

BIOGEOGRAPHIE : QUELQUES GRANDS FAITS RELATIFS A LA FLORE ANGIOSPERMIENNE MALGACHE

Jean-François LEROY

*Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris,
FRANCE*

ABSTRACT.- Three genera of exceptional scientific interest were selected to exemplify the biogeographical importance of Madagascar: *Takhtajania* (Winteraceae), *Ascarina* (Chloranthaceae) and *Coffea* (Rubiaceae). The first two are the sole known survivors of phyletic lines that are known to have existed in the Africa-Madagascar area as early as the Aptian (Early Cretaceous). The modern isolation of these lines in Madagascar supports the hypothesis that they were subjected to severe extinction during the Tertiary. The third genus, which contains numerous Malagasy species, all endemic, has been represented there since the Early Tertiary by two subgenera (*Coffea* and *Baracoffea*), both of which are native to East Africa (Kenya *s.l.*).

KEY-WORDS.- Winteraceae, Chloranthaceae, Rubiaceae, Angiosperms, Biogeography, Madagascar

RESUME.- Trois genres, qui présentent un intérêt scientifique exceptionnel, ont été retenus pour témoigner de l'importance biogéographique de Madagascar: *Takhtajania* (Winteraceae), *Ascarina* (Chloranthaceae) et *Coffea* (Rubiaceae). Les deux premiers sont les uniques survivants connus de lignées phylétiques dont on a montré qu'elles existaient dans l'aire africano-malgache dès l'Aptien (Crétacé inférieur). Le fait de l'isolement actuel de ces lignées dans cette aire, appuie l'hypothèse selon laquelle celle-ci fut l'objet d'une extinction biotique très sévère pendant le Tertiaire. Le troisième genre, qui comprend de nombreuses espèces malgaches, toutes endémiques, est représenté à Madagascar depuis le commencement du Tertiaire par deux de ses sous-genres (*Coffea* et *Baracoffea*), les deux sont natifs de l'Afrique de l'Est (Kenya *s.l.*)

MOTS-CLES.- Winteraceae, Chloranthaceae, Rubiaceae, Angiospermes, Biogéographie, Madagascar

INTRODUCTION

Compte tenu des travaux d'approfondissement qui ont été faits depuis les publications classiques mais générales des fondateurs de la biogéographie malgache des plantes vasculaires, notamment PERRIER DE LA BATHIE (1936) et HUMBERT (1959), il m'a semblé indiqué de traiter seulement de quelques cas particuliers de recherches (auxquelles je me suis trouvé associé) qui ont abouti récemment à des résultats biologiques et biogéographiques d'intérêt exceptionnel ; de traiter aussi, de l'histoire de ces recherches. Les exemples retenus ont valeur normative et montrent que, dans certaines occasions particulièrement favorables, où le hasard a d'ailleurs sa place, des progrès imprévisibles peuvent être accomplis.

Cet exposé sera divisé en deux parties, selon qu'elles concernent 1) l'origine géographique et temporelle des éléments angiospermiens les plus anciens, au Crétacé inférieur, 2) l'histoire biogéographique des éléments postcrétacés. Au total trois genres seront présentés, mais qui devraient être en quelque sorte des « vedettes », bien que présentement peu connues, de la flore malgache. Dans la première partie ce seront : *Takhtajania* Baranova & Leroy (Wintéracées) et le genre *Ascarina* J.R. & G. Foster (Chloranthacées), dans la deuxième, le genre *Coffea* (Rubiacées).

I - TAKHTAJANIA

Première étape (dans la marche des connaissances)

En 1909, PERRIER DE LA BATHIE, récolta dans le Manongarivo (un éperon sud-ouest du Tsaratanana) vers 1700 m d'altitude, quelques exemplaires d'un petit arbre à feuilles persistantes qui n'était autre qu'un représentant des Wintéracées, famille australe extrêmement primitive (classée souvent, notamment par TAKHTAJAN et CRONQUIST, à l'origine de l'arbre généalogique des Plantes à fleurs) et considérée jusqu'alors comme faisant totalement défaut dans l'aire africano-malgache. PERRIER nota dans son journal, puis GHESQUIERE sur l'herbier, que ce devait être une Magnoliace, mais HUMBERT alla plus loin et précisa « Wintéracée. *Bubbia* ? *Drimys* ? ». Bizarrement les choses en restèrent là. Dès 1948, je m'intéressai moi-même beaucoup à cette Wintéracée qui dans mes archives, par la suite, porte le nom de *Bubbiopsis*. Elle fut finalement décrite selon les règles, et son statut établi, par CAPURON (1963) sous le nom de *Bubbia perrieri*, Wintéracée à fleurs « unilocellées ».

Cette première étape de la connaissance de cette plante laissait les botanistes quelque peu surpris ou indifférents. HUMBERT (1965) dans la carte de Madagascar la passe sous silence, de même que KOECHLIN *et al.* (1974) dans leur important ouvrage sur la végétation de Madagascar. CAPURON (1963), selon son habitude se montre d'une extrême prudence et se contente de voir en cette plante un genre connu de Wintéracée, ancien certes puisque la famille l'est, ce qu'atteste aussi son isolement. La même année, il décrivait comme *Macadamia*, genre connu de Protéacée du Pacifique, un genre malgache de cette famille notoirement endémique et d'un immense intérêt biogéographique (genre *Malagasia* Johnson & Briggs).

Deuxième étape

En 1972, Margarita BARANOVA, signale la singularité des stomates de ce *Bubbia* (ils sont anomocytiques au sein d'une famille à stomates paracytiques) et appelle à une révision taxonomique. Cette observation est confirmée par BONGERS (1973) l'année suivante. En 1976, je découvre que l'ovaire n'est pas du modèle des Polycarpiques : il est bien uniloculaire comme décrit, mais bicarpellé, en un mot paracarpique. Ce résultat fut publié dans la revue Science (LEROY, 1977). Mon analyse fut confirmée et même remarquablement améliorée quant à la symétrie ovarienne par VINK (1978), spécialiste de

la famille, alors que je créai le genre nouveau *Takhtajania*, représentant unique de la sous-famille des Takhtajanoïdées, (LEROY, 1978a).

Dès lors on pouvait esquisser quelques grands traits de taxogenèse et de biogéographie. Il s'agissait d'un saut capital dans l'évolution, indice très probable d'un processus s'étant déroulé à partir d'un élément autochtone pouvant être très ancien. La paracarpie accidentelle observée dans un petit pourcentage de gynécées chez un autre genre néo-zélandais de la famille, *Pseudowintera* (TUCKER & SAMPSON, 1979) devait être interprétée comme annonçant le franchissement du seuil survenu à Madagascar. Le type paracarpique d'ovaire chez *Takhtajania*, associé à l'ébauche d'un style et couronné de deux stigmates chez l'unique représentant de la famille dans l'aire africano-malgache, frappa beaucoup les spécialistes et déclencha même quelque polémique (TUCKER & SAMPSON, 1979; CRONQUIST, 1981). Aujourd'hui l'accord est unanime (VINK, 1988)¹. Sur le plan biogéographique l'énigme demeure cependant. En 1978 j'émettais l'hypothèse que la plante malgache, totalement isolée géographiquement et morphologiquement, semblait porter témoignage que Madagascar faisait partie de ce qui dut être le berceau des Angiospermes. Mais quand et comment y avait pris naissance la Wintéracée ancestrale? Certes nous avons affaire à une famille australe, typiquement gondwanienne, mais quel sens donner au vide africain?

Troisième étape

En 1983, James W. WALKER *et al.*, montrent avec illustrations magnifiques à l'appui, que des pollens de Wintéracées existaient déjà à l'Aptien-Albien en Israël. L'existence de pollens wintéracéens (de type *Drimys* et *Zygogynum*) était reconnue également dans le Miocène d'Afrique du Sud (COETZEE & MÜLLER, 1984) et dans le Barrémien-Aptien du Gabon (DOYLE *et al.*, 1990). Entre 1973 et 1979 on avait mis au jour des pollens de type *Drimys* du Maestrichtien en Australie et Nouvelle-Zélande; d'autres encore de type *Drimys* ou *Pseudowintera* de l'Eocène des mêmes régions. Comme pour d'autres groupes aussi primitifs, la palynologie nous fournit donc, une documentation de premier ordre sur l'aire occupée par la famille depuis le Crétacé inférieur. Le vide africain prend ainsi les traits d'une phase dans l'évolution du territoire, la Gondawanie, où la famille a pris naissance, *Takhtajania* en devenant un témoin survivant, peut-être le seul de la famille, dans le refuge malgache.

Les Magnoliales et Madagascar

La paracarpie dans les Magnoliales est présente exclusivement (Wintéracées, Annonacées) ou partiellement (Canellacées) dans l'aire africano-malgache.

¹ Le manque de matériel n'ayant pas permis d'étudier l'ontogenèse du gynécée on ne peut écarter *a priori* l'hypothèse peu probable d'une subdivision secondaire à partir d'un carpel terminal du type de *Pseudowintera* ou *Drimys*, le berceau des Angiospermes. Mais quand et comment y avait pris naissance la Wintéracée ancestrale? Certes nous avons affaire à une famille australe, typiquement gondwanienne, mais quel sens donner au vide africain?

On peut penser que la paracarpie très originale des Canellacées (DEROIN & LEROY, 1993), du fait de sa généralisation dans la famille (laquelle compte 1 genre endémique à Madagascar, *Cinnamosma* Baill., 1 genre endémique en Afrique du Sud, *Warburgia* Engl., 3 genres néotropicaux) était réalisée avant le démembrement gondwanien. Il serait invraisemblable que la paracarpie familiale généralisée soit née par variation parallèle des deux côtés de l'Atlantique. Elle est en tout cas exclusivement gondwanienne, et génétiquement parallèle dans les trois familles.

L'émergence d'un tel phénomène, dans un ensemble organique taxonomiquement bien homogène de trois composantes (Wintéracées, Annonacées, Canellacées), bloc dont l'existence aptienne est attestée, et dans une aire commune, amène à se demander s'il n'y aurait pas un certain rapport entre l'ancienneté du bloc en cause et les chances d'invention du grand caractère « surévolué » qu'est la paracarpie (assimilable à une synapomorphie).

L'étude des trois familles en cause (auxquelles on pourrait joindre, notamment, celle des Myristicacées (ARMSTRONG & WILSON, 1978), famille non paracarpique, mais à gynécée monomère, donc uniloculaire dont presque 50 % des genres sont africano-malgaches) appuie fortement l'hypothèse de l'origine gondwanienne des Angiospermes, appui apporté par ailleurs par d'autres familles (Monimiacées, Hernandiacees, Ménispermacées).

II - LE CAS D'*ASCARINA*

La découverte d'*Ascarina* (Chloranthacées) à Madagascar eut lieu en 1950, au cours de l'exploration du Massif du Marojejy (au Sud-Est du Tsaratanana) par HUMBERT, COURS-DARNE et CAPURON et publiée en 1955. C'était une découverte aussi surprenante que celle de *Takhtajania*.

Présentation de la famille

Les Chloranthacées (\pm 70 espèces) sont composées de 4 genres groupés morphologiquement en 2 parties : d'un côté *Chloranthus* (\pm 20 espèces, Asie E et S, Nouvelle-Guinée), *Sarcandra* (2 espèces, Indes, Ceylan, Sonde, Nouvelle-Guinée) ; de l'autre côté *Ascarina* (\pm 12 espèces, Madagascar, Insulinde, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Guinée), *Hedyosmum* (\pm 35 espèces, Mexique, Pérou, Brésil, Antilles ; 1 espèce dans le S.-E. asiatique).

Le genre *Ascarina*

C'est certainement le plus primitif des 4 genres : plante arborescente à fleurs nues, 0 à 1-2 ou (espèce malgache) 3-5 étamines, bractées, avec ou sans bractéoles. L'espèce malgache a un pollen subsphérique, hétéropolaire, anasulqué de + 20 μ m. C'est un petit arbre de 10-12 m, des plus archaïques, en particulier par ses fleurs 0-3-5-staminées. On peut la considérer comme une dicotylédone archaïque de la flore angiospermiennne actuelle. L'*Ascarina* malgache, particulièrement *A. coursii* (Humbert et Capuron) Leroy et Jérémie sect. *Madascarina* (= *Ascariopsis coursii*) (LEROY & JEREMIE, 1980) fut

collecté à plusieurs reprises, vers 1800 m d'altitude, dans une « sylvie à lichens » (forêt dense sclérophylle de montagne). HUMBERT et CAPURON (1955) ont écrit sur cet *Ascarina*, avec une remarquable prescience, mais sans pouvoir faire état d'argument précis : « Le nouveau genre fait assurément partie du plus ancien élément floristique de Madagascar ; c'est un des survivants de la flore crétacée ayant persisté, avec d'autres genres non moins archaïques (diverses Monimiacées, deux Protéacées, etc.) dans la région orientale de l'île, la plus anciennement émergée (depuis le Dévonien). Il n'a aucun moyen de dissémination par voie aérienne ou maritime ».

Palynologie : 1981 et la revue de MÜLLER

Dès 1958, COUPER décrivait un pollen du Wealdien (= Barrémien) d'Angleterre sous le nom de *Clavatipollenites hughesi*, qui allait devenir le plus célèbre des pollens (c'est dans le Wealdien franco-belge qu'ont été trouvés les éléments du fameux reptile *Iguanodon*). En 1960, le même auteur, ayant découvert un pollen d'*Ascarina* dans l'Oligocène de Nouvelle-Zélande, suggère une ressemblance avec *Clavatipollenites* (COUPER, 1960). Dès 1967, KUPRIANOVA n'hésite pas : *Clavatipollenites* et le pollen d'*Ascarina* sont congénères, vue qui cependant ne sera pas admise d'emblée.

En 1981, paraît la revue des pollens fossiles connus de MÜLLER qui par prudence, désigne les pollens du Crétacé par les termes de « complexe *Clavatipollenites-Ascarina* » et montre qu'il y a continuité des archives naturelles dans l'espace et dans le temps depuis l'Aptien jusqu'à aujourd'hui.

D'après MÜLLER, le *Clavatipollenites*, s'il n'est pas un *Ascarina* ancestral, serait en tout cas une Chloranthacée ou un élément-souche de la famille. De toute façon, l'ancêtre de la famille a dû être un *Ascarinoïde*.

Le tableau de MÜLLER montre que le complexe est présent dans l'Aptien-Albien d'Afrique Centrale et d'Amérique du Sud; depuis l'Aptien jusqu'au Cénomani en Amérique du Nord et du Centre, et en Europe ; de l'Aptien à l'Eocène en Australie (d'où le genre est aujourd'hui absent). Le pollen d'*Ascarina* est rapporté depuis le Maestrichtien jusqu'à aujourd'hui en Nouvelle-Zélande, où vivent encore 2 espèces.

Finalement, en 1985, FRIIS *et al.* ont décrit des androcées fossiles déterminés comme *Chloranthus*, avec pollen *in situ* du Crétacé Inférieur de l'Est d'Amérique du Nord et du Crétacé Supérieur de Suède. Et ces auteurs concluent : « Les documents fossiles accumulés suggèrent que les fleurs de type *Magnolia* furent probablement précédées par des fleurs de types floraux plus petits et plus simples, certains étant peut-être apparentés aux Chloranthacées ».

Depuis longtemps déjà quelques auteurs (A.D.J. MEEUSE, 1972; BURGER, 1977) ont pensé de même. J'ai soutenu moi-même cette vue dès 1981 et 1982 ; je l'ai confirmée et développée en 1987 et 1993.

Il n'est pas surprenant que l'un des genres, *Hedyosmum*, issu d'un ancêtre ascarinoïde gondwanien soit encore largement présent dans l'aire néotropicale. Mais la présence d'une espèce dans le Sud-Est asiatique (*H. arborescens*) pose un problème. On sait que l'*Ascarina* a été répandu sur une aire immense, laquelle est aujourd'hui très réduite. La famille est en voie d'extinction : d'où les énormes disjonctions d'aire.

L'aire actuelle est tout-à-fait comparable en tant que telle (bien qu'à des niveaux de différenciation différents) à celle des Wintéracées, présente aussi par un sous-genre dans les Néotropiques et par un genre de niveau de sous-famille à Madagascar.

La connaissance des étapes aréologiques d'*Ascarina* depuis l'Aptien, notamment en Afrique Centrale, permet de soutenir avec force l'hypothèse de l'origine gondwanienne des Chloranthales, l'espèce malgache descendant d'une souche parfaitement autochtone.

La présence de pollens fossiles d'*Ascarina* datant de l'Oligocène (± 40 millions d'années) dans les carottages profonds effectués au niveau du 90e méridien entre l'Australie et Madagascar est aussi de grand intérêt. Cet endroit fut en effet une escale (alors émergée) au cours du Tertiaire entre l'Afrique et l'Australasie comme l'ont admis AXELROD et RAVEN (1978), mais dans le cas d'*Ascarina*, la présence de *Clavatipollenites* en Afrique Centrale à l'Aptien montre que selon toute probabilité, nous sommes ici, comme avec le *Takhtajania* au-delà de la notion d'escale oligocène, et sans nier cette dernière, en plein Crétacé Inférieur.

Hypothèse de phylogénèse

CRONQUIST (1981) classe les Chloranthacées à côté de l'ensemble très naturel Saururacées-Pipéracées, dans l'ordre des Pipérales, au sein des Magnoliides. Ces familles ont certainement quelque apparentement. Leurs pollens, de type anasulqué ou dérivé, ne sont pas essentiellement différents entre eux. *Saururus* est un type archaïque, à fleurs nues, hypogynes, polycarpiques, à inflorescence racémiforme monocotylédoïde, tout à fait singulière. De ce type descendent les types saururacéens évolués à inflorescence pseudanthiale. J'ai tenté de démontrer ailleurs (1993) par référence au genre *Nymphaea* que la fleur magnoliide (celle du *Takhtajania* en est une) s'était constituée phylogénétiquement par transmutation globale d'une inflorescence de petites fleurs nues représentée aujourd'hui par le modèle *Houttuynia*, genre descendant du *Saururus*.

Si cette théorie nouvelle est acceptée et développée, la preuve sera apportée du rôle joué par les Pipérales et Chloranthales dans les phases initiales de l'évolution des Angiospermes. La référence aux Magnoliales périnthées comme extra-groupe, en cladistique, perdrait tout son sens.

III - LE CAS DE *COFFEA*

Les espèces de *Coffea* (Rubiaceées) sont extrêmement nombreuses dans la Grande Ile et îles satallites : de l'ordre d'une quarantaine d'espèces sur environ 70 que compte le genre. Cette surabondance d'espèces dans un genre se retrouve à Madagascar dans nombre de cas, et peut donc faire l'objet - sous réserve de bien définir tous les paramètres - d'une certaine généralisation en tant que phénomène.

Le sous-genre *Baracoffea*

Dès mes premiers travaux sur les Caféiers malgaches (LEROY, 1961) je fus frappé par l'existence d'une espèce particulière : *Coffea humbertii*, à fleur typique du genre,

mais de port buissonnant, caducifoliée, à inflorescence généralement uniflore, écalyculée, terminale, à développement sympodial. Par ailleurs, elle était propre aux forêts sèches du Sud-Ouest.

Une autre espèce, à développement sympodial, *Coffea grevei* Drake ex Chevalier, habitait les mêmes régions subarides un peu plus au Nord (Ambongo, Morondava). CHEVALIER (1938) l'avait rattachée à une section d'espèces considérées alors comme strictement asiatiques, définies par des fleurs à étamines et styles inclus, et à développement sympodial.

En 1961, je proposai de créer la section *Baracoffea* (*Coffea* du pays des Bara), section élevée au rang de sous-genre, pour y inclure *Coffea humbertii*, puis *C. grevei* (LEROY, 1980). Les deux espèces sont étroitement apparentées et reliées de très près à plusieurs autres de la même aire, l'ensemble constituant ce que j'ai appelé le « complexe du *C. grevei* ».

Jusqu'en 1982, je fus incapable de montrer quelque rapport que ce soit entre ce complexe et la multitude des autres espèces.

***Baracoffea* en Somalie-Kenya**

En 1979, Diane BRIDSON, met en évidence l'existence au Kenya et en Somalie d'un *Coffea* singulier qui, successivement, avait été décrit par CHIOVENDA sous deux noms : *Paolia jasminoides*, genre supposé nouveau de Rubiacée (1916) et *Plectronia rhamnifolia* (1932) et sous le nom de *Canthium rhamnifolium* (Chiov.) Cufodontis (1965). Notre collègue anglaise le nomme *Coffea paolia* (1979) puis, tout-à-fait justement, *C. rhamnifolia* (Chiov.) Bridson (1983).

1982 : énigme résolue

En 1982 j'avais pu constater qu'il s'agissait d'un représentant africain du sous-genre *Baracoffea*, ce qui marquait une étape importante dans la connaissance des *Coffea*.

En effet, le *Baracoffea* malgache qui, par son isolement écologico- géographico-morphologique semblait phylogénétiquement inexplicable, se trouvait soudainement rattaché à une lignée africaine, et en dehors de tout rapport direct avec les espèces asiatiques qui constituent une lignée à part (LEROY, 1980, 1981), le genre *Psilanthus*, issu aussi d'une souche africaine caractérisée par les étamines et le style inclus, mais lignée comportant deux branches : l'une africaine, monopodiale, la plus évoluée, l'autre africano-asiatique (jusqu'en Nouvelle-Guinée), sympodiale (comme le *Baracoffea*). Le genre *Coffea sensu stricto* devenait ainsi un genre endémique de l'aire africano-malgache. Le principe de cette classification a été adopté par les spécialistes des Rubiacées (BRIDSON & VERDCOURT, 1988).

Le complexe éco-biotique de part et d'autre du canal de Mozambique

Il est extrêmement remarquable que les milieux dans lesquels vivent les *Coffea* subg. *Baracoffea*, de part et d'autre du canal de Mozambique soient tout à fait comparables. En Afrique, *C. rhamnifolia* se trouve dans le « bush » subaride de la plaine côtière à l'Est du Lac Rodolphe, dans les formations à *Commiphora* (Burséracées) et *Acacia* (Mimosacées), où la moyenne pluviométrique est de 400 mm ; steppes arborées ou de type sahélien qui avoisinent l'Equateur, en bordure de l'Océan Indien (Domaine somalo-kenyan d'AUBREVILLE, 1975). L'espèce se rencontre en compagnie d'Euphorbiacées (*Euphorbia* sp., *Jatropha precox*), de *Sesamothammus* (Pédaliacées). L'adaptation de la plante à son très sévère milieu est telle qu'on peut parler de « complexe éco-biotique ».

Or ce complexe se retrouve, presque identique, de l'autre côté du canal, *Coffea grevei* et ses satellites tenant la place du *C. rhamnifolia*, complètement isolés aussi dans un « bush » à *Commiphora*, parmi les Euphorbes aphylls, les *Dahlbergia* (Papilionacées) où la pluviosité descend à 300 mm, et où la durée de la saison sèche peut atteindre et dépasser 8-9 mois. Ce complexe se présente comme coupé en deux par le canal que j'ai qualifié, en 1982, de « faille biologique ».

Origine du *Coffea* subg. *Baracoffea*

D'après les géologues et paléogéographes, d'importants changements géoclimatiques se manifestèrent en Afrique à l'Oligo-Miocène, période active du volcanisme et de la formation du Rift en Afrique de l'Est. Il y eut régression rapide de la grande forêt dense humide et le milieu subaride s'installa des deux côtés du canal. On peut donc penser que c'est en rapport avec ces changements géo-climatiques qu'émerge le *Baracoffea* à feuilles caduques. C'est à la fin de cette époque, au Miocène, que par soudure des plaques africaine et asiatique, la Téthys est pour la première fois interrompue : le passage en Asie du *Psilanthus* pourrait être en rapport avec cet événement. On a par ailleurs de nombreuses raisons de penser que le centre de diversification, peut-être même d'origine, du genre *Coffea* a été l'aire kenyane. Le *Baracoffea*, avec son mode de développement sympodial, semble bien être un survivant des ancêtres du *Coffea* subg. *Coffea*, ancêtres qui auraient été sympodiaux, hygrophiles, à feuilles persistantes, habitant la grande forêt tropicale au Paléocène. Le mode sympodial se retrouve chez *Psilanthus* subg. *Afrocoffea*, sous-genre africano-asiatique, et aussi, mais à l'état accidentel, chez *Psilanthus* subg. *Psilanthus*, sous-genre strictement africain. Chez les ancêtres du *Coffea* et du *Psilanthus* les fleurs devaient être longistylées, à étamines exsertes.

Le *Baracoffea*, moins spécialisé dans son développement que les autres espèces de *Coffea*, puisque les inflorescences y sont terminales, a su cependant s'adapter aux milieux xériques ; comme le *Psilanthus* en Asie, il a fait montre à Madagascar d'une certaine activité de spéciation.

Le genre *Coffea* subg. *Coffea*

Les espèces de ce sous-genre, plus ou moins bien caractérisées, sont foisonnantes à Madagascar, et globalement forment un tout relativement homogène. Elles seraient en rapport étroit de parenté avec celles de l'Afrique orientale, thèse qui est évidente en ce qui concerne le sous-genre *Baracoffea*, mais aussi les autres espèces. On distingue cependant, dans une certaine mesure, des séries d'espèces. La présence de caféine a été mise en évidence chez certaines espèces de la série *Verae* A. Chev. comme : *C. lancifolia* A. Chev., à la différence des autres espèces malgaches.

Inversement, chez les espèces d'Afrique orientale, réputées produire de la caféine, on a établi (HAMON *et al.*, 1984 ; ANTHONY *et al.*, 1989) que deux d'entre elles, *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix* en étaient respectivement dépourvues ou très peu productrices (cas aussi en Afrique du *Psilanthus*).

Ces discordances, sur le plan biochimique, ont été interprétées comme témoignant de quelques échanges à double sens, anciens déjà, entre les espèces, à travers le canal (ANTHONY, 1991). L'analyse en cours des chaînes métaboliques a permis d'aller plus avant. Notamment, on a mis en évidence l'existence de deux chaînes assez complexes : 1) les *Coffea* africains (mis à part *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*) offrent une chaîne qui aboutit à la synthèse de grosses quantités de caféine et d'acides chlorogéniques, 2) l'autre chaîne se caractérise par la production d'un complexe de composés divers (ANTHONY, 1991). D'après ANTHONY, « cette chaîne originale existe chez 6 des 7 espèces malgaches analysées dans le sous-genre *Coffea*, ainsi que chez *C. pseudozanguebariae* et *C. salvatrix*, et aussi chez les espèces du genre *Psilanthus* ». Comment se fait-il qu'on n'ait pas encore analysé le *Coffea* subg. *Baracoffea* sous cet angle?

CONCLUSIONS GENERALES

Le genre *Coffea*

La notion de transport à longue distance si souvent mise en avant pour expliquer en partie la genèse du peuplement phanérogame de Madagascar ne reçoit ici aucun appui, puisque le genre s'est peut-être constitué dans l'aire kenyane dont Madagascar faisait partie, au sens large, au Paléocène. La considération du foisonnement des espèces du *Coffea* subg. *Coffea* par séries (8 d'après CHEVALIER), mais dans l'ensemble fort homogène, amène à émettre l'hypothèse que Madagascar aurait été peuplé à partir de quelques espèces, fondatrices de *Coffea*, peut-être 3 ou 4, datant des phases initiales de la radiation autour du berceau kenyan. Etant donné les changements géo-climatiques et biologiques qui sont intervenus au cours du Tertiaire, la très grande diversité des milieux s'est accentuée, et cela dans un sous-continent isolé (faisant partie du plateau des Mascareignes), permettant un développement exceptionnel, en « vase clos », de la spéciation à l'intérieur du genre *Coffea* (CHARRIER, 1978), y compris même (bien qu'à un faible degré) dans le sous-genre *Baracoffea* (originellement monospécifique à

Madagascar, selon toute probabilité). La totalité des espèces seraient donc des endémiques d'âge variable, souvent relativement récentes.

On peut trouver, mais dans une certaine mesure seulement, beaucoup de cas comparables : les *Erica* en Afrique du Sud, les Orchidées à Madagascar, les Composées à Madagascar, où presque toutes les espèces sont endémiques et relativement récentes, etc. et même, à un tout autre degré, les Protéacées en Afrique du Sud (après le démembrement gondwanien), etc.

Les genres *Takhtajania* et *Ascarina*

Il est sans doute d'une importance dont nous ne pouvons pas encore mesurer toute la portée, que *Takhtajania* (Magnoliales) et *Ascarina* (Chloranthales) subsistent à l'état vivant et spontané à Madagascar. Ce sont deux genres dont il est établi que la lignée existait à l'Aptien, par référence à deux preuves : la datation par des pollens fossiles, la présence actuelle d'un représentant. 1) Ils témoignent du rôle joué par Madagascar dans l'origine géographique et dans la phylogenèse initiale des Angiospermes au début du Crétacé. 2) Ils témoignent aussi de l'isolement actuel de taxons ancestraux à la suite de l'extinction à l'échelle du continent africain (prouvée par des fossiles) de tout autre représentant des familles (Wintéracées, Chloranthacées) auxquelles ils appartiennent. Ces genres confirment hautement l'immense appauvrissement africain au cours du Tertiaire (notamment Oligo-miocène ; les Wintéracées étaient encore représentées en Afrique du Sud au Miocène).

Grâce à la survivance de ces plantes (*Takhtajania* n'a cependant jamais été retrouvé depuis 1909) on détient peut-être l'une des clés pour l'élaboration, au cours du prochain siècle, d'une théorie générale de la genèse spatiale et temporelle des Plantes à fleurs.

Dans le « survol » sur la phytogéographie de Madagascar (LEROY, 1978b) l'interprétation des trois recherches présentées ci-dessus ne pouvait être donnée.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTHONY, F., M.N. CLIFFORD M. & NOIROT, 1989. La diversité biochimique dans les genres *Coffea* et *Psilanthus*. 13ème Colloque A.S.I.C., Paipa (Colombie) : 474-484.
- ANTHONY, F., 1991. Les ressources génétiques des Caféiers : collecte, gestion d'un conservatoire et évolution de la diversité génétique. Thèse Univ. Paris-Sud Orsay.
- ARMSTRONG, J.E. & T.K. WILSON, 1978. Floral morphology of *Horsfieldiana* (Myristicaceae). Am. J. Bot., 65 : 441-449.
- AUBREVILLE, A., 1975. Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines phylotopiques des Angiospermes tropicales. Adansonia, sér. 2, 15 : 31-56.
- AXELROD, D.I. & P.H. RAVEN, 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. Junk, The Hague : 77-130.

- BARANOVA, M., 1972. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. *Taxon*, 21 : 447-469.
- BRIDSON, D., 1979. The identity of *Paolia* (Rubiaceae). *Kew Bull.*, 34 (2) : 376.
- BRIDSON, D., 1983. On *Coffea rhamnifolia* D. Bridson. *Kew Bull.*, 38 : 320.
- BRIDSON, D. & B. VERDCOURT, 1988. Flora of Tropical East Africa, Part 2, *Coffea & Psilanthus* : 703-727.
- BONGERS, J.M., 1973. - Epidermal leaf characters of the Winteraceae. *Blumea*, 21 : 381-411.
- BURGER, W., 1977. - The Piperales and the monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. *Bot. Rev.*, 43 : 345-393.
- CAPURON, R., 1963. Présence d'un *Macadamia* (Protéacées) à Madagascar, ce qui porte à trois le nombre de genres de cette famille dans la Grande Ile (*Dilobeia*, *Faurea*) : *Adansonia*, sér. 2, 3 (3) : 370-373.
- CAPURON, R., 1963. Présence à Madagascar d'un nouveau représentant (*Bubbia perrieri* R. Capuron) de la famille des Winteracées.
- CHARRIER, A., 1978. La structure génétique des Caféiers spontanés de la région malgache (*Mascarocoffea*). Leurs relations avec les Caféiers d'origine africaine (*Eucoffea*). *Mémoires ORSTOM*, 87, 223 p.
- CHEVALIER, A., 1938. Essai d'un groupement systématique des Caféiers sauvages de Madagascar et des îles Mascareignes. *Rev. Int. Bot. Appl.* : 825-843.
- COETZEE, J.A. & J. MÜLLER, 1984. The phylogenetic significance of some extinct Gondwana Pollen Types from the Tertiary of the Southwestern Cape (South Africa). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 71 : 1088-1099.
- COUPER, R.A., 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains, a systematic and stratigraphic study. *Palaeontographica Abt. B. Palaeophytol.*, 103 : 75-179.
- COUPER, R.A., 1960. New Zealand Mesozoic and Cainozoic plant microfossils. *New Zeal. Geol. Surv. Palaontol. Bull.*, 32 : 1-87.
- CRONQUIST, A., 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.
- DEROIN, T. & J.-F. LEROY, 1993. Sur l'interprétation de la vascularisation ovarienne de *Takhtajania* (*Winteraceae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 316 : 725-729.
- DOYLE, J.A., C.L. HOTTON J.V. & WARD, 1990. Early Cretaceous tetrads zonaulcate pollen, and Winteraceae : Taxonomy, morphology and ultrastructure. *Am. J. Bot.*, 77 : 1544-1557.
- FRIIS, E.M., P.R. CRANE & K.R. PEDERSON, 1986. - Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature*, 320 : 163-164.
- HAMON, S., F. ANTHONY & D. LE PIERRES, 1984. La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section *Mozambicoffea* A. Chev. 1) Précisions sur deux espèces affines: *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. (Paris)*, 4e sér., 6, Section B, *Adansonia*, 2 : 207-223.
- HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mém. Inst. Sc. Mad.*, sér. B, *Biol. Vég.* : 149-188.

- HUMBERT, H. & R. CAPURON, 1955. Découverte d'une Chloranthacée à Madagascar : *Ascarinopsis coursii* gen. nov., sp. nov. C.R. Acad. Sci. Paris, 240 : 28-30.
- HUMBERT, H. & COURS-DARNE, 1965. Notice de la carte de Madagascar. Inst. Franç. Pondichéry, h.s., 6.
- KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & Ph. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. Cramer, Paris, 687 p.
- KUPRIANOVA, L.A., 1967. Palynological data for the history of the Chloranthaceae. Pollen & Spores, 9: 95-100.
- LEROY, J.-F., 1961. Sur deux Caféiers remarquables de la forêt sèche du Sud-Ouest de Madagascar (*Coffea humbertii* J.-F. Leroy et *C. capuronii* J.-F. Leroy). C.R. Acad. Sci. Paris, 252 : 2285-2287.
- LEROY, J.-F., 1977. A compound ovary with open carpels in Winteraceae (Magnoliales). Evolutionary implications. Science, 196 : 977-978.
- LEROY, J.-F., 1978a. Une sous-famille monotypique de *Winteraceae* endémique à Madagascar : les *Takhtajanioidae*. Adansonia, sér. 2, 17 : 383-395 ; 1980. Nouvelles remarques sur le genre *Takhtajania*. Adansonia, sér. 2, 20 (1) : 9-20.
- LEROY, J.-F., 1978b. Composition, Origin and Affinities of the madagascan vascular Flora. Annals of the Missouri Botanical Garden, 65, 2 : 535-589.
- LEROY, J.-F., 1980. Les grandes lignées de Caféiers. 9e Coll. Inter. sur le Café, Londres, A.S.I.C. Paris, II : 473-477.
- LEROY, J.-F., 1981. Les Caféiers du genre *Psilanthus* (*Rubiaceae*) en Afrique orientale et en Asie et îles du Pacifique. Adansonia, sér. 2, 3 : 251-258.
- LEROY, J.-F., 1981. An unrecognized ancestral dicotyledon with a strobiloid flower is living to-day : *Hedyosmum*. XII Intern. Bot. Congress, Sydney, Abstr.: 136.
- LEROY, J.-F., 1982. In: Précis de Botanique H. Gaussen, J.-F. Leroy & P. Ozenda, 2e éd., Masson, Paris, 524 p.
- LEROY, J.-F., 1982. - L'origine kenyane du genre *Coffea* L. et la radiation des espèces à Madagascar. 10e Coll. Inter. sur le Café, Salvador: 413-420.
- LEROY, J.-F., 1987. Chloranthoid angiosperms. Nature, 326 : 750.
- LEROY, J.-F., 1993. Origine et Evolution des Plantes à fleurs. Les Nymphéas et le génie de la nature. Paris, Masson Ed., 544 p.
- LEROY, J.-F. & J. JEREMIE, 1980. Sur la Chloranthacée de Madagascar In: J. Jeremie, Notes sur le genre *Ascarina* (*Chloranthaceae*) en Nouvelle-Calédonie et à Madagascar. Adansonia, sér. 2, 20 (3) : 273-285.
- MEEUSE, A.D.J., 1972. Taxonomic affinities between Piperales and Polycarpicae and their implications in interpretative morphology. Adv. Pl. Morphol., : 3-27.
- MÜLLER, J.; 1981. Fossil pollen records of extant Angiosperms. Bot. Rev., 47, 1 : 1-142.
- PERRIER DE LA BATHIE, H., 1936. Biogéographie des plantes de Madagascar. Soc. Ed. Géol. Mar. et Col. Paris, 156 p.
- TUCKER, S.C. & F.B. SAMPSON, 1979. The gynoeceium of Winteraceous plants. Science (technical comments) 203 : 920-921.

- VINK, W., 1978. The Winteraceae of the Old World III. Notes on the ovary of *Takhtajania* . *Blumea* 24: 521-525.
- VINK, W., 1988. *Exospermum* links *Bubbia* to *Zygonynum* . *Blumea*, 31 : 39-55.
- WALKER, J. W., G.J. BRENNER & WALKER, 1983. Winteraceae pollen in the Lower Cretaceous of Israël. Early evidence of a Magnolialean Angiosperm Family. *Science*, 220 : 1273-1275.