2021). En effet, les espèces ayant une architecture complexe (avec un nombre plus élevé de catégories d'axe) et spécialisé supporteraient plus difficilement les écosystèmes instable et fréquemment soumis à des perturbations (Anest *et al.*, 2021 ; Millan, 2016).

Bien que les espèces du groupe *Baracoffea* ont communément acquis des nouvelles formes structurelles et physiologiques, par rapport aux autres espèces du genre *Coffea*, il existe des variabilités interspécifiques et adaptabilité entre les espèces du groupe. La comparaison des traits morphologiques nous a permis de mettre en évidence les variabilités interspécifiques entre ces trois espèces. Au stade adulte (stade 4), l'espèces *C. bissetiae* a un tronc (C1) globalement plus haut (avec en moyenne  $358,73 \pm 104,14$  cm contre  $190,61 \pm 31,8$  cm pour l'espèce *C. boinensis* et  $249,73 \pm 51,45$  cm pour l'espèce *C. ambongensis*), et possède le plus nombre d'entrecœuds constituant sur ce type d'axe (avec en moyenne  $48 \pm 15$  contre  $22 \pm 4$  pour l'espèces *C. boinensis* et  $38 \pm 7,57$  pour l'espèce *C. ambongensis*) (Figure 38D ; Bezandry *et al.* 2021). Ces résultats semblent indiquer la présence d'un effet dû à la compétition pour la lumière. En effet, à Ankarafantsika, cette espèce est distribuée principalement dans des zones occupées par de grands arbres, en bas des vallées où la pénétration de la lumière est presque nulle (indice de Dawkins > 8). Les individus de la même espèce situés à Antsanitia, où le milieu est bien plus ouvert, sont tous des petits arbustes à hauteur moins de 2 mètres. Anest (2022) a mis en évidence l'effet de lumière limitée sur l'architecture végétale des Euphorbia et des Combretaceae. Ses résultats ont suggéré que la compétition à la lumière en milieu forestier a été sélectionnée pour des traits impliqués dans

l'acquisition de l'arborescence, tels que le développement monopodial associé à une réitération différée et totale très fréquente dans la partie distale du tronc comme le cas chez les espèces *C. boinensis* et particulièrement *C. bissetiae* (Photo 15B p.82 et photo 21B p.89), lorsqu'elle pousse en milieu fermé. A l'inverse, en milieu très ouvert à Antsanitia, le tronc était moins haut et était associé avec une réitération séquentielle très fréquente en position basale du tronc formant ainsi un arbuste à tronc multiple.

L'étude de l'influence de l'ouverture du milieu par l'indice de Dawkins a suggéré que le type de milieu semi-ouvert était plus favorable à ces trois espèces. C'est-à-dire qu'en milieu semi-ouvert, les individus observés ont des entrenœuds plus longs, des épaisseurs plus larges et des surfaces de feuilles plus élevées (également en milieu ouvert). En milieu fermé, les individus observés étaient plus hauts et constitués par le nombre d'entrenœuds très élevés mais possédant des surfaces foliaires moins importantes. Le fait que des espèces comme *C. bissetiae* puissent adopter tant un port buissonnant qu'arborescent en faisant varier la hauteur d'apparition des réitéras totaux suggèrent que cette variabilité dans l'expression de la réitération totale pourrait être une preuve d'adaptabilité de ces espèces à la disponibilité de la ressource lumineuse.

Les résultats obtenus lors de l'étude de variation de la surface foliaire (produit de la longueur et largeur foliaire) en fonction des catégories d'axe ont montré que les branches ont des feuilles plus développées par rapport au tronc et aux rameaux, quel que soit l'espèce considérée (Figure 32 p.106). Ce qui implique que l'une des principales fonctions des branches était l'exploitation horizontale de l'énergie lumineuse en multipliant les sites de feuillaisons. Ceci coïncide avec le fait que les espèces sempervirentes de *Coffea* portent une grande partie des feuilles sur ces axes, étant donné que ces espèces ne possèdent pas de rameaux courts. Le fait d'avoir conservé une large surface foliaire sur ces axes, bien qu'ayant acquis des rameaux courts, peut suggérer que cette surface foliaire est toujours rentable pour les *Baracoffea* ou dénoter d'une contrainte développementale héritée des *Mascarocoffea*.

L'étude de la longueur des entrenœuds partant de la base vers le sommet entre les trois espèces étudiées a montré un rythme plus ou moins similaire avec une diminution progressive de la longueur des entrenœuds vers le sommet. Ce gradient montre des oscillations plus importantes et régulières par rapport aux variations observées chez les espèces de *Mascarocoffea* à l'Est de Madagascar (Andrianasolo, 2012) et chez les espèces d'Afriques de l'Ouest, Centrale et de l'Est (Okoma, 2019). Cette alternance des entrenœuds long et courts, marqueurs de la croissance rythmique, est absente chez les espèces de caféiers qui sont actuellement décrites d'un point de vue architectural (Andrianasolo, 2012 ; Bezandry *et al.*, 2021 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Okoma, 2019).

Concernant les graines, que ce soit en masse ou en longueur ou en largeur, l'espèce *C. ambongensis* a la valeur plus importante : *C. ambongensis* > *C. boinensis* > *C. bissetiae* (Bezandry *et al.*, 2021) (Figure 34 p.108). Cette distinction confirme bien la description générale de l'espèce donnée par Kew : « *C. ambongensis* a les plus gros grains de café du monde, étant deux fois plus gros que ceux du *C. arabica* » (Kew, 2017). Malheureusement nous n'avons pas pu aborder dans la présente étude la liaison entre la taille des graines et les facteurs environnementaux. Mais les travaux de Rimlinger *et al.* (2020) ont démontré que la valeur de longueur, la largeur, le volume et la masse des graines des espèces de *Coffea* malgaches ont une tendance à augmenter avec l'aridité climatique.

Pour le trait fonctionnel, le LMA des espèces étudiées est fort pour celles vivant dans un environnement éclairé dont le degré de l'exposition à la lumière est important, dans un milieu possédant moins de couverture forestière et à basse altitude : Le LMA de l'espèce *C. ambongensis*, poussant en milieu ouvert et à basse altitude est supérieur à celui de l'espèce *C. boinensis*, poussant en milieu semi-ouvert et à haute altitude, lui-même supérieur à celui de l'espèce *C. bissetiae*, qui pousse en milieu fermé et à haute altitude (Figure 33B p.107). Ceci coïncide avec le fait que le LMA indique si un milieu est productif ou non (Poorter et De Jong, 1999 ; Westoby *et al.*, 2002), un LMA élevé impliquant généralement que les individus se trouvent dans un environnement productif, et un LMA faible indiquant que les individus se trouvent dans des habitats peu productifs. L'un des principaux facteurs de la variation du LMA est la fréquence de la lumière reçue par les plantes, l'aridité du milieu et l'altitude, ce qui s'applique très bien aux espèces de *Baracoffea* étudiées.

Nous continuons par la suite l'évolution du groupe *Baracoffea* d'un point de vue phylogénomique et en relation avec leur environnement. Dans la présente étude, nous avons réalisé une analyse phylogénétique basée sur les données de séquences chloroplastiques et nucléaires obtenues via la plateforme de séquençage Illumina afin d'apporter de nouveaux éléments de compréhension sur l'histoire évolutive du groupe *Baracoffea*, qui reste incomplète à ce jour.

L'un des principaux objectifs était de confirmer la monophylie du groupe en analysant trois espèces du groupe *Baracoffea* : *C. ambongensis* (AMB), *C. bissetiae* (BIS) et *C. boinensis* (BOI). Nos résultats ont assigné solidement ces trois espèces à un groupe monophylétique, que ce soit en utilisant la phylogénie chloroplastique ou nucléaire. La phylogénie chloroplastique a placé ce groupe au clade majeur (MC4) comme les autres espèces malgaches et certaines espèces africaines (Figure 40 p.124), mais l'analyse ne permet pas de situer avec certitude le clade par rapport aux espèces malgaches ou des Mascareignes. En effet, la valeur de bootstrap de la branche semble relativement faible (59%)



pour conclure définitivement sur leur relation de parenté avec les autres espèces du clade MC4, et davantage de données moléculaires issues d'un échantillonnage complet d'espèces du groupe *Baracoffea* seront nécessaires pour statuer sur ce point.

Dans la phylogénie nucléaire, ce groupe est inclus dans les *Coffea* malgaches comme cela avait été démontré dans Hamon *et al.* (2017) pour deux autres espèces. Notre analyse a démontré également la relation étroite du clade *Baracoffea* avec un clade composé de quatre espèces de la série botanique subterminale (Figure 41 p.126). Cette relation est intéressante du point de vue adaptation et évolution des espèces, car le groupe *Baracoffea* évolue dans le milieu forestier sec et caducifolié de l'Ouest de Madagascar, alors que son clade frère constitué de quatre espèces de la série subterminale (*C. augagneurii*, *C. pervilleana*, *C. ratsimamangae* and *C. mcphersonii*) est originaire du Nord de Madagascar et plus spécifiquement de milieux hétérogènes montrant une transition entre des climats secs et humides (Razafinarivo *et al.*, 2012). La datation moléculaire qui avait pour but d'estimer le temps de divergence entre les *Coffea* et *Psilanthus* effectuée par Tosh *et al.* (2013) indique une divergence estimée à 7 millions d'année entre le clade *Baracoffea* et ce clade frère, et suggère une diversification qui a suivi la divergence entre les espèces africaines et celles de l'Océan Indien (>10 millions d'année) et la divergence entre les espèces malgaches et Mascareignes. Les espèces appartenant à ces deux clades frères sont aussi phénotypiquement proches.

Madagascar possède une grande diversité biologique qui a évolué de manière isolée, caractérisée par des gradients environnementaux, des schémas communs de micro-endémismes entre les taxons et de nombreuses radiations évolutives (Vences *et al.*, 2009). L'existence des types de climat très diversifiés à Madagascar, allant de climats tropicaux humides (à l'Est) à des climats subarides (au Sud), en passant par les forêts sèches caducifoliées à l'Ouest, est associé à des biomes disparates et contrastées engendrant de grandes zones bioclimatiques et ont sans doute contribué à la diversification et à l'adaptation des espèces sur l'Île. Pour tester cette hypothèse sur l'évolution des *Baracoffea*, nous avons exploré les données bioclimatiques de WorldClim et MadaClim. Il en ressort que les *Baracoffea* ont évolué dans la zone bioclimatique typique de la végétation Ouest de Madagascar (forêts sèches caducifoliées), dans lesquelles les températures sont élevées, les précipitations faibles et le nombre de mois secs important. Le clade frère des *Baracoffea* (série subterminale) a évolué dans une région sèche du Nord-Est, mais contient espèces dont la distribution suggère des vestiges de forêts humides et des forêts de mousson, et bordé par des zones aux climats variés (subhumide, humide et montagneux) (Figure 43B p.131). Ces informations suggèrent que le clade *Baracoffea* s'est diversifié suite à une acclimatation et une sélection dans un climat sec de l'Ouest de Madagascar tandis que son clade frère a connu des adaptations contrastées. La divergence de ces groupes étant récente, le clade frère des *Baracoffea*

pourrait également être un indicateur de la colonisation progressive de milieux fermés et humides à des milieux ouverts et arides. Toutefois, ces suggestions devront être clarifiées dans le futur par des analyses de diversification.

L'évolution et l'adaptation à l'environnement des espèces végétales peuvent être associées à des changements de structures génomiques qui entraînent des variations notamment de la taille du génome. Outre la polyploïdie, ces variations sont liées au nombre de copies d'éléments transposables dans le génome nucléaire (Lee et Kim, 2014). Razafinarivo *et al.* (2012) ont noté la présence d'un gradient géographique de la variation de la taille du génome chez les *Coffea*, en Afrique et dans les Îles de l'Océan Indien. A Madagascar, ce gradient augmente du Nord au Sud-Est. La réanalyse de données similaires dans cette étude, en ajoutant les valeurs de la taille du génome obtenues pour les trois espèces étudiées, a confirmé les variations géographiques observées par Razafinarivo *et al.* (2012) et met en évidence une relation entre la taille du génome des espèces de caféiers de Madagascar et les paramètres bioclimatiques, notamment l'aridité et la température (Figure 43 p.131). Plus spécifiquement la taille du génome a tendance à augmenter avec la saisonnalité de la température et les précipitations annuelles. Au niveau intraspécifique, dans les populations des espèces dans le PN Ankarafantsika et à Antsanitia, nous avons observé également cette tendance. Chez les Brassicaceae, une telle liaison entre la taille du génome et le climat saisonnier a été identifiée, suggérant un rôle possible de la taille du génome dans l'adaptation au climat (Cacho *et al.*, 2021). Plus précisément dans un autre clade, une corrélation négative entre la taille du génome et l'aridité a été démontrée chez les palmiers et semble être associée au nombre de copies d'éléments transposables tels que les rétrotransposons LTR (Schley *et al.*, 2022).

Enfin, nous enchaînons cette section par l'intérêt de l'étude approfondie des traits structuraux et génomiques, la culture des caféiers et les changements climatiques, et la conservation des caféiers sauvages. Nos analyses ont montré que les *Baracoffea* diffèrent des *Mascarocoffea* par des paramètres structuraux (caducité du feuillage, rythmicité de la croissance, complexité de l'unité architecturale) et génétiques (les marqueurs SNP). Compilé à la monophylie du groupe, confirmée dans cette étude, ces résultats suggèrent qu'un passage dans les milieux arides a été permis par un ensemble de modifications à différents niveaux, structurels et génomiques, et ayant potentiellement permis au groupe des *Baracoffea* de diversifier dans ces milieux.

Dans le contexte actuel de réchauffement et d'aridification climatique menaçant la majorité des zones de culture des caféiers (Davis *et al.*, 2012), cette étude met en évidence trois pistes à approfondir pour contrebalancer les pertes de production des caféiers : 1) la sélection de traits structuraux, attribué aux caféiers cultivés par hybridation, tels que la

caducité du feuillage, la rythmicité de la croissance, et la complexité de l'unité architecturale. En effet, la caducité du feuillage pourrait permettre aux espèces cultivées de supporter et/ou d'éviter encore plus de déficit hydrique. La rythmicité de la croissance, s'interagissant avec la caducité du feuillage, pourrait permettre à la plante de balancer principalement leurs dépenses en eau et/ou autres ressources vitales à leurs croissances et développements, et la complexification de l'unité architecturale pourrait à la fois permettre un plus grand partitionnement des fonctions photosynthétiques dans les plants et une augmentation de la production des grains. 2) La sélection des mutant cultivés basé sur la taille du génome, pourraient également conduire à une plus grande adaptabilité et tolérance des plants ; 3) Finalement, le lien entre les paramètres structurels et génomiques reste à établir, et une compréhension plus approfondie du lien entre les deux pourrait proposer d'avantages de possibilités.

Durant nos travaux de terrain les années 2021 et 2022 dans le PN Ankarafantsika et dans le site à Antsanitia, nous avons constaté un nombre faible de populations et du nombre d'individus par population de ces espèces et en particulier dans la zone non protégée, ce qui en font des espèces relativement rares dans leurs zones de distribution (Carte 4 p.67). Ce résultat confirme le statut de conservation de ces espèces données par Davis et Rakotonasolo (2008) et l'UICN (2023) les classant dans la catégorie des espèces en danger (EN). Nous avons également constaté un écart important entre le nombre d'individus présents par population et par espèce entre le PN Ankarafantsika et le site à Antsanitia, avec une différence moyenne de 40 individus par population. Une explication possible à ces observations reposerait sur la nature du substrat (Christian *et al.*, 2013) et en particulier, la biodisponibilité des éléments nutritifs ainsi que la capacité de rétention d'eau (Blancaneaux *et al.*, 1973 ; Casper et Jackson, 1997), différentes entre ces deux localités. Gansaonré (2018) et Traore *et al.* (2020) ont souligné l'importance des zones protégées dans la conservation des espèces vulnérables ou menacées, et d'autres raisons peuvent être à l'origine de l'effectif limité de ces espèces. Par exemple, les activités anthropiques comme la carbonisation du bois à proximité d'une forêt (cas d'Ankarafantsika et d'Antsanitia) et l'urbanisation (cas d'Antsanitia avec l'extension grandissante du village) pourrait avoir eu un impact sur la démographie de ces espèces. En 2021, le Parc Nation d'Ankarafantsika a subi deux passages de grands feux. Toutefois, la possibilité d'un problème intrinsèque lié à ces espèces, comme la capacité de germination des graines ne peut pas être écartée.

Pendant l'années 2021 et 2023, nous avons tenté de germer 88 graines de *Coffea bissetiae* issues de deux accessions à Antsanitia, mais aucune levée n'a été observée. La raison de ces échecs reste encore inconnue et nous laisse ainsi de poser des nouvelles questions relatives à leur germination, notamment la possibilité d'interaction obligatoire avec

des disperser spécifiques (Maurin *et al.*, 2023). Cependant, une prospection plus poussée dans les zones d'étude pourrait conduire à la découverte de nouvelles populations.

Le fait que ces populations soient celles des seules espèces de *Coffea* décrites présentant à la fois une distribution dans des milieux arides et à la fois des caractéristiques structurales uniques (caducité du feuillage, rythmicité de la croissance, complexité de l'unité architecturale) lève des défis quant à leur statut de conservation : leur distribution particulière et leurs adaptations vraisemblablement fortement liées à ces milieux suggèrent qu'une fragmentation ou une réduction de leur habitat pourraient conduire à l'extinction rapide de ces espèces, en faisant ainsi des cibles de priorité critique dans les programmes de conversation malgache.

# CONCLUSION

## CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons décrit pour la première fois les traits architecturaux du groupe *Baracoffea* via trois espèces du groupe présent dans la région Boeny afin de dégager la stratégie de croissance des caféiers malgaches ayant évolué dans le climat chaud et sec de l'Ouest de Madagascar. Les analyses phylogénétiques chloroplastiques et nucléaires réalisées dans ce travail ont permis de définir les relations de parenté entre les *Baracoffea* de Madagascar et les autres *Coffea*. Cette approche nous a ainsi permis d'établir le lien entre les différents clades et les facteurs environnementaux qui leur sont associés.

L'approche architecturale, via l'analyse rétrospective des marqueurs morphologiques, a permis de mettre en évidence que les trois espèces étudiées ont développé des traits physiologiques et morphologiques plus différents du modèle de développement connu chez les caféiers actuellement décrit, avec un feuillage caduc, croissance rythmique et une unité architecturale plus complexe. En évoluant dans une zone bioclimatique extrême, les espèces du groupe *Baracoffea* ont vraisemblablement acquis la capacité à éviter le déficit hydrique durant la longue période de sécheresse perdant leurs feuilles et en mettant en pause la croissance durant la saison défavorable, ainsi qu'en permettant le renouvellement des feuilles sur des axes spécialisés. Ces différents traits sont atypiques de l'architecture des caféiers. Comme attendu, il existe des variations inter- et intraspécifiques entre les traits quantitatifs étudiés, et notamment en fonction de l'ouverture du milieu. Ces variations concernent, entre autres, la réitération de l'axe principal va être régulièrement se concentrer en position distale dans les milieux fermés ou basale, respectivement. Les espèces *C. ambongensis* et *C. boinensis* sont des espèces à grandes feuilles et ont des graines de grande taille tandis que les feuilles de *C. bissetiae* sont relativement de petite taille et probablement l'espèce qui a la plus petite graine au sein du genre *Coffea*. D'une manière générale, l'ensemble des traits est mieux exprimé en milieu semi-ouvert. Ces résultats suggèrent l'adaptation de *Baracoffea* au contexte bioclimatique dans lequel ces espèces ont évolué, par l'acquisition de certains traits morphologiques les permettant de s'établir dans des milieux secs et ouverts. Il existe donc bien des variations interspécifiques dans les stratégies de croissance notable d'une part entre le groupe *Baracoffea* et des autres *Coffea*, et d'autre part entre les trois espèces du groupe *Baracoffea* étudiées et les autres *Coffea* de Madagascar.

Les résultats obtenus ont confirmé la monophylie du groupe *Baracoffea* au sein du genre *Coffea* et suggéré que le groupe des *Baracoffea* a une histoire commune avec le groupe des *Coffea* de Madagascar et les îles avoisinantes. Cependant, nos résultats ne permettent pas de définir avec certitude la position phylogénétique du groupe *Baracoffea* au sein de ce groupe. Les analyses phylogénétiques ont également soulevé un lien entre les espèces du

groupe *Baracoffea* et les espèces du Nord de Madagascar de la série botanique subterminale. Nos résultats ont suggéré que le groupe *Baracoffea* s'est diversifié à partir de ce clade frère suite à la colonisation du climat sec et chaud de l'Ouest de Madagascar, et que leurs adaptations à ce climat ont eu un impact sur la structure génomique.

Toutefois, ces trois espèces étudiées (et toutes les espèces du groupe *Baracoffea*) sont fortement menacées, d'une part par leurs distributions très restreintes et d'autre part par les pressions grandissantes liées aux activités anthropiques dans leurs habitats naturels et plus particulièrement chez les espèces qui se trouvent hors des aires protégées. Cependant, les différentes connaissances acquises au cours de cette étude mettent en valeur l'importance de la protection et de la conservation des espèces du groupe *Baracoffea*.

Dans cette optique, il serait judicieux de compléter cette étude par une étude de germination complète des graines des espèces du groupe *Baracoffea* pour une éventuelle mise en collection *ex-situ*, et par une étude phénologique (floraison/fructification) permettant de définir les variations dans la durée du cycle de développement des caféiers en milieu sec et chaud avec une courte période de saison de pluie (Fais-t-il le cycle complet floraison/fructification en une seule et courte saison de pluie ? Ensuite, il serait nécessaire de confirmer l'hypothèse selon laquelle les facteurs qui influent la variation de la taille du génome au niveau intraspécifique (c'est-à-dire entre les populations d'une même espèce), très significative dans la présente étude, en travaillant sur plus d'espèces et de populations et en incluant davantage d'information sur l'environnement de chacune des populations collectées, et enfin de coupler ces analyses sur l'analyse de diversité génétique et sur l'implications des éléments transposables et leurs impacts.

Afin de comprendre davantage le réel impact de l'acquisition des traits structuraux en relation l'environnement d'une part, et avec la taille du génome d'autre part, il serait nécessaire de conduire les analyses de phylogénétiques comparée afin d'estimer les transitions d'état de traits entre les *Baracoffea* et les autres *Coffea*, leurs liens avec les changements d'environnement (colonisation et/ou diversification dans un nouveau milieu) et avec les changements dans la taille du génome.

Pour terminer, nous recommandons la mise en place de plans de sauvegarde de ces espèces dans l'immédiat, au sein et en dehors de son habitat naturel. Nous recommandons la mise en place impérative d'une collection *ex-situ*, semblable à celle de Kianjavato, dans l'un des sites de la région Ouest de Madagascar, pour y conserver l'intégralité des espèces du groupe *Baracoffea*. Dans l'urgence, cette collection peut être la seule issue pour pouvoir protéger rapidement et efficacement un bon nombre d'individus pour chaque espèce afin de les maintenir et éviter leur extinction. Et à long terme, elle assurera le rôle de collection de travail permettant une facilitation dans l'étude de leurs développements, leurs morphologies, leurs phénologies, leurs diversités génétiques et biochimiques, etc. La collection de Kianjavato

constitue actuellement un réservoir de ressources génétiques important pour les caféiers cultivés et qui a une bonne représentativité en termes de diversité génétique, qui pourrait être implémentée par celle des *Baracoffea*.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aldrich, J. (1997). Fisher and the making of maximum likelihood 1912-1922. *Statistical Science*, vol. **12** (3). <https://doi.org/10.1214/ss/1030037906>
- Alemayehu, D (2017). Review on genetic diversity of coffee (*Coffea arabica* L.) in Ethiopia. *International Journal of Forestry and Horticulture*, vol. **3** (2) : 18-27. <http://dx.doi.org/10.20431/2454-9487.0302003>
- Amap (2023). *TOASTER – Logiciels de l'UMR AMAP Toaster*. [http://amap-collaboratif.cirad.fr/pages-logiciels/?page\\_id=438](http://amap-collaboratif.cirad.fr/pages-logiciels/?page_id=438)
- Andrianasolo, D.N. (2012). Génétique des populations et modèles d'architecture et de production végétale : application à la préservation des ressources génétiques des *Mascarocoffea*. Université des Sciences et Techniques de Montpellier 2, France. Thèse de Doctorat. 163 pages
- Andrianasolo, D.N., A.P. Davis, N.J. Razafinarivo, S. Hamon, J.J. Rakotomalala, S.A. Sabatier et P. Hamon (2013). High genetic diversity of in situ and ex situ populations of Madagascan coffee species: further implications for the management of coffee genetic resources. *Tree Genetics & Genomes*, vol. **9** (5) : 1295-1312. <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0638-4>
- Anest, A. (2022). Resources and disturbances as drivers of the evolution of plant architecture. Academy of Sciences-Plant Ecology and Evolution, University of Chinese. Doctorat thesis. 295 pages
- Anest A., Y. Bouchenak-Khelladi, T. Charles-Dominique, F. Forest, Y. Caraglio, G.P. Hempson, O. Maurin and K.W. Tomlinson, (2023). Block then sting: the two-step evolution of cage defensive architectures in herbivore-driven ecosystems. "En revu"
- Anest, A., T. Charles-Dominique, O. Maurin, M. Millan, C. Edelin et K. W. Tomlinson (2021). Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia* *New Phytologist*, vol. **231** (3) : 1278-1295. <https://doi.org/10.1111/nph.17296>
- Anten, N. P. R. et T. Hirose (1999). Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow *Journal of Ecology*, vol. **87** (4) : 583-597. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00365.x>
- Anthony, F. (1992). *Les ressources génétiques des caféiers: Collecte, gestion d'un conservatoire de la diversité génétique*. Collection travaux et documents. ORSTOM, Montpellier, France. ISBN : 2-7099-1085-3

- Anthony, F., B. Bertrand, H. Etienne et P. Lashermes (2011). *Coffea* and *Psilanthus* In C. Kole, Éd. *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources : Plantation and Ornamental Crops*. Berlin Heidelberg : 41-61. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-21201-7\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-21201-7_3)
- Anthony, F., L. E. C. Diniz, M. C. Combes et P. Lashermes (2010). Adaptive radiation in *Coffea* subgenus *Coffea* L. (Rubiaceae) in Africa and Madagascar. *Plant Systematics and Evolution*, vol. 285 (1) : 51-64. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0255-8>
- Armarego-Marriott, T. (2021). 'Hot' coffee taste test. *Nature Climate Change*, vol. 11 (5) : 378-378. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01051-4>
- Assefa, A. et A. Gobena (2019). Review on Effect of Shade Tree on Microclimate, Growth and Physiology of Coffee Arabica: In case of Ethiopia. *International Journal Of Forestry and Holticulture*, vol. 5 (3) : 31-46
- Aymoz, B. G. P., V. R. Randrianjafy, Z. J. N. Randrianjafy et D. P. Khasa (2013). Community Management of Natural Resources: A Case Study from Ankarafantsika National Park, Madagascar. *AMBIO*, vol. 42 (6) : 767-775. <https://doi.org/10.1007/s13280-013-0391-9>.
- Bailly, A. (1901). Abrégé du dictionnaire grec-français. *Lingua*, vol. 14(95)
- Baker, P. et J. Hagggar (2007). Global Warming: the impact on global coffee. In *SCAA conference handout*. Long Beach May 2007, USA : 14p
- Balfourier, F. (2006). Développement utilisation et comparaison de différents types de marqueurs pour étudier la diversité parmi une collection de blé tendre, *Actes du BRG*, 6 129-144
- Baranski, O. (1997). Rapport service national en cooperation. ORSTOM.
- Barthélémy, D. (1988). Architecture and sexuality in some tropical plants: the concept of automatic flowering, Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 262 pages. <https://hal.science/tel-03817694>
- Barthélémy, D. et Y. Caraglio (2007). Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, vol. 99 (3) : 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Barthélémy, D., C. Edelin et F. Hallé (1989). Architectural concepts for tropical trees In H. Balslev et I. Nielsen, Éds. *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation & Diversity*. Academic Press : 89-100
- Battistini, R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les Îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la « région malgache » In *Biogeography of Madagascar*, Éds. ORSTOM : 1-17

- Bawin, Y., T. Ruttink, A. Staelens, A. Haegeman, P. Stoffelen, J.-C. I. Mwanga Mwanga, I. Roldán-Ruiz, O. Honnay et S. B. Janssens (2021). Phylogenomic analysis clarifies the evolutionary origin of *Coffea arabica*. *Journal of Systematics and Evolution*, vol. **59** (5) : 953-963. <https://doi.org/10.1111/jse.12694>
- Bazin, C., C. Maisonhaute et C. Pierre (2000). Evolution de la taille des génomes : extension et/ ou Contraction ?. *Médecine / Sciences : 814-15*, vol. **16** (6,7) : 814-815
- Beaulieu, J. M., I. J. Leitch et C. A. Knight (2007). Genome size evolution in relation to leaf strategy and metabolic rates revisited. *Annals of Botany*, vol. **99** (3) : 495-505
- Bennett, M. D. (1987). Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytologist*, vol. **106** (s1) : 177-200. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04689.x>
- Bennetzen, J. L., J. Ma et K. M. Devos (2005). Mechanisms of Recent Genome Size Variation in Flowering Plants. *Annals of Botany*, vol. **95** (1) : 127-132 <https://doi.org/10.1093/aob/mci008>
- Berthaud, J. (2001). L'origine et la distribution des caféiers dans le monde. *Le Commerce du Café Avant l'ère des Plantations Coloniales* : 364-369
- Berthaud, J., F. Anthony et M. Lourd (1983). *Les caféiers sauvages de Tanzanie: résultats d'une mission de prospection effectuée du 5 mars au 11 avril 1982*, ORSTOM. 27 pages
- Bertrand, B., C. Montagnon, F. Georget, P. Charmetant et H. Etienne (2012). Creation and dissemination of Arabica coffee varieties: What varietal innovations?. *Cahiers Agricultures*, vol. **21** (2-3) : 77-88. <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0547>.
- Bezandry, R., M. Dupeyron, L. N. Gonzalez-Garcia, A. Anest, P. Hamon, H. L. T. Ranarijaona, M. E. Vavitsara, S. Sabatier et R. Guyot (2024). The evolutionary history of three *Baracoffea* species from western Madagascar revealed by chloroplast and nuclear genomes. *PLOS ONE*, vol. **19** (1) : 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0296362>
- Bezandry, R., S. Sabatier, R. Guyot et M. Vavitsara (2021). Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de *Baracoffea* : *Coffea boinensis*, *Coffea bissetiae* et *Coffea ambongensis*. *Revue des Sciences, de Technologies et de l'Environnement. Édition spéciale, Université d'été 3ème édition Mahajanga, novembre 2021*, vol. **Volume 5** : 8-16
- Blancaneaux, P., J.L. Thiais, G. Laplanche, J.J. Rostan et S.J. Bergrave (1973). Podzols et sols ferrallitiques dans le Nord-Ouest de la Guyane Française. *Cah. ORSTOM, série Pédol*, vol. **11** (2) : 121-154
- Bonnin, T. et J. Lombard (2019). Situer l'analyse phylogénétique entre les sciences historiques et expérimentales. *Philosophia Scientiæ* : 131-148. DOI : [10.4000/philosophiascientiae.1957](https://doi.org/10.4000/philosophiascientiae.1957)

- Bridson, D. et B. Verdcourt (1988). Flora of tropical East Africa. Rubiaceae (Part 2). In *Royal Botanic Gardens*, Kew. ISBN : 90-6191-337-3
- Brummitt, R. K., F. Pando, S. Hollis et N. A. Brummitt (2001). *World geographical scheme for recording plant distributions*. TDWG, 2<sup>ème</sup> édition. 153 pages. ISBN 0-913196-72-X
- Bunn, C., P. Läderach, O. Ovalle Rivera et D. Kirschke (2015). A bitter cup: climate change profile of global production of Arabica and Robusta coffee. *Climatic Change*, vol. **129** (1-2) : 89-101. <https://doi.org/10.1007/s10584-014-1306-x>
- Burns, C. E., S. L. Collins et M. D. Smith (2009). Plant community response to loss of large herbivores: comparing consequences in a South African and a North American grassland, *Biodiversity and Conservation*, vol. **18** (9) : 2327-2342. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9590-x>
- Cacho, N. I., P. J. McIntyre, D. J. Kliebenstein et S. Y. Strauss (2021). Genome size evolution is associated with climate seasonality and glucosinolates, but not life history, soil nutrients or range size, across a clade of mustards. *Annals of Botany*, vol. **127** (7) : 887-902. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab028>.
- Campa, C., J. F. Ballester, S. Doubeau, S. Dussert, S. Hamon et M. Noirot (2004). Trigonelline and sucrose diversity in wild *Coffea* species. *Food Chemistry*, vol. **88** (1) : 39-43. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.01.020>
- Campa, C., S. Doubeau, S. Dussert, S. Hamon et M. Noirot (2005). Diversity in bean Caffeine content among wild *Coffea* species: Evidence of a discontinuous distribution. *Food Chemistry*, vol. **91** (4) : 633-637. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.06.032>
- Campuzano-Duque, L. F. et M. W. Blair (2022). Strategies for Robusta Coffee (*Coffea canephora*) Improvement as a New Crop in Colombia. *Agriculture*, vol. **12** (10) : 1576. <https://doi.org/10.3390/agriculture12101576>
- Cannell, M. G. R. (1975). Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. *Journal of Coffee Research*, 41 : 245-253
- Cannell, M. G. R. (1985). Physiology of the Coffee Crop In M. N. Clifford et K. C. Willson, Éds. *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US : 108-134. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1_5)
- Caraglio, Y. et D. Barthélémy (1997). Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *Arbres et Sciences*, vol. **13** : 1-61.
- Casacuberta, E. et J. González (2013). The impact of transposable elements in environmental adaptation. *Molecular Ecology*, vol. **22** (6) : 1503-1517. <https://doi.org/10.1111/mec.12170>

- Casper, B. B. et R. B. Jackson (1997). Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. **28** (1) : 545-570. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545>
- Cerda, R., J. Avelino, C. Gary, P. Tixier, E. Lechevallier et C. Allinne (2017). Primary and Secondary Yield Losses Caused by Pests and Diseases: Assessment and Modeling in Coffee. *PLOS ONE*, vol. **12** (1) : e0169133. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169133>
- Charles-Dominique, T., T. J. Davies, G. P. Hempson, B. S. Bezeng, B. H. Daru, R. M. Kabongo, O. Maurin, A. M. Muasya, M. van der Bank et W. J. Bond (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. **113** (38). <https://doi.org/10.1073/pnas.1607493113>
- Charr, J.C., A. Garavito, C. Guyeux, D. Cruzillat, P. Descombes, C. Fournier, S. N. Ly, N. Raharimalala, J.J. Rakotomalala, P. Stoffelen, S. Janssens, P. Hamon et R. Guyot (2020). Complex evolutionary history of coffees revealed by full plastid genomes and 28,800 nuclear SNP analyses, with particular emphasis on *Coffea canephora* (Robusta coffee). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. **151**. 106906. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106906>
- Charrier, A. (1978). La structure génétique des caféiers spontanés de la région malgache (Mascarocoffea) : leurs relations avec les caféiers d'origine africaine (Eucoffea). Université de Sciences Naturelles de Paris. Thèse de doctorat. 330 pages
- Charrier, A. et J. Berthaud (1985). Botanical Classification of Coffee *In* M. N. Clifford et K. C. Willson (Éds.), *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US : 13-47. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1_2)
- Charrier, A., J. Berthaud et F. Anthony (1989). Coût et valorisation des ressources génétiques caféières *In Colloque Scientifique International sur le Café ASIC*, Horizon IRD : 429-437. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:31506>
- Cheserek, J. J. et B. M. Gichimu (2012). Drought and heat tolerance in coffee: a review. *International Research Journal of Agricultural Science and soil Science*, vol. **2** 498-501
- Chevalier, A. (1929). Les caféiers du globe fascicule I. *Généralités sur les caféiers*, vol. 1 : Paul Lechevalier, Paris
- Chevalier, A. (1947). Les caféiers du globe fascicule III. *Systématique des caféiers et faux-caféiers maladies et insectes nuisibles* : Paul Lechevalier
- Chintauan-Marquier, I. (2010). phylogénie moléculaire des Melanoplinae (Insecta : Orthoptera : Caelifera : Acrididae). Biodiversité, Écologie, Environnement de l'Université de Grenoble. Thèse de doctorat. 139 pages. <https://theses.hal.science/tel-00580813>

- Christian, A. A., M. K. Héritier, L. Janvier et N. Hippolyte (2013). Analyse floristique et impact du déterminisme édaphique sur l'organisation de la végétation dans les forêts de l'île Kongolo (RD Congo). *Geo-Eco-Trop*, vol. **37** (2) : 255-272
- Clifford, M. N., et K. C. Willson (Éds.) (1985). *Coffee : Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US, Boston. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1>
- Club Demeter (2022). Thé, café, chocolat, produits sucrés. *In Le Déméter 2022*, Éd. IRIS : 391-397. <https://www.cairn.info/le-demeter-2022--0011662118-p-391.htm>
- Coste, R., P. Vayssière et H. Barat (1955). *Caféiers et les cafés dans le monde*. Éditions Larose, Tome I. 466 pages
- Contentin, J. et P. Delaveau (2010). *Café, thé, chocolat : Les bienfaits pour le cerveau et le corps*. Édition Odile Jacob. 275 pages. ISBN : 978-2-7381-9786-3
- Coudert, Y., N. E. Bell, C. Edelin et C. J. Harrison (2017). Multiple innovations underpinned branching form diversification in mosses. *New Phytologist*, vol. **215** (2) : 840-850. <https://doi.org/10.1111/nph.14553>
- Cros, J., M. C. Combes, N. Chabrillange, S. Hamon, C. Duperray et A. M. des Angles (1995). Nuclear DNA content in the subgenus *Coffea* (Rubiaceae): inter- and intra-specific variation in African species. *Canadian Journal of Botany*, vol. **73** (1) : 14-20. <https://doi.org/10.1139/b95-002>
- DaMatta, F. M. (2004). Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research*, vol. **86** (2) : 99-114. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.09.001>
- Davis, A. P. (2010). Six species of *Psilanthus* transferred to *Coffea* (Coffeae, Rubiaceae). *Phytotaxa*, vol. **10** (1) : 41-45
- Davis, A. P. (2011). *Psilanthus mannii*, the type species of *Psilanthus*, transferred to *Coffea*. *Nordic Journal of Botany*, vol. **29** (4) : 471-472
- Davis, A. P., D. Bridson et F. Rakotonasolo (2005). A reexamination of *Coffea* subgenus *Baracoffea* and comments on the morphology and classification of *Coffea* and *Psilanthus* (Rubiaceae-Coffeae). *In* W. G. D'Arcy, R. C. Keating, V. C. Hollowell, et T. B. Croat (Éds.), *A Festschrift for William G. D'arcy: The Legacy of a Taxonomist (Monographs in systematic botany)*. Missouri Botanical Garden vol. **104** : 399-420. <https://books.google.mg/books?id=t1UmAQAAMAAJ>
- Davis, A. P., H. Chadburn, J. Moat, R. O'Sullivan, S. Hargreaves et E. Nic Lughadha (2019). High extinction risk for wild coffee species and implications for coffee sector sustainability. *Science Advances*, vol. **5** (1) : eaav3473. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav3473>



- Davis, A. P., M. Chester, O. Maurin et M. F. Fay (2007). Searching for the relatives of *Coffea* (Rubiaceae, Ixoroideae): the circumscription and phylogeny of Coffeae based on plastid sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, vol. **94** (3) : 313-329. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.313>
- Davis, A. P., T. W. Gole, S. Baena et J. Moat (2012). The Impact of Climate Change on Indigenous Arabica Coffee (*Coffea arabica*): Predicting Future Trends and Identifying Priorities. *PLoS ONE*, vol. **7** (11) : e47981. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047981>
- Davis, A. P., Rafaël Govaerts, Diane M. Bridson, Markus Ruhsam, Justin Moat, et Neil A. Brummitt (2009). A Global Assessment of Distribution, Diversity, Endemism, and Taxonomic Effort in the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. **96** (1) : 68-78. <https://doi.org/10.3417/2006205>
- Davis, A. P., R. Govaerts, D. M. Bridson et P. Stoffelen (2006). An annotated taxonomic conspectus of the genus *Coffea* (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. **152** (4) : 465-512. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00584.x>
- Davis, A. P., D. Mieulet, J. Moat, D. Sarmu et J. Haggard (2021). Arabica-like flavour in a heat-tolerant wild coffee species. *Nature Plants*, vol. **7** (4) : 413-418. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00891-4>
- Davis, A. P. et F. Rakotonasolo (2008). A taxonomic revision of the *Baracoffea* alliance: nine remarkable *Coffea* species from western Madagascar *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. **158** (3) : 355-390. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00936.x>
- Davis, A. P. et F. Rakotonasolo (2021). Six new species of coffee (*Coffea*) from northern Madagascar. *Kew Bulletin*, vol. **76** (3) : 497-511. <https://doi.org/10.1007/s12225-021-09952-5>
- Davis, A. P., F. Rakotonasolo et P. De Block (2010). *Coffea toshii* sp. nov. (Rubiaceae) from Madagascar. *Nordic Journal of Botany*, vol. **28** (2) : 134-136. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2010.00710.x>
- Davis, A. P., J. Tosh, N. Ruch et M. F. Fay (2011). Growing coffee : *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea* : *Psilanthus* subsumed in *Coffea*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. **167** (4) : 357-377. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01177.x>
- Dawkins, H. C. (1958). *The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda. Institute Paper No 34. Imperial Forestry Institute. Oxford*
- De Meeûs, T. (2012). *Initiation à la génétique des populations naturelles*. IRD éditions

- De Aquino, S. O., C. Kiwuka, R. Tournebize, C. Gain, P. Marraccini, C. Mariac, K. Bethune, M. Couderc, P. Cubry, A. C. Andrade, M. Lepelley, O. Darracq, D. Crouzillat, N. Anten, P. Musoli, Y. Vigouroux, A. de Kochko, S. Manel, O. François et V. Poncet (2022). Adaptive potential of *Coffea canephora* from Uganda in response to climate change. *Molecular Ecology*, vol. **31** (6) : 1800-1819. <https://doi.org/10.1111/mec.16360>
- De Haldat, A., M. Millan, J.F. Barczi, Y. Caraglio, G. F. Midgley et T. Charles-Dominique (2023). If self-shading is so bad, why is there so much? Short shoots reconcile costs and benefits. *New Phytologist*, vol. **237** (5) : 1684-1695. <https://doi.org/10.1111/nph.18636>
- Delarue, M. et G. Furelaud (2004). *Le séquençage d'un ADN* Planet Vie. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/manipulations-en-laboratoire/le-sequencage-d-un-adn>
- De Lima, J. E. O., V. S. Miranda, T. A. Coutinho, S. R. Roberto et E. F. Carlos (1996). Distribuicao de *Xylella fastidiosa* no cafeeiro, nas regioes cafeeiras, e seu isolamento in vitro Distribution of *Xylella fastidiosa* in coffee plants, coffee growing areas, and its in vitro culture. *Fitopatología Brasileira (Brasil)* v. **21** (3) p. 392-393
- Deng, W., J. Rakotomalala, C. Nagai et H. Ashihara (2017). Caffeine biosynthesis and purine metabolism in leaves of Mascarocoffea species. *European Chemical Bulletin*, vol. **6** (6) : 223-228
- Denoeud, F., L. Carretero-Paulet, A. Dereeper, G. Droc, R. Guyot, M. Pietrella, C. Zheng, A. Alberti, F. Anthony, G. Aprea, J.-M. Aury, P. Bento, M. Bernard, S. Bocs, C. Campa, A. Cenci, M.-C. Combes, D. Crouzillat, C. Da Silva and P. Lashermes (2014). The coffee genome provides insight into the convergent evolution of caffeine biosynthesis. *Science*, vol. **345** (6201) : 1181-1184. <https://doi.org/10.1126/science.1255274>
- De Sousa, L. P., O. Guerreiro-Filho et J. M. C. Mondego (2022). The Rhizosphere Microbiomes of Five Species of Coffee Trees. *Microbiology Spectrum*, vol. **10** (2) : e00444-22. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00444-22>
- Dierckxsens, N., P. Mardulyn et G. Smits (2017). NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data. *Nucleic Acids Research*, vol. **45** (4) : e18-e18. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw955>
- Dijk, E. V. et C. Thermes (2021). *La révolution de la génomique : les nouvelles méthodes de séquençage et leurs applications* Planet Vie. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/manipulations-en-laboratoire/la-revolution-de-la-genomique-les-nouvelles-methodes-de>
- Dörken, V. M., G. Stephan et T. Stützel (2010). Morphology and anatomy of anomalous short shoots in *Pinus* (Pinaceae) and their evolutionary meaning. *Feddes Repertorium*, vol. **121** (3-4) : 133-155. <https://doi.org/10.1002/fedr.201000006>



- Dörken, V. M. et T. Stützel (2009). The adaptive value of shoot differentiation in deciduous trees and its evolutionary relevance. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, vol. **44** (3-4) : 421-439
- Dörken, V. M. et T. Stützel (2012). Morphology, anatomy and vasculature of leaves in Pinus (Pinaceae) and its evolutionary meaning. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. **207** (1) : 57-62. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.10.004>
- Douzery, E., S. Blanquart, A. Criscuolo, C. Douady, N. Lartillot, H. Philippe et V. Ranwez (2010). Phylogénie moléculaire In T. Lefèvre, M. Raymond, et F. Thomas Éd. *Biologie évolutive De Boeck*. <https://hal.science/hal-04001134>
- Du, Y., Y. Bi, M. Zhang, F. Yang, G. Jia et X. Zhang (2017). Genome size diversity in Liliaceae is correlated with karyotype and environmental traits. *Frontiers in plant science*, vol. **8** 1303
- Duangsoodsri, T. (2020). Les composés phénoliques dans la réponse aux stress abiotiques de *Coffea arabica* L. Université de Montpellier. Thèse de doctorat. <https://www.theses.fr/2020MONTG070>
- Dufour, B. P. (2013). Le scolyte des baies du caféier, *Hypothenemus hampei* (Ferr.), présent en Martinique. *Cahiers Agricultures*, vol. **22** (6) : 575-578 (1). <https://doi.org/10.1684/agr.2013.0672>
- Dufour, B. P., C. Diman, A. de San Mateo et R. Mouttet (2022). Le scolyte des fruits du caféier, *Hypothenemus hampei* (Ferr.) détecté en Guadeloupe. *Cahiers Agricultures*, vol. **31** . <https://doi.org/10.1051/cagri/2022008>
- Dulloo, M. E., L. Guarino, F. Engelmann, N. Maxted, J. H. Newbury, F. Attere et B. V. Ford-Lloyd (1998). Complementary conservation strategies for the genus *Coffea*: A case study of Mascarene *Coffea* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, vol. **45** (6) : 565-579. <https://doi.org/10.1023/A:1008621028343>
- Dušková, E., F. Kolář, P. Sklenář, J. Rauchova, M. Kubešová, T. Fer, J. Suda et K. Marhold (2010). Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus* (Asteraceae). *Preslia*, vol. **82** (1) : 127-148
- Edelin, C. (1977). Images de l'architecture des conifères. Université de Montpellier 2. Thèse de doctorat de 3e Cycle. 255 pages
- Edelin, C. (1990). The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Institute Malaysia Research Pamphlet*, vol. **105**, 1-222
- Edelin, C. (1993). Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. *Compte Rendu du Séminaire du groupe d'Étude de l'Arbre : le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*. Angers, 13-23

- Eilam, T., Y. Anikster, E. Millet, J. Manisterski, O. Sagi-Assif et M. Feldman (2007). Genome size and genome evolution in diploid Triticeae species. *Genome*, vol. **50** (11) : 1029-1037. <https://doi.org/10.1139/G07-083>
- Emberger, L. (1960). Les végétaux vasculaires. (M. Chadeaud et L. Emberger, Éd.s.; Vol. 2) Masson Paris. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1570572699256128512>
- Engelmann, F., M. E. Dulloo, C. Astorga, S. Dussert et F. Anthony (2007). *Conserving coffee genetic resources: complementary strategies for ex situ conservation of coffee (Coffea arabica L.) genetic resources: a case study in CATIE, Costa Rica*. Édition Horizon IRD, Biodiversity International. 61 pages. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010041784>
- Epe Otchoumou, K. F., S. M. Bachir, G. E. Aké et I. Savané (2012). Variabilité climatique et productions de café et cacao en zone tropicale humide : Cas de la région de Daoukro (Centre-est de la Côte d'Ivoire). *International Journal of Innovation and Applied Studies*, vol. **1** (2) : 194-215
- FAPBM (2020). Factsheet aires protégées MNP « Le Parc National d'Ankarafantsika ».
- Fekensa, T., W. Tesfahunegny et A. Mekonnen (2016). Impact of human activities on biosphere reserve: A case study from Yayu Biosphere Reserve, Southwest Ethiopia. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, vol. **10** (7) : 319-326., <https://doi.org/0.5897/IJBC2016.1005>
- Fox, J., R. Muenchen, D. Putler et M. J. Fox (2018). *Package 'RcmdrMisc'*
- Fritz-Vietta, N. V. M., H. B. Ferguson, S. Stoll-Kleemann et J. U. Ganzhorn (2011). Conservation in a Biodiversity Hotspot: Insights from Cultural and Community Perspectives in Madagascar *In* F. E. Zachos et J. C. Habel Éd.s. *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Springer Berlin Heidelberg : 209-233. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_12)
- Furelaud, G. et Y. Esnault (2004). *Le séquençage des génomes* Planet Vie. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/manipulations-en-laboratoire/le-sequencage-des-genomes>
- Gansaonré, R. (2018). Dynamique du couvert végétal et implications socio-environnementales à la périphérie du parc W/Burkina Faso. *VertigO*, vol. **18** (1) : Érudit. <https://id.erudit.org/iderudit/1058441ar>
- Gatin, C. L. (1924). *Dictionnaire de botanique*. Lechevalier Éd. Kraus Reprint
- Gay, C., F. Estrada, C. Conde, H. Eakin et L. Villers (2006). Potential Impacts of Climate Change on Agriculture: A Case of Study of Coffee Production in Veracruz, Mexico. *Climatic Change*, vol. **79** (3-4) : 259-288. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9066-x>
- Gill, A. M. et P. B. Tomlinson (1971). Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica*, vol. **3** 109-124

- Gokavi, N. et M. Kishor (2020). *Impact of climate change on coffee production: An overview* 9.
- Goodman, S. M., M. J. Raheerilalao et S. Wohlhauser (2018). The terrestrial protected areas of Madagascar: their history, description, and biota. *Association Vahatra, Antananarivo*, 701-715
- Grover, A. et P. C. Sharma (2016). Development and use of molecular markers: past and present. *Critical Reviews in Biotechnology*, vol. **36** (2) : 290-302. <https://doi.org/10.3109/07388551.2014.959891>
- Guillaumet, J.L. et J. Koechlin (1971). Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea*, vol. **26** (2) : 263-277
- Guyeux, C., J.-C. Charr, H. T. M. Tran, A. Furtado, R. J. Henry, D. Crouzillat, R. Guyot et P. Hamon (2019). Evaluation of chloroplast genome annotation tools and application to analysis of the evolution of coffee species. *PLOS ONE*, vol. **14** (6) : e0216347. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216347>
- Guyot, R., T. Darré, M. Dupeyron, A. de Kochko, S. Hamon, E. Couturon, D. Crouzillat, M. Rigoreau, J.J. Rakotomalala, N. E. Raharimalala, S. D. Akaffou et P. Hamon (2016). Partial sequencing reveals the transposable element composition of Coffea genomes and provides evidence for distinct evolutionary stories. *Molecular Genetics and Genomics*, vol. **291** (5) : 1979-1990. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1235-7>
- Guyot, R., P. Hamon, E. Couturon, N. Raharimalala, J.J. Rakotomalala, S. Lakkanna, S. Sabatier, A. Affouard et P. Bonnet (2020). WCSdb: a database of wild Coffea species. *Database: The Journal of Biological Databases and Curation*, vol. **2020** . <https://doi.org/10.1093/database/baaa069>
- Hallé, F. et R. A. Oldeman (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Vol. 6, Masson, Paris
- Hallé, F., P. B. Tomlinson et M. H. Zimmermann (1978). Architectural variation at the specific level in tropical trees. *Tropical trees as living systems*, 209-221
- Hamon, P., C. E. Grover, A. P. Davis, J.J. Rakotomalala, N. Raharimalala, V. A. Albert, H. L. Sreenath, P. Stoffelen, S. E. Mitchell, E. Couturon, S. Hamon, A. de Kochko, D. Crouzillat, M. Rigoreau, U. Sumirat, S. Akaffou et R. Guyot (2017). Genotyping-by-sequencing provides the first well-resolved phylogeny for coffee (*Coffea*) and insights into the evolution of caffeine content in its species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. **109** 351-361. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.02.009>
- Hamon, P., J.J. Rakotomalala, S. Akaffou, N. J. Razafinarivo, E. Couturon, R. Guyot, D. Crouzillat, S. Hamon et A. de Kochko (2015). Chapter 5 - Caffeine-free Species in the Genus *Coffea* In V. R. Preedy (Éd.), *Coffee in Health and Disease Prevention*. Academic Press : 39-44. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409517-5.00005-X>

- Hamon, S., M. Noirot et F. Anthony (1995). Developing a coffee core collection using the principal components score strategy with quantitative data *In* T. Hodgkin, A. H. D. Brown, T. J. L. Van Hintum, et E. A. V. Morales (Éds.), *Core collections of plant genetic resources*. Horizon (RD) : 117-126. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:41268>
- Hennig, W. (1965). Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*, vol. **10** (1) : 97-116. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.10.010165.000525>
- Herrera, J. C. et C. Lambot (2017). The Coffee Tree—Genetic Diversity and Origin *In The Craft and Science of Coffee*. Elsevier : 1-16. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803520-7.00001-3>
- Heuret, P. (2002). Analysis and modelling of sequences of botanical events: understanding the regularity of expression of the growth, branching and flowering processes, Analyse et modélisation de séquences d'évènements botaniques: applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison. Université Henri Poincaré, Nancy I. Thèse de doctorat. 145 pages. <https://theses.hal.science/tel-00106730>
- Heuret, P., D. Barthélémy, E. Nicolini et C. Atger (2000). Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany*, vol. **78** (3) : 361-373. <https://doi.org/10.1139/b00-012>
- Hinegardner, R. (1968). Evolution of cellular DNA content in teleost fishes. *The American Naturalist*, vol. **102** (928) : 517-523
- Hinegardner, R. et D. E. Rosen (1972). Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes. *The American Naturalist*, vol. **106** (951) : 621-644
- Hong, T. D. and R. Ellis (1995). Interspecific variation in seed storage behaviour within two genera-*Coffea* and *Citrus*. *Seed Science and Technology (Switzerland)*.
- ICO (2019). Coffee Développement Report 2019 : Growing for Prosperity - Economic Viability as the Catalyst for a Sustainable Coffee Sector. <http://www.ico.org/documents/cy2021-22/coffee-development-report-2019.pdf>
- ICO (2021). La valeur du café : durabilité, inclusion et résilience de la chaîne de valeur mondiale du café. Vue d'ensemble ED 32358/21
- ICO (2009). Séminaire sur le scolyte du fruit du caféier. Rapport analytique du Président, 102e session, 18-20 Mars 2009, Londres, Angleterre
- IPCC (2022). Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>

- Jawo, T. O., D. Kyereh et B. Lojka (2022). The impact of climate change on coffee production of small farmers and their adaptation strategies: a review. *Climate and Development*, vol. **0** (0) : 1-17. <https://doi.org/10.1080/17565529.2022.2057906>
- Kang, M., J. Tao, J. Wang, C. Ren, Q. Qi, Q. Xiang et H. Huang (2014). Adaptive and nonadaptive genome size evolution in Karst endemic flora of China. *New Phytologist*, vol. **202** (4) : 1371-1381. <https://doi.org/10.1111/nph.12726>
- Kassambara, A. (2020). ggpubr:“ggplot2” based publication ready plots. *R package version 0.4.0*, vol. **438**
- Kassambara, A. (2022). Rstatix : pipe-friendly framework for basic statistical tests. *R package Version 0.7.2*
- Kassambara, A. et F. Mundt (2017). Package ‘factoextra’. *Extract and visualize the results of multivariate data analyses*, vol. **1**(5), 74 pages
- Katoh, K. et D. M. Standley (2013). MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, vol. **30** (4) : 772-780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kawasaki, M. L. (1991). Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. By Adrian D. Bell. *Brittonia*, vol. **43** (3) : 145-145. <https://doi.org/10.2307/2807042>
- Kew (2017). *Plants of the World Online* :| Kew Science Welcome to Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org/>
- Kiwuka, C., E. Goudsmit, R. Tournebize, S. O. de Aquino, J. C. Douma, L. Bellanger, D. Crouzillat, P. Stoffelen, U. Sumirat, H. Legnaté, P. Marraccini, A. de Kochko, A. C. Andrade, J. W. Mulumba, P. Musoli, N. P. R. Anten et V. Poncet (2021). Genetic diversity of native and cultivated Ugandan Robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner): Climate influences, breeding potential and diversity conservation. *PLOS ONE*, vol. **16** (2) : e0245965. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245965>
- Knight, C. A. et D. D. Ackerly (2002). Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. *Ecology Letters*, vol. **5** (1) : 66-76
- Knight, C. A. et J. M. Beaulieu (2008). Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany*, vol. **101** (6) : 759-766
- Korobko, A. et E. Wondimagegne (1997). Bacterial Blight of Coffee (*Pseudomonas syringae* pv. *garcae*) in Ethiopia. In : K. Rudolph, T. J. Burr, J. W. Mansfield, D. Stead, A. Vivian, et J. von Kietzell (Éds.) : *Pseudomonas Syringae Pathovars and Related Pathogens*. Springer Netherlands, vol. 9 : 538-541. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-5472-7\\_98](https://doi.org/10.1007/978-94-011-5472-7_98)
- Labouisse, J.P. et C. Adolphe (2012). Conservation et gestion des ressources génétiques du caféier Arabica (*Coffea arabica* L.) : un défi pour l'Éthiopie. *Cahiers Agricultures*, vol. **21** (2-3) : 98-105 (1). <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0554>

- Langmead, B. et S. L. Salzberg (2012). Fast gapped-read alignment with Bowtie 2, *Nature Methods*, vol. **9** (4) : 357-359. <https://doi.org/10.1038/nmeth.1923>
- Lashermes, P., M. C. Combes, P. Trouslot et A. Charrier (1997). Phylogenetic relationships of coffee-tree species (*Coffea* L.) as inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, vol. **94** (6) : 947-955. <https://doi.org/10.1007/s001220050500>
- Lashermes, P., M.-C. Combes, A. Dereeper et A. Cenci (2012). Diversité et évolution des caféiers à la lumière de la génomique *Cahiers Agricultures*, vol. **21** (2-3) : 134-142 (1). <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0555>
- Lashermes, P., M.-C. Combes, J. Robert, P. Trouslot, A. D'Hont, F. Anthony et A. Charrier (1999). Molecular characterisation and origin of the *Coffea arabica* L. genome *Molecular and General Genetics MGG*, vol. **261** (2) : 259-266. <https://doi.org/10.1007/s004380050965>
- Le Pierres, D. (1995). Etude des hybrides interspécifiques tétraploïdes de première génération entre *Coffea arabica* L. et les caféiers diploïdes. Paris : University of Paris
- Lê, S., J. Josse et F. Husson (2008). FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, vol. **25** (1) : 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lee, S.-I. et N.-S. Kim (2014). Transposable elements and genome size variations in plants. *Genomics & Informatics*, vol. **12** (3) : 87-97. <https://doi.org/10.5808/GI.2014.12.3.87>
- Lemma, D. T. et H. G. Megersa (2021). Impact of Climate Change on East African Coffee Production and Its Mitigation Strategies. *World Journal of Agricultural Sciences*, **17**(2) : 81-89. DOI: 10.5829/idosi.wjas.2021.81.89
- Legesse, A. (2020). Assessment of coffee (*coffea arabica* L.) genetic erosion and genetic resources management in Ethiopia. *International Journal of Agricultural Extension*, vol 7(3) : 223-229. <https://doi.org/10.33687/ijae.007.03.2972>
- Leroy, J. F. (1961a). *Coffeae novae madagascarienses*. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, vol. **8** (1-3) : 1-20
- Leroy, J. F. (1961b). Sur deux caféiers remarquables de la forêt sèche du sud-ouest de Madagascar (*Coffea humbertii* JF Leroy et *Coffea capuronii* JF Leroy). In : *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences*, vol. **252** (15) : 2285
- Leroy, J. F. (1967). Recherches sur les caféiers. Sur la classification biologique des caféiers et sur l'origine et l'aire du genre *Coffea*. In : *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, Paris, Série D, vol. **265** 1043-1045
- Leroy, J. F. (1971). Réflexions sur l'évolution naturelle et l'évolution artificielle des ressources génétiques végétales ; le cas des *Coffea*. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique/Bulletin van de Nationale Plantentuin van Belgie*, 53-67



- Leroy, J. F. (1980a). Evolution et taxogenèse chez les caféiers (*Coffea* L., *Psilanthus* Hook. f. et *Nostolachma* Durand). Hypothèse sur leur origine. In : *Comptes rendus hebdomadaires des seances de l'Academie des sciences. Série D : Sciences naturelles*.
- Leroy, J. F. (1980b). Les grandes lignées de caféiers. In : *IX Colloque Scientifique International sur le Café*, ASIC, Londres, UK : 473-477
- Leroy, J. F. (1996). Biogéographie : quelques grands faits relatifs à la flore Angiospermiennne malgache. *Biogéographie de Madagascar, ORSTOM, Paris*, 59-71
- Leroy, J. F. (1982). L'origine Kenyane du genre *Coffea* L. et la radiation des espèces à Madagascar. In : *Association Scientifique Internationale du Café (ASIC) 10th Colloque*, 413-420
- Leroy, J. F. et A. Plu (1966). Sur les nombres chromosomiques des *Coffea* malgaches. *Café, Cacao, Thé (Francia)* vol. **10**(3) : 216-218
- Lin, B. B. (2011). Resilience in Agriculture through Crop Diversification : Adaptive Management for Environmental Change. *BioScience*, vol. **61** (3) : 183-193. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.4>
- Liu, L., Y. Li, S. Li, N. Hu, Y. He, R. Pong, D. Lin, L. Lu et M. Law (2012). Comparison of next-generation sequencing systems. *Journal of Biomedicine & Biotechnology*, vol. **2012** 251364. <https://doi.org/10.1155/2012/251364>
- Lopez, P., D. Casane et H. Philippe (2002). Phylogénie et évolution moléculaires. *Med Sci (Paris)*, vol. **18** (11) : 1146-1154. <https://doi.org/10.1051/medsci/200218111146>
- Louarn, J. (1992). La fertilité des hybrides interspécifiques et les relations génomiques entre caféiers diploïdes d'origine africaine (Genre *Coffea* L., sous-genre *Coffea*). Sciences, Université de Paris. Thèse de doctorat, 178 pages. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010062097> 200 multigr
- Lu, L., S. Tibpromma, S. C. Karunarathna, R. S. Jayawardena, S. Lumyong, J. Xu et K. D. Hyde (2022). Comprehensive Review of Fungi on Coffee. *Pathogens*, vol. **11** (4) : 411. <https://doi.org/10.3390/pathogens11040411>
- Ma, J., K. M. Devos et J. L. Bennetzen (2004). Analyses of LTR-retrotransposon structures reveal recent and rapid genomic DNA loss in rice. *Genome Research*, vol. **14** (5) : 860-869. <https://doi.org/10.1101/gr.1466204>
- Mahé, F. (2009). Phylogeny, transposable elements and genome size evolution in the Lupins, Phylogénie, éléments transposables et évolution de la taille des génomes chez les lupins. Sciences de la vie et de l'Environnement, Université Rennes 1. Thèse de doctorat, 190 pages. <https://theses.hal.science/tel-00494607>

- Mandimbiarimanga, T. H. (2016). Conception du plan d'aménagement du site touristique d'Antsanitia-Mahajanga, Région Boeny. École Supérieure Polytechnique, Mention : Informations Géographiques et Aménagement du territoire, et UFR Sciences Économiques et Gestion de Bordeaux, Parcours : Études d'Impacts Environnementaux. Université d'Antananarivo et Université de Bordeaux. Mémoire de master, 97 pages
- Mardis, E. R. (2008). The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends in Genetics*, vol. **24** (3) : 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.12.007>
- Maurin, O., A. Anest, F. Forest, I. Turner, R. L. Barrett, R. C. Cowan, L. Wang, K. W. Tomlinson et T. Charles-Dominique (2023). Drift in the tropics : Phylogenetics and biogeographical patterns in Combretaceae. *Global Ecology and Biogeography*, vol. **32** (10) : 1790-1802. <https://doi.org/10.1111/geb.13737>
- Maurin, O., A. P. Davis, M. Chester, E. F. Mvungi, Y. Jaufeerally-Fakim et M. F. Fay (2007). Towards a Phylogeny for *Coffea* (Rubiaceae): Identifying Well-supported Lineages Based on Nuclear and Plastid DNA Sequences. *Annals of Botany*, vol. **100** (7) : 1565-1583. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm257>
- Melese, Y. Y. et S. A. Kolech (2021). Coffee (*Coffea arabica* L.) : Methods, objectives, and future strategies of breeding in Ethiopia. *Sustainability*, vol. **13** (19) : 10814
- Melke, A. et M. Fetene (2014). Eco-physiological basis of drought stress in coffee (*Coffea arabica*, L.) in Ethiopia. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, vol. **26** (3) : 225-239. <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0022-2>
- Mendiburu, F. (2019). Agricolae : statistical procedures for agricultural research. *R package version 1.3–3*. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Metzker, M. L. (2010). Sequencing technologies : the next generation. *Nature Reviews Genetics*, vol. **11** (1) : 31-46. <https://doi.org/10.1038/nrg2626>
- Meyer, M. et M. Kircher (2010). Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. *Cold Spring Harbor Protocols*, vol. **2010** (6) : pdb.prot5448. <https://doi.org/10.1101/pdb.prot5448>
- Millan, M. (2016). Analyse de la variabilité des traits architecturaux des formes de croissance dans les communautés végétales. Botanique. Université de Montpellier, 108 pages. <https://theses.hal.science/tel-02489116>
- Mittermeier, R. A., P. R. Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier et G. A. B. Da Fonseca (2004). Hotspots revisited : Earth's biologically richest and most threatened ecoregions. *CEMEX, Mexico City, Mexico*
- Mittermeier, R. A., W. R. Turner, F. W. Larsen, T. M. Brooks et C. Gascon (2011). Global Biodiversity Conservation : The Critical Role of Hotspots. In : F. E. Zachos et J. C. Habel (Éds.) : *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Springer Berlin Heidelberg : 3-22. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1)



- MNP (2016). Plan d'Aménagement et de gestion : plan quinquennal de mise en œuvre 2012-2016
- MNP (2023). *Parc national d'Ankarafantsika « Au royaume des oiseaux »*, Madagascar National Parks. <https://www.parcs-madagascar.com/parcs/ankarafantsika.php>
- Moat, J., T. W. Gole et A. P. Davis (2019). Least concern to endangered: Applying climate change projections profoundly influences the extinction risk assessment for wild Arabica coffee. *Global Change Biology*, vol. **25** (2) : 390-403. <https://doi.org/10.1111/gcb.14341>
- Moat, J., J. Williams, S. Baena, T. Wilkinson, T. W. Gole, Z. K. Challa, S. Demissew et A. P. Davis (2017). Resilience potential of the Ethiopian coffee sector under climate change. *Nature Plants*, vol. **3** (7) : 17081. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.81>
- Montagnon, C., P. Cubry et T. Leroy (2012). Amélioration génétique du caféier *Coffea canephora* Pierre : connaissances acquises, stratégies et perspectives. *Cahiers Agricultures*, vol. **21** (2-3) : 143-153 (1). <https://doi.org/10.1684/agr.2012.0556>
- Moore, K. J. (1995). Quantifying Developmental Morphology of Perennial Grasses (K. J. Moore & L. E. Moser, Trad.). *Crop Science*, vol. **v. 35** (1) : 37-43 PubAg. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500010007x>
- Morgan, M. T. (2001). Transposable element number in mixed mating populations. *Genetics Research*, vol. **77** (3) : 261-275 Cambridge Core. <https://doi.org/10.1017/S0016672301005067>
- Muller, R. A. et R. Lotodé (1984). *Hemileia vastatrix* B. et Br. et *Hemileia coffeicola* Maublanc et Roger. Contribution à la connaissance du comportement de ces deux pathogènes. In : ASIC. 7<sup>ème</sup> colloque internationale sur la chimie des cafés, du 9-14 Juin 1975. 10 pages
- Muschler, R. (1997). Shade or sun for ecologically sustainable coffee production: a summary of environmental key factors. In : CATIE. *Semana Científica 3-5 Feb 1997 Turrialba (Costa Rica)* (No. CATIE 630.72 S471 1997)
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca et J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, vol. **403** (6772) : 853-858.
- Nasa (2021). *The power project* Applied Sciences Program Power : Data Access Viewer. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>
- Nic Lughadha, E., B. E. Walker, C. Canteiro, H. Chadburn, A. P. Davis, S. Hargreaves, E. J. Lucas, A. Schuiteman, E. Williams, S. P. Bachman, D. Baines, A. Barker, A. P. Budden, J. Carretero, J. J. Clarkson, A. Roberts et M. C. Rivers (2019). The use and misuse of herbarium specimens in evaluating plant extinction risks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. **374** (1763) : 20170402. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0402>

- Noirot, M., V. Poncet, P. Barre, P. Hamon, S. Hamon et A. De Kochko (2003). Genome Size Variations in Diploid African Coffea Species. *Annals of Botany*, vol. **92** (5) : 709-714. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg183>
- Nowak, M. D., A. P. Davis, F. Anthony et A. D. Yoder (2011). Expression and Trans-Specific Polymorphism of Self-Incompatibility RNases in *Coffea* (Rubiaceae). *PLOS ONE*, vol. **6** (6) : e21019. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021019>
- O'Hara, R. J. (1997). Population thinking and tree thinking in systematics. *Zoologica Scripta*, vol. **26** (4) : 323-329. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1997.tb00422.x>
- Okoma, M. P. (2019). Modélisation et identification de QTLs de l'architecture et de la production de biomasse chez six espèces de caféiers africains. Agroforesterie, Université Jean Lorougnon Guede de Daloa. Thèse de doctorat, 136 pages. <https://dicames.online/jspui/handle/20.500.12177/4009>
- Oldeman, R. A. (1972). L'architecture de la forêt guyanaise. Université de Montpellier 2, France. Thèse de doctorat, 247 pages
- Oldeman, R. A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire N° 73 ORSTOM. 204 pages
- ONE (2015). Résumé Tableau de Bord Environnemental Région Boeny
- Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J.-P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich et R. Aerts (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility *Global Ecology and Biogeography*, vol. **18** (2) : 137-149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Ormsby, A. et B. A. Kaplin (2005). A framework for understanding community resident perceptions of Masoala National Park, Madagascar. *Environmental Conservation*, vol. **32** (2) : 156-164. <https://doi.org/10.1017/S0376892905002146>
- PAGE et GIZ (2018). Schéma d'Aménagement Communal (SAC 2017-2032) : Région Boeny, District Marovoay, Commune rurale de Marosakoa
- Pellicer, J., M. F. Fay et I. J. Leitch (2010). The largest eukaryotic genome of them all? *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. **164** 10-15
- Pinard, F. (2007). Sur les chemins des caféiers. *Études rurales*, 180 15-34. <https://doi.org/10.4000/etudesrurales.8498>
- PNUE (1992). Convention on biological diversity. Rio de Janeiro. *International Legal Materials*, vol. **31** (1992) : 818
- Pons, P., G. Rakotobearison et C. Wendenburg (2003). Immediate effects of a fire on birds and vegetation at Ankarafantsika Strict Nature Reserve, NW Madagascar. *Ostrich*, vol. **74** (1-2) : 146-148. <https://doi.org/10.2989/00306520309485386>

- Pons, P. et C. Wendenburg (2005). The impact of fire and forest conversion into savanna on the bird communities of West Madagascan dry forests. *Animal Conservation*, vol. **8** (2) : 183-193. <https://doi.org/10.1017/S1367943005001940>
- Poorter, H. et R. De jong (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *The New Phytologist*, vol. **143** (1) : 163-176 Cambridge Core. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x>
- Portères, R. (1946). Action de l'eau après une période sèche sur le déclenchement de la floraison chez *C. arabica* L. *L'Agronomie Tropicale (France)*, vol. **1** (3-4) : 148-158
- Prevost, M.-F. (1967). Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Bulletin de la Société Botanique de France*, vol. **114** (sup1) : 24-36
- Raharimalala, N. (2021). Étude de la diversité et de l'évolution des espèces du genre *Coffea* : quelles applications en sélection ? Agrocampus Ouest, Rennes. Thèse de doctorat
- Raharimalala, N. Rombauts, A. McCarthy, A. Garavito, S. Orozco-Arias, L. Bellanger, A. Y. Morales-Correa, S. Froger, S. Michaux, V. Berry, S. Metairon, C. Fournier, M. Lepelley, L. Mueller, E. Couturon, P. Hamon, J.J. Rakotomalala, P. Descombes, R. Guyot et D. Crouzillat (2021). The absence of the caffeine synthase gene is involved in the naturally decaffeinated status of *Coffea humblotiana*, a wild species from Comoro archipelago. *Scientific Reports*, vol. **11** (1) : 8119. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87419-0>
- Raimbault, P. (1998). L'hypotonie, mécanisme de sélection des axes, du méristème à l'architecture de l'arbre entier, chez l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus*. Thèse de doctorat Angers. 248 pages
- Rakotomalala, J. J. (1992). Diversité biochimique des caféiers : analyse des acides hydroxycinnamiques, bases puriques et diterpènes glycosidiques. Particularités des caféiers sauvages de la région malgache (*Mascarocoffea* Chev.). Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier 2 (Collection TDM - ORSTOM). Thèse de Doctorat, 217 pages
- Rakotomalala, J.J. R., E. Cros, M. N. Clifford et A. Charrier (1992). Caffeine and theobromine in green beans from *Mascarocoffea*. *The International Journal of Plant Biochemistry*, vol. **31** (4) : 1271-1272. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(92\)80275-J](https://doi.org/10.1016/0031-9422(92)80275-J)
- Rakotonasolo, F. et A. P. Davis (2001). *Hyperacanthus ambovombensis* (Rubiaceae): A New Species and New Generic Record for Madagascar. *Kew Bulletin*, vol. **56** (4) : 945. <https://doi.org/10.2307/4119306>
- Rauh, W. (1939). Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen *Mitt. dtsh. dendrol. Ges.*, vol. **52** 86-111

- Razafinarivo, N. J. (2012). Diversité morphologique, génétique, cytogénétique des *Mascarocoffea* (caféiers des îles de l'océan indien) : évidence d'une origine non africaine des caféiers ? SupAgro, Université de Montpellier. Thèse de doctorat, 163 pages
- Razafinarivo, N. J., J.J. Rakotomalala, S. C. Brown, M. Bourge, S. Hamon, A. de Kochko, V. Poncet, C. Dubreuil-Tranchant, E. Couturon, R. Guyot et P. Hamon (2012). Geographical gradients in the genome size variation of wild coffee trees (*Coffea*) native to Africa and Indian Ocean islands. *Tree Genetics & Genomes*, vol. **8** (6) : 1345-1358. <https://doi.org/10.1007/s11295-012-0520-9>
- Rees, A. R. (1964). The Apical Organization and Phyllotaxis of the Oil Palm. *Annals of Botany*, vol. **28** (1) : 57-69. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083895>
- Reich, P. B. et R. Borchert (1984). Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, vol. **72** (1) : 61-74 JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2260006>
- Rey, H. R. (1997). Plant Morphology & Architecture - Criteria & Analysis. CIRAD/GERDAD-Unité de modélisation des Plantes. <https://www.researchgate.net/publication/257696830>
- Rimlinger, A., N. Raharimalala, V. Letort, J.J. Rakotomalala, D. Cruzillat, R. Guyot, P. Hamon et S. Sabatier (2020). Phenotypic diversity assessment within a major ex situ collection of wild endemic coffees in Madagascar. *Annals of Botany*, vol. **126** (5) : 849-863. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa073>
- Robbrecht, E. (1981). Studies in tropical African Rubiaceae (II). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique/Bulletin van de Nationale Plantentuin van België*, vol. **51**(3-4) : 359-378. <https://doi.org/10.2307/3668069>
- Robbrecht, E. et C. Puff (1986). Survey of the Gardenieae and related tribes (Rubiaceae) *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*
- Rodrigues, J. C. V., C. M. Rodriguez, L. Moreira, W. Villalobos, C. Rivera et C. C. Childers (2002). Occurrence of *Coffee ringspot virus*, a *Brevipalpus* Miteborne Virus in Coffee in Costa Rica. *Plant Disease*, vol. **86** (5) : 564-564. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.5.564B>
- Sabatier, S. A. (1999). Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers : "*Juglans regia* L.", "*Juglans nigra* L." et de deux noyers hybrides interspécifiques. Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie, Environnement, Université de Montpellier 2. Thèse de doctorat, 127 pages
- Sabatier, S. A., Y. Caraglio, D. Barthélémy, P. de Reffye, M. Jaeger et P. Heuret (2015). Plant Growth Architecture and Production Dynamics. UVED Resource. <https://greenlab.cirad.fr/GLUVED/html/>
- Saccas, A. M. (1955). La fusariose des fruits des caféiers en Oubangui-Chari due à *Fusarium equiseti* var. *Intermedeum* n. var. *Agronomie Tropicale (Francia)*, vol. **10** (1) : 43-59

- Samper, L. F., D. Giovannucci et L. M. Vieira (2017). *The powerful role of intangibles in the coffee value chain*. WIPO, vol. 39
- Santoni, S., P. Faivre-Rampant, E. Prado et D. Prat (2000). Ressources génétiques. *Cahiers Agricultures*, vol. **9** 311-327
- Satori, D., C. Tovar, A. Faruk, E. Hammond Hunt, G. Muller, C. Cockel, N. Kühn, I. J. Leitch, E. Lulekal, L. Pereira, P. Ryan, K. J. Willis et S. Pironon (2022). Prioritising crop wild relatives to enhance agricultural resilience in sub-Saharan Africa under climate change. *PLANTS, PEOPLE, PLANET*, vol. **4** (3) : 269-282. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10247>
- Sayers, E. W., E. E. Bolton, J. R. Brister, K. Canese, J. Chan, D. C. Comeau, R. Connor, K. Funk, C. Kelly, S. Kim, T. Madej, A. Marchler-Bauer, C. Lanczycki, S. Lathrop, Z. Lu, F. Thibaud-Nissen, T. Murphy, L. Phan, Y. Skripchenko, S. T. Sherry (2022). Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Research*, vol. **50** (D1) : D20-D26. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab1112>
- Schley, R. J., J. Pellicer, X.-J. Ge, C. Barrett, S. Bellot, M. S. Guignard, P. Novák, J. Suda, D. Fraser, W. J. Baker, S. Dodsworth, J. Macas, A. R. Leitch et I. J. Leitch (2022). The ecology of palm genomes: repeat-associated genome size expansion is constrained by aridity. *New Phytologist*, vol. **236** (2) : 433-446. <https://doi.org/10.1111/nph.18323>
- Slovák, M., P. Vít, T. Urfus et J. Suda (2009). Complex pattern of genome size variation in a polymorphic member of the Asteraceae. *Journal of Biogeography*, vol. **36** (2) : 372-384
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, vol. **30** (9) : 1312-1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Stigler, S. M. (2007). The Epic Story of Maximum Likelihood, *Statistical Science*, vol. **22** (4) : 598-620
- Stoffelen, P. (1998). *Coffea* and *Psilanthus* (Rubiaceae) in tropical Africa : a systematic and palynological study, including a revision of the West and Central African species. Katholieke Universiteit Leuven, Leuven, Belgium. PhD Thesis. <http://lib.ugent.be/catalog/rug01:000428626>
- Susumu, O. (1970). *Evolution by Gene duplication*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH, 1<sup>ère</sup> Édition
- Suzuki, T. et E. Takahashi (1976). Caffeine biosynthesis in *Camellia sinensis*. *Phytochemistry*, vol. **15** (8) : 1235-1239. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(76\)85084-4](https://doi.org/10.1016/0031-9422(76)85084-4)
- Taedoumg, H. et P. Hamon (2013). Three new species of *Craterispermum* (Rubiaceae) from the Lower Guinea Domain. *Blumea*, vol. **57**(3) : 236-242. <http://dx.doi.org/10.3767/000651913X663776>

- Taugourdeau, O., M. Cailleret, H. Davi, F. Courdier et S.A. Sabatier (2010). Variabilité intra-spécifique du LMA chez le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. *In : Premier Colloque National d'Ecologie Scientifique, 2-4 septembre 2010*, Montpellier, France
- Tello, D., J. Gil, C. D. Loaiza, J. J. Riascos, N. Cardozo et J. Duitama (2019). NGSEP3: accurate variant calling across *species* and sequencing protocols, *Bioinformatics*, vol. **35** (22) : 4716-4723. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz275>
- Tomboanona, S. (2017). Ethnopalme de Madagascar, écologie et régénération : cas des savanes d'Analalava, Antrema et Antsanitia. École Doctorale Écosystèmes Naturels (EDEN), Université de Mahajanga. Thèse de Doctorat, 132 pages
- Tosh, J., S. Dessein, S. Buerki, I. Groeninckx, A. Mouly, B. Bremer, E. F. Smets et P. De Block (2013). Evolutionary history of the Afro-Madagascan *Ixora* species (Rubiaceae): species diversification and distribution of key morphological traits inferred from dated molecular phylogenetic trees. *Annals of Botany*, vol. **112** (9) : 1723-1742. <https://doi.org/10.1093/aob/mct222>
- Traore, L., O. Sambare, S. Savadogo, A. Ouedraogo et A. Thiombiano (2020). Effets combinés des facteurs anthropiques et climatiques sur l'état des populations de trois espèces ligneuses vulnérables *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, vol. **14** (5) : 1763-1785
- Troll, W. (1937). *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Borntraeger, Berlin.
- Turpeinen, T., J. Kulmala et E. Nevo (1999). Genome size variation in *Hordeum spontaneum* populations, *Genome*, vol. **42** (6) : 1094-1099. <https://doi.org/10.1139/g99-066>
- UICN (2012). Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : Version 3.1. *Deuxième édition*. Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni : UICN
- Vavitsara, M. E. (2014). Modélisation de l'architecture et de la production végétale des herbacées : cas de *Acmella oleracea* (Asteraceae). Génie du vivant et modélisation, Université de Mahajanga, Madagascar. Thèse de doctorat, 126 pages. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02161090>
- Vences, M., K. C. Wollenberg, D. R. Vieites et D. C. Lees (2009). Madagascar as a model region of species diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. **24** (8) : 456-465. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.011>
- Venkatanarayana, G. (1957). On certain aspects of the development of the leaf of *Cocos nucifera* L *Phytomorphology*, vol. **7** 297-305
- Verma, D. K. et M. R. Goyal (2017). Processing technology and potential health benefits of coffee *In : V. Singh et D. K. Verma (Éds) : Engineering interventions in foods and plants*. Apple Academic Press : 89-117. <https://doi.org/10.1201/9781315194677>



- Vestals, I. R. (2018). Recherche de marqueurs biochimiques et génétiques de l'adaptation des caféiers cultivés aux variations climatiques. Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau, et Sciences de la Vie et de l'Environnement. Cotutelle : Université de Montpellier et Université d'Antananarivo. Thèse de doctorat, 116 pages
- Wagner, S., L. Jassogne, E. Price, M. Jones et R. Preziosi (2021). Impact of Climate Change on the Production of *Coffea arabica* at Mt. Kilimanjaro, Tanzania. *Agriculture*, vol. **11** (1) : 53. <https://doi.org/10.3390/agriculture11010053>
- Wendel, J. F., R. C. Cronn, J. Spencer Johnston et H. James Price (2002). Feast and famine in plant genomes. *Genetica*, vol. **115** (1) : 37-47. <https://doi.org/10.1023/A:1016020030189>
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Veski et I. J. Wright (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. **33** (1) : 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- White, J. (1979). The Plant as a Metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. **10** (1) : 109-145. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.000545>
- Wickham, H., M. Averick, J. Bryan, W. Chang, L. D. McGowan, R. François, G. Grolemund, A. Hayes, L. Henry et J. Hester (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of open source software*, vol. **4** (43) : 1686
- Wickham, H., W. Chang et M. H. Wickham (2016). Package 'ggplot2'. Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. *Version*, vol. **2** (1) : 1-189
- Willson, K. C. (1999). Coffee, cocoa and tea. 1<sup>ère</sup> Édition (8) CAB International. 300p. ISBN: 978-0-85198-919-8
- Wolf, U., H. Ritter, N. B. Atkin et S. Ohno (1969). Polyploidization in the fish family Cyprinidae, order Cypriniformes. *Humangenetik*, vol. **7** (3) : 240-244. <https://doi.org/10.1007/BF00273173>
- Wright, I. J., P. B. Reich et M. Westoby (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, vol. **15** (4) : 423-434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
- Wrigley, G. (1988). *Coffee*. Longman Scientific & Technical Harlow, UK
- Yu, Q., R. Guyot, A. de Kochko, A. Byers, R. Navajas-Pérez, B. J. Langston, C. Dubreuil-Tranchant, A. H. Paterson, V. Poncet, C. Nagai et R. Ming (2011). Micro-collinearity and genome evolution in the vicinity of an ethylene receptor gene of cultivated diploid and allotetraploid coffee species (*Coffea*): Recent speciation event of *Coffea arabica*. *The Plant Journal*, vol. **67** (2) : 305-317. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2011.04590.x>



Zafrani, L. et G. Monneret (2017). Comprendre la cytométrie en flux. *Médecine Intensive Réanimation*, vol. **26** (6) : 517-522. <https://doi.org/10.1007/s13546-017-1317-5>

Zaro, G. C., P. H. Caramori, M. S. Wrege, N. F. da S. Caldana, J. S. das Virgens Filho, H. Morais, G. M. Yada Junior et D. C. Caramori (2022). Coffee crops adaptation to climate change in agroforestry systems with rubber trees in southern Brazil. *Scientia Agricola*, vol. **80** . <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2021-0142>

### **Autres sources**

<https://besttoppers.com/top-10-widely-consumed-drinks>. Consulté le 31/10/2022

<https://bioinfo-fr.net/le-sequencage#:~:text=La%20troisi%C3%A8me%20g%C3%A9n%C3%A9ration%20de%20s%C3%A9quen%C3%A7age,seule%20mol%C3%A9cule%20est%20%22lue%22>. Consulté le 02/12/2023

<https://bioinfo-fr.net/les-arbres-phylogéniques-construction-et-interpretation>. Consulté le 01/12/2023

<https://cafeinmaculada.com/>. Consulté le 18/10/2022

<https://chlorobox.mpimp-golm.mpg.de/Alternative-Tools.html>. Consulté le 02/12/2023

<https://eurofins.com>. Consulté le 13/10/2023

<https://itol.embl.de>. Consulté le 20/10/2023

<https://legacy.tropicos.org>. Consulté le 17/10/2023

<https://madaclim.cirad.fr>. Consulté le 13/10/2023

[https://publish.plantnet-project.org/project/wildcofdb\\_en](https://publish.plantnet-project.org/project/wildcofdb_en). Consulté le 04/09/2023

<https://swissca.ch/sca-coffee-championships/coffee-in-good-spirits-championships/?lang=fr>. Consulté le 18/10/2023

[https://umramap.cirad.fr/amap2/logiciels\\_amap/index.php?page=download](https://umramap.cirad.fr/amap2/logiciels_amap/index.php?page=download). Consulté le 13/10/2023

<https://www.espresso-international.fr/commerce>. Consulté le 31/10/2023

<https://www.gbif.org>. Consulté le 13/10/2023

<https://www.ico.org>. Consulté le 07/07/2023

[https://www.ico.org/fr/botanical\\_f.asp](https://www.ico.org/fr/botanical_f.asp). Consulté le 07/11/2022

<https://www.illumina.com/systems/sequencing-platforms/novaseq.html>. Consulté le 14/10/2023

<https://www.inaturalist.org>. Consulté le 23/04/2023

<https://www.iucnredlist.org/species/108646089/108665455>. Consulté le 13/10/2023

[https://www.labunix.uqam.ca/~makarenkov\\_v/BIF7002/Rapport\\_Vo/BIO7002/la-bioinformatique/la-construction-darbre-phylogenetique/les-methodes-dinference-phylogenetique.html](https://www.labunix.uqam.ca/~makarenkov_v/BIF7002/Rapport_Vo/BIO7002/la-bioinformatique/la-construction-darbre-phylogenetique/les-methodes-dinference-phylogenetique.html). Consulté le 01/12/2023

<https://www.maisonducafe.com/cafes/histoire>. Consulté le 14/10/2022

<https://www.maizegenetics.net/tassel>. Consulté le 01/12/2023

[https://www.natureloveyou.sg/Coffea\\_liberica/Main.html](https://www.natureloveyou.sg/Coffea_liberica/Main.html). Consulté le 08/11/2022

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Consulté le 04/09/2023

<https://www.qiagen.com/us/resources/resourcedetail?id=6b9bcd96-d7d4-48a1-9838-58dbfb0e57d0&lang=en>. Consulté le 08/11/2022

<https://www.worldclim.org>. Consulté le 13/10/2023

<https://assobec-mada.com/articles/pourquoi-sauvegarder-les-Mascarocoffea/>. Consulté le 18/05/2023

<https://www.catalogueoflife.org/data/dataset/2232>. Consulté le 03/11/2023

# ANNEXES

## Annexe 1 : Généralités sur les Caféiers

### I. Histoire sur l'origine des caféiers cultivés

#### I.2. Découverte légendaire

Selon la légende, la première personne à découvrir le café fut un jeune berger d'Abyssinie (l'actuelle Éthiopie) nommé « Khaldi », il s'agissait du *Coffea arabica* qui est un caféier résultant du croisement naturel de deux espèces sauvages. Il décida de l'essayer lui-même après avoir remarqué que ses chèvres étaient plus agitées que d'habitude après avoir mangé les fruits d'un arbuste. Il fut le premier à remarquer l'effet énergisant de la caféine présente dans les cerises du caféier Arabica (Pinard, 2007).

Malgré la beauté de cette légende, du point de vue de la science, l'Arabica serait bien originaire d'Éthiopie, plus précisément de la région de Kaffa, mais serait consommée par les habitants de cette région depuis la préhistoire. La première mention écrite du café remonte au 9<sup>ème</sup> siècle, dans un livre de médecine, et a ensuite été reprise par Avicenne, médecin et philosophe perse, qui l'a cité dans le "Canon de la médecine" du 11<sup>ème</sup> siècle. Il y évoque les effets du café et de la caféine sur l'organisme, en particulier sur le système digestif (Costentin et Delaveau, 2010) ([www.maisonducafe.com/](http://www.maisonducafe.com/)).

#### I.2. Route de diffusion

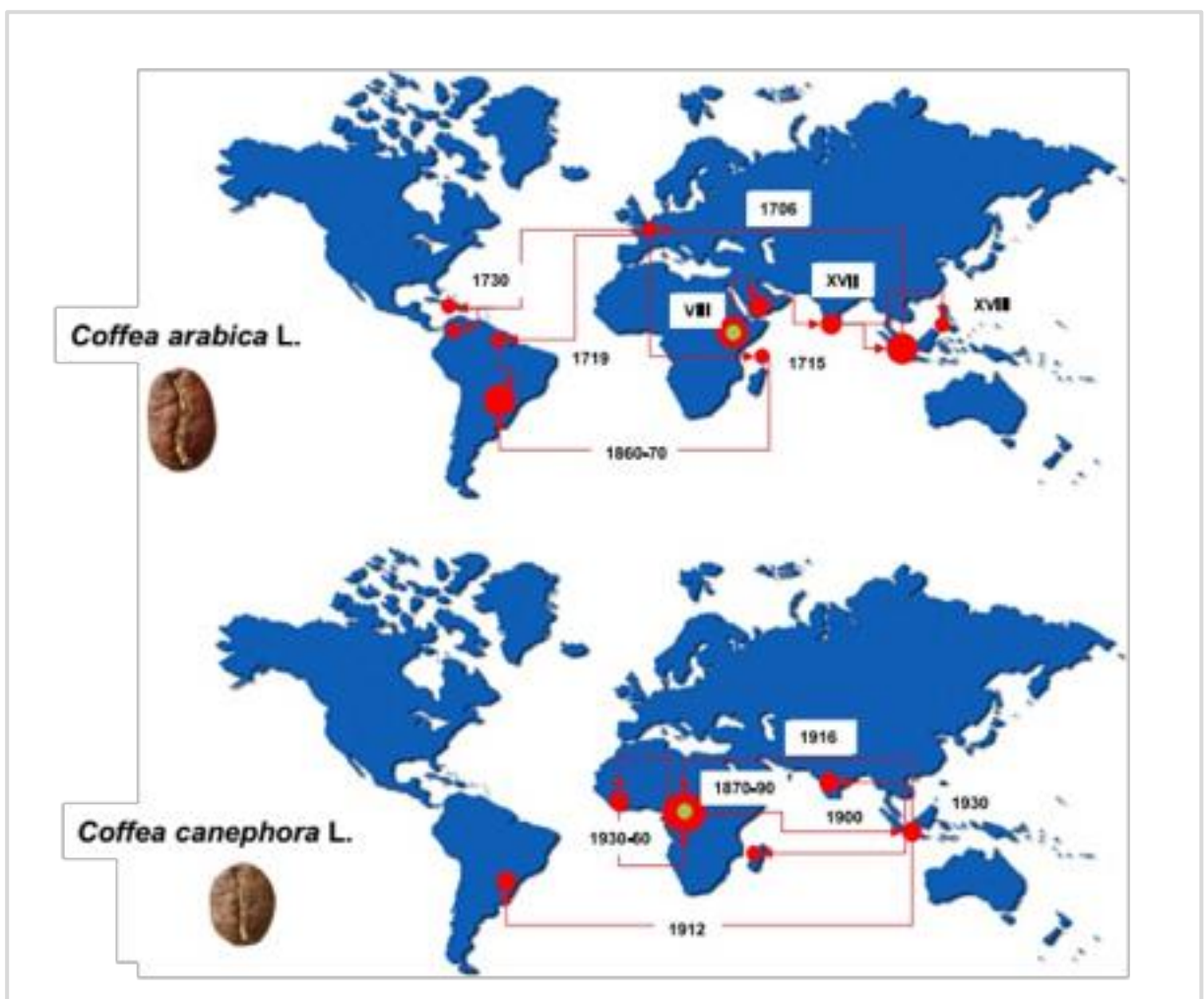
Il est essentiel de rappeler que le café est produit par deux espèces, *Coffea arabica* (Arabica) et *Coffea canephora* (Robusta), toutes deux originaires d'Afrique et introduites dans leurs zones de culture actuelles par des voies différentes.

L'Arabica, après sa découverte en Éthiopie, elle a été ensuite cultivée au Yémen (variété originelle Moka) à partir du matériel végétal transféré de l'Éthiopie plus précisément de la population sauvage des régions de Gedio, Sidamo et Guji (Montagnon *et al.*, 2012). Ainsi, c'était à partir de Yémen que les plantes de caféiers se sont diffusés dans différents continents (Chevalier, 1929). Selon Berthaud en 2001, il y avait eu deux principales voies de diffusion (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) :

- (i) Du Yémen à Java en 1690 qui donna naissance à la variété « Typica », au jardin botanique d'Amsterdam, où certaines plantes ont été offertes au roi Louis XIV, qui les a installées dans le jardin des plantes de Paris. Ensuite, un transfert de la France vers les Antilles, le Brésil et la Guyane.

- (ii) Du Yémen à l'Île de La Réunion vers 1715 (variété Bourbon), qui ont été ensuite transférées vers les Antilles, Brésil, en Afrique de l'Est et enfin Hawaii vers 1825.

Le Robusta a été découvert beaucoup plus tard à partir du 20<sup>ème</sup> siècle, dont le centre de diffusion se trouvait en Afrique centrale (Au Congo ; Figure I), par dissémination des graines vers Bruxelles en 1899 puis à Java où elle a été baptisée « Robusta » à cause de sa robustesse face aux maladies et aux conditions de cultures moins exigeantes et très variées. En 1914, elle a été ensuite redistribuée en Afrique depuis Java et sous cette forme, de l'Afrique vers l'Amérique (Berthaud, 2001).



**Figure I : Dispersion progressive des espèces d'Arabica et de Robusta de leur centre d'origine**

Source : Herrera et Lambot (2017)

## II. Caféculture et importance économique

Les deux espèces cultivées (Arabica et Robusta) sont toutes natives des zones tropicales et subtropicales d'Afrique. En effet, la caféculture est ainsi presque limitée dans des régions situées entre les deux tropiques (tropique du Cancer et tropique du Capricorne) où l'humidité est importante. Les principaux facteurs qui influencent la production du café sont les suivants : la température du sol, l'intensité de la lumière, l'humidité relative, la température de l'air ambiante et les précipitations (Assefa et Gobena, 2019). Toutefois, l'exigence optimale liée à ces paramètres de ces deux espèces cultivées est différente.

### II.1. Culture et contraintes

#### II.1.1. *Coffea arabica* : condition optimale de culture et contrainte

L'espèce *C. arabica* est originaire des forêts tropicales d'altitude éthiopiennes qui pousse dans une altitude allant de 1600 à 2800 m d'altitude. Dans cette région, l'Arabica pousse naturellement sous l'ombrage et d'une humidité est importante et plutôt stable, qui présente peu de variation climatique saisonnière avec une température et précipitation moyenne annuelle respectivement 20°C et 1600 à 2000mm (DaMatta, 2004).

En champ de culture, il exige des températures optimales nocturnes et diurnes de 15 °C et de 24 °C, respectivement, avec une précipitation optimale moyenne annuelle qui varie de 1500 à 2000 mm (<https://www.ico.org>). Il peut être cultivé sous des arbres d'ombrages ou en plein soleil, mais sous l'ombrage les fruits et les graines sont de meilleure qualité (plus gros et plus lourds ; Assefa et Gobena, 2019).

La température joue un rôle important dans le développement et la maturation des fruits car une température au-dessus de 23°C accélère le processus de fructification entraînant souvent une perte de qualité de graine formée. De même, le cycle de la floraison est contraint de la température élevée lorsque celle-ci est accompagnée d'une longue période de saison sèche (DaMatta, 2004).

#### II.1.2. *Coffea canephora* : condition optimale de culture et contrainte

Au champ de culture, le Robusta exige une température moyenne annuelle comprise entre 22 à 26°C et d'une précipitation moyenne annuelle qui varie de 2000 à 3000mm (<https://www.ico.org>). Ces conditions se trouvent généralement dans des zones tropicales de basse altitude. En effet, le Robusta est légèrement plus tolérant à l'élévation de température mais serait plus sensible à la baisse de température que le l'Arabica (Willson, 1999).

L'isolation à une température très élevée est néfaste pour le Robusta, d'autant plus que l'air est sec. Il est donc plus exigeant en humidité, à la limite même de saturation, comparé à l'Arabica (DaMatta, 2004).

Toutefois, ces deux (2) espèces (*C. arabica* et *C. canephora*) ont besoin d'une courte saison sèche d'une durée de 2 à 4 mois pour déclencher l'induction florale. Le développement des boutons floraux se font alors durant cette période qui est due au stress à la sécheresse légère. En d'autre terme, l'absence d'une courte saison sèche dans les régions de basse altitude engendre un rendement faible et une récolte irrégulière (DaMatta, 2004).

### **II.1.3. Intérêt de l'ombrage dans le champ de culture**

Outre que la température et la précipitation, l'exposition des plantes au soleil dans le champ de culture ont également des impacts sur le rendement de la production de *C. arabica* et *C. canephora*. D'ailleurs, ces deux espèces sont ombrophiles dans leur habitat naturel. Cependant, du point de vue agronomique, l'ombrage peut être bénéfique ou non selon les cas. Les caféiers développeraient moins de fleurs dans leur habitat naturel ombragé, explique Cannell (1985), probablement due à la compétition à la lumière où la plante se concentre plus à l'allongement végétatif ou à cause d'une faible assimilation du carbone (Cannell, 1975).

Par contre, dans des conditions non ombragées à l'insolation importante, le caféier se concentre plus sur l'émission des nouveaux organes qu'aux allongements des organes formés. Ce qui implique la multiplication des sites florifères et favorise l'induction florale. En contrepartie, ce phénomène épuise la réserve de l'arbre limitant ainsi la qualité des graines produites (Cannell, 1985).

De ce fait, Muschler en 1997 a proposé trois (3) groupes de facteurs les plus importants pour décider de l'utilisation du système d'ombrage dans le champs de culture : (i) objectifs de production, (ii) facteurs environnementaux et (iii) niveau et qualité des intrants disponibles pour améliorer l'environnement du caféier. En d'autre terme, le système d'ombrage est recommandé dans des conditions naturelles non optimales comme sur les sites avec des sols pauvres, un déficit hydrique, un stress microclimatique et des conditions de vitesse de vent élevée (DaMatta, 2004).

## II.2. Maladies et ravageurs

Les maladies qui touchent les caféiers cultivés sont nombreuses et peuvent être regroupé en trois (3) origines (de Lima *et al.*, 1996; Korobko et Wondimagegne, 1997; Rodrigues *et al.*, 2002; Saccas, 1955) : bactérienne (brûlure foliaire), virale (taches annulaires) et fongique (anthracnose, fusariose, ascochytose, rouille etc.). Ce dernier constitue les principaux problèmes pour la production du café. Lu et ses collaborateurs en 2022 a enregistré un total de 966 observations de champignons chez les caféiers dans la littérature, appartenant à 113 genres, dont 295 espèces sont des pathogènes fongiques.

Les agents pathogènes fongiques les plus connus entre eux sont les *Hemileia vastatrix* Burk & Boom et *Hemileia coffeicola* Maublanc & Roger qui sont responsables respectivement des rouilles orangées et les rouilles farineuses. La rouille foliaire est l'une des principales maladies chez les caféiers, en particulier l'Arabica, qui constitue une menace majeure pour la production du café dans le monde entier, causant des pertes économiques importantes dans plus de 50 pays producteurs de café (Lu *et al.*, 2022).

*Hemileia vastatrix* représente donc la maladie de feuille la plus redoutée de l'Arabica. Elle a été découverte en 1868 à Ceylan, qui causa l'abandon de la culture du caféier dans cette région (Coste *et al.*, 1955). Très vite, ce parasite s'est répandu dans tous les continents, au Brésil en 1970, puis du Brésil en Colombie. A cette époque elle était la principale menace pour les producteurs du café sud-américain (Muller et Lotodé, 1984).

L'*Hemileia coffeicola* est aussi une autre rouille foliaire du caféier d'origine fongique très proche de l'*Hemileia vastatrix* (Muller et Lotodé, 1984). Elle a été découverte par Maublanc et Roger en 1933 au Cameroun sur des feuilles de *Coffea arabica*. Longtemps limitée à cette espèce, le premier cas sur *Coffea canephora* date de 1954, toujours au Cameroun. Jusqu'en 1975, cette rouille s'est répandue encore dans une aire géographique encore très limitée, mais a été signalée pour diverses espèces (*C. canephora*, *C. liberica*, *C. arabica*), en : République Centre-Africaine, en Angola, au Gabon, à Sao Tomé, au Nigeria, au Zaïre, en Ouganda (Muller et Lotodé, 1984). Actuellement, l'*Hemileia coffeicola* est l'Afrique centrale et occidentale, surtout dans les régions de hautes altitudes et plus fraîches (Lu *et al.*, 2022).

La rouille orangée se présente sur les feuilles sous la forme d'une poudre jaune-orange ou de petites taches jaunâtres, qui apparaissent d'abord sur la face inférieure des limbes. Elle peut perturber l'activité photosynthétique et nuire aux cultures, entraînant des pertes importantes (Coste *et al.*, 1955 ; Lu *et al.*, 2022). En revanche, la rouille farineuse fait son apparition de manière diffuse sans délimiter réellement les zones infectées, c'est-à-dire que les limbes parasités ont de couleur voisine de la normale. Son attaque débute souvent sur le feuillage des basses branches. Le jaunissement et dessèchement des feuilles n'apparaît que tardivement (Coste *et al.*, 1955; Muller et Lotodé, 1984).



Parmi les ravageurs le plus dommageable à la caféiculture mondiale, on peut citer les chenilles mineuses, la cochenille et le scolyte des graines (Cerdea *et al.*, 2017). Le scolyte des baies de café (*Hypothenemus hampei*) est actuellement connu comme le principal ravageur du café entraînant une diminution du rendement et une perte de qualité des graines de café, ce qui a engendré une perte économique annuelle importante et estimée à 500 millions de dollars américains (ICO, 2009). L'espèce *Hypothenemus hampei* Ferrari est un coléoptère originaire d'Afrique qui est actuellement largement rependue dans la plupart des zones caféières (Dufour, 2013). Il s'adapte presque pratiquement à l'ensemble des conditions agro-climatiques favorables à la caféiculture, et il se développe et se reproduit au détriment des baies. Ce scolyte se disperse principalement par le vol mais peut être également liées aux activités humaines tels que la culture, la récolte et les traitements post-récoltes (Dufour, 2013 ; Dufour *et al.*, 2022).

### **II.3. Importance économique et sociale**

Le café est la boisson la plus consommée au monde après le thé, car plus de 85% des adultes l'apprécie par sa teneur en caféine qui a un effet stimulant ([www.besttoppers.com](http://www.besttoppers.com)). D'après Club Demeter en 2022, environ 2,5 milliards de tasses de café sont consommées chaque jour, soit plus de 28 000 tasses par second, ce chiffre devrait doubler d'ici 2050.

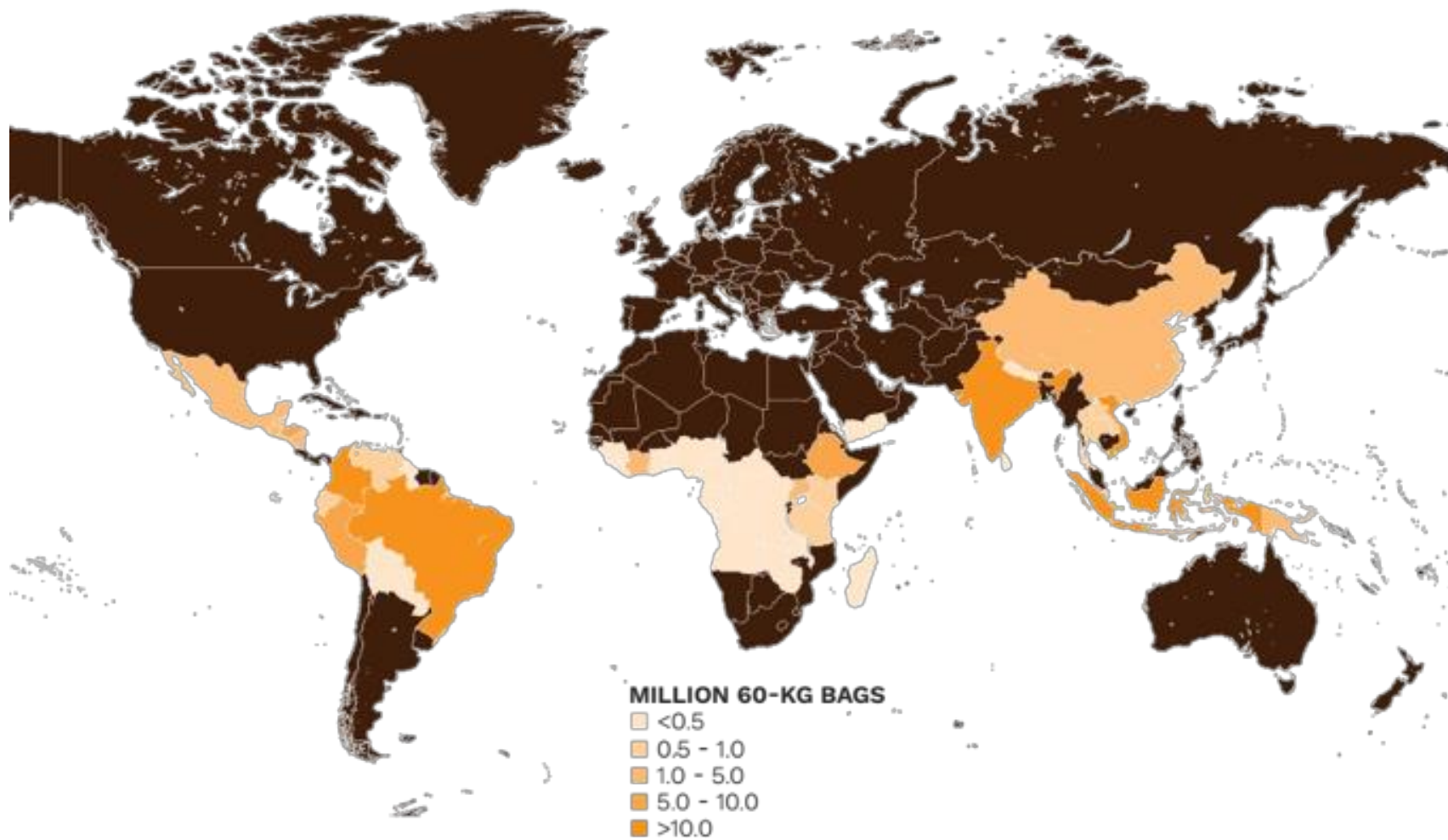
Avec les progrès de l'industrialisation, le café est devenu une marchandise importante dans l'économie mondiale au XIXe siècle, et après le pétrole, la deuxième marchandise la plus échangée dans le monde générant plus de 200 milliards de dollars par année ([www.espresso-international.fr](http://www.espresso-international.fr) ; Samper *et al.*, 2017; ICO, 2019). De ce fait, elle est essentielle à l'économie de plus de 70 pays et constitue la principale source de revenus de près de 25 millions de petits et moyens agriculteurs et de leurs familles (ICO, 2019).

La crise sanitaire du covid-19 a légèrement perturbé la filière café, notamment au niveau des exportations. Les exportations mondiales du café de l'année 2022 (entre Octobre 2021 à Septembre 2022) ont diminué de 0,3% pour s'établir à 129,0 millions de sacs exportés (sacs de 60 kg) par rapport à 129,43 millions de sacs en 2019 (entre Octobre 2018 à Septembre 2019). Malgré cela, la filière café reste encore une marchandise importante dans l'économie du monde. Par ailleurs, les exportations d'Arabica au cours des 12 derniers mois ont été de 80,63 millions de sacs à la fin du mois de septembre 2022, contre 82,55 millions de sacs exportés l'année précédente. Les exportations de Robusta ont totalisé 48,35 millions de sacs, contre 46,97 millions de sacs l'année précédente (<https://www.ico.org/>).

Pour la production mondiale, l'année 2019 a connu une diminution importante de production avec 164, 953 millions de sacs produits par rapport à 172,461 millions de sac

produits en 2018, mais ce chiffre a très vite augmenté avec 175,347 millions de sacs produits en 2020 représentant 6,3% d'augmentation comparé à l'année précédente (ICO, 2019).

Selon le rapport annuel de l'ICO (2019), 70% de la production mondiale du café est issu seulement des cinq (5) grand premiers pays producteurs. Le Brésil est le plus grand producteur, avec une production annuelle moyenne de 53 millions de sacs de 60 kg de 2013/14 à 2018/19, suivi par le Vietnam (28 millions de sacs), la Colombie (14 millions de sacs), l'Indonésie (12 millions de sacs) et l'Éthiopie (7 millions de sacs). La Figure II suivante illustre l'emplacement des principaux pays producteurs du café durant la période de l'année 2013 à 2018.



**Figure II : Production globale moyenne de café (2013 à 2018)**

Source : ICO (2019)

### III. Classification botanique et distribution des caféiers

#### III.1. Division taxonomique

Les caféiers font partie de la famille des Rubiaceae, qui compte actuellement environ de 17 294 espèces, et constituent la tribu *Coffeae* ([www.catalogueoflife.org](http://www.catalogueoflife.org)). Le genre *Coffea* L. a été créé par Linné en 1753. Basé sur les caractères morphologiques et les aires naturelles de distribution, Chevalier a fait le premier groupement systématique des caféiers dans son ouvrage « Les caféiers du globe » publié en 1929 (Chevalier, 1929). Depuis, la classification de ce genre n'a cessé d'évoluer jusqu'à récemment.

En 1947, Chevalier a raffiné ses précédant travaux en dissociant le genre *Coffea* des deux genres proches : *Psilanthus* et *Psilanthopsis*. En revanche, il a conservé la division des *Coffea* en deux sections suivant leur provenance géographique : *Eucoffea* pour les espèces africaines, et *Mascarocoffea* pour les caféiers de Madagascar et les caféiers des îles de Mascareignes (Chevalier, 1947).

Dans la classification de Chevalier en 1947 (Le Pierres, 1995), la section *Eucoffea* regroupe cinq (5) sous-sections : *Erythrocoffea*, *Pachycoffea*, *Nanocoffea*, *Melanocoffea* et *Mozambicoffea*. Plus tard, le genre *Coffea* a été divisé en deux sous-genres par Leroy (Leroy, 1967, 1971, 1982) : *Coffea* et *Baracoffea*, après l'observation de quelques espèces à Madagascar présentant des caractéristiques morphologiques très particuliers.

Ensuite, Bridson et Verdcourt ont adopté une nouvelle taxonomie en 1988. Cette nouvelle classification se base toujours sur l'ancienne classification de Leroy mais réduit le nombre de genres à deux : *Coffea* et *Psilanthus*, qui sont tous deux divisés en deux sous-genres : *Coffea* et *Baracoffea*, et *Psilanthus* et *Afrocoffea*. Ici, le sous-genre *Coffea* inclus les espèces du genre *Coffea* défini par Chevalier (1947) constitué des *Eucoffea* et des *Mascarocoffea*, et les espèces du sous-genre *Psilanthopsis*. Cette classification est schématisée sur la Figure 14 (dans la partie II.2.1.1.) basée sur la classification hiérarchique de Cronquist. Elle est souvent utilisée aujourd'hui.

Récemment, basé sur les données morphologiques, les données de distribution géographique et associées avec les données phylogénétiques moléculaires, Davis *et al.* (2011) a inclus le genre *Psilanthus* dans le genre *Coffea*, même si cela reste débattu aux vues de la phylogénie moléculaire du genre (Charr *et al.*, 2020 ; Hamon *et al.*, 2017). De ce fait, le genre *Coffea* compte actuellement 130 espèces qui sont comme suit : 124 espèces anciennement décrites (104 espèces de *Coffea* et 20 espèces de *Psilanthus*) et six (6) nouvelles espèces nouvellement décrites en 2021 dans la région Nord-Est de Madagascar (Davis *et al.*, 2011; Davis et Rakotonasolo, 2021).

En effet, il existe de multitude de classification adoptée par les botanistes au niveau du genre *Coffea* depuis sa création. La classification de Bridson et Verdcourt (1988) est la plus

souvent utilisée d'entre eux, qui est présentée sur la figure 12 (dans la partie II.2.1.1.). Pour ce manuscrit, nous avons choisi la classification actualisée de Davis *et al.* (2011) qui place les caféiers qui font l'objet de notre étude comme un groupe à part « le groupe des *Baracoffea* (Davis et Rakotonasolo, 2008)» des espèces de caféiers de Madagascar. Par contre, pour la bonne compréhension de la zone de distribution des caféiers nous utiliserons les termes de l'ancienne classification comme *Eucoffea*, *Mozambicoffea* et *Mascarocoffea* sans tenir compte de sa signification taxonomique.

### **III.2. Alliance de *Baracoffea* (Davis et Rakotonasolo, 2008)**

La taxonomie de *Coffea* sous-genre *Baracoffea* a débuté en 1961 par Leroy où il a créé *Coffea* section *Baracoffea* pour placer deux espèces de Madagascar (Leroy, 1961a): *C. capuronii* J. F. Leroy et *C. humbertii* J.F. Leroy. Leroy (1961b) a décrit la section *Baracoffea* comme suit : feuilles caduques (pas de grande taille) ; sexualité terminale uniflore portée par des braches/pousses (brachyblastes) courtes ; fruits drupacés. L'appellation *Baracoffea* été inspiré du « foko Bara », relatif au peuple autochtone présent dans les régions de l'Ouest de Madagascar (Davis et Rakotonasolo, 2008).

Après une série d'incompréhension du point de vue taxonomique sur la section *Baracoffea* depuis sa création, Leroy (1980a) a élevé cette section (*Coffea* section *Baracoffea*) au rang de sous genre (*Coffea* sous-genre *Baracoffea*) en intégrant trois autres espèces de caféiers de l'Ouest de Madagascar, à savoir : *C. grevei*, *C. humbertii* et *C. decaryana*. Ce même auteur a caractérisé ce sous-genre comme suit (Leroy, 1961b, 1980b, 1980a, 1982): arbuste ; développement sympodial ; feuilles persistantes ou caduques ; inflorescences terminales uniflores avec une à trois paires de feuilles ; inflorescences possédant des cataphylles mais sans calicules ni bractéoles ; tubes corollaire très court ; styles longs ; anthères exsertes ou semi-exsertes et des fruits bacciformes.

Davis *et al.* (2005) ont pu réévaluer la morphologie du sous-genre *Baracoffea* et démontrer que de nombreuses parties de la précédente description morphologique décrite par Leroy (1980a, b, 1982) étaient incorrectes. La nouvelle caractérisation (modifiée) du sous-genre *Baracoffea* est détaillée et discutée dans les travaux de Davis *et al.* (2005) aboutissant à conclure à la monophylie du sous genre *Baracoffea*. Cependant sa position systématique n'a pas été caractérisée au sein du genre *Coffea* ou *Coffeae* (Davis et Rakotonasolo, 2008). De même pour la position systématique de *C. rhamnifolia* dans *Coffeae* malgré des caractères morphologiques se rapprochant plus avec le sous-genre *Baracoffea* qu'avec le *Psilanthus* et *Coffea* sous-genre *Coffea* ; compte tenue de la zone d'évolution de *C. rhamnifolia* qui est

limitée au Sud-Est de la Somalie et au Nord-Est du Kenya ((Davis *et al.*, 2005; Davis et Rakotonasolo, 2008).

Deux ans après les travaux de Davis *et al.* (2005), Maurin *et al.* (2007) ont mené une étude phylogénétique moléculaire récente en intégrant sept espèces du sous-genre *Baracoffea* (*C. bissetiae* et *C. decaryana* étaient absent). Cette étude a montré que le sous-genre *Baracoffea* est fortement soutenu en tant que groupe monophylétique (% bootstrap = 100) et que *C. rhamnifolia* n'est pas étroitement apparentée à l'espèce malgache (Maurin *et al.*, 2007).

En 2008, une récente révision taxonomique a été menée par Davis et Rakotonasolo (2008) comprenant neuf espèces endémiques exclusivement présentes dans la côte Ouest de Madagascar. Cette révision taxonomique a permis de décrire six nouvelles espèces (*C. ambongensis*, *C. bissetiae*, *C. boinensis*, *C. labatii*, *C. namorokensis*, *C. pterocarpa* Davis & Rakotonas.) et une nouvelle sous-espèce (*C. grevei* sous-espèce *mahajangensis* Davis & Rakotonas.). Sur la base de la phylogénie (Maurin *et al.*, 2007) et de la morphologie distincte des autres espèces malgaches, les auteurs concluent à l'inclusion des *Baracoffea* dans les espèces malgaches sous la forme d'une « alliance ».

### III.3. Distribution géographique

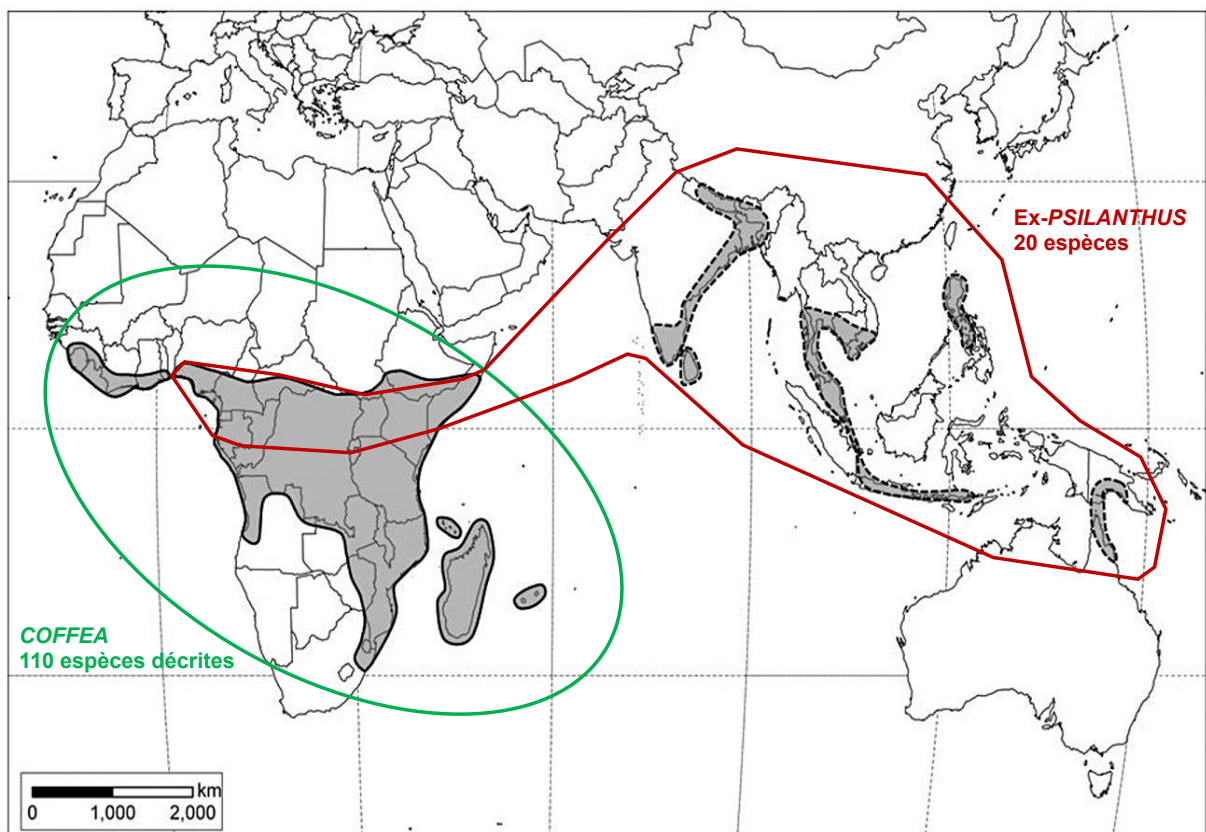
L'aire de distribution des caféiers devient plus vaste après l'inclusion du genre ex-*Psilanthus* dans le genre *Coffea* (Davis *et al.*, 2011), qui se limitait uniquement auparavant en Afrique (sous l'appellation *Eucoffea* et *Mozambicoffea*) et dans les Îles de l'Ouest de l'Océan Indien (autrefois appelé *Mascarocoffea*), occupant trois grandes régions éco géographiques (White, 1979) :

- **Écorégion de l'Afrique de l'Ouest et de Centre-Ouest**, délimité dans les forêts tropicales humides de basse altitude principalement sempervirente entre la Guinée, l'Ouganda, la République Centrafricaine et l'Angola où se trouvent les espèces suivantes : *C. canephora*, *C. liberica*, *C. stenophylla*, *C. congensis*, *C. humilis* et *C. brevipes* ;
- **Écorégion de l'Afrique de l'Est**, comprenant des habitats, climats et altitudes très hétérogènes, qui se situe entre le Kenya, le Mozambique, le Zimbabwe et la Tanzanie. Les *C. fadenii*, *C. mufindiensis*, *C. pseudozanguebariae*, *C. sessiliflora*, *C. racemosa*, *C. salvatrix*, *C. eugenoides* et *C. arabica* sont distribués naturellement dans ces régions.
- **Écorégion des Îles de l'Océan Indien**, qui comprend Madagascar (distribué en deux grandes régions selon le type de climat : dans l'Est les *Mascarocoffea* et à



l'Ouest les *Baracoffea*), les îles de Mascareignes et l'archipel des Comores (*C. humblotiana* et *C. mauritiana*) ; caractérisée par type d'habitat très contrasté et varié par le climat et l'altitude. La majorité des espèces de caféiers s'est naturalisée dans cette région.

En se référant au travail de Davis *et al.* (2011), la distribution géographique naturelle du genre *Coffea* se trouve en Afrique et dans les îles de l'Ouest de l'Océan Indien, étant la zone de distribution initiale, et ensuite s'étend en **Inde, Asie du Sud-Est et au Nord de l'Australie** (aire de distribution des espèces ex-*Psilanthus*) après l'inclusion des *Psilanthus* dans le genre *Coffea* (Figure III).



**Figure III : Distribution géographique du genre *Coffea***

Source : Davis *et al.* (2011)



## IV. Diversité morphologique et phénologique

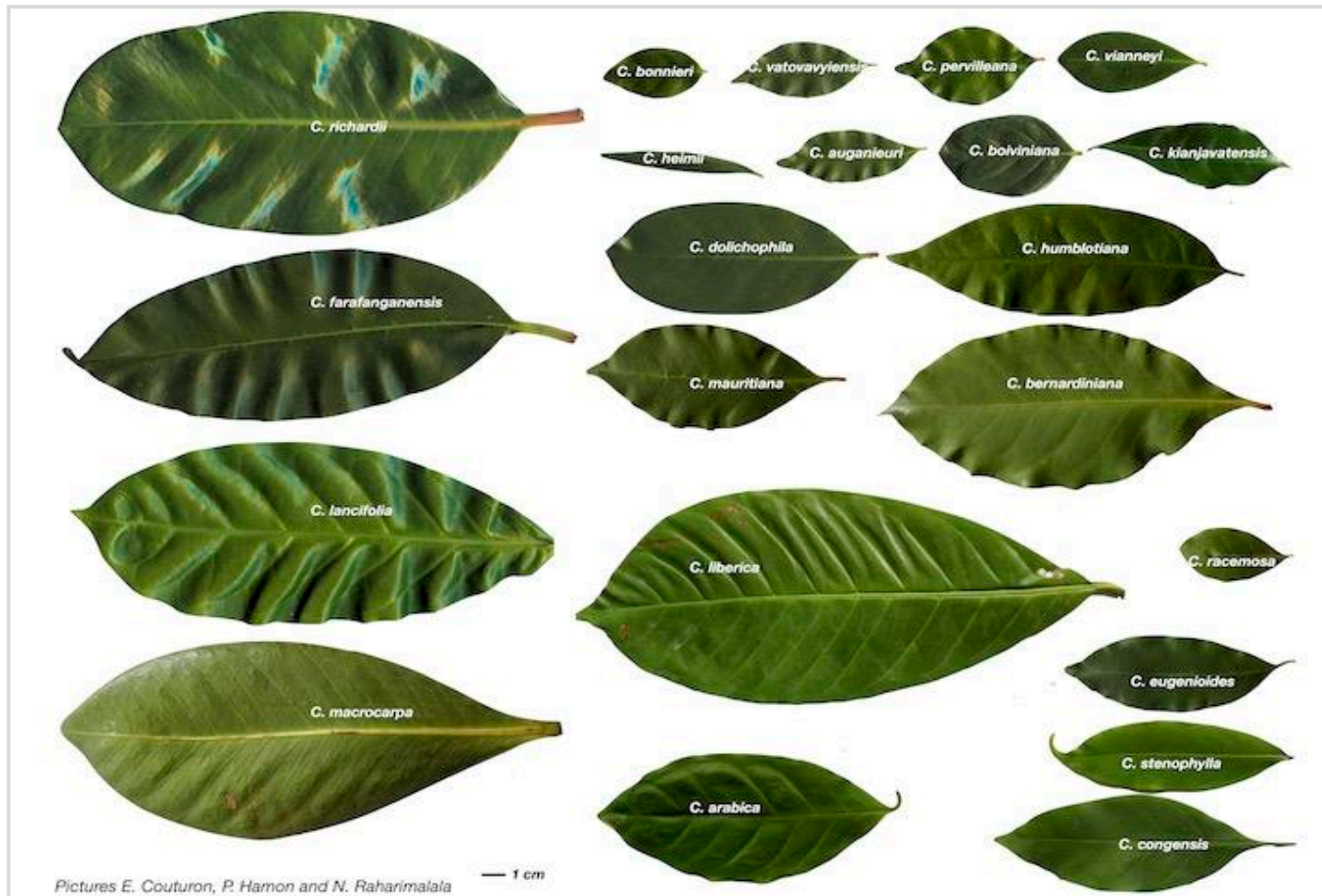
La morphologie, la physiologie et la phénologie des plantes, en particulier les caféiers, sont liées à son habitat, ou vis-versa. Brummitt *et al.* en 2001 a défini une classification de plus cinquantaine d'écorégion naturelle mondiale des neuf (9) continents. Selon la classification actualisée du genre *Coffea* (Davis *et al.*, 2011), les caféiers se distribuent dans 8 sur 52 de ces régions dont nous regroupons ici en quatre (4) grandes aires de répartition géographique, précédemment défini par Charrier (1978), Charrier et Berthaud (1985), Louarn (1992) et Stoffelen (1998), pour élucider la diversité morpho-phénologique des espèces du genre *Coffea*.

Lié avec ces différents types d'habitat, les caféiers varient de très petit arbuste à grand arbre, avec un cycle de floraison-fructification court à très long. Pour la majorité des espèces de caféiers, la période de floraison aura lieu après une plus ou moins longue période de sécheresse. L'induction florale a eu lieu durant la période de sécheresse et les boutons floraux nouvellement formés seront ouverts après une première pluie (c'est-à-dire première pluie après la sécheresse, généralement de plus de 5 mm) ou dite « pluie déclencheurs ». La durée de l'ouverture des fleurs après le passage de la première pluie est variable selon l'espèce considérée. Ces différentes variations sont présentées dans le Tableau I, les Photo I et II, et la Figure IV suivants selon les espèces.

**Tableau I : Variabilité morphologique, phénologique et écologique des *Coffea***

Les chiffres 1, 2, 3, 4 correspondent respectivement : les caféiers de l'Ouest et du centre de l'Afrique (Baranski, 1997 ; Guyot *et al.*, 2020 ; Portères, 1946), les caféiers de l'Afrique de l'Est (Anthony, 1992 ; Baranski, 1997 ; Berthaud *et al.*, 1983), les caféiers des îles de l'Ouest de l'Océan Indien « Mascarocoffea » et les ex-*Psilanthus* « les caféiers d'Afrique, Asie et l'Australie » (Anthony *et al.*, 2011 ; Davis *et al.*, 2005 ; Davis, 2010, 2011).

	1	2	3	4
<b>Port</b>	Grand arbre à port arborescent	Arbustive ou buissonnant	Très diversifié : arbuste (avec moins de 1m) et grand arbre (12 -15m de haut)	Arbre ou arbuste
<b>Taille de feuille</b>	Feuille de grande taille (jusqu'à 25cm ou voir 48cm de longueur) mais moins épaisse	Feuille de petite taille mais plus épaisse	Très diversifié : feuille de grande taille (22 cm) à très petite taille (2cm)	Généralement à feuille caduque
<b>Ouverture des fleurs</b>	6-8 jours après la première pluie	6-9 jours après la première pluie	4-14 jours après la première pluie	-
<b>Cycle de floraison - fructification</b>	Cycle long : 8 à 14 mois	Cycle court : 2 à 4 mois	Très diversifié : cycle court (2-3 mois), cycle long (12-13 mois) et cycle intermédiaire (4-5 mois)	-
<b>Fruit (à maturité)</b>	Gros fruit, de couleur claire, orange à rouge et rarement noir	Petit fruit côtelé ou non, de couleur sombre (violet à noir) et rarement rouge	Varie de jaune très pâle à noir (en passant par le jaune citron, l'orangé, le vert, et un rouge lie de vin)	Couleur noir
<b>Habitat/Écologie</b>	Aux forêts humides/subhumides et rarement en milieu sec	Aux forêts de montagne (1000-1500m d'altitude)	Aux forêts humides à subarides	Aux forêts humides à subarides
<b>Quelques exemples d'espèce</b>	<i>C. humilis</i> , <i>C. dewevrei</i> , <i>C. magnistipula</i> , <i>C. canephora</i> , <i>C. congensis</i> , <i>C. stenophylla</i> , <i>C. kapakata</i> , <i>C. liberica</i> , <i>C. arabica</i>	<i>C. eugenoides</i> , <i>C. fadenii</i> , <i>C. salvatrix</i> , <i>C. racemosa</i> , <i>C. sessiliflora</i> , <i>C. costatifructa</i>	<i>C. perrieri</i> , <i>C. sakarahae</i> , <i>C. farafanganensis</i> , <i>C. buxifolie</i> , <i>C. kianjavattensis</i> , <i>C. homollei</i> , <i>C. lancifolia</i>	<i>C. mannii</i> , <i>C. sapinii</i> , <i>C. benghalensis</i> , <i>C. malabarica</i> , <i>C. neobridsoniae</i> , <i>C. neoleroyiana</i> , <i>C. semsei</i>



**Photo I : Diversité morphologique au niveau de feuilles chez les caféiers**

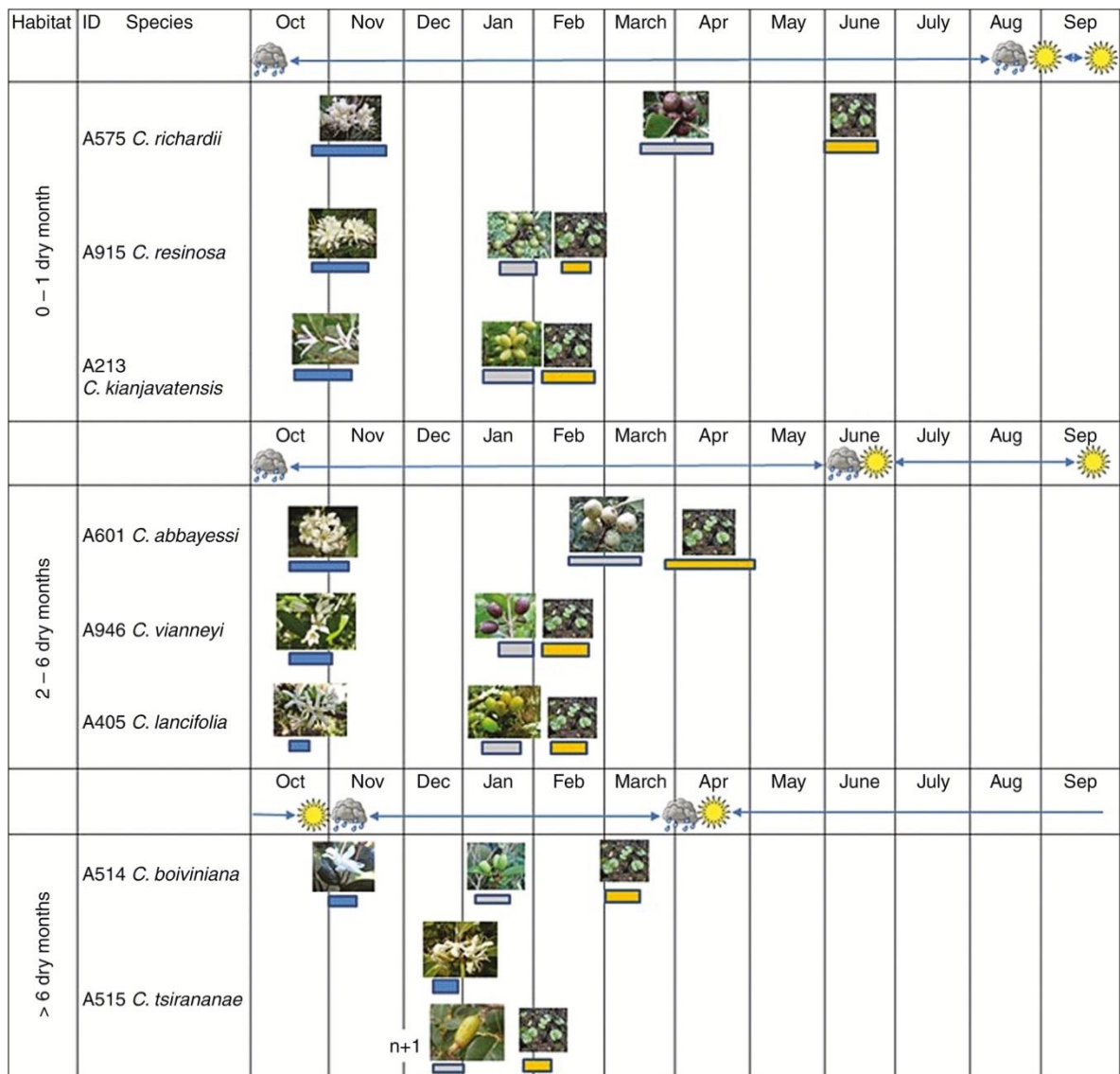
Source : Guyot *et al.* (2020)



Pictures E. Couturon, P. Hamon and N. Raharimalala

Photo II : Diversité morphologique au niveau de fruits chez les caféiers

Source : Guyot *et al.* (2020)



**Figure IV : Variabilité des stratégies de reproduction des espèces de caféier sauvage de Madagascar (à l'exception de l'alliance de *Baracoffea*)**

Schéma montrant les périodes de floraison (couleurs bleues) et de fructification (gris) et la période de germination (couleur jaune) selon la durée des saisons pluvieuses/sèches au cours de l'année. La durée de la saison des pluies est indiquée par les nuages. Le nombre de mois secs de la saison sèche est indiqué par les soleils

Source: Rimlinger *et al.* ( 2020)



## V. Diversité génétique

### V.1. Taille du génome

La taille du génome (2C) pour les espèces africaines diploïdes oscillait de 1.04 à 1.76 picogramme (pg) chez *C. racemosa* et *C. humilis*, respectivement (Noirot *et al.*, 2003). Cette taille est majoritairement spécifique entre les espèces à l'exception de quelques groupes d'espèces ayant des tailles du génome relativement similaires, dont : (a) le groupe des plus petites valeurs de *C. sessiflora* (1.11 pg), *C. pseudozanguebariae* (1.13 pg) et *C. costatifructa* (1.15 pg) ; (b) le groupe des valeurs intermédiaires de *C. brevipes* (1.52 pg) et *C. liberica* Koto (1.51 pg) ; et (c) le groupe des valeurs plus hautes de *C. humilis* (1.76 pg) et *C. heterocalyx* (1.76) (Noirot *et al.*, 2003).

Pour les deux espèces cultivées (Cros *et al.*, 1995), elle est 2.61 pg chez *C. arabica* (allotétraploïde) et 1.54 pg chez *C. canephora* (diploïde).

Chez les caféiers des Îles Ouest de l'Océan Indien (Mascarocoffea), la taille du génome variait de 0.96 à 1.41 pg (Razafinarivo *et al.*, 2012). Les deux espèces, *C. mauritiana* (0.96 pg) et *C. humblotiana* (0.97 pg) ont des tailles relativement petites par rapport aux autres espèces de Mascarocoffea, contrairement à *C. millotii* avec une taille importante (1.41 pg ; Razafinarivo *et al.*, 2012).

La taille des génomes des espèces Africaines est supérieure aux espèces de Madagascar et ses Îles voisines, qui sont en moyenne 1.43 et 1.19 pg, respectivement. Elle a augmenté suivant un gradient nord-sud-est à Madagascar et un gradient est-ouest en Afrique (Razafinarivo *et al.*, 2012).

Razafinarivo *et al.* (2012) ont souligné que la ressemblance génétique interspécifique ne définit pas le contenu d'ADN, c'est-à-dire que les espèces pourraient être très proche d'un point de vue génétique mais très distinctives dans leur taille de génome tandis que les espèces divergentes pourraient être de taille similaire ; ce qui suggère que l'évolution du génome, à la fois l'augmentation et/ou la diminution du contenu en ADN, s'est produite indépendamment en Afrique et dans les îles de l'océan Indien.

## V.2. Phylogénie et évolution

Plusieurs auteurs ont investi sur l'analyse moléculaire afin de comprendre et de retracer l'histoire évolutive du genre *Coffea*, et de préciser la position systématique de *Coffea* au sein des Rubiacées (Lashermes *et al.*, 2012).

La relation phylogénétique entre le genre *Coffea* et *Psilanthus* a été étudiée par Maurin *et al.* (2007) par l'approche de phylogénie nucléaire et chloroplastique. Ces auteurs n'ont pas pu conclure sur la relation phylogénétique et la monophylie entre ces deux genres, en raison des valeurs des branches à peine d'être supportées statistiquement ; mais la majorité des clades qu'ils ont obtenu étaient en adéquation avec la distribution géographique des caféiers précédemment définie par (Lashermes *et al.*, 1997).

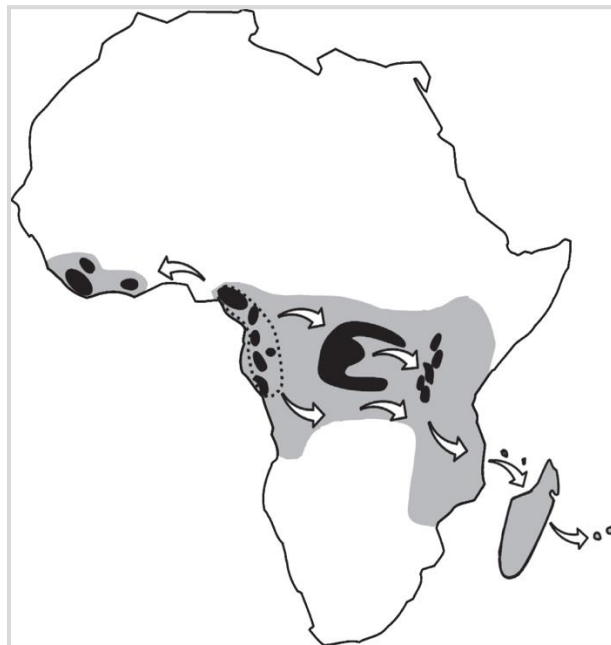
Par la même approche que la précédente, Anthony *et al.* (2010) a mis en évidence la position systématique du genre *Coffea* au sein des Rubiacées. Selon ces mêmes auteurs, la période estimée de diversification du genre *Coffea*, sur la base des variations de l'ADN chloroplastique, aurait avoir débuté il y a moins de 0,5 million d'années. Deux lignées évolutives ont été proposées dans cette étude, l'une limitée à l'Afrique centrale atlantique et l'autre répandue sur toute l'aire de distribution, en Afrique et dans la région malgache (Figure V). Ces datations récentes sont toutefois remises en causes par d'autres études basées sur l'ADN nucléaire. Ainsi, les analyses de Yu *et al.* (2011), suggèrent que l'Arabica s'est formé il y a 0,665 Ma, et que la divergence des espèces diploïdes parentales de l'Arabica (*C. canephora* et *C. eugenioides*) aurait eu lieu il y a 4,2 Ma. Cette analyse est supportée par l'étude de Bawin *et al.* (2021) indiquant une origine de l'Arabica entre 0,543 et 1,08 Ma. Hamon *et al.* (2017), suggèrent que la divergence entre les espèces africaines et malgaches aurait eu lieu il y a plus de 10 Ma, ce qui exclut une divergence très récente, d'une part, et d'autre part la structure de l'arbre phylogénique contredit l'hypothèse proposée par Anthony *et al.* (2010). Toutefois, ces analyses sont particulièrement délicates et des études complémentaires sont nécessaires afin de confirmer les interprétations.

Par la suite, les relations phylogénétiques entre les deux genres (*Coffea* et *Psilanthus*) ont été réévalué par Davis *et al.* (2011) sur des échantillons améliorés et plus élargis comme l'intégration de *P. melanocarpus*, une espèce qui partage les caractères morpho-taxonomiques des deux genres, dans leurs analyses. A ces fins, les marqueurs nucléaires et chloroplastiques ont été utilisé. Comme attendue, plusieurs lignées majeures sont en cohérence avec la distribution géographique et que le niveau des divergences des séquences entre les espèces de *Coffea* et de *Psilanthus* est négligeable, telles qu'identifiées dans des études précédentes par Lashermes *et al.* (1997) et Maurin *et al.* (2007), respectivement. Compte tenu de ces résultats, en plus des indications que *Psilanthus* est biphylétiq et la position de *P. melanocarpus*, qui est morphologiquement incongru, qui se rattache au clade



des *Psilanthus* spp. africains, ces auteurs ont conclu l'intégration des *Psilanthus* dans le genre *Coffea* malgré qu'il n'y ai pas de soutien phylogénétique significatif. En effet, comme les *Baracoffea* forment un groupe monophylétique avec les espèces de Madagascar, le statut du « sous-genre *Baracoffea* » a été supprimé(Davis *et al.*, 2011).

Dans ce contexte, les travaux de Hamon *et al.* (2017) semblent être les plus complets et statistiquement soutenus à ce jour d'un point de vue des relations phylogénétiques entre les espèces de *Coffea*. Cette étude était basée sur 28 800 SNPs (single-nucleotide polymorphism) à partir d'un échantillonnage de 74 accessions de *Coffea* (incluant sept espèces de *ex-Psilanthus*) et comme groupe extérieur (outgroups), une espèce de la tribu des *Bertiereae* et quatre espèces de la tribu des *Coffeae*. L'arbre phylogénétique obtenue montre que toutes les branches sont statistiquement soutenues confirmant la structuration géographique en grandes régions et montrant clairement les relations entre les espèces incluant les espèces malgaches. Tous les *ex-Psilanthus* sont regroupés dans un même clade et les *Coffea* sensu-stricto sont tous inclus dans un clade distinct à l'exception de *C. rhamnifolia*, qui est dans le clade de *Psilanthus* (Figure VI). Ces résultats indiquent également que l'Afrique ou l'Asie (ou peut-être la péninsule arabique) est la localité ancestrale la plus probable pour l'origine du genre *Coffea*, avec des radiations indépendantes à travers l'Afrique, l'Asie et les Îles de l'océan Indien occidental (y compris Madagascar et Maurice ; Hamon *et al.*, 2017).



**Figure V : Hypothèse de dispersion du genre *Coffea sensu stricto* à partir de son centre d'origine supposé en Basse Guinée vers les autres régions africaines et la région malgache**

Source : Anthony *et al.* (2010)



**Figure VI : Arbre phylogénétique des *Coffea* construit à partir d'une inférence bayésienne basée sur la concaténation de 28 800 SNP obtenus par séquençage combiné GBS et Illumina à lecture courte**

Les taxons sont codés par couleur en fonction de leur répartition géographique naturelle. Codes couleur. Gris : Ex-groupes de Rubiaceae (un de la tribu des Bertiereae et quatre de la tribu des Coffeae) ; Vert : Espèce d'Afrique de l'Est ; Rouge : Espèces d'Afrique occidentale et centrale ; Orange : *Ex-Psilanthus* ; Rose : Espèce des Mascareignes ; Marron : Espèce comorienne ; Jaune : Groupe *Baracoffea* ; Turquoise : Espèce du Nord de Madagascar, Noir : Ouest, Centre-sud et Est de Madagascar

Source : Hamon *et al.* (2017)

## VI. Impacts des activités humaines sur la diversité des espèces sauvages

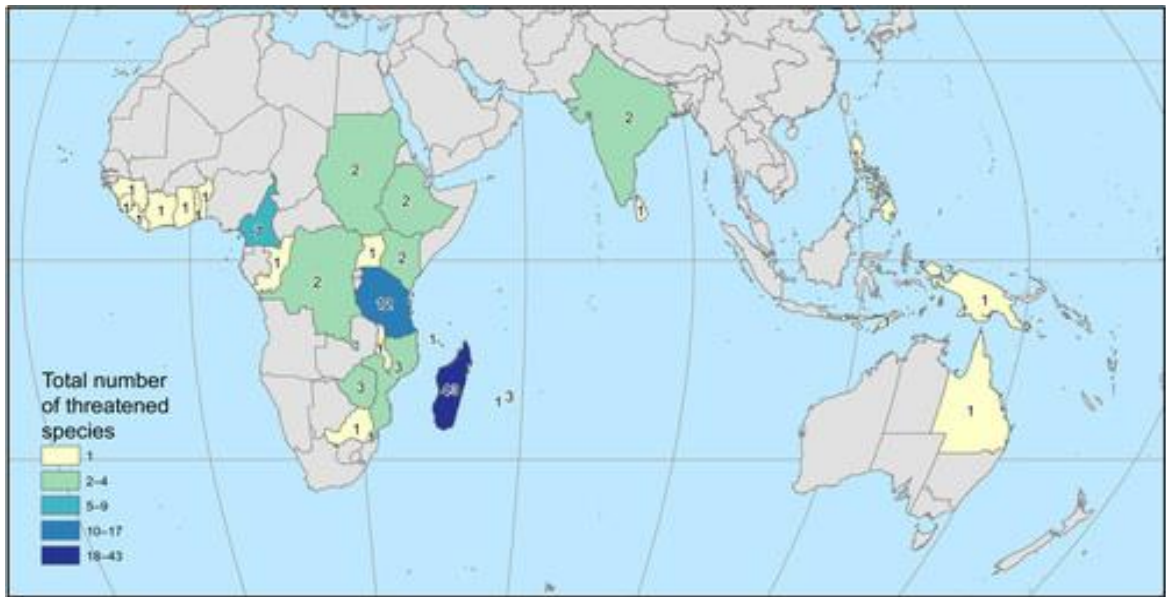
La liste rouge de l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN) se découpe autour de 9 catégories en fonction du degré de vulnérabilité d'une espèce. Seule l'espèce qui est classée dans l'une des catégories suivantes est considérée étant « menacée d'extinction », à savoir : « en danger critique (CR) », « en danger (EN) » et « vulnérable (VU) » (UICN, 2012) ; et l'UICN se base sur cinq critères différents, détaillés dans UICN (2012), pour calculer le risque d'extinction d'un quelconque taxon.

Basé sur ces critères d'évaluation, au moins 60% des espèces de café sont menacées d'extinction comme rapporté par Davis *et al.* (2019). Cette estimation indique que 75 espèces sur les 124 espèces évaluées sont classées comme menacées d'extinction, dont 13 en danger critique (CR) soit 10,5%, 40 en danger (EN) soit 32,3% et 22 comme vulnérables (VU) soit 17,7% (Figure VII). Les 49 espèces restantes sont considérées non-menacées, dont 35 espèces (soit 28%) comme quasi-menacées (NT) ou préoccupation mineure (LC), et 14 espèces (soit 11%) sont classées dans données insuffisantes (DD) c'est-à-dire qu'il n'y a pas encore des données suffisantes pour évaluer leurs statuts de conservation. Pour les espèces malgaches, environ 72% sont menacées d'extinction (Davis *et al.*, 2019).

Le modèle combiné entre ces estimations et les changements climatiques projettent des effets drastiques sur les populations de *C. arabica* sauvage en Ethiopie, qui passe de préoccupation mineure (LC) à en danger (EN ; Moat *et al.*, 2019). Par ailleurs, six nouvelles espèces malgaches de caféiers ont été nouvellement décrites par Davis & Rakotonasolo (2021) dont leurs statuts de conservation sont provisoirement comme suit : 01 vulnérable (*C. pustulata* ; VU), 01 en danger ( *C. microdubardii* ; EN) et 04 en danger critique (*C. rupicola*, *C. darainensis*, *C. callmanderi* et *C. kalobinonensis* ; CR).

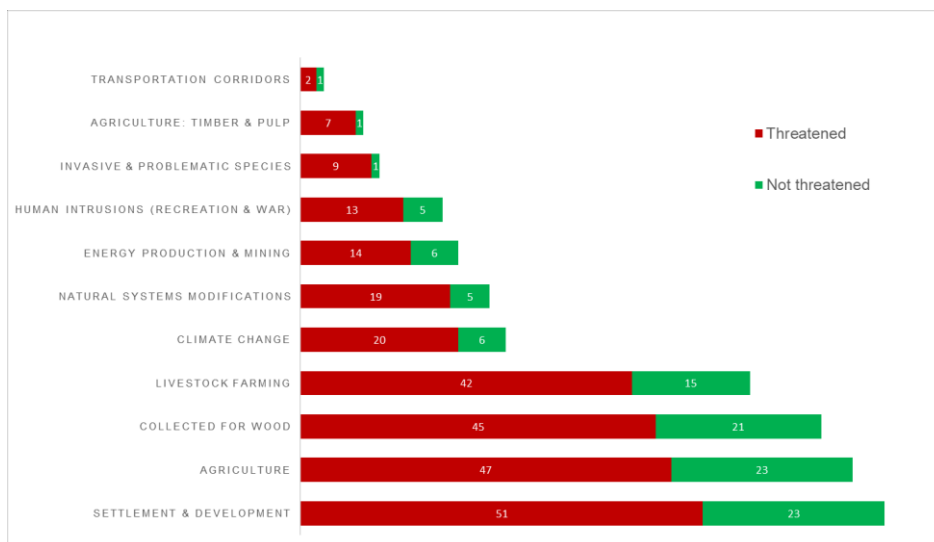
Les principales pressions qui menacent la biosphère sont l'utilisation agricole des terres, la déforestation et dégradation, le pâturage, le bois de chauffe et l'extension des villages (Fekensa *et al.*, 2016). La situation actuelle sur la croissance démographique, l'instabilité politique et économique des pays en développement, et le changement climatique constitue des éléments puissants pour accentuer ces pressions, particulièrement la déforestation (Labouisse et Adolphe, 2012). En effet, la déforestation due aux activités anthropiques (et les autres facteurs cités ci-dessus) et qui se manifeste par la perte et/ou fragmentation-modification d'habitat est le phénomène qui contribue le plus à la disparition des espèces de caféiers sauvages (Davis *et al.*, 2019; Labouisse et Adolphe, 2012). La collecte de bois est également une menace pour de nombreuses espèces de café ; le bois de caféier est souvent droit, dur et résistant aux termites et fréquemment collecté à des fins de construction mineure (Figure VIII) et de bois de feu (Davis *et al.*, 2019). En plus de ces facteurs, le risque d'extinction

des espèces de caféiers sauvages repose également sur le fait que ces espèces sont très sensibles à la qualité d'habitat (très adaptées à une niche écologique particulière ; Davis *et al.*, 2006, 2012; Moat *et al.*, 2017, 2019) et elles ont une faible capacité d'adaptation et régénération (Davis *et al.*, 2009). Il peut exister d'autres facteurs comme les modes de reproduction, comme par exemple les espèces auto-incompatibles ou encore le croisement obligatoire (Nowak *et al.*, 2011).



**Figure VII : Classement croissant du nombre d'espèce menacée d'extinction par zone de distribution**

Source : Davis *et al.* (2019)



**Figure VIII : Principales menaces pesant sur les espèces de café**

Source : Davis *et al.* (2019)

En générale, il existe deux stratégies de conservation de base, à savoir : *in-situ* et *ex-situ*. La conservation *ex-situ* consiste à conserver des composants de la diversité biologique en dehors de leurs habitats naturels (PNUE, 1992). La mise en collection des caféiers sauvages *ex-situ* a débuté dans les années 1960 par plusieurs organismes internationaux comme la FAO, l'ORSTOM (l'actuelle IRD), le CIRAD et l'IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources) dans plusieurs pays africains (Engelmann *et al.*, 2007). Actuellement, on dénombre trois grandes collections *ex-situ* du caféier sauvage dans le monde : (i), la collection de Divo en Côte d'Ivoire, contenant 8000 génotypes et quelques représentant de 30 espèces africaines ; (ii) la collection de Kianjavato à Madagascar, constituant une collection unique de 146 accessions de *Mascarocoffea* et plusieurs accessions des autres espèces africaines, et qui sont représentées par 44 espèces malgaches ; et (iii) la collection de Bassin-Martin à La Réunion, la plus récente collection incluant 32 espèces issues de libre fécondation de la collection de Divo (Dulloo *et al.*, 1998 ; Engelmann *et al.*, 2007 ; Guyot *et al.*, 2020). Il existe également plusieurs petites collections destinées principalement au stockage à court terme dans certaines institutions au Costa Rica (CATI), au Brésil (IAC), au Colombie (Cénicafé), au Portugal (CIFC) et au Tanzanie (TARO ; Dulloo *et al.*, 1998).

Outre que la conservation *sensu-stricto*, la collection *ex-situ* offre l'accès facile pour la caractérisation, l'évaluation et utilisation ultérieure. De considérable études ont été mené (phénotypique, biochimique, génétique et phylogénétique) à la lumière des ressources biologiques en collections *ex-situ* (Andrianasolo, 2012; Andrianasolo *et al.*, 2013; Campa *et al.*, 2004, 2005 ; Charrier, 1978; Guyot *et al.*, 2020; Hamon *et al.*, 2015; Louarn, 1992; Raharimalala, 2021; Raharimalala *et al.*, 2021a; Rakotomalala, 1992; Razafinarivo, 2012; Razafinarivo *et al.*, 2012, 2013; Rimlinger *et al.*, 2020; Vestalys, 2018). Cependant, de telles collections sont souvent coûteuses à entretenir, prennent du temps et demandent beaucoup de travail (Charrier *et al.*, 1989 ; Hamon *et al.*, 1995). Le nombre de génotypes que peut contenir une banque de gènes en champ est également limité par les ressources humaines, financières et foncières disponibles, ce qui limite à son tour la diversité génétique qu'elle peut conserver (Dulloo *et al.*, 1998). Une autre méthode largement utilisée en conservation *ex-situ* des ressources génétiques aussi le stockage des graines, qui semble être moins coûteux que la méthode basique en champ, mais les graines de café montrent majoritairement un comportement de café récalcitrant dites « graines non orthodoxes » comme le cas chez l'espèce *C. liberica* (Hong et Ellis, 1995). La fertilité des graines de café est limitée seulement de quelques mois à un an (dans des conditions de froid contrôlées).

Selon l'estimation faite par Davis *et al.* (2019), les espèces de caféiers menacées d'extinction sont moins présentées dans des collections *ex-situ*. Par exemple, parmi les 13 espèces classées comme en danger critique (CR), trois espèces seulement y sont présentes (soit 23%). Sur les 124 espèces décrites (Davis *et al.*, 2006, 2011), 73% ne bénéficie aucune

forme de conservation dont 45% ne sont détenues dans aucune collection de matériel génétique et 28 % ne sont présentes dans aucune aire protégée.

## VII. Caféiers de Madagascar “*Baracoffea*” et les contextes actuels

Compte tenu des états de connaissance que nous avons développé tout au long du présent chapitre, nous pouvons en déduire que nous avons peu de connaissance sur l'ensemble des espèces du groupe de *Baracoffea* à l'exception de quelques informations botaniques (Davis et Rakotonasolo, 2008), et phylogénétiques (Davis et Rakotonasolo, 2008; Hamon *et al.*, 2017; Maurin *et al.*, 2007) qui étaient limités à quelques représentants seulement, détaillés sous la partie « alliance des *Baracoffea* » et diversité génétique « cas de *Baracoffea* » respectivement. Pourtant, ces espèces ont des caractéristiques morphologiques très particulières (à feuilles caduques et à développement sympodial ; Leroy, 1996) et leur adaptation probable aux climats secs et chauds, accentuent l'importance de ces espèces, étant un bon modèle pour comprendre les mécanismes évolutifs de l'adaptation des caféiers aux contraintes climatiques extrêmes. Cependant, 78% de ces espèces sont menacées d'extinction et aucune d'entre elles ne sont conservées dans une quelconque collection *ex-situ* (Davis *et al.*, 2019).

Des projections sur les effets du changement climatique sur la production de café estiment une réduction considérable (65%) du nombre des zones bioclimatiques actuelles propices à la caféiculture d'Arabica d'ici 2050 et elle est estimée à 100% en 2080 rapporte Davis *et al.* (2012). Ces auteurs ont mis également l'accent sur la priorisation de conservation *ex-situ* des espèces de caféiers sauvages et l'orientation des futures recherches vers ces espèces qui sont naturellement plus tolérantes aux maladies et aux variations climatiques. Les changements climatiques influenceront non seulement sur la production mais également sur la diversité spécifique et génétique, et que certaines variétés les plus sensibles pourront disparaître, ce qui rendrait la production plus homogène (Legesse, 2020).

Pour faire face à cette situation, des récentes études stipulent à court terme le renforcement des systèmes agricoles plus résilients (Lin, 2011) et à long terme l'importance des espèces sauvages, comme le groupe des *Baracoffea* qui sont capables de se développer dans des climats arides, étant des ressources phylogénétiques potentiellement importantes pour l'amélioration variétale (Alemayehu, 2017; Kiwuka *et al.*, 2021; Melese et Kolech, 2021).





Dans ces contextes, les caféiers de Madagascar présentent des caractéristiques originales et qui méritent en perspective une attention particulière. Ces caféiers ont des cycles floraison/fructification courts de 2 à 4-5 mois pour la grande majorité d'entre elles, qui variaient de 8 à 12 mois pour les deux espèces cultivées (Arabica et Robusta ; Rimlinger *et al.*, 2020).



Cela pourrait être un caractère intéressant pour le contrôle de la durée du cycle de production des fruits induisant à la stabilité de production avec les perturbations climatiques actuelles. Pour les deux majeures espèces cultivées et les *Mascarocoffea* présentes à Kianjavato, il semble que les *Mascarocoffea* soient plus tolérants voire résistants et s'accommoder au mieux des différents ravageurs et agents pathogènes ( <https://assobec-mada.com>). La même autrice indique également une grande adaptation des caféiers de Madagascar, notamment les *Baracoffea*, par l'observation et comparaison de quelques traits physiologiques chez les caféiers de Madagascar, les caféiers d'Afrique et les deux espèces cultivées (Figure IX).

Des autres traits comme l'absence naturelle de caféine pour la quasi-totalité des espèces malgaches (Deng *et al.*, 2017) aussi pourrait être intéressant sur le marché international dans la mesure actuelle de la demande croissante du café décaféiné (Verma et Goyal, 2017). Basé sur les données de la période de campagne 2018/2019, une valeur de 26,20 milliards USD représenté par le marché du café décaféiné est attendue d'ici 2027 ([www.globenewswire.com](http://www.globenewswire.com)).

Ces différentes raisons nous incitent à mener cette présente étude. Caractériser les espèces de caféiers malgaches en particulier les *Baracoffea* dans des tels contextes demeurent une nécessité pour la recherche et pour déterminer une stratégie de conservation à long terme pour ces espèces.

		Traits physiologiques			Adaptation		
		température optimale de croissance en °C	Mode de reproduction	Cycle floraison-fructification en mois	sécheresse	Zones temporairement inondées	Soils pauvres, salés
	<i>Coffea arabica</i>	15 - 24°C, possible <15°C pour de courtes périodes	auto-fertile	8 - 9	Non	Non	Non
	caféiers de Madagascar	15 - 35 °C sauf <i>C. buxifolia</i> (14 à 18°C et même jusqu'à -5°C)	auto-stérile sauf <i>C. buxifolia</i> possible auto-fertile	1,5 à 7 et 11 à 12	Oui pour les espèces du Nord et de l'Ouest	Oui pour les espèces de forêts galeries	oui
	Caféiers d'Afrique	15 - 35 °C, pas <15°C	auto-stérile sauf deux espèces du Cameroun	2 à 13 mois	Oui pour des espèces d'Afrique de l'Est	Oui pour <i>C. congensis</i>	Oui en Afrique de l'Est
	<i>Coffea canephora</i> (Robusta, Kouilou, Conilon ...)	24 - 30°C, pas <15°C	auto-stérile	8 - 11	Non sauf la var Nana	Non	Non

**Figure IX : Comparaison de quelques caractères physiologiques des caféiers de Madagascar avec les espèces africaines et les deux espèces cultivées**

Source: <https://assobec-mada.com>



## Annexe 2 : fiches de collectes des données sur le terrain

### Fiche d'évaluation des traits architecturaux qualitatifs

Codage plante : \_\_\_\_\_

#### ARCHITECTURE VEGETALE

		CROISSANCE				RAMIFICATION									
		Mode		Rythme		Nature		Arrangement			Disposition			Développement	
Catégorie	Ordre	Définie	Indéfinie	Continue	Rythmique	Monopiale	Sympodiale	Continue	Rythmique	Diffuse	Acrotone	Mésotone	Basitone	Différé	Immédiat
Tronc	A1														
Branches	A2														
Rameaux	A3														
Ramilles	A4														
RameauxC	A5														

#### MODELE ARCHITECTURAL

		CROISSANCE	RAMIFICATION	DIRECTION DE C.	POSITION DE SEX.
TRONC	A1				
BRANCHES	A2				

#### UNITE ARCHITECTURALE

		Direction de croissance		Unité de croissance				Phyllotaxie		Ramification			Elagage			Sexualité		
		Verticale	Horizontale	UCL	UCM	UCC	UCTC	Opp.D	Opp.S	AR	MR	NR	NE	LE	ME	T	L	M
Tronc	A1																	
Branche	A2																	
Rameau	A3																	
Ramilles	A4																	
RameauxC	A5																	

### Fiche récapitulative de l'analyse architecturale

Code plante	Date observation	Nom espèce	Longitude	Latitude	Altitude	Zone étude	Site étude	Type milieu	Type substrat	Code Dawkins	Classement suivant longueur	Numéro individu /10	Stade développement	Suivi croissance: Oui ou Non
RB001														
RB002														
RB003														
RB004														
RB005														
RB006														
RB007														
RB008														
RB009														
RB010														
RB011														
RB012														
RB013														
RB014														
RB015														
RB016														
RB017														
RB018														
RB019														
RB020														
RB021														
RB022														
RB023														
RB024														

## Fiche de collecte d'échantillon des matériels végétaux pour l'étude génétique

Numéro collecte	Nom espèce	Date récolte	S	E	Altitude	Site étude	Localité	Type forêt	Type matériel	Quantité matériel collecté	Stade développement	Population
BR001	<i>Coffea boinensis</i>	02/03/2021	S16°17'45.2"	E046°49'36.4"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (1)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR002	<i>Coffea boinensis</i>	02/03/2021	S16°17'45.4"	E046°49'36.4"	165	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (1)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR003	<i>Coffea boinensis</i>	02/03/2021	S16°17'44.7"	E046°49'36.4"	160	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (1)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR004	<i>Coffea boinensis</i>	03/03/2021	S16°17'45.2"	E046°49'36.6"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (1)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR005	<i>Coffea boinensis</i>	03/03/2021	S16°17'45.4"	E046°49'36.5"	161	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (1)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR006	<i>Coffea boinensis</i>	04/03/2021	S16°17'47.5"	E046°49'44.0"	170	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Jeune	1
BR007	<i>Coffea boinensis</i>	04/03/2021	S16°17'47.7"	E046°49'44.1"	170	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Jeune	1
BR008	<i>Coffea boinensis</i>	04/03/2021	S16°17'47.9"	E046°49'44.4"	172	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR009	<i>Coffea boinensis</i>	08/03/2021	S16°17'48.0"	E046°49'44.3"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR010	<i>Coffea boinensis</i>	08/03/2021	S16°17'47.9"	E046°49'44.2"	172	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR011	<i>Coffea boinensis</i>	08/03/2021	S16°17'47.9"	E046°49'44.2"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR012	<i>Coffea boinensis</i>	08/03/2021	S16°17'47.9"	E046°49'44.2"	171	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR013	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'47.8"	E046°49'44.2"	172	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Jeune	1
BR014	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'47'9"	E046°49'44.3"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR015	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'48.1"	E046°49'44.0"	166	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR016	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'48.0"	E046°49'44.1"	170	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR017	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'49.9"	E046°49'43.9"	169	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR018	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'47.9"	E046°49'44.0"	168	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR019	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'47.8"	E046°49'43.9"	165	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1
BR020	<i>Coffea boinensis</i>	09/03/2021	S16°17'48.2"	E046°49'44.2"	165	Ankarafantsika	Nord Est du Lac Ravelobe (JBB) (Pachypodium)	Forêt sèche caducifoliée	feuille	15	Adulte	1

### Fiche d'évaluation des traits quantitatifs

ECHANTILLONNAGE GENETIQUE		
Numéro de collecte : BR	Type de forêt :	Population ou localité :
Nombre des feuilles échantillonnées :	DhP ou approximatif :	Individu N° : /5
ECHANTILLONNAGE ARCHITECTURAL		
Date :	Nom de l'espèce :	Coordonnées géographiques :
Zone d'étude :	Classement suivant la longueur :	-
Site d'étude :	Individu N° : __/10	-
Type du milieu :	Stade de développement :	Altitude :
Type du substrat :	Codage plante :	Suivi de croissance : OUI ou NON
Degré d'exposition au soleil :		

	TRONC							BRANCHES										
	A1							A2/3-ème du sommet										
	L	D	P B	Etats B	Nb B/N	LF	IF	L	D	P B	Nb B/N	Nb F/N	Nb OR/N	N OR/I	LFR	IFR	LF	IF
1																		
2																		
3																		
4																		
5																		
6																		
7																		
8																		
9																		
10																		
11																		
12																		
13																		
14																		
15																		

## Annexe 3 : Protocole expérimental du Kit Qiagen d'extraction « DNeasy Olant Mini Kit »

---

### Quick-Start Protocol DNeasy<sup>®</sup> Plant Mini Kit

March 2016

The DNeasy Plant Mini Kit (cat. nos. 69104 and 69106) can be stored at room temperature (15–25°C) for up to 1 year if not otherwise stated on label.

#### Further information

- *DNeasy Plant Handbook*: [www.qiagen.com/HB-1166](http://www.qiagen.com/HB-1166)
- Safety Data Sheets: [www.qiagen.com/safety](http://www.qiagen.com/safety)
- Technical assistance: [support.qiagen.com](mailto:support@qiagen.com)

#### Notes before starting

- Perform all centrifugation steps at room temperature (15–25°C).
- If necessary, redissolve any precipitates in Buffer AP1 and Buffer AW1 concentrates.
- Add ethanol to Buffer AW1 and Buffer AW2 concentrates.
- Preheat a water bath or heating block to 65°C.

1. Disrupt samples ( $\leq 100$  mg wet weight or  $\leq 20$  mg lyophilized tissue) using the TissueRuptor<sup>®</sup>, the TissueLyser II or a mortar and pestle.
2. Add 400  $\mu$ l Buffer AP1 and 4  $\mu$ l RNase A. Vortex and incubate for 10 min at 65°C. Invert the tube 2–3 times during incubation.  
**Note:** Do not mix Buffer AP1 and RNase A before use.
3. Add 130  $\mu$ l Buffer P3. Mix and incubate for 5 min on ice.
4. **Recommended:** Centrifuge the lysate for 5 min at 20,000  $\times g$  (14,000 rpm).
5. Pipet the lysate into a QIAshredder spin column placed in a 2 ml collection tube. Centrifuge for 2 min at 20,000  $\times g$ .

---

Sample to Insight



- 
6. Transfer the flow-through into a new tube without disturbing the pellet if present. Add 1.5 volumes of Buffer AW1, and mix by pipetting.
  7. Transfer 650  $\mu$ l of the mixture into a DNeasy Mini spin column placed in a 2 ml collection tube. Centrifuge for 1 min at  $\geq 6000 \times g$  ( $\geq 8000$  rpm). Discard the flow-through. Repeat this step with the remaining sample.
  8. Place the spin column into a new 2 ml collection tube. Add 500  $\mu$ l Buffer AW2, and centrifuge for 1 min at  $\geq 6000 \times g$ . Discard the flow-through.
  9. Add another 500  $\mu$ l Buffer AW2. Centrifuge for 2 min at  $20,000 \times g$ .  
**Note:** Remove the spin column from the collection tube carefully so that the column does not come into contact with the flow-through.
  10. Transfer the spin column to a new 1.5 ml or 2 ml microcentrifuge tube.
  11. Add 100  $\mu$ l Buffer AE for elution. Incubate for 5 min at room temperature (15–25°C). Centrifuge for 1 min at  $\geq 6000 \times g$ .
  12. Repeat step 11.



Scan QR code for handbook.

For up-to-date licensing information and product-specific disclaimers, see the respective QIAGEN kit handbook or user manual.

Trademarks: QIAGEN®, Sample to Insight®, DNeasy®, TissueRuptor® (QIAGEN Group). 1101205 03/2016 HB-0542-003 © 2016 QIAGEN, all rights reserved.

---

Ordering [www.qiagen.com/contact](http://www.qiagen.com/contact) | Technical Support [support.qiagen.com](mailto:support.qiagen.com) | Website [www.qiagen.com](http://www.qiagen.com)



## Annexe 4 : Préparation, extraction et quantification d'ADN



Préparation et extraction d'ADN



Quantification de l'ADN extrait par spectrophotométrie (NanoDrop)



## Annexe 5 : Annotation des espèces dans l'analyse phylogénétique

Species	Synonymous name	Botanical series	Species code	Population code
<i>C.liaudii</i>	-	-	A1013	A1013
<i>C.andrambovatensis</i>	-	-	A310	A310
<i>C.abbayesii</i>	-	Millotii	ABA	A601
<i>C.ambodirianensis</i>	<i>C.millotti</i>	Millotii	AMB	A572
<i>C.ambongensis</i>	-	<i>Baracoffea</i>	AMBON	BR071
<i>C.leroyi</i>	-	Multiflorae	AND1	A227
<i>C.ankaranensis</i>	-	Multiflorae	ANK1	A525
<i>C.ankaranensis</i>	-	Multiflorae	ANK2	A808
<i>C.arenesiana</i>	-	Multiflorae	ARE	A403
<i>C.augagneuri</i>	-	Subterminales	AUGA	A966
<i>C.bertrandii</i>	-	Multiflorae	BERT	A5
<i>C.betamponensis</i>	-	Multiflorae	BET	A573
<i>C.bissetiae</i>	-	<i>Baracoffea</i>	BISS	BR031
<i>C.boiviniana</i>	-	Subterminales	BOI	A980
<i>C.boinensis</i>	-	<i>Baracoffea</i>	BOIN	BR051
<i>C.bonnieri</i>	-	Subterminales	BON	A535
<i>C.costei</i>	<i>C.leroyi</i>	Multiflorae	COS	A956
<i>C.coursiana</i>	-	Multiflorae	COU	A570
<i>C.daphnoides</i>	<i>C.leroyi</i>	Multiflorae	DAP	A317
<i>C.dolichophylla</i>	<i>C.millotti</i>	Millotii	DOL	A206
<i>C.dubardii</i>	-	Garcinioides	DUB	A969
<i>C.farafanganensis</i>	-	Millotii	FAR	A208
<i>C.humbertii</i>	-	<i>Baracoffea</i>	HBERT	RNF785
<i>C.heimii</i>	-	Garcinioides	HEI	A516
<i>C.homollei</i>	-	Verae	HOM	A945
<i>C.humblotiana</i>	-	Humblotianae/Mauritianaes	HUMB	A230
<i>C.jumellei</i>	-	Subterminales	JUM	A974
<i>C.kianjavatensis</i>	-	Verae	KIA1	A213
<i>C.kianjavatensis</i>	-	Verae	KIA2	A602
<i>C.labatii</i>	-	<i>Baracoffea</i>	LABAT	APD3096
<i>C.lancifolia</i>	-	Verae	LAN	A320
<i>C.leroyi</i>	-	Multiflorae	LER	A315
<i>C.macrocarpa</i>	-	Humblotianae/Mauritianaes	MAC	MAC
<i>C.mangoroensis</i>	-	Multiflorae	MAN1	A401
<i>C.mangoroensis</i>	-	Multiflorae	MAN2	A402
<i>C.mauritiana</i>	-	Humblotianae/Mauritianaes	MAU	MAU
<i>C.millotti</i>	-	Millotii	MIL1	A721
<i>C.millotti</i>	-	Millotii	MIL2	A222
<i>C.mogenetti</i>	-	Garcinioides	MOG	A975

Annotation des espèces dans l'analyse phylogénétique (suite)

Species	Synonymous name	Botanical series	Species code	Population code
<i>C. montis-sacri</i>	-	Multiflorae	MON	A321
<i>C. myrtifolia</i>	-	Humblotianae/Mauritiana	MYR	MYR
<i>C. perrieri</i>	-	Multiflorae	PER1	A12
<i>C. pervilleana</i>	-	Subterminales	PERV	A957
<i>C. ratsimamangae</i>	-	Subterminales	RAT	A528
<i>C. resinosa</i>	-	Multiflorae	RES1	A71
<i>C. richardii</i>	-	Millotii	RIC	A575
<i>C. sahafaryensis</i>	-	Multiflorae	SAHA	A978
<i>C. sakarahae</i>	-	Subterminales	SAK	A304
<i>C. tetragona</i>	-	Garcinioides	TET	A252
<i>C. tsirananae</i>	-	Subterminales	TSI	A515
<i>C. vatovavyensis</i>	-	Subterminales	VAT	A830
<i>C. vianneyi</i>	-	Multiflorae	VIA1	A20
<i>C. vianneyi</i>	-	Multiflorae	VIA2	A946



## Annexe 7 : Modèles linéaires généralisés (GLM) des traits quantitatifs en fonction des facteurs environnementaux

```
library("readxl")
library(lme4)

## Loading required package: Matrix

Annexe 7.1 : Hauteur du tronc C1

#Variable réponse = Hauteur; prédicteur = daw et altitude
H=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "Feuil4")

modeleH2=glm(hauteur~daw, data = H, family="poisson")

summary(modeleH2)

## Call:
## glm(formula = hauteur ~ daw, family = "poisson", data = H)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 5.145119  0.028242 182.18  <2e-16 ***
## daw          0.082836  0.004567  18.14  <2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 611.96  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 284.82  on 19  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleH3=glm(hauteur~altitude, data = H, family="poisson")

summary(modeleH3)

##
## Call:
## glm(formula = hauteur ~ altitude, family = "poisson", data = H)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 5.615930  0.0224476 250.183  < 2e-16 ***
## altitude    -0.0005452  0.0001951  -2.795  0.00519 **
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
```

```

##
## Null deviance: 611.96 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 604.17 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleH4=glm(hauteur~daw*altitude, data = H, family="poisson")

summary(modeleH4)

##
## Call:
## glm(formula = hauteur ~ daw * altitude, family = "poisson", data = H)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 5.094e+00 6.466e-02 78.781 < 2e-16 ***
## daw 1.196e-01 1.548e-02 7.726 1.11e-14 ***
## altitude 4.469e-05 4.985e-04 0.090 0.9286
## daw:altitude -2.842e-04 1.246e-04 -2.282 0.0225 *
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 611.96 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 257.59 on 17 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

## Annexe 7.2 : Longueur des entrenœuds

```

#Longueur EN C1
L1=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "LC1")

modeleL1a=glm(L_EN~daw, data = L1, family="poisson")

summary(modeleL1a)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 2.005248 0.151071 13.274 <2e-16 ***
## daw 0.006196 0.027026 0.229 0.819
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##

```



```

##      Null deviance: 7.4504  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 7.3979  on 19  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL1b=glm(L_EN~altitude, data = L1, family="poisson")

summary(modeleL1b)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
##              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.892665   0.141882  13.340  <2e-16 ***
## altitude     0.001450   0.001164   1.245   0.213
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 7.4504  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 5.8799  on 19  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL1c=glm(L_EN~daw*altitude, data = L1, family="poisson")

summary(modeleL1c)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
##              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.4626542  0.3879249   3.770 0.000163 ***
## daw          0.1157084  0.0926520   1.249 0.211720
## altitude     0.0045411  0.0027542   1.649 0.099189 .
## daw:altitude -0.0009075  0.0007186  -1.263 0.206644
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 7.4504  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 4.1798  on 17  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

```

#Longueur EN C2
L2=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "LC2")

summary(modeleL2a)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw, family = "poisson", data = L2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.486949   0.197409   7.532 4.99e-14 ***
## daw          -0.000256   0.035633  -0.007   0.994
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 8.7258 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 8.7257 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL2b=glm(L_EN~altitude, data = L2, family="poisson")

summary(modeleL2b)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.129281   0.203748   5.543 2.98e-08 ***
## altitude     0.003476   0.001589   2.187  0.0288 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 8.7258 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 3.7284 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL2c=glm(L_EN~daw*altitude, data = L2, family="poisson")

summary(modeleL2c)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L2)
##
## Coefficients:

```



```

##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  0.7872351  0.5379759  1.463  0.143
## daw          0.0932592  0.1279919  0.729  0.466
## altitude     0.0060142  0.0037400  1.608  0.108
## daw:altitude -0.0007492  0.0009811  -0.764  0.445
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 8.7258  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 3.1241  on 17  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

#Longueur EN C3
L3=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "LC3")

modeleL3a=glm(L_EN~daw, data = L3, family="poisson")

summary(modeleL3a)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.00012  0.23208  4.309 1.64e-05 ***
## daw          0.05973  0.03865  1.545  0.122
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 13.882  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 11.509  on 19  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL3b=glm(L_EN~altitude, data = L3, family="poisson")

summary(modeleL3b)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  0.886348  0.228903  3.872 0.000108 ***
## altitude     0.003962  0.001766  2.244 0.024863 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##

```

```

## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 13.8816 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 8.5704 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleL3c=glm(L_EN~daw*altitude, data = L3, family="poisson")

summary(modeleL3c)

##
## Call:
## glm(formula = L_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 0.189394 0.667952 0.284 0.777
## daw 0.160536 0.154300 1.040 0.298
## altitude 0.007064 0.004662 1.515 0.130
## daw:altitude -0.000828 0.001185 -0.699 0.485
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 13.8816 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 5.7625 on 17 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

## Annexe 7.3 : Diamètre des EN

```

#Diamètre EN C1
modeleD1a=glm(D_EN~daw, data = L1, family="poisson")

summary(modeleD1a)

##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ daw, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 0.58799 0.30053 1.957 0.0504 .
## daw 0.02193 0.05262 0.417 0.6768
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

```

```

##
## Null deviance: 43.115 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 42.942 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5
modeleD1b=glm(D_EN~altitude, data = L1, family="poisson")
summary(modeleD1b)

##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 1.155429 0.217528 5.312 1.09e-07 ***
## altitude -0.005718 0.002281 -2.507 0.0122 *
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 43.115 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 36.602 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5
modeleD1c=glm(D_EN~daw*altitude, data = L1, family="poisson")
summary(modeleD1c)

##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) -0.700540 0.909196 -0.771 0.4410
## daw 0.466931 0.205492 2.272 0.0231 *
## altitude 0.007245 0.006474 1.119 0.2631
## daw:altitude -0.003629 0.001597 -2.273 0.0230 *
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 43.115 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 29.432 on 17 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5

```

```
#Diamètre EN C2
```

```
modeleD2a=glm(D_EN~daw, data = L2, family="poisson")
```

```
summary(modeleD2a)
```

```
##  
## Call:  
## glm(formula = D_EN ~ daw, family = "poisson", data = L2)  
##  
## Coefficients:  
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
## (Intercept) -0.88770    0.67258  -1.320   0.187  
## daw          -0.03084    0.12679  -0.243   0.808  
##  
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)  
##  
## Null deviance: 0.61937 on 20 degrees of freedom  
## Residual deviance: 0.55971 on 19 degrees of freedom  
## AIC: Inf  
##  
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleD2b=glm(D_EN~altitude, data = L2, family="poisson")
```

```
summary(modeleD2b)
```

```
##  
## Call:  
## glm(formula = D_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L2)  
##  
## Coefficients:  
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
## (Intercept) -0.869933  0.580783  -1.498   0.134  
## altitude    -0.001762  0.005249  -0.336   0.737  
##  
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)  
##  
## Null deviance: 0.61937 on 20 degrees of freedom  
## Residual deviance: 0.50709 on 19 degrees of freedom  
## AIC: Inf  
##  
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleD2c=glm(D_EN~daw*altitude, data = L2, family="poisson")
```

```
summary(modeleD1c)
```

```
##  
## Call:
```

```
## glm(formula = D_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L1)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) -0.700540  0.909196  -0.771  0.4410
## daw          0.466931  0.205492   2.272  0.0231 *
## altitude     0.007245  0.006474   1.119  0.2631
## daw:altitude -0.003629  0.001597  -2.273  0.0230 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 43.115  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 29.432  on 17  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

```
#Diamètre EN C3
```

```
modeleD3a=glm(D_EN~daw, data = L3, family="poisson")
```

```
summary(modeleD3a)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ daw, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) -1.29391  0.82907  -1.561  0.119
## daw         -0.03581  0.15742  -0.227  0.820
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 0.47064  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance: 0.41837  on 19  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleD3b=glm(D_EN~altitude, data = L3, family="poisson")
```

```
summary(modeleD3b)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ altitude, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) -1.206116  0.693250  -1.74  0.0819 .
```

```

## altitude -0.002866 0.006510 -0.44 0.6597
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 0.47064 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 0.27664 on 19 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleD3c=glm(D_EN~daw*altitude, data = L3, family="poisson")

summary(modeleD3c)

##
## Call:
## glm(formula = D_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = L3)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) -1.1735867 1.6750267 -0.701 0.484
## daw -0.0029740 0.4248221 -0.007 0.994
## altitude -0.0018683 0.0131622 -0.142 0.887
## daw:altitude -0.0002571 0.0034777 -0.074 0.941
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 0.47064 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 0.23301 on 17 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

## Annexe 7.4 : Nombre des EN

```

#Nombre EN C1
N1=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "NC1")

modeleN1a=glm(nb_EN~daw, data = N1, family="poisson")
summary(modeleN1a)

##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw, family = "poisson", data = N1)
##
## Coefficients:
## Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 3.23360 0.07512 43.045 < 2e-16 ***
## daw 0.06753 0.01239 5.452 4.97e-08 ***

```

```
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 103.974  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance:  74.436  on 19  degrees of freedom
## AIC: 190.66
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleN1b=glm(nb_EN~altitude, data = N1, family="poisson")
summary(modeleN1b)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ altitude, family = "poisson", data = N1)
##
## Coefficients:
##      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.740643   0.057977  64.520 < 2e-16 ***
## altitude    -0.001878   0.000526  -3.571 0.000356 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 103.974  on 20  degrees of freedom
## Residual deviance:  91.268  on 19  degrees of freedom
## AIC: 207.49
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleN1c=glm(nb_EN~daw*altitude, data = N1, family="poisson")
summary(modeleN1c)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = N1)
##
## Coefficients:
##      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.6805060   0.1474265  24.965 < 2e-16 ***
## daw         -0.0002447   0.0369500  -0.007 0.994715
## altitude    -0.0048046   0.0012411  -3.871 0.000108 ***
## daw:altitude 0.0006738   0.0003089   2.181 0.029158 *
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```



```
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 103.974 on 20 degrees of freedom
## Residual deviance: 51.714 on 17 degrees of freedom
## AIC: 171.94
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

### #Nombre EN C2

```
N2=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "NC2")
N2
```

```
## # A tibble: 103 × 4
##   sp    nb_EN  daw altitude
##   <chr> <dbl> <dbl>    <dbl>
## 1 BOI     10     1     170
## 2 BOI     11     1     170
## 3 BOI     11     1     170
## 4 BOI     13     1     170
## 5 BOI     12     1     170
## 6 BOI      5     1     171
## 7 BOI      7     1     171
## 8 BOI     12     1     171
## 9 BOI     11     1     171
## 10 BOI    10     1     171
## # [i] 93 more rows
```

```
modeleN2a=glm(nb_EN~daw, data = N2, family="poisson")
summary(modeleN2a)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw, family = "poisson", data = N2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 2.310028  0.056068  41.200 < 2e-16 ***
## daw         0.048803  0.009398   5.193 2.07e-07 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 377.98 on 102 degrees of freedom
## Residual deviance: 351.15 on 101 degrees of freedom
## AIC: 791.56
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```

modeleN2b=glm(nb_EN~altitude, data = N2, family="poisson")
summary(modeleN2b)

##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ altitude, family = "poisson", data = N2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  2.7770013  0.0422447  65.736 < 2e-16 ***
## altitude    -0.0025685  0.0003971  -6.468 9.95e-11 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 377.98 on 102 degrees of freedom
## Residual deviance: 336.11 on 101 degrees of freedom
## AIC: 776.52
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

```

modeleN2c=glm(nb_EN~daw*altitude, data = N2, family="poisson")
summary(modeleN2c)

##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = N2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  2.4060719  0.1167832  20.603 < 2e-16 ***
## daw          0.0904830  0.0284585   3.179  0.00148 **
## altitude    -0.0021699  0.0009536  -2.275  0.02289 *
## daw:altitude -0.0002522  0.0002347  -1.075  0.28244
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 377.98 on 102 degrees of freedom
## Residual deviance: 296.08 on 99 degrees of freedom
## AIC: 740.49
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

```

Conclusion :

Même conclusion que la précédente sauf pour l'interaction interactif, qui est ici non significatif.

```

#Nombre EN C3
N3=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "NC3")

modeleN3a=glm(nb_EN~daw, data = N3, family="poisson")
summary(modeleN2a)

##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw, family = "poisson", data = N2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  2.310028   0.056068  41.200 < 2e-16 ***
## daw          0.048803   0.009398   5.193 2.07e-07 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 377.98  on 102  degrees of freedom
## Residual deviance: 351.15  on 101  degrees of freedom
## AIC: 791.56
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleN3b=glm(nb_EN~altitude, data = N3, family="poisson")
summary(modeleN3b)

##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ altitude, family = "poisson", data = N3)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  2.3919990  0.0513543  46.578 < 2e-16 ***
## altitude     -0.0030454  0.0004827  -6.309 2.81e-10 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##      Null deviance: 317.26  on 105  degrees of freedom
## Residual deviance: 277.43  on 104  degrees of freedom
## AIC: 682.3
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5

modeleN3c=glm(nb_EN~daw*altitude, data = N3, family="poisson")
summary(modeleN3c)

```

```
##
## Call:
## glm(formula = nb_EN ~ daw * altitude, family = "poisson", data = N3)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  1.9311543  0.1465220  13.180 < 2e-16 ***
## daw          0.1103024  0.0354901   3.108  0.00188 **
## altitude    -0.0028495  0.0011897  -2.395  0.01661 *
## daw:altitude -0.0002340  0.0002919  -0.802  0.42272
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 317.26 on 105 degrees of freedom
## Residual deviance: 228.59 on 102 degrees of freedom
## AIC: 637.47
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

## Annexe 7.5 : Surface foliaire

```
#Surface foliaire C1
S1=read_xlsx("glmer_traits.xlsx",sheet = "SC1")

modeleS1a=glm(surface_F~daw, data = S1, family="poisson")

summary(modeleS1a)

##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ daw, family = "poisson", data = S1)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.51855  0.07684  45.79 < 2e-16 ***
## daw         -0.03523  0.01194  -2.95  0.00318 **
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 93.240 on 27 degrees of freedom
## Residual deviance: 84.592 on 26 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4

modeleS1b=glm(surface_F~altitude, data = S1, family="poisson")
```

```
summary(modeleS1b)

##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ altitude, family = "poisson", data = S1)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 2.8782456  0.1106840  26.004 < 2e-16 ***
## altitude    0.0033903  0.0007931   4.275 1.92e-05 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 93.240 on 27 degrees of freedom
## Residual deviance: 73.558 on 26 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleS1c=glm(surface_F~daw*altitude, data = S1, family="poisson")
```

```
summary(modeleS1c)

##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ daw * altitude, family = "poisson",
##      data = S1)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.7556694  0.2119838  17.717 < 2e-16 ***
## daw          -0.2027263  0.0474975  -4.268 1.97e-05 ***
## altitude     -0.0022658  0.0015288  -1.482 0.138317
## daw:altitude  0.0014211  0.0003763   3.776 0.000159 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 93.240 on 27 degrees of freedom
## Residual deviance: 55.368 on 24 degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
#Surface foliaire C2
S2=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "SC2")
modeleS2a=glm(surface_F~daw, data = S2, family="poisson")
```

```
summary(modeleS2a)
```

```
##  
## Call:  
## glm(formula = surface_F ~ daw, family = "poisson", data = S2)  
##  
## Coefficients:  
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
## (Intercept) 3.842310  0.025818 148.82  <2e-16 ***  
## daw        -0.057785  0.004484 -12.89  <2e-16 ***  
## ---  
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
##  
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)  
##  
## Null deviance: 932.00  on 132  degrees of freedom  
## Residual deviance: 763.32  on 131  degrees of freedom  
## AIC: Inf  
##  
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleS2b=glm(surface_F~altitude, data = S2, family="poisson")
```

```
summary(modeleS2b)
```

```
##  
## Call:  
## glm(formula = surface_F ~ altitude, family = "poisson", data = S2)  
##  
## Coefficients:  
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
## (Intercept) 3.0852899  0.0488941  63.10  <2e-16 ***  
## altitude    0.0034353  0.0003354  10.24  <2e-16 ***  
## ---  
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
##  
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)  
##  
## Null deviance: 932.00  on 132  degrees of freedom  
## Residual deviance: 817.47  on 131  degrees of freedom  
## AIC: Inf  
##  
## Number of Fisher Scoring iterations: 5
```

```
modeleS2c=glm(surface_F~daw*altitude, data = S2, family="poisson")
```

```
summary(modeleS2c)
```

```
##  
## Call:
```

```
## glm(formula = surface_F ~ daw * altitude, family = "poisson",
##     data = S2)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  4.2539002  0.0912787  46.603 < 2e-16 ***
## daw         -0.2526181  0.0210901 -11.978 < 2e-16 ***
## altitude    -0.0032125  0.0006130  -5.241 1.6e-07 ***
## daw:altitude  0.0015742  0.0001596   9.866 < 2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##     Null deviance: 932.0  on 132  degrees of freedom
## Residual deviance: 623.8  on 129  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
#Surface foliaire C3
```

```
S3=read_xlsx("glmer traits.xlsx",sheet = "SC3")
```

```
modeleS3a=glm(surface_F~daw, data = S3, family="poisson")
```

```
summary(modeleS3a)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ daw, family = "poisson", data = S3)
##
## Coefficients:
##             Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.681407  0.026248 140.26 <2e-16 ***
## daw         -0.048543  0.004685 -10.36 <2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
##     Null deviance: 928.78  on 146  degrees of freedom
## Residual deviance: 820.42  on 145  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleS3b=glm(surface_F~altitude, data = S3, family="poisson")
```

```
summary(modeleS3b)
```



```
##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ altitude, family = "poisson", data = S3)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept) 3.0524384  0.0412188   74.05  <2e-16 ***
## altitude    0.0030669  0.0002914   10.52  <2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 928.78  on 146  degrees of freedom
## Residual deviance: 809.54  on 145  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

```
modeleS3c=glm(surface_F~daw*altitude, data = S3, family="poisson")
```

```
summary(modeleS3c)
```

```
##
## Call:
## glm(formula = surface_F ~ daw * altitude, family = "poisson",
##      data = S3)
##
## Coefficients:
##           Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)  3.833794   0.075384  50.857  <2e-16 ***
## daw         -0.191435   0.018830 -10.167  <2e-16 ***
## altitude    -0.001299   0.000521  -2.493   0.0127 *
## daw:altitude  0.001193   0.000145   8.231  <2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## (Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)
##
## Null deviance: 928.78  on 146  degrees of freedom
## Residual deviance: 673.64  on 143  degrees of freedom
## AIC: Inf
##
## Number of Fisher Scoring iterations: 4
```

# Annexe 8 : Articles et communications scientifiques effectués

## PUBLICATION 1

### PLOS ONE

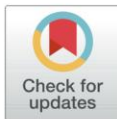
#### RESEARCH ARTICLE

## The evolutionary history of three *Baracoffea* species from western Madagascar revealed by chloroplast and nuclear genomes

Rickarlos Bezandry<sup>1,2</sup>, Mathilde Dupeyron<sup>3</sup>, Laura Natalia Gonzalez-Garcia<sup>3,4</sup>, Artemis Anest<sup>5</sup>, Perla Hamon<sup>3</sup>, Hery Lisy Tiana Ranarijaona<sup>2</sup>, Marie Elodie Vavitsara<sup>2</sup>, Sylvie Sabatier<sup>5</sup>, Romain Guyot<sup>3\*</sup>

**1** École Doctorale sur les Écosystèmes Naturels (EDEN), Mahajanga, Madagascar, **2** Faculté des Sciences de Technologie et de l'Environnement (FSTE), Université de Mahajanga, Mahajanga, Madagascar, **3** UMR DIADE, IRD, CIRAD, Université de Montpellier, Montpellier, France, **4** Systems and Computing Engineering Department, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia, **5** AMAP, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Univ Montpellier, Montpellier, France

\* Romain.guyot@ird.fr



#### OPEN ACCESS

**Citation:** Bezandry R, Dupeyron M, Gonzalez-Garcia LN, Anest A, Hamon P, Ranarijaona HLT, et al. (2024) The evolutionary history of three *Baracoffea* species from western Madagascar revealed by chloroplast and nuclear genomes. PLoS ONE 19(1): e0296362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0296362>

**Editor:** Sven Winter, University of Veterinary Medicine Vienna: Veterinarmedizinische Universität Wien, AUSTRIA

**Received:** August 21, 2023

**Accepted:** December 11, 2023

**Published:** January 11, 2024

**Copyright:** © 2024 Bezandry et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All data are available from the NCBI database (BioProject PRJNA898910, accession numbers ON101707, ON101708, and ON117418).

**Funding:** The author(s) received no specific funding for this work.

**Competing interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

#### Abstract

The wild species of the *Coffea* genus present a very wide morphological, genetic, and biochemical diversity. Wild species are recognized more resistant to diseases, pests, and environmental variations than the two species currently cultivated worldwide: *C. arabica* (Arabica) and *C. canephora* (Robusta). Consequently, wild species are now considered as a crucial resource for adapting cultivated coffee trees to climate change. Within the *Coffea* genus, 79 wild species are native to the Indian Ocean islands of Comoros, Mayotte, Mauritius, Réunion and Madagascar, out of a total of 141 taxa worldwide. Among them, a group of 9 species called "Baracoffea" are particularly atypical in their morphology and adaptation to the sandy soils of the dry deciduous forests of western Madagascar. Here, we have attempted to shed light on the evolutionary history of three Baracoffea species: *C. ambonensis*, *C. boinensis* and *C. bissettiae* by analyzing their chloroplast and nuclear genomes. We assembled the complete chloroplast genomes *de novo* and extracted 28,800 SNP (Single Nucleotide Polymorphism) markers from the nuclear genomes. These data were used for phylogenetic analysis of Baracoffea with *Coffea* species from Madagascar and Africa. Our new data support the monophyletic origin of Baracoffea within the *Coffea* of Madagascar, but also reveal a divergence with a sister clade of four species: *C. augagneurii*, *C. ratsimamangae*, *C. pervilleana* and *C. Mcphersonii* (also called *C. vohemarensis*), belonging to the Subterminal botanical series and living in dry or humid forests of northern Madagascar. Based on a bioclimatic analysis, our work suggests that Baracoffea may have diverged from a group of Malagasy *Coffea* from northern Madagascar and adapted to the specific dry climate and low rainfall of western Madagascar. The genomic data generated in the course of this work will contribute to the understanding of the adaptation mechanisms of these particularly singular species.

## PUBLICATION 2

### Evolution and organization of *Coffea* genomes

Perla Hamon<sup>1</sup>, Serge Hamon<sup>1</sup>, Mathilde Dupeyron<sup>1</sup>, Nathalie Eva Raharimalala<sup>2</sup>, **Rickarlos Bezandry**<sup>3</sup>, Emmanuel Couturon<sup>1</sup>, Dominique Crouzillat<sup>4</sup>, Sélastique Akaffou<sup>5</sup>, Romain Guyot<sup>1</sup>

#### Affiliations

<sup>1</sup> UMR DIADE, IRD, Université de Montpellier, CIRAD, BP 64501, 34394 Montpellier cedex 5, France.

<sup>2</sup> FOFIFA, BP 1444, Ambatobe, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>3</sup> École Doctorale sur les Écosystèmes Naturels (EDEN), Immeuble Dramsy, Mahajanga Be Mahajanga, 401, Madagascar

<sup>4</sup> Nestlé Centre R&D, 101 Av. Gustave Eiffel, BP 49716, 37097 Tours cedex 2, France

<sup>5</sup> Université Abobo-Adjamé, 02 BP 801, Abidjan 02, Côte d'Ivoire.

#### Summary

The genus *Coffea* has recently undergone a new delimitation of its species raising new questions about the evolutionary history of genomes and speciation mechanisms. One of the characteristics of the genus *Coffea* is the high conservation of chromosome structure and organization established by cytogenetic approaches, excluding *Coffea arabica*, the only allotetraploid species of the genus. Although this conservation has long argued for a 'single' genome for the genus, advances in analysis suggest fine-grained variation between species such as variation in genome size, number of secondary constrictions, number and physical location of rDNA loci and repetitive elements. The ongoing massive sequencing of genomes in the genus indicates the important role of transposable element activity in chromosome organization, genome size variation, and divergence processes accompanying species speciation at the genus level.

**Key words** : *Coffea*, Genomic divergence, Genome structure, Genome size, Transposable elements

**Revue** : Academic press Elsevier, **Statut** : soumis

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/365107748>

## Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de Baracoffea : Coffea boinensis, Coffea bissetiae et Coffea

Article · October 2022

CITATIONS

0

4 authors:



Rickarlos Bezandry  
Université de Mahajanga

4 PUBLICATIONS 0 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Sylvie Sabatier  
Cirad - La recherche agronomique pour le développement

85 PUBLICATIONS 713 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Romain Guyot  
Institute of Research for Development

183 PUBLICATIONS 5,042 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Marie Elodie Vavitsara  
Faculté des Sciences de Technologies et de l'Environnement Université de Mahajang...

7 PUBLICATIONS 11 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



MAGENA View project



Machine learning for transposable elements View project

All content following this page was uploaded by Rickarlos Bezandry on 04 November 2022.

The user has requested enhancement of the downloaded file.



**ARCHITECTURE ET VARIABILITE  
INTERSPECIFIQUE DE TROIS  
ESPECES DE *BARACOFFEA* : *COFFEA  
BOINENSIS*, *COFFEA BISSETIAE* ET *COFFEA  
AMBONGENSIS* DAVIS & RAKOTONAS**

BEZANDRY Rickarlos<sup>1</sup>, SABATIER Sylvie  
Annabel<sup>2</sup>, GUYOT Romain<sup>3</sup>, VAVITSARA Marie  
Elodie<sup>4</sup>

(1) Université de Mahajanga / Ecole Doctorale sur les  
Ecosystèmes Naturels (EDEN)

(2) Centre de coopération Internationale en Recherche  
Agronomique pour le Développement (CIRAD)/UMR AMAP  
(3) Institut de Recherche pour le Développement (IRD)/UMR  
DIADE

(4) Université de Mahajanga / Faculté des Sciences de  
Technologie et de l'Environnement (FSTE)

Adresse e-mail de l'intervenant : richarlos@hotmail.fr  
Numéro de téléphone du correspondant : +261326304309 /  
+261345028795

**Résumé**

Le groupe des *Baracoffea* comprend 9 espèces endémiques à feuilles caduques qui sont exclusivement présentes dans les forêts sèches de la côte Ouest de Madagascar. Elles sont particulièrement bien adaptées aux conditions xérophytiques. La déforestation et les activités anthropiques ont provoqué dans l'île une forte fragmentation de la forêt et modifié considérablement les écosystèmes forestiers naturels. En conséquence, près de 75% des espèces malgaches, en particulier *Baracoffea*, sont classées sur la liste de l'IUCN comme vulnérables, menacées ou fortement menacées de disparition. Une meilleure connaissance de ces espèces est indispensable pour faciliter leur préservation. Pourtant, ces espèces sont trop peu étudiées en dehors de leur description botanique. L'objectif de cette étude est de mettre en évidence le mode de développement et les stratégies d'adaptation à la sécheresse de trois espèces de *Baracoffea* : *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis*. Sur le terrain, la méthode d'analyse architecturale d'Edelin (1984) et de Barthélémy (1988) basé sur l'observation des critères morphologiques a été adoptée. Des mesures, comptages et pesages ont été aussi effectués au niveau des organes végétatifs et des graines de plusieurs individus par espèce afin d'identifier la variabilité interspécifique. En effet, l'unité architecturale de *Baracoffea* est composée de quatre catégories d'axe présentant une mode de croissance plus ou moins rythmique, ramification latérale et sexualité terminale portée par les rameaux courts. Des différences

significatives sont observées entre ces 3 espèces aussi bien sur les différentes catégories d'axe que sur les graines. Au stade adulte, le tronc A1 de *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis* ont des longueurs<sup>1</sup>, diamètres<sup>2</sup> et nombres<sup>3</sup> d'entrenœuds moyens respectivement de : 8.66±5.50cm, 7.47±6.57cm et 6.55±6.33cm<sup>1</sup> (p<0.001); 1.20±0.86cm, 1.45±0.80cm et 1.45±1.11cm<sup>2</sup> (p<0.005); 22±4, 48±15 et 38±7.6<sup>3</sup> (p<0.001). Par ailleurs, les masses<sup>1</sup>, les longueurs<sup>2</sup> et les largeurs<sup>3</sup> moyennes des graines de ces trois espèces correspondent respectivement de : 0.29±0.09g, 0.06±0.02g et 0.53±0.13g<sup>1</sup> (p<0.001); 14.32±1.66mm, 6.33±0.46mm et 15.70±1.37mm<sup>2</sup> (p<0.001); 10.17±0.87mm, 5.68±5.80mm et 11.35±1.19mm<sup>3</sup> (p<0.001). Les résultats obtenus comparés à l'architecture de référence du genre *Coffea* permettent de confirmer l'adaptation de *Baracoffea* par rapport au contexte climatique auquel elle a évolué par l'acquisition et modification spatiotemporelle de certains traits morphologiques.

**Mots-clés** : Caféiers sauvages xérophytiques, *Baracoffea*, Architecture, variabilité, Ankarafantsika, Antsanitia.

**Abstract**

The group of *Baracoffea* includes 9 endemic deciduous species which are exclusively present in the dry forests of the West coast of Madagascar. They are particularly well adapted to xerophytic conditions. Deforestation and anthropic activities have caused a strong fragmentation of the Malagasy forests and considerably modified the natural forest ecosystems. As a result, nearly 75% of Malagasy species, in particular *Baracoffea*, are classified on the IUCN list as vulnerable, threatened or highly endangered. A better knowledge of these species is essential to facilitate their preservation. However, these species are too little studied apart from their botanical description. The objective of this study is to highlight the development mode and adaptation strategies to drought of three species of *Baracoffea* : *C. boinensis*, *C. bissetiae* and *C. ambongensis*. In the field, the architectural analysis method of Edelin (1984) and Barthélémy (1988) based on the observation of morphological criteria was adopted. Measurements, counts and weighing were also carried out on the vegetative organs and seeds of several individuals per species in order to identify interspecific variability. Indeed, the architectural unit of *Baracoffea* is composed of four categories of axis presenting a more or less rhythmic mode of growth, lateral branching and terminal sexuality carried by the short branches. Significant differences are observed between these 3 species on

Éditeurs scientifiques

J.-P. Profizi, S. Ardila-Chauvet, C. Billot, P. Couteron,  
M. Delmas, T. M. H. Diep, P. Grandcolas, K. Kokou,  
S. Muller, A. S. Rana, H. L. T. Ranarijaona, B. Sonke

# Biodiversité des écosystèmes intertropicaux

Connaissance,  
gestion durable et valorisation



  
Éditions



# Analyse architecturale des *Baracoffea*, caféiers sauvages endémiques de la côte ouest de Madagascar

Cas de *Coffea grevei* ssp. *mahajangensis*  
Davis & Rakotonasolo (Rubiaceae)

Marie Élodie VAVITSARA

Université de Mahajanga, Madagascar

Rickarlos BEZANDRY

Université de Mahajanga, Madagascar

Sylvie Annabel SABATIER

Cirad, France

## Introduction

Madagascar est un sanctuaire de caféiers sauvages. Sur les 124 espèces de caféiers inventoriées dans le monde, 61 sont présentes à Madagascar (DAVIS, 2010, 2011 ; DAVIS *et al.*, 2006, 2011). Le genre *Coffea* est subdivisé en deux sous-genres : le sous-genre *Coffea* (à feuilles persistantes) et le sous-genre *Baracoffea* (à feuilles caduques) (BRIDSON et VERDCOURT, 1988 ; DAVIS *et al.*, 2006). Ce dernier regroupe neuf espèces endémiques xérophytiques ayant des caractéristiques morphologiques d'adaptation à la sécheresse, comme la chute des feuilles pendant la saison sèche. Le sous-genre *Baracoffea* est présent exclusivement dans les forêts sèches de la côte ouest de Madagascar (DAVIS *et al.*, 2008). Il présente ainsi un intérêt économique et botanique potentiel dans le contexte du changement climatique actuel grâce à sa capacité d'adaptation à la sécheresse. En outre les modèles de simulation intégrant l'augmentation de la température prévoient une réduction des surfaces cultivables en caféiers Arabica au cours des cinquante prochaines années (DAVIS *et al.*, 2012).





**Évolution de trois espèces de Baracoffea dans le genre Coffea, illustrant une adaptation remarquable à la sécheresse et aux températures élevées**

Rickarlos Bezandry <sup>1,4</sup>, Artemis Anest <sup>3</sup>, Perla Hamon <sup>2</sup>, Mathilde Dupeyron <sup>2</sup>, Ranarijaona Hery Lisy Tiana <sup>4</sup>, Vavitsara Marie Elodie <sup>4</sup>, Sylvie Sabatier Annabel <sup>3</sup>, Romain Guyot <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ecole Doctorale sur les Ecosystèmes Naturels (EDEN), Mahajanga, 401, <sup>2</sup>UMR DIADE, IRD, CIRAD, Université de Montpellier, BP 64501, F-34394 Montpellier cedex 5, France, <sup>3</sup> UMR AMAP, CIRAD, 34398 Montpellier Cedex 5, France, <sup>4</sup> Faculté des Sciences de Technologie et de l'Environnement (FSTE), Université de Mahajanga, BP 652, Mahajanga, MADAGASCAR.

Contacts : rickarlos@hotmail.com, +261 326304309 / +261 345528795

**Introduction**

La valeur économique mondiale du café est indéniable mais sa production est actuellement gravement menacée par le changement climatique. Comprendre la stratégie d'adaptation des espèces cultivées dans ce contexte est devenu une évidence mondiale. Des récentes études orientent les futures recherches vers les espèces sauvages apparentées qui sont naturellement plus tolérantes aux fluctuations climatiques et plus résistantes aux maladies. Le genre *Coffea* regroupe actuellement 141 taxons dont 130 espèces identifiées, lesquelles 79 d'entre elles sont natives de Madagascar et les îles avoisinantes. Et occupent une grande diversité de niches écologiques. Dans le genre *Coffea*, les espèces du groupe Baracoffea sont exclusivement présentes dans les forêts sèches décidues de la côte Ouest de Madagascar, et limités dans des sols sableux. Bien que méconnues, elles représentent un modèle intéressant pour comprendre l'adaptation des espèces à un climat sec et chaud. Dans cette étude, la disponibilité des données moléculaires sur les génomes chloroplastique et le génome nucléaire de trois espèces du groupe Baracoffea nous permet de répondre aux questions suivantes : quelle est la position phylogénétique de Baracoffea au sein du genre *Coffea* ? Existe-t-il un lien de parenté entre le Baracoffea et les *Coffea* de Madagascar ? Est-ce que l'évolution de Baracoffea est-elle liée à son environnement ? Nous avançons l'hypothèse que les espèces du groupe Baracoffea sont un clade indépendant des *Coffea* et qu'elles ont évoluées sous des contraintes différentes.

**Matériels et méthodes**

Le matériel végétal de trois espèces de Baracoffea (Figure 2) : *Coffea ambonensis* J.-F.Leroy ex A.P.Davis & Rakotonas., *C. boinensis* A.P.Davis & Rakotonas. et *C. bissettiae* A.P.Davis & Rakotonas. ont été collectés à Antsanitia et à Ankarafantsika (Parc National). Cette étude inclut également les données de position GPS des précédents travaux de Razafinarivo et al. (2012) et de Rimlinger et al. (2020). Certaines positions ont été extraites du site web Global Biodiversity Information Facility (GBIF) ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)).

L'ADN a été extrait à l'aide d'un kit Qiagen d'extraction « Dneasy Plant Mini Kit » en suivant le « Quick-Start Protocol » sur 20 mg de feuilles lyophilisées. L'ADN extrait a été séquencé via la plateforme NGS « Illumina » par la compagnie Eurofins (France).

La reconstruction du génome chloroplastique et l'identification des SNP nucléaire ont été réalisées de façon similaire au protocole de Charr et al. (2020). Les séquences obtenues ont été déposées au NCBI (accessions : ON1101707, ON1101708 et ON117418).

L'analyse et l'alignement des séquences chloroplastiques ont été faits à l'aide de RaxML version 0.9 en suivant les mêmes paramètres de Guyeux et al. (2019). La phylogénie chloroplastique a été établie en utilisant Mafft. L'espèce *Tricalysia congesta* a été utilisée comme « outgroup ».

Le contenu en ADN (ou taille de génome) a été estimé par cytométrie en flux *sensu* Razafinarivo et al. (2012). Les tailles des génomes de 35 espèces malgaches mesurées par Razafinarivo et al. (2012) ont été considérées dans cette étude.

Les données climatiques ont été extraites du WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) et du MadaClim ([www.madacim.cirad.fr](http://www.madacim.cirad.fr)) avec QGIS version 3.16.

L'analyse en composante principale (ACP) a été effectuée pour tester la variation de la taille des génomes en fonction des variables climatiques et les séries botaniques avec le logiciel R dans RStudio version 2023.6.0.421 en faisant appel aux packages suivants : 'FactoMiner', 'Factoextra', 'tidiverse' et 'car'.

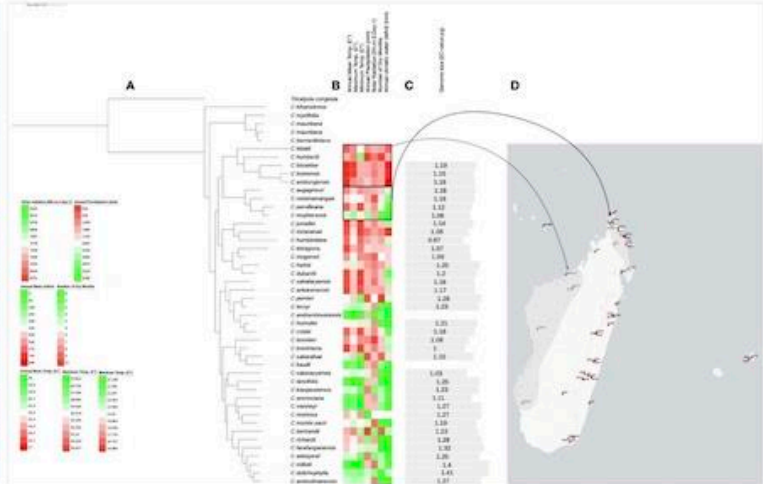


Figure 1. Phylogénie nucléaire, distribution géographique, taille du génome et données bioclimatiques des Coffea de Madagascar. A. Arbre nucléaire en maximum de vraisemblance. B. Heat map des données climatiques (température annuelle, mois le plus chaud et le plus froid, précipitations annuelles, rayonnement solaire, déficit hydrique annuel et nombre de mois secs de l'année). C. Taille des génomes 2C (pg). D. Carte de distribution géographique des espèces. Les aires de distribution de Baracoffea et du clade subterminal (Mascarocoffea) sont représentées en gris.

**Résultats et Discussion**

Nous avons assemblé le génome complet du chloroplaste et nous avons extrait également 28 000 marqueurs SNP (Single Nucleotide Polymorphism) à partir du génome nucléaire. Ces données ont été utilisées dans l'analyse phylogénétique (Fig1A). Nos résultats confirment une origine monophylétique de Baracoffea et suggère une divergence récente (il y a 7 millions d'année) avec un groupe de *Coffea* originaire du Nord de Madagascar (Série des subterminales) : *C. augagneuri*, *C. ratsimamanga*, *C. pervilleana* et *C. McPhersonii*.

Associés avec les données bioclimatiques de WorldClim, nous observons que les Baracoffea évoluent dans une zone bioclimatique typique de la Région Ouest de Madagascar (forêts sèches caducifoliées), où la température et le nombre de mois secs sont élevés, avec une précipitation qui est relativement faible (Fig1B). Mais le clade le plus proche de Baracoffea (considéré comme son clade frère) présente des variables climatiques hétérogènes et, avec un déficit hydrique annuel favorable et un nombre de mois secs plus faible (Fig1B). Ces informations suggèrent que le clade Baracoffea s'est diversifié de son clade frère par une adaptation spécifique au climat sec de l'Ouest de Madagascar, tandis que le clade du Nord a subi une adaptation contrastée.

L'analyse phylogénétique chloroplastique révèle 4 clades de chloroplastes majeures (MC1 à MC4) comme précédemment établi par Charr et al. (2020). Les génomes chloroplastiques de Baracoffea appartiennent dans le clade MC4 comprenant des espèces des Îles de l'Océan Indien, des espèces d'Afrique de l'Est et quelques espèces d'Afrique de l'Ouest (Fig3).

L'analyse en composante principale (ACP) a confirmé une corrélation statistiquement significative entre la taille des génomes et l'aridité climatique, suggérant que l'adaptation climatique a un impact sur la structure génétique comme le cas chez les palmiers (Schley et al., 2021).

**Conclusion / Perspectives**

En conclusion, nous avons démontré à travers ce travail que le groupe Baracoffea, composé de 9 espèces endémiques, a évolué pour s'adapter aux climats secs de l'Ouest de Madagascar, tandis que son clade frère s'est adapté aux climats contrastés du Nord de l'île. Dans un futur proche, les données génomiques seront utilisées pour identifier les gènes chez les Baracoffea qui sont liés à leur adaptation au climat.

**Annexes**

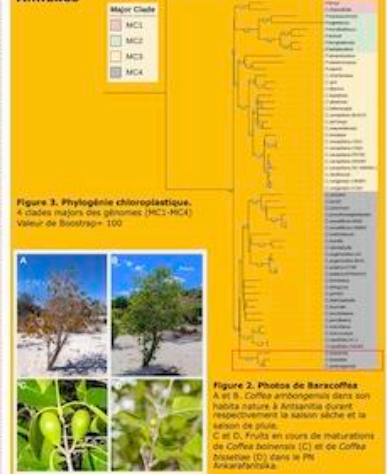


Figure 2. Photos de Baracoffea. A et B. *Coffea ambonensis* dans son habitat naturel à Antsanitia durant respectivement la saison sèche et la saison de pluie. C et D. Fruits en cours de maturation de *Coffea boinensis* (C) et de *Coffea bissettiae* (D) dans le Parc National d'Antkarafantsika.

**Bibliographies**

Chen, J.-C., Garavito, A., Guyeux, C., Crouzillat, D., Descombes, F., Fournier, C., Ly, S.N., Rahnematala, E.N., Rakotonalala, J.-J., and Stoffelen, P. 2020. Complex evolutionary history of coffees revealed by full plastid genomes and 28,800 nuclear SNP analyses, with particular emphasis on *Coffea canephora* (Robusta coffee). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **151**: 101699.

Razafinarivo, N.J., Rakotonalala, J.-J., Brown, S.C., Bourge, M., Hamon, S., de Kochko, A., Poinet, V., Dubreuil-Tranchant, C., Coubrun, E., Guyot, R., and Hamon, P. 2012. Geographical gradients in the genome size variation of wild coffee trees (*Coffea*) native to Africa and Indian Ocean islands. *Tree Genetics & Genomes* **8**(6): 1345-1358.

Rimlinger, A., Rahnematala, N., Letort, V., Rakotonalala, J.-J., Crouzillat, D., Guyot, R., Hamon, P., and Sabatier, S. 2020. Phenotypic diversity assessment within a major tea-stu collection of wild endemic coffees in Madagascar. *Annals of Botany* **126**(5): 849-863.



**SÉMINAIRE UMR AMAP CIRAD**

# AMAPHD

2 Novembre 2021



**Organisatrices :**

**Jeanne CLEMENT, Asli-Begum KACAMAK,**

**Laëtitia LEMIERE, Camille SALMON**



### 3 Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de *Baracoffea* : *Coffea boinensis*, *Coffea bissetiae* et *C. ambongensis* Davis & Rakotonasolo.

Author	Rickarlos BEZANDRY
Mail	richarlos@hotmail.fr
Supervisors	Sylvie SABATIER A., RANARJAONA H.L.T., Romain GUYOT, VAVITSARA M. Elodie.
Keywords	Caféiers sauvages xérophytiques, <i>Baracoffea</i> , Architecture, variabilité, Ankarafantsika, Antsanitia.

Le groupe des *Baracoffea* comprend 9 espèces endémiques à feuilles caduques qui sont exclusivement présentes dans les forêts sèches de la côte Ouest de Madagascar. Elles sont particulièrement bien adaptées aux conditions xérophytiques. La déforestation et les activités anthropiques ont provoqué dans l'île une forte fragmentation de la forêt et modifié considérablement les écosystèmes forestiers naturels. En conséquence, près de 75% des espèces malgaches, en particulier *Baracoffea*, sont classées sur la liste de l'IUCN comme vulnérables, menacées ou fortement menacées de disparition. Une meilleure connaissance de ces espèces est indispensable pour faciliter leur préservation. Pourtant, ces espèces sont trop peu étudiées en dehors de leur description botanique. L'objectif de cette étude est de mettre en évidence le mode de développement et les stratégies d'adaptation à la sécheresse de trois espèces de *Baracoffea* : *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis*. Sur le terrain, la méthode d'analyse architecturale de Edelin [6] et de Barthélemy [7], basée sur l'observation des critères morphologiques a été adoptée. Des mesures, comptages et pesages ont été aussi effectués au niveau des organes végétatifs et des graines de plusieurs individus par espèce afin d'identifier la variabilité inter-spécifique. En effet, l'unité architecturale de *Baracoffea* est composée de quatre catégories d'axe présentant une mode de croissance rythmique, ramification latérale et sexualité terminale portée par les rameaux courts. Des différences significatives sont observées entre ces 3 espèces aussi bien sur les différentes catégories d'axe que sur les graines. Au stade adulte, le tronc A1 de *C. boinensis*, *C. bissetiae* et *C. ambongensis* ont des longueurs<sup>1</sup>, diamètres<sup>2</sup> et nombres<sup>3</sup> d'entre-noeuds moyens respectivement de :  $8.66 \pm 5.50$ cm,  $7.46 \pm 6.57$ cm et  $6.55 \pm 6.33$ cm<sup>1</sup> ( $p < 0.001^{***}$ );  $1.20 \pm 0.80$ cm,  $1.45 \pm 0.80$ cm et  $1.45 \pm 1.11$ cm<sup>2</sup> ( $p < 0.005^{**}$ );  $22 \pm 3.96$ ,  $48 \pm 14.59$  et  $38 \pm 7.57$ <sup>3</sup> ( $p < 0.001^{***}$ ). Par ailleurs, les masses<sup>1</sup>, les longueurs<sup>2</sup> et les largeurs<sup>3</sup> moyennes des graines de ces trois espèces correspondent respectivement de :  $0.29 \pm 0.09$ g,  $0.06 \pm 0.02$ g et  $0.53 \pm 0.13$ g<sup>1</sup> ( $p < 0.001^{***}$ );  $14.32 \pm 0.11$ mm,  $6.33 \pm 0.46$ mm et  $15.70 \pm 1.37$ mm<sup>2</sup>;  $10.17 \pm 0.87$ mm,  $5.68 \pm 5.80$ mm et  $11.35 \pm 1.19$ mm<sup>3</sup> ( $p < 0.001^{***}$ ). Les résultats obtenus comparés à l'architecture de référence du genre *Coffea* permettent de confirmer l'adaptation de *Baracoffea* par rapport au contexte climatique auquel elle a évolué par l'acquisition et modification spatio-temporelle de certains traits morphologiques.



MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR  
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE DE MAHAJANGA

# ATTESTATION

Cette attestation est attribuée à

**Mr. BEZANDRY Rickaros**

Pour sa « Communication Orale » ayant comme thème  
*Architecture et variabilité interspécifique de trois espèces de Baracoffea : coffea boinensis,  
Coffea bissetiae et Coffea ambongensis Davis & Rakotonas*  
lors de la troisième édition de l'« UNIVERSITE D'ÉTÉ »

du 08 au 12 novembre 2021 au Restaurant La Promenade, Mahajanga

Fait à Mahajanga, le 11 novembre 2021

**Le Président du Comité Intérimaire**



**Pr. RASOAMANANJARA Jeanne Angelphine**

## COMMUNICATION 3

ResearchGate

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/359770053>

# Studies of the Baracoffea: Malagasy coffee trees growing on the West Coast of Madagascar S1-PO-18 5033

Poster · June 2021

DOI: 10.13140/RG.2.2.19405.31201

CITATIONS

0

READS

11

4 authors, including:



Rickarlos Bezandry  
Université de Mahajanga

4 PUBLICATIONS 0 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Romain Guyot  
Institute of Research for Development

183 PUBLICATIONS 5,042 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Above and below-ground relationships in hybrid walnut growing in agroforests along a climatic gradient View project



Project SB-2: Conservation and Use of Tropical Genetic Resources. International Center for Tropical Agriculture CIAT. View project

All content following this page was uploaded by Rickarlos Bezandry on 06 April 2022.

The user has requested enhancement of the downloaded file.





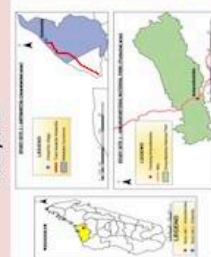
### Introduction

Currently, the whole world is facing the problem of global warming, the main cause of which is anthropogenic activity. In Madagascar, deforestation and other anthropogenic activities have caused a strong fragmentation of the forest and considerably modified natural forest ecosystems. One of the direct consequences is that nearly 75% of Malagasy coffee tree species are classified as vulnerable, threatened or highly endangered according to the list of IUCN, among these coffee tree species is the *Baracoffea* group (*Coffea* subgenus).

**Objective :** to characterize the diversity of species of the *Baracoffea* group in the western region of Madagascar in view of its IUCN status, particularly in the town of Mahajanga, and to characterize their ecological requirements in order to be able to give recommendations for its conservation.

### Materials/Methods

#### Study site



#### Biological material

Family : Rubiaceae  
Genus : *Coffea*  
Sub-genus : *Baracoffea*  
Species : *C. boainensis*(1) F. Leroy Ex A.P.Davis & Rakotonas ; *C. bissettae*(2) A.P.Davis & Rakotonas ; *C. ambongensis*(3) F. Leroy Ex A.P.Davis & Rakotonas.



#### Study Methods

An ecological study has been carried out, which includes: (i) floristic inventory; (ii) analysis of vegetation cover; (iii) numerical abundance; (iv) associated species and (v) study of the distribution of these species.

### Conclusion and Recommendation

We can also deduce that the most favorable habitat for these species is the dense deciduous semi-deciduous forest with a semi-open cover, resting on a ground of sandy nature with orange sand. The *ex-situ* collection (protected area) of these species is strongly recommended for their conservation.

### References

Christian A., Héritier M., Janvier L. and Hippolyte N., 2013. Floristic analysis and impact of soil determinism on vegetation features in forests of Kongolo Island (D.R. Congo). *Geo-Eco-Trop.* 37, 2 : 255-272.  
Davis A.P. et Rakotonasolo F. 2008. A taxonomic revision of the *baracoffea* alliance: nine remarkable *Coffea* species from western Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 158, 355-390.  
Traoré L., Sambare O., Savadogo S., Ouédraogo A. and Thiombiano A., 2020. Effets combinés des facteurs anthropiques et climatiques sur l'état des populations de trois espèces ligneuses vulnérables. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 4(5): 1763-1785.

### Results

#### Floristic list and population characteristics

Species inventoried	Ankarafantsika National Park				Antananarivo			
	C. boainensis		C. bissettae		C. bissettae		C. bissettae	
	A	B	C	D	E	A	B	C
Number of population	4	1	1	1	1	2	3	4
Number of individuals per population	8	45	36	140	165	10	23	37
Population	32	45	126	196	165	20	111	141

#### Vegetation cover



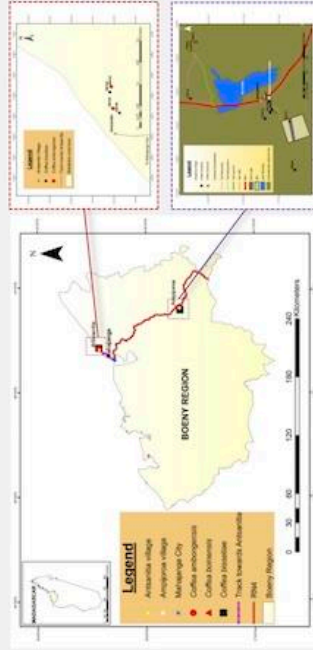
#### Numerical abundance



#### Associated species

Most associated family	Most associated genus	Most associated species
ANNONACEAE (25,95%)	Xylocarp (12,98%)	Xylocarp sp. (12,98%)
FABACEAE (10,70%)	Ferula (5,34%)	Dalbergia graveata (8,40%)
RUBIACEAE (16,03%)	Dalbergia (8,40%)	Styphelia venecolosa (5,34%)
	Grewia (5,34%)	Grewia sp. (5,34%)
	Mussaenda (9,16%)	Mussaenda arcuata (9,16%)

### Distribution map of *Baracoffea* in the Boeny region, Mahajanga



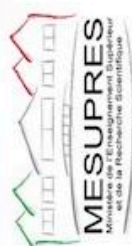
### Discussion

In total, three species of *Baracoffea* were inventoried in Ankarafantsika and Antsantitika, Boeny region. This correspond to the results obtained by Davis and al., 2008, by performing a taxonomic revision on *Baracoffea*.  
Specific dominance is higher in protected areas compared to unprotected areas. The most evident explanation is related to the nature of the substrate (Christian and al., 2013; Casper and Jackson, 1997; Blancaneux, 1973) between these two localities and the importance of protected areas in the conservation of vulnerable or threatened species (Ganssounré, 2018 ; Traoré et al., 2020)



MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR  
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE DE MAHAJANGA



# ATTESTATION

*Cette attestation est attribuée à*

**M. BEZANDRY Rickarlos**

*Pour sa "Communication Orale" lors de la deuxième édition « UNIVERSITE D'ETE 2020 »  
du 17 au 21 novembre 2020 à L'Ecole de Tourisme, Campus Universitaire Ambondrona*

*Fait à Mahajanga, le 17 novembre 2020*





## Annexe 9 : Expérience d'enseignement

### Monitorat

Enseignant vacataire (assistant) au sein de la FSTE, mention SVE et parcours Biodiversité et Conservation, de l'Université de Mahajanga depuis l'année universitaire 2019-2020 jusqu'à ce jour :

- Élément constitutif 1 (niveau : Master 2) : Architecture, morphologie et développement des plantes (ET : 11H ; TD : 4h ; EP : 8H) ;
- Élément constitutif 2 (niveau : Licence 3) : Ethnoécologie et Développement durable (EP : 8H) ;
- Élément constitutif 3 (niveau : Licence 2) : Végétation tropicale et Végétation littorale (ED : 4H ; EP : 8h).

### Formation



# Architecture and evolution of three species of *Coffea* genus (*Baracoffea* group), illustrating a remarkable adaptation to the dry and hot climate of northwest Madagascar

**BEZANDRY Rickarlos**

E-mail : richarlos@hotmail.fr

Tel : (+261) 326304309 ou 345028795

---

## ABSTRACT

Madagascar is currently home to 65 of the 130 *Coffea* species described in the Rubiaceae family, occupying highly diverse types of ecoregion. The *Baracoffea* group, composed of 9 endemic species, is exclusively present in the dry deciduous forest of the western regions of Madagascar. Although little known, these species represent a good model to characterise the evolutionary mechanisms involved in the adaptation of coffee trees to dry and hot climates, despite the fact that they are seriously threatened in their natural habitat. The objectives of this study are to characterise the architecture (in two study sites : the Ankarafantsika National Park and the Antsanitia forest) and to understand the molecular evolution of *Baracoffea* group, in relation to their environment and morphology, via the architectural and phylogenomic approaches, respectively. The results obtained revealed intra- and inter-specific architectural variability for all the traits analysed. Like the other species in the genus, the three species analysed follow the Roux architectural model, although their specific expression is atypical for coffee plants. In relation to their environment and compared to *Mascarocoffea* species, these three species have adopted a new growth strategy based on drought avoidance, growth rhythmicity, a new axis with defined growth, and terminal sexuality. Chloroplastic and nuclear phylogenetic analyses confirm a monophyletic origin for *Baracoffea* and suggest a divergence with a *Coffea* group originating in northern Madagascar (Subterminales series) 7 millions years ago. Combined with the climatic data, our results suggest that the *Baracoffea* species have adapted to the hot and dry climate of the dry forests of western Madagascar, while the northern species have adapted to a contrasting climate. These results highlight the value of wild relatives of cultivated plants whose production is threatened by climate change.

**Keywords** : *Baracoffea*, architecture, evolution, chloroplastic and nuclear phylogeny, adaptation

---

Number of pages : 140

Number of pictures : 21

Number of annexes : 9

Number of figure

Number of tables : 16

Number of references : 313

and map : 47

---

**Thesis director** : Full Professor RANARIJAONA Hery Lisy Tiana

**Thesis co-director** : Professor Romain GUYOT

**Co-supervisors** : Doctor VAVITSARA Marie Élodie and Doctor Artémis ANEST

# Architecture et évolution de trois espèces du genre *Coffea* (groupe *Baracoffea*), illustrant une adaptation remarquable au climat sec et chaud du Nord-Ouest de Madagascar

**BEZANDRY Rickarlos**

E-mail : richarlos@hotmail.fr

Tél : (+261) 326304309 ou 345028795

---

## RÉSUMÉ

Madagascar abrite actuellement 65 des 130 espèces de *Coffea* décrites dans la famille des Rubiaceae, occupant des types d'écorégions très diversifiés. Le groupe *Baracoffea*, composé de 9 espèces endémiques, est exclusivement présent dans la forêt sèche décidue des régions Ouest de Madagascar. Bien que méconnues, ces espèces représentent un bon modèle pour caractériser les mécanismes évolutifs impliqués dans l'adaptation des caféiers aux climats secs et chauds, malgré qu'elles soient gravement menacées dans leur habitat naturel. La présente étude a pour objectif de caractériser l'architecture (dans deux sites d'études : le Parc Nation d'Ankarafantsika et la forêt d'Antsanitia) et de comprendre l'évolution moléculaire du groupe *Baracoffea*, en relation avec leur environnement et leur morphologie, via l'approche architecturale et phylogénomique, respectivement. Les résultats obtenus ont montré une variabilité architecturale intra- et interspécifique sur l'ensemble des traits analysés. Comme les autres espèces du genre, les trois espèces analysées suivent le modèle architectural de Roux, bien que leur expression spécifique soit atypique pour les caféiers. En relation avec leur environnement et par rapport aux espèces de *Mascarocoffea*, ces trois espèces ont adopté une nouvelle stratégie de croissance basée sur l'évitement de la sécheresse, la rythmicité de la croissance, un nouvel axe avec une croissance définie et une sexualité terminale. Les analyses chloroplastiques et nucléaires confirment une origine monophylétique des *Baracoffea* et suggèrent une divergence avec un groupe de *Coffea* originaire du Nord de Madagascar (Série des subterminales), il y a 7 millions d'années. Associées aux données climatiques, nos résultats évoquent que les *Baracoffea* se sont adaptées au climat chaud et sec des forêts sèches de l'Ouest de Madagascar tandis que les espèces du Nord se sont adaptées à un climat contrasté. Ces résultats mettent en lumière la valeur des espèces sauvages apparentées aux plantes cultivées dont la production est menacée par le changement climatique.

**Mots-clés :** *Baracoffea*, architecture, évolution, phylogénie chloroplastique et nucléaire, adaptation

---

Nombre de pages : 140	Nombre de photos : 21	Nombre d'annexes : 9
Nombre de figures et cartes : 47	Nombre de tableaux : 16	Nombre de références : 313

---

**Directeur de thèse :** Professeur Titulaire RANARIJAONA Hery Lisy Tiana

**Co-directeur de thèse :** Professeur Romain GUYOT

**Co-encadrants :** Docteur VAVITSARA Marie Élodie et Docteur Artémis ANES