Biogéographie de Madagascar, 1996 : 95-108

BIOGEOGRAPHIE, ENDEMISME ET ORIGINE DES LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE DE MADAGASCAR

Jean-Noël LABAT

Laboratoire de Phanérogamie, M.N.H.N., 16 rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE

ABSTRACT.- The Leguminosae-Papilonideae of Madagascar are characterised by high levels of endemic genera (especially archaic genera) and species, suggesting that Madagascar is a centre (or at least a part of a centre) of origin for the oldest tribes such as Sophoreae, Millettieae and Indigofereae. The Island is not only a modern refugium for ancient groups, but is also an important primary centre of diversification. Recent geological information, and the biogeographic patterns of the modern Papilonoideae, support the hypothesis that exchange between floras, throughout the last 60 M.a., albeit intermittently, took place between Africa and Madagascar. Simultaneously, the isolation of Madagascar would have been sufficient to allow for a strong diversification at both generic and specific levels.

KEY-WORDS.- Biogeography, Endemism, Migration routes, Leguminosae-Papilionoideae, Madagascar

RESUME.- Les Leguminosae-Papilionoideae de Madagascar sont caractérisées par des taux d'endémisme élevés des genres, surtout archaïques, et des espèces qui suggèrent que Madagascar est un centre d'origine ou une partie de ce centre pour des tribus anciennes comme les Sophoreae, les Millettieae et les Indigofereae. L'Ile constitue également aujourd'hui un refuge d'anciens groupes mais aussi un centre important et primaire de diversification. Les données géologiques récentes et la biogéographie des Papilionoideae actuelles permettent d'émettre l'hypothèse que des échanges de flores, certainement ponctuels mais tout au long de ces dernières 60 M.a., auraient eu lieu entre l'Afrique et Madagascar. Simultanément, l'insularité de Madagascar aurait été suffisante pour permettre une forte diversification générique et spécifique

MOTS-CLES.- Biogéographie, Endémisme, Voies de migration, Leguminosae-Papilionoideae, Madagascar.

INTRODUCTION

Avec plus de 600 espèces, les Leguminosae représentent une des plus importantes familles de Phanérogames de Madagascar, comme les Rubiaceae, les Orchidaceae et les Poaceae. C'est également une famille d'un grand intérêt écologique puisqu'elle comprend de nombreuses espèces dominantes et structurantes de plusieurs types de végétation, en particulier des forêts et fourrés tropicaux caducifoliés. Elle est présente dans toute l'Ile et dans tous les types de milieux, des plus secs aux plus humides, du bord de mer au sommet des montagnes. La sous-famille des Papilionoideae est la plus diversifiée. Les travaux antérieurs (voir LABAT & RAKOUTH, 1991 pour l'historique) et la révision que nous achevons avec D.J. DU PUY sur l'ensemble de la sous-famille (à part le genre *Dalbergia* étudié par BOSSER & RABEVOHITRA), montre qu'elle est formée de

In: W.R. LOURENÇO (éd)
Editions de l'ORSTOM, Paris

457 espèces ou taxons infraspécifiques (réunis sous le nom d'espèces par la suite, pour simplification) dont 64 sont des introductions anthropiques récentes (Tab. I).

Tableau I : Nombre de tribus, de genres et d'espèces de Papilionoideae de Madagascar (entre parenthèses les effectifs de la sous-famille dans le monde).

	TRIBUS	GENRES	ESPECES
NATIF	13	64	396
INTRODUIT	0	13	61
TOTAL	13	77	457
(EFFECTIF MONDIAL DE LA FAMILLE)	(31)	(440)	(11300)

La sous-famille des Papilionoideae est cosmopolite et compte 11300 espèces réparties en 440 genres regroupés en 31 tribus. Sur les 77 genres présents à Madagascar, 64 sont natifs de l'Ile et 13 ne sont présents que par des espèces introduites plus ou moins récemment par l'homme, volontairement ou non, et en particulier pour leur importance économique. Etant donné la pauvreté de matériel de réference pour les Comores, seuls les taxons malgaches seront considérés dans cet article.

L'origine et l'histoire des Papilionoideae de Madagascar sont étudiés à partir des données taxonomiques et phytogéographiques des genres malgaches en fonction des connaissances actuelles. Le programme de recherches engagé avec D.J. DU PUY sur les centres d'endémisme et de diversité de la flore malgache et basé sur un systéme d'information géographique et la base de données SONNERAT du Laboratoire de Phanérogamie devrait nous permettre ultérieurement de mieux expliquer les distributions actuelles des espèces en les mettant en relation avec les grands facteurs écologiques (altitude, climat, géologie et pédologie) et en considérant les données phylogénétiques disponibles.

CHOROLOGIE

La figure 1 résume et présente les spectres chorologiques des genres et des espèces de Papilionoideae de Madagascar. Les genres cosmopolites et d'origines tempérées sont rares : *Sophora* n'est présent qu'avec deux espèces côtières de large distribution et *Trifolium* avec une seule espèce montagnarde endémique. Les éléments pantropicaux mais aussi paléotropicaux et africains sont très importants, surtout en comparaison avec l'élément oriental (asiatico-malgache), composé uniquement de *Leptodesmia* et *Strogylodon*. Si l'endémisme générique est considéré comme un indice de l'origine et du statut d'une famille de plantes dans une région donnée, les 17% de genres endémiques à Madagascar suggèrent que cette sous-famille y est très ancienne; d'autant que ces genres sont, comme nous le verrons, anciens et archaïques.

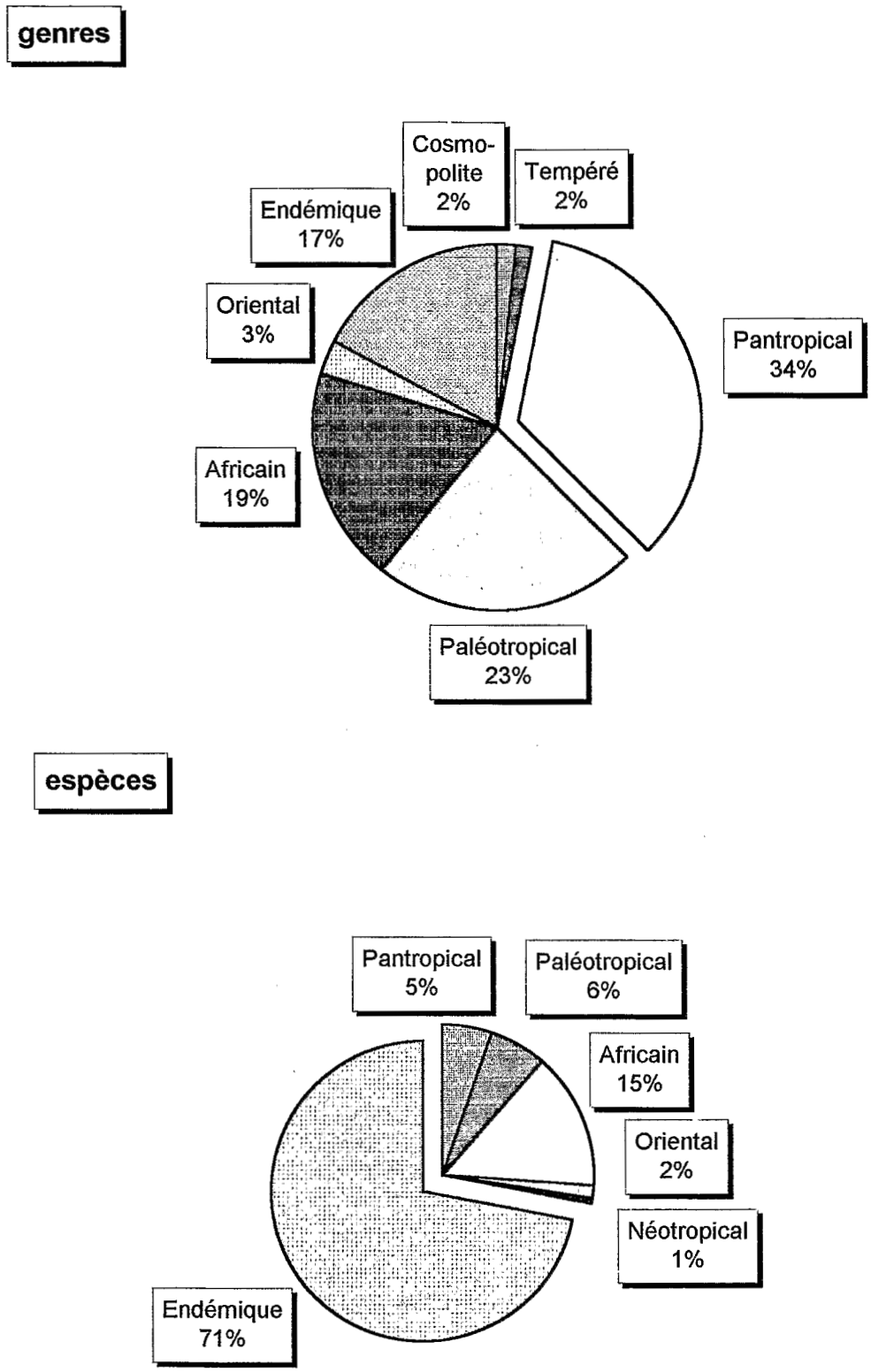

Fig. 1. Chorologie des genres (A) et des espèces (B) natifs de Madagascar.

Tableau II : Comparaison du nombre de genres endémiques dans différentes régions du globe.

	MADAGASCAR	AFRIQUE TROPICALE	AMERIQUE TROPICALE	MEXIQUE
nombre de genres endémiques	11	34	97	1

La comparaison du nombre de genres endémiques dans d'autres continents (Tab. II) montre que l'endémisme est moins élevé qu'en Afrique qui a été proposé comme continent d'origine des Leguminosae (RAVEN & POLHILL, 1981). En Amérique Tropicale, connue pour sa diversité très élevée chez les Phanérogames, il est particulièrement important, alors qu'au Mexique où 1134 espèces de Papilionoideae ont été recensées, dont 55% d'endémiques, il n'existe qu'un seul genre endémique (SOUSA & DELGADO, 1993). Les Papilionoideae ne constituent pas un cas particulier à Madagascar si on compare ce taux d'endémisme avec ceux cités par DEJARDIN *et al.* (1973) pour d'autres familles de Phanérogames : s'il est plus faible que ceux de certaines familles tropicales comme les Bignoniaceae, les Ebenaceae ou les Arecaceae, il est tout à fait comparable à celui des grandes familles cosmopolites ou subcosmopolites comme les Asteraceae ou les Euphorbiaceae.

L'endémisme spécifique est élevé même s'il est plus faible que celui de 80 à 85% estimé pour l'ensemble de la flore (DEJARDIN *et al.*, 1973 ; KOECHLIN *et al.*, 1974). Ceci s'explique par la présence parmi les Papilionoideae de nombreuses espèces herbacées et grimpantes des bandes côtières, des milieux aquatiques, des prairies ouvertes ou des types de végétation secondaires, qui ont une large distribution. L'élément africain n'est pas négligeable alors que les autres restent inférieur à 6%.

On peut résumer les faits marquants de la chorologie des Papilionoideae en trois points :

- l'importance des éléments pantropicaux et paléotropicaux, caractéristiques de la sous-famille en général;

- les fortes affinités africaines et, à l'inverse, les relations floristiques très faibles avec l'Asie;

- le taux d'endémisme élevé, tant au niveau générique que spécifique.

TAXONOMIE, PHYTOGEOGRAPHIE ET ENDEMISME

Pour interpréter la phytogéographie, l'endémisme et l'origine des Papilionoideae à Madagascar, la taxonomie des genres et les données disponibles sur leur phylogénie ont été étudiées. Ils ont été regroupés en 5 groupes artificiels selon leur taux d'endémisme et leur diversité en espèces sur l'Ile, selon un schéma proche de celui utilisé par SOUSA et DELGADO (1993) pour les Leguminosae du Mexique. Il faut cependant signaler que si les taxons malgaches sont maintenant assez bien connus, la plus grande difficulté pour mener à bien cette étude est le manque d'information sur la phylogénie des taxons génériques et supragénériques, sans parler de celle des espèces. Toutefois, le traitement taxonomique important des Leguminosae (POLHILL & RAVEN, 1981) constitue encore la base de

toutes les études sur l'évolution et la phylogénie de la famille. Cependant, les études récentes (CRISP & DOYLE, 1995) montrent les limites de la taxonomie existante pour que la systématique traduise la phylogénie du groupe. Les études cladistiques récentes, tant sur des données morphologiques que moléculaires, confirment toutefois la monophylie des Leguminosae ainsi que celle des Papilionoideae et des Mimosoideae alors que les Ceasalpinioideae seraient paraphylétiques et constitueraient un groupe basal de la sous-famille des Mimosoideae (CHAPPILL, 1995; DOYLE, 1995). Les relations entre et à l'intérieur des tribus de Papilionoideae sont beaucoup moins claires, ce qui ne facilite pas une analyse de l'origine et de l'histoire de tous les taxons présents à Madagascar.

Groupe A

Le groupe A contient tous les genres endémiques à Madagascar (Tab. III). Composé de 58 espèces, soit 20% de la sous-famille, il semble montrer que Madagascar constitue une province phytogéographique naturelle pour cette sous-famille.

Une approche historique de cet ensemble de genres est très délicate, seule la tribu des Indigofereae semblant monophylétique. Suite à nos recherches sur les Indigofereae de Madagascar, nous avons réalisé des révisions complètes des genres *Vaughania* (DU PUY *et al.*, 1994) et *Phylloxylon* (DU PUY *et. al.*, 1995) et publié des espèces nouvelles d'*Indigofera* (LABAT & DU PUY, 1994). Dans le même temps, SCHRIRE (1995) a réalisé une étude cladistique des Indigofereae en prenant en compte les taxons malgaches, dans laquelle *Phylloxylon* et *Vaughania* sont des groupes basaux pour la tribu (voir également DU PUY *et al.*, 1994 et 1995 pour les caractères synapomorphiques importants). Ces deux genres sont donc très anciens et uniquement présents à Madagascar où ils ont évolué et atteint une certaine diversification avec 7 espèces pour *Phylloxylon* et 11 pour *Vaughania.* Comme de nombreuses espèces d'*Indigofera,* ils sont donc présents à Madagascar depuis longtemps, ce qui permet de considérer l'Ile comme un centre de diversification primaire pour les Indigofereae.

Tableau III : Goupe A : genres endémiques à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Neoharmsia*	2	2	100,0%	2	100,0%
2 Sophoreae	*Sakoanala*	3	3	100,0%	3	100,0%
6 Millettieae	*Chadsia*	11	11	100,0%	11	100,0%
6 Millettieae	*Disynstemon*	2	2	100,0%	2	100,0%
6 Millettieae	Gen. nov. 1	4	4	100,0%	4	100,0%
6 Millettieae	*Pongamiopsis*	3	3	100,0%	3	100,0%
6 Millettieae	*Pyranthus*	7	7	100,0%	7	100,0%
8 Indigofereae	*Phylloxylon*	6	6	100,0%	6	100,0%
8 Indigofereae	*Vaughania*	12	12	100,0%	12	100,0%
14 Aechynomeneae	*Ormocarpopsis*	6	6	100,0%	6	100,0%
14 Aechynomeneae	Gen. nov. 2	2	2	100,0%	2	100,0%
	11 genres (17,2%)	58 14,6%	58 20,4%			

Il en est très certainement de même pour les Millettieae et les Sophoreae, mais la phylogénie et la systématique de ces groupes sont beaucoup moins claires que celles des Indigofereae. En effet, les Sophoreae et les Millettieae sont de plus en plus considérées comme polyphylétiques et comme des groupes basaux pour toutes les autres tribus (POLHILL, 1981a,b; DOYLE, 1995; GEESINK, 1984; CHAPPILL, 1995). *Sakoanala* et *Neoharmsia* apparaissent comme des taxons basaux dans le groupe *Sophora* à l'intérieur des Sophoreae (FUJII *et al.*, 1995). *Pongamiopsis* est un genre très proche des *Millettia* de Madagascar et qui compte actuellement 3 espèces, toutes endémiques à Madagascar (LABAT & DU PUY, 1995). De même, les Aeschynomeneae seraient polyphylétiques (CHAPPILL, 1995), mais les deux genres endémiques à Madagascar appartiennent à la sous-tribu des Ormocarpinae, considérée comme primitive pour la tribu (RUDD, 1981), constituée de genres arborés paléotropicaux, en particulier malgaches et africains, alors que le centre de diversification maximum de la tribu est en Amérique Tropicale.

Ces genres du groupe A sont anciens et, comme pour les Indigofereae, peuvent jouer un rôle important pour l'étude et la compréhension de l'évolution et de la phylogénie des Papilionoideae. Ils sont tous ligneux, sauf *Disynstemon*, ce qui correspond bien avec l'hypothèse de leur origine ancienne. Ce sont des groupes basaux de tribus importantes comme les Indigofereae ou supposés l'être chez les Sophoreae, les Millettieae et les Aeschynomeneae. Madagascar peut représenter une partie du centre d'origine de ces tribus et aujourd'hui un refuge d'anciennes lignées qui ont évolué isolées sur l'Ile.

Groupe B

Le groupe B est formé par les genres non endémiques mais avec plus de 75% du nombre total d'espèces présentes à Madagascar (Tab. IV). Il est constitué de 3 genres seulement, mais regroupe tout de même 21 espèces, soit 5,3%, dont 20 sont endémiques.

Tableau IV : Goupe B : genres non endémiques à Madagascar dont au moins 75 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Cadia*	6	6	100,0%	7	85,7%
6 Millettieae	*Mundulea*	12	12	100,0%	13	92,3%
9 Desmodieae	*Leptodesmia*	3	2	66,7%	3	100,0%
	3 genres	21	20			
	(4,7%)	5,3%	7,0%			

Cadia est un genre de Sophoreae constituant, avec d'autres genres, le groupe le plus primitif de cette tribu (POLHILL, 1981b). Très diversifié à Madagascar, *Cadia* compte également une espèce Africaine dont la répartition va du Kenya à l'Arabie. *Mundulea*, genre arboré et arbustif, est proche à la fois de *Millettia* et de *Tephrosia*. Sa position dans l'évolution des Millettieae reste à préciser, d'autant qu'il est hétérogène (en particulier des espèces arbustives ont été transférées dans le genre *Pyranthus*, DU PUY & LABAT, 1995). Une espèce de *Mundulea*, *M. sericea*, est présente en Afrique et

en Asie, mais il s'agit d'une sous-espèce différente de celle que l'on trouve à Madagascar. Ces genres sont donc, comme ceux du groupe A, assez diversifiés à Madagascar et semblent également anciens.

Leptodesmia est un genre herbacé de la tribu des Desmodieae avec deux espèces endémiques à Madagascar et une, *L. congesta*, très variable à Madagascar, présente également en Inde. Il existe peu de données évolutives et phylogénétiques récentes sur les Desmodieae, mais LACKEY (1981) considère qu'il s'agit d'un genre assez évolué et récent dans la tribu, elle même considérée comme moyennement évolué à l'intérieur des Papilionoideae. Cette espèce herbacée des milieux ouverts et subaquatiques, souvent citée comme un témoin du contact Afrique-Asie dans la littérature pourrait aussi être arrivée tardivement en Inde par dissémination à longue distance de ces petites graines.

Groupe C

Ce groupe contient les genres non endémiques à Madagascar mais dont 40 à 70 % des espèces sont présentes sur l'Ile (Tab. V). Constitué par 7 genres, il réunit 65 espèces (16,4%) dont 62 endémiques.

Tableau V : Goupe C : genres non endémiques à Madagascar dont 40 à 70 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. A MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP. DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Xanthocercis*	1	1	100,0%	2	50,0%
2 Sophoreae	*Dicraeopetalum*	2	2	100,0%	3	66,7%
4 Dalbergieae	*Dalbergia*	48	47	97,9%	120	40,0%
5 Abreae	*Abrus*	8	6	75,0%	20	40,0%
10 Phaseoleae	*Otoptera*	1	1	100,0%	2	50,0%
10 Phaseoleae	*Decorsea*	3	3	100,0%	6	50,0%
10 Phaseoleae	*Alistilus*	2	2	100,0%	3	66,7%
	7 genres	65	62			
	(10,9%)	16,4%	21,8%			

Certains appartiennent encore à des tribus assez primitives :

- les Sophoreae (deux genres avec chacun des espèces malgaches et une espèce africaine), mais, à la différence des genres des deux groupes précédents, avec une faible diversification à Madagascar;

- les Dalbergieae constituent également une tribu ancienne et assez basale dans les Papilionoideae, généralement placée à la base des Papilionoideae évoluées. Le genre *Dalbergia* est très diversifié à Madagascar comme sur d'autres continents;

- les Abreae, monogénérique, dont la position est incertaine, sont également proches des Millettieae (DOYLE, 1995) et, en particulier, des *Millettia* de Madagascar (POLHILL, 1981c). Ce genre lianescent pantropical pourrait donc être originaire de

Madagascar, où il compte 8 espèces, et posséder des centres de diversifications secondaires, en particulier en Afrique et en Asie.

Les premières lianes et plantes grimpantes de la tribu des Phaseoleae apparaissent avec des genres peu diversifiés, africano-malgaches, dont la moitié ou plus des espèces sont endémiques à Madagascar. Les Phaseoleae sont polyphylétiques (DOYLE, 1995; CHAPPILL, 1995; BRUNEAU *et al.*, 1995). Mais *Otoptera, Decorsea* et *Alistilus* font partis de la sous-tribu des Phaseolineae, où il semble être des groupes basaux (LACKEY, 1981; BRUNEAU *et al.*, 1995).

On peut considérer que ces deux groupes, B et C, réunissent des genres dont Madagascar constituerait une partie du centre d'origine et qui présentent des disjonctions, essentiellement avec l'Afrique, plus rarement et secondairement, avec l'Asie, selon les critères suivants : genres anciens avec un forte diversité à Madagascar (plus de 70% de leurs espèces, groupe B) avec seulement une espèce différente en Afrique ou 1 espèce également présente en Inde; genres anciens dont 40 à 70 % des espèce sont présentes à Madagascar (groupe C) avec soit un petit nombre d'espèces et la moitié ou plus à Madagascar et le reste en Afrique soit avec une forte concentration de caractères primitifs et de nombreuses espèces à Madagascar avec des disjonctions secondaires importantes qui ont amené ces genres à une distribution actuelle pantropicale (*Dalbergia* et *Abrus*).

Groupe D

Ce groupe est constitué par des genres non endémiques à Madagascar et dont moins de 35 % des espèces sont présentes sur l'Ile (Tab. VI). Ce sont des genres en général pantropicaux ou paléotropicaux très diversifiés, dont la présence sur l'île peut-être plus ou moins ancienne. Les genres avec peu d'espèces comme *Trifolium*, *Pearsonia* et *Argyrolobium*, appartenant à des tribus très évolués de Papilionoideae, sont arrivés certainement assez tardivement à Madagascar mais elles ont cependant divergé des ancêtres continentaux pour s'individualiser en espèces souvent vicariantes à Madagascar, mais sans diversification importante. La plupart des autres genres comptent de très nombreuses espèces dont la systématique évolutive est trop hypothétique pour servir de base à un quelconque raisonnement, sauf dans le cas des Indigofereae évoqué dans le groupe A. Madagascar est non seulement un centre de spéciation et de diversification important pour *Indigofera* mais peut même constituer une partie du centre d'origine. En effet, la plupart des unités infragénériques sont représentées à Madagascar (SCHRIRE, 1995), même si et probablement si certaines espèces africano-malgaches ont pu arriver plus récemment sur l'île après une spéciation sur le continent africain.

Tableau VI : Groupe D : genres non endémiques dont moins de 35 % des espèces sont à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP DANS LE GENRE
1 Swartzieae	*Cordyla*	3	3	100,0%	10	30,0%
2 Sophoreae	*Baphia*	2	1	50,0%	60	3,3%
6 Millettieae	*Lonchocarpus*	1	1	100,0%	100	1,0%
6 Millettieae	*Millettia*	8	8	100,0%	100	8,0%
6 Millettieae	*Tephrosia*	28	20	71,4%	400	7,0%
7 Robinieae	*Sesbania*	5	3	60,0%	50	10,0%
8 Indigofereae	*Microcharis*	2	2	100,0%	35	5,7%
8 Indigofereae	*Indigofera*	42	25	59,5%	730	5,8%
9 Desmodieae	*Desmodium*	15	1	6,7%	300	5,0%
10 Phaseoleae	*Erythrina*	6	4	66,7%	110	5,5%
10 Phaseoleae	*Strongylodon*	2	2	100,0%	20	10,0%
10 Phaseoleae	*Mucuna*	5	3	60,0%	100	5,0%
10 Phaseoleae	*Canavalia*	2	1	50,0%	50	4,0%
10 Phaseoleae	*Ophrestia*	5	5	100,0%	16	31,3%
10 Phaseoleae	*Clitoria*	3	2	66,7%	70	4,3%
10 Phaseoleae	*Dolichos*	2	2	100,0%	60	3,3%
10 Phaseoleae	*Vigna*	8	5	62,5%	150	5,3%
10 Phaseoleae	*Rhynchosia*	12	7	58,3%	200	6,0%
10 Phaseoleae	*Eriosema*	5	3	60,0%	130	3,8%
14 Aeschynomeneae	*Ormocarpum*	2	2	100,0%	20	10,0%
14 Aeschynomeneae	*Aeschynomene*	12	4	33,3%	150	8,0%
14 Aeschynomeneae	*Kotschya*	3	1	33,3%	30	10,0%
14 Aeschynomeneae	*Zornia*	4	1	25,0%	80	5,0%
23 Trifolieae	*Trifolium*	1	1	100,0%	250	0,4%
29 Crotalarieae	*Crotalaria*	43	34	79,1%	600	7,2%
29 Crotalarieae	*Pearsonia*	1	1	100,0%	12	8,3%
32 Genisteae	*Argyrolobium*	3	3	100,0%	70	4,3%
	27 genres (42,2%)	225 56,8%	145 50,9%			

Ce groupe est donc formé de genres de large distribution, souvent pantropicale, mais qui ont formé des groupes plus ou moins diversifiés à Madagascar avec au moins individualisation d'une espèce endémique. Madagascar peut faire parti du centre d'origine de certains genres comme *Indigofera*, ou constituer un centre de diversification secondaire, mais seules des études de systématique évolutive permettront de le préciser.

Groupe E

Ce groupe est formé par des genres qui ne possèdent pas d'espèces endémiques à Madagascar (Tab. VII). Il s'agit d'espèces de large distribution, liées aux milieux aquatiques ou subaquatiques, côtiers, ou plus généralement ouverts. La dispersion de ces espèces à longue distance est très efficace. Ces genres ont une présence marginale, la

plupart ont certainement envahi Madagascar tardivement à partir de l'Afrique continentale ou des autres masses continentales par dispersion à longue distance.

Tableau VII : Goupe E : genres sans aucun taxon infragénérique endémique à Madagascar.

TRIBU	GENRE	SP. MADAG.	SP. ENDEM.	% SP. ENDEM.	SP. DU GENRE	% SP DANS LE GENRE
2 Sophoreae	*Leucomphalos*	1	0	0,0%	6	16,7%
2 Sophoreae	*Sophora*	2	0	0,0%	52	3,8%
6 Millettieae	*Derris*	1	0	0,0%	60	1,7%
9 Desmodieae	*Alysicarpus*	3	0	0,0%	30	10,0%
9 Desmodieae	*Dendrolobium*	1	0	0,0%	12	8,3%
9 Desmodieae	*Pseudarthria*	1	0	0,0%	4	25,0%
10 Phaseoleae	*Dioclea*	2	0	0,0%	30	6,7%
10 Phaseoleae	*Teramnus*	4	0	0,0%	13	30,8%
10 Phaseoleae	*Lablab*	2	0	0,0%	2	100,0%
10 Phaseoleae	*Macrotyloma*	2	0	0,0%	25	8,0%
10 Phaseoleae	*Galactia*	1	0	0,0%	50	2,0%
10 Phaseoleae	*Dumasia*	1	0	0,0%	8	12,5%
10 Phaseoleae	*Psophocarpus*	1	0	0,0%	9	11,1%
14 Aeschynomeneae	*Smithia*	2	0	0,0%	30	6,7%
14 Aeschynomeneae	*Stylosanthes*	2	0	0,0%	25	8,0%
29 Crotalarieae	*Rothia*	1	0	0,0%	2	50,0%
	16 genres (25%)	27 6,8%	0 0%			

VOIES DE MIGRATIONS

Les restes fossiles les plus anciens de Légumineuses sont limités et largement incertains, consistant en un petit nombre de pollens et bois fossiles du Crétacé supérieur (Turonien-Santonien du Nord Soudan et Maastrichien du Mexique et de Somalie (WHEELER & BAAS, 1992). Les fossiles les plus sûrs indiquent une forte diversification des Leguminosae au milieu de l'Eocène, avec, chez les Papilionoideae, la présence de Swartzieae, Sophoreae et Dalbergieae dans la région du Mississipi (HEREDEEN *et al.*, 1992). Il est possible que les Légumineuses soient apparues plus tôt et que les fossiles soient à chercher dans les basses paléolatitudes ou du moins dans les paléolatitudes tropicales africaines. La présence de groupes ancestraux en Afrique-Madagascar et la forte diversité générique laissent penser que ces régions sont particulièrement importante dans l'origine de cette famille (HEREDEEN *et al.*, 1992; RAVEN & POLHILL, 1981). D'un point de vu général, LEROY (1978) considère que la flore malgache résulte probablement d'une différentiation progressive d'un stock autochtone Gondwanien et d'introductions naturelles de taxons dans le temps via des dispersions à longue distance. RENVOIZE (1979) insiste également sur le fait que la flore malgache est basiquement la flore Mésozoïque du Gondwana qui a ensuite évolué durant une longue période d'isolation aboutissant à un fort degré d'endémisme au niveau des familles, des genres et des espèces. La séparation de Madagascar et de l'Afrique aurait débuté au Jurassique (vers 121 M.a.), à peu près à la même époque que l'éclatement du Gondwana et la séparation de l'Amérique du Nord de l'Afrique (RABINOWITZ *et al.*, 1983). Madagascar se serait

séparé du nord-est de l'Afrique, NE Kenya et SE Somalie, pour arriver à sa position actuelle au Crétacé Inférieur. A cette époque Madagascar était toujours en contact avec l'Inde qui s'en serait détachée un peu plus tard au Turonien vers 88 million d'années, selon les études les plus récentes (STOREY *et al.*, 1995).

En ce qui concerne les Leguminosae, les relations avec l'Afrique sont relativement claires mais il n'en est pas de même avec l'Asie, ni, en particulier, avec l'Inde. Les Papilionoideae se sont probablement développées à Madagascar après la séparation de l'Inde, à partir de groupes ancestraux d'origine africaine, certainement à partir de l'Eocéne mais probablement plus tôt, au Paléocène ou à la fin du Crétacé supérieur, ce qui correspond, d'après SOUSA & DELGADO (1993), à la grande période de migration des Légumineuses dans le monde (Fig. 2). Des migrations de l'Afrique vers l'Inde via Madagascar ne peuvent donc pas être envisagées pour les Papilionoideae. Ceci va dans le sens des observations de BRIGGS (1989) qui signale que le matériel fossile du Crétacé supérieur indique plutôt une connexion directe entre l'Afrique et l'Inde plutôt que via Madagascar. De cette époque date certainement l'arrivée des genres ligneux primitifs du groupe A ou du moins de leurs ancêtres qui, isolés des populations africaines, auraient évolué et formé des genres endémiques à Madagascar. Les genres ligneux ou herbacés du groupe B et C, ainsi que certains genres importants du groupe D, pourraient être originaires d'Afrique ou s'être individualisés à Madagascar puis avoir migrés vers l'Afrique, à l'Oligocène-Miocène, en formant une flore actuelle de genres non endémiques mais avec un taux d'endémisme spécifique élevé (Fig. 3). Enfin les genres surtout herbacées du groupe D et E seraient arrivés à Madagascar à partir de l'Afrique ou d'autres continents plus éloignés, via l'Afrique ou directement, vers le Miocène-Pléistocène (groupe D) et l'Holocène (groupe E). Leur descendance est caractérisée par un endémisme spécifique faible ou nul et un nombre réduit d'espèces par rapport à l'effectif total du genre (Fig. 4).

Ainsi, des échanges, certainement ponctuels, auraient existé tout au long des dernières 60 M.a. entre l'Afrique et Madagascar, le continent et l'ile continent. Mais, simultanément, l'insularité de Madagascar aurait été suffisante pour permettre une forte diversification générique et spécifique (également favorisée par une longue permanence de conditions tropicales, AUBREVILLE, 1976).

En conclusion, les Papilionoideae constituent un exemple de l'extraordinaire diversité de la flore malgache et de son mélange de taxons archaïques et plus récents. Les inventaires et les recherches taxonomiques doivent être intensifiés à Madagascar pour identifier et décrire des taxons qui permettront de mieux comprendre la phylogénie de nombreux groupes de plantes. En effet, dans de nombreuses monographies et phylogénies, les taxons malgaches ne sont pas pris en considération car trop mal connus, pourtant l'exemple des Indigofereae (ou du groupe des *Dychrostachys* par exemple, LUCKOW, 1995) montre parfaitement leur intérêt.

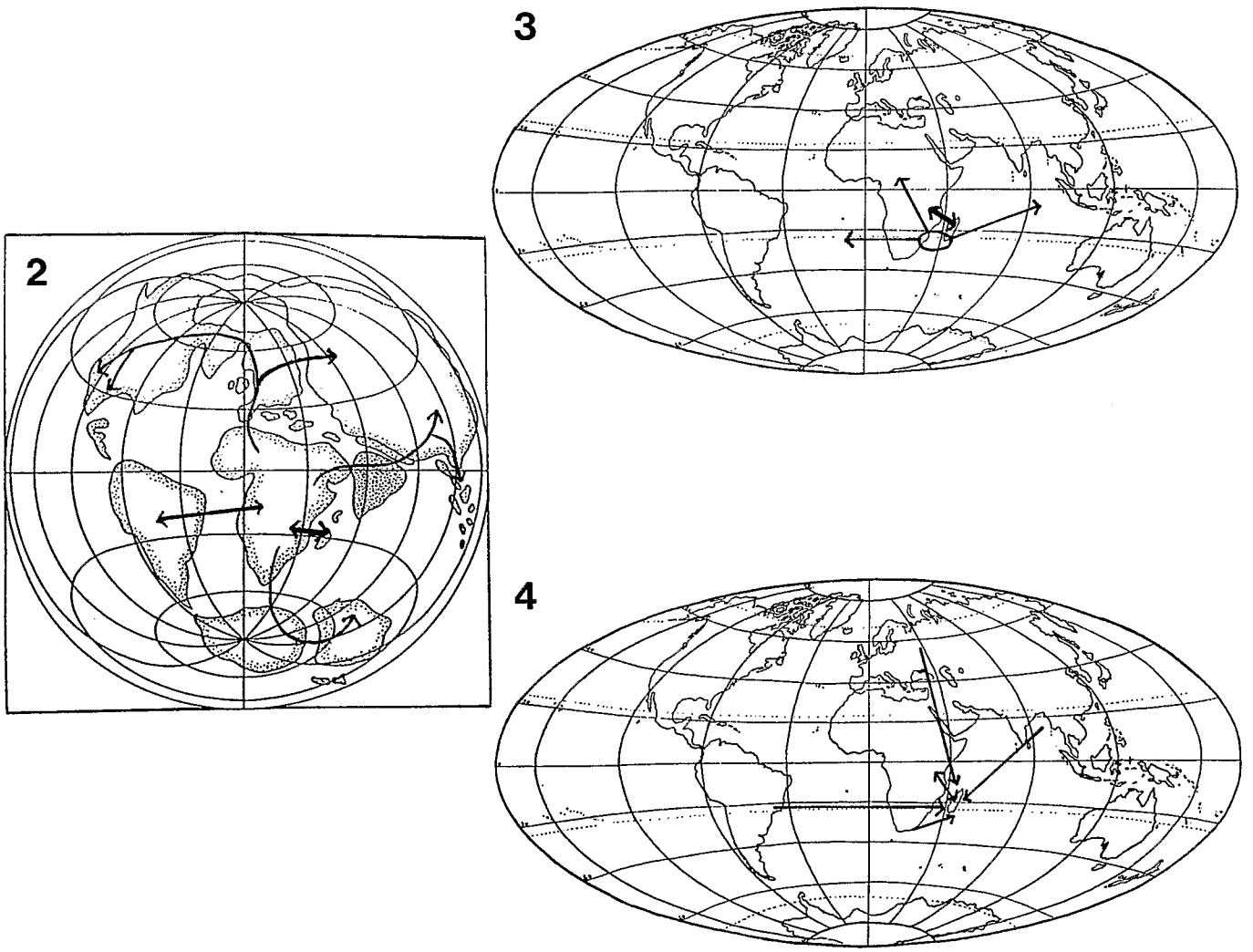

Fig. 2. Voies de migration des Papilionoideae : (Crétacé Supérieur) Paléocène (Eocène), c. 60 M.a. (fond de carte d'après BRIGGS, 1989). Flore actuelle : genres endémiques comptant en général de nombreuses espèces, taxons basaux, généralement ligneux.

Fig. 3. Voies de migration des Papilionoideae : Oligocène - Miocène, c. 35-10 M.a. Flore actuelle : pas de genres endémiques mais taux d'endémisme spécifique élevé et espèces (ligneuses ou herbacées) nombreuses ou non.

Fig. 4. Voies de migration des Papilionoideae : Miocène- Pléistoicène - Holocène, moins de 10 M.a. Flore actuelle : endémisme spécifique faible et nombre d'espèces (surtout herbacées) réduit par rapport à l'effectif total du genre, ou, pour les migrations les plus récente, pas d'endémisme et nombre d'espèces faible.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBREVILLE, A., 1976. Madagascar au sein de la Pangée. Adansonia, sér. 2, 15(3): 295-305.

BRIGGS, J.C., 1989. The historic biogeographie of India: isolation or contact ?. Syst. Zool., 38(4): 322-332.

BRUNEAU, A., J.J. DOYLE & J.L. DOYLE, 1995. Phylogenetic relationship in Phaseoleae: Evidence from chloroplast DNA restriction site characters. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 309-330. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

CHAPPILL, J.A., 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

CRISP, M.D. & J.J. DOYLE (ed.), 1995. Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 371p.

DEJARDIN, J., J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). Candollea, 28: 325-391.

DOYLE, J.J., 1995. DNA Data and Legume Phylogeny: A Progress Report. *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 11-30. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

DU PUY, D.J. & J.-N. LABAT, 1995. *Pyranthus*, a new genus of the tribe Millettieae (Leguminosae-Papilionoideae). Kew Bulletin, 50(1) : 73-84.

DU PUY, D.J., J.-N. LABAT & B.D. SCHRIRE, 1994. Révision du genre *Vaughania* S. Moore (Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae). Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e série, 16, section B, Adansonia., 1 : 75-102.

DU PUY, D.J., J.-N. LABAT & B.D. SCHRIRE, 1995. A revision of *Phylloxylon* (Leguminosae - Papilionoideae: Indigofereae). Kew Bulletin, 50(3) : 477-494.

FUJII, T., P. BAAS, P. GASSON & J.W.A. RIDDER-NUMAN, 1995. Wood Anatomy of the Sophora Group (Leguminosae). *In*: I.K. Ferguson & S.C. Tucker (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 6, Structural Botany. pp. 205-249. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

GEESINK, R., 1984. Scala Millettiearum. A survey of the genera of the tribe Millettieae (Legum.-Pap.) with methodological considerations. E.J. Brill/Leiden University Press, Leiden Botanical Series 8, 131p..

HEREDEEN, P.S., W.L. CREPET & D.L. DILCHER, 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeography implications. *In*: P.S. Heredeen & D.L. Dilcher (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 4, the Fossil Record. pp. 303-316. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT, 1974. Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz, 687p.

LABAT, J.-N. & D.J. DU PUY, 1994. New species, a new name, and lectotypifications in *Indigofera* L. (Leguminosae-Papilionoideae) from Madagascar. Novon., 4(3) : 255 - 265.

LABAT, J.-N. & D.J. DU PUY, 1995. New species and combinations in *Millettia* Wight & Arnott and *Pongamiopsis* R. Viguier (Leguminosae - Papilionoideae - Millettieae) from Madagascar. Novon., 5(2) : 171-182.

LABAT, J.-N. & B. RAKOUTH, 1991. Historique de l'étude des Papilionoideae de Madagascar. Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques, 8-9 : 93-120, Antananarivo.

LACKEY, J.A., 1981, Phaseoleae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 301-327. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

LEROY, J.-F.,1978. Composition, origin, and affinities of the madagascan vascular flora. Ann. Missouri Bot. Gard., 65: 535-589.

LUCKOW, M., 1995. A phylogenetic analysis of the *Dichrostachys* group (Leguminosae: Mimosoideaee). *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 63-76. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M., 1981a. Papilionoideae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 191-208. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M.,1981b. Sophoreae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 213-230. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M., 1981c. Abreae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 243-244. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

POLHILL, R.M. & P.H. RAVEN (ed.), 1981. Advances in Legume Systematics: Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 425p.

RABINOWITZ, P.D., M.F. COFFIN & D. FALVEY, 1983. The separation of Madagascar and Africa. Science, 220: 67-69.

RENVOIZE, S.A., 1979. The Origine of Indian Ocean Island Floras. *In*: D. Bramwell (ed.), Plants and Islands. pp. 107-129. Academic Press, London.

RUDD, V.E., 1981. Aeschynomeneae. *In*: R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 1. pp. 347-354. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

SOUSA, S., M. & A. DELGADO S., 1993. Mexican Leguminosae: Phytogeography, Endemims, and Origines. *In*: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.), Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. pp. 459-511. Oxford University Press, Oxford.

SCHRIRE, B.D., 1995. Evolution of the Tribe Indigofereae (Leguminosae-Papilionoideae). *In*: M.D. Crisp & J.J. Doyle (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 7, Phylogeny. pp. 161-244. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

STOREY, M., J.J. MAHONEY, A.D. SAUNDERS, R.A. DUNCAN, S.P. KELLEY & M.F. COFFIN, 1995. Timing of Hot Spot-Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. Science, 267: 852-855.

WHEELER, E. & P. BAAS, 1992. Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. *In*: P.S. Heredeen & D.L. Dilcher (eds.), Advances in Legume Systematics: Part 4, the Fossil Record. pp. 281-301. Royal Botanic Gardens, Kew, London.