

APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE SUR L'ORIGINE ET LES AFFINITÉS DE LA FLORE MALGACHE

Charlotte RAJERARISON

Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des Sciences, B.P. 906, ANTANANARIVO, MADAGASCAR

ABSTRACT.- The Malagasy flora is of great scientific interest because of its diversity and richness, with 10,000 to 12,000 known species (HUMBERT, 1959), over 80% of which are endemic (KOECHLIN *et al.*, 1974). An analysis of publications that discuss the affinities of Malagasy plant species makes it possible to develop an understanding of their presumed origin, especially in light of the break-up and separation of the Gondwanan continents. Centers of endemism are identified, and explain the presence of particular families, genera, and species in well-defined regions.

KEY-WORDS.- Biogeography, Flora, Origin, Affinities, Madagascar

RESUME.- La flore malgache présente un intérêt scientifique tout particulier en raison de sa diversité et de sa très grande richesse avec de 10.000 à 12.000 espèces recensées (HUMBERT, 1959), dont le niveau d'endémisme spécifique est supérieur à 80% (KOECHLIN *et al.*, 1974). Les publications relatives aux affinités des espèces malgaches permettent d'envisager leur origine présumée, en tenant compte de la dislocation et de la dérive des Continents au cours des temps géologiques. Des centres d'endémisme ont pu être identifiés expliquant la localisation de certaines familles, certains genres ou certaines espèces dans des territoires bien déterminés.

MOTS CLES.- Biogéographie, Flore, Origine, Affinités, Madagascar

INTRODUCTION

Situé entre 12° et 25°30' de latitude sud, Madagascar se trouve aux limites du monde tropical. Sa grande diversité et sa richesse floristiques sont bien connues. Elles sont souvent attribuées à l'isolement ancien de l'île (120 à 140 millions d'année), à la grande diversité des écosystèmes naturels qui ont favorisé l'évolution des espèces végétales mises en place avant la séparation des continents.

La connaissance de la flore malgache est cependant loin d'être complète. Malgré le nombre important de récoltes faites à Madagascar depuis le 17^e siècle par FLACOURT ou COMMERSON, jusqu'à nos jours, en tenant compte de celles effectuées par PERRIER DE LA BATHIE, HUMBERT et CAPURON, l'inventaire floristique actuel nécessite encore un effort très important de prospection et de révisions systématiques.

Les estimations relatives à cette richesse floristique sont indiquées dans de nombreuses publications (PERRIER DE LA BATHIE, 1936; HUMBERT, 1959; LEROY, 1978; PHILLIPSON, 1994). PERRIER DE LA BATHIE et HUMBERT, avaient mentionné également

l'origine probable et les affinités des plantes de Madagascar. Leur répartition géographique en fonction des conditions écologiques a été également abordée.

METHODOLOGIE

RECHERCHES BIBLIOGRAPHIQUES

Nos investigations ont été essentiellement effectuées dans les Institutions malgaches : Académie Malgache, Fonds Grandidier (Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza), et Université d'Antananarivo (Bibliothèque Universitaire et bibliothèque du Département de Botanique).

Des organismes extérieurs ont également participé à l'enrichissement de notre documentation: Missouri Botanical ; Muséum National d'Histoire Naturelle; Rhodes University.

Ces recherches sont par conséquent limitées et la bibliographie présentée dans cette étude ne peut être considérée comme exhaustive. Elle donne néanmoins un aperçu des principaux travaux effectués.

CLASSEMENT PAR THEMES

Deux thèmes ont été retenus : 1) Affinités et origine probable de la flore malgache. 2) Biogéographie des plantes de Madagascar.

La paléogéographie a été souvent évoquée dans les publications consultées pour définir la position géographique de Madagascar au cours des événements géologiques et ses implications sur la phytogéographie. Cependant, nous ne retiendrons pas ce thème purement géologique qui trouve d'ailleurs des nouveaux développements dans ce Colloque. Un classement suivant l'ordre chronologique des publications a été ensuite effectué pour pouvoir suivre l'évolution des recherches, des informations et des analyses qui en découlent.

RESULTATS

Plusieurs points se dégagent à la suite de ces recherches bibliographiques :

- Les documents consacrés uniquement à Madagascar sont relativement peu nombreux. Beaucoup d'auteurs situent la Grande Ile dans un contexte mondial.

- Des nombreuses publications examinées, il se dégage une certaine corrélation entre les thèmes retenus et il est difficile de les dissocier. Les affinités et la répartition biogéographique des plantes influent nécessairement sur leur origine et sont liées à l'histoire géologique des continents.

Les monographies relatives à certains groupes taxonomiques (familles, tribus, genres et espèces) sont beaucoup plus nombreuses. L'origine et les affinités y sont parfois mentionnées.

Les références de bases citées presque par tous les auteurs portent sur les travaux de PERRIER DE LA BATHIE (1927, 1936) et HUMBERT (1959). Des hypothèses et des affirmations y ont été émises, avec beaucoup de réserves, approfondies plus tard par d'autres auteurs avec l'apport de données scientifiques plus récentes (géophysiques, paléobotaniques ou palynologiques).

AFFINITES ET ORIGINE PROBABLE DE LA FLORE MALGACHE

Ces deux notions sont indéniablement liées à l'histoire des continents (WEGENER, 1924; BESAIRES, 1974; RAVEN & AXELROD, 1974; WOLFE, 1972, 1975) et à la paléoposition de Madagascar (PERRIER DE LA BATHIE, 1936; HUMBERT, 1959; AUBREVILLE, 1955 à 1977; LEROY, 1978). Les espèces mises en place avant la dislocation du continent pangéen et la dérive gondwanienne sont considérées comme les souches anciennes de la flore actuelle. Les recherches paléobotaniques (WOLFE, 1972, 1975; LEOPOLD & MAC GINITIE, 1972; *In*: AUBREVILLE, 1977) ont contribué à confirmer ce fait à l'échelle mondiale, Madagascar y compris

Beaucoup d'auteurs ont attribué la présence de nombreuses formes primitives de la flore actuelle et le fort taux d'endémisme à l'isolement ancien de l'île et à la mise en place avant cet isolement d'un stock ancien qui se serait diversifié par la suite pour donner les espèces actuelles (KOECHLIN *et al.*, 1974).

Migrations des flores. Cette conception découle de la connaissance des aires de répartition de la flore actuelle. Il y aurait eu au départ une **migration de la flore laurasienne vers le Sud**. C'est le cas des Annonaceae et des Bombacaceae qui sont actuellement présentes dans la flore tropicale de l'hémisphère Sud. Le genre *Ilex* (Aquifoliaceae), qui est un genre *laurasien* est largement réparti actuellement dans l'hémisphère Sud (AUBREVILLE, 1976). D'autres exemples permettent d'illustrer cette migration Nord-Sud, mais cette tentative de reconstitution est assez limitée à cause de l'insuffisance des flores fossiles.

Les radiations de la flore à travers les continents gondwaniens ont fait également l'objet de nombreux travaux. Elles permettent d'expliquer l'existence de nombreuses espèces communes ou affines entre ces territoires aujourd'hui séparés. Les travaux y afférant sont nombreux. Il faut toujours citer ceux de PERRIER DE LA BATHIE (1921, 1936), HUMBERT (1959), LEROY (1978), AUBREVILLE et CAPURON (nombreuses monographies). Les modes et les moyens de transport ont été évoqués. Ils ont joué un rôle et ont contribué à l'enrichissement de la flore originelle. De nombreuses références citées dans la bibliographie peuvent illustrer ces affinités : CAPURON (1963), CROIZAT (1964), RAYNAL (1968), LE THOMAS (1972), MARKGRAF et BOITEAU (1972), LEROY (1977).

Spéciation sur place. Madagascar est un centre extraordinaire de spéciation pour certains genres qui y ont trouvé les conditions tropicales favorables à la diversification phylétique (AUBREVILLE, 1975). On pourrait citer :

Grewia (Tiliaceae) avec 70-80 sp., *Vepris* (Rutaceae) : 25 sp. et 1 à Ceylan, *Mammea* (Guttifereae) : 21 sp. à Madagascar 1 sp. en Afrique et 1-2 sp. en Amérique, *Symphonia* (Guttifereae) : 16 sp. dont 1 sp. en Afrique et en Amérique.

L'île est également un centre d'endémisme : endémisme ancien pour les endémiques de rang taxonomique élevé et récent ou même actuel au niveau des espèces.

KOECHLIN *et al.* (1974) ont approfondi cette question et l'ont attribuée à la différenciation sur place à partir d'un stock ancien avec des formes vicariantes par apomixie, polyploïdisation ou par hybridation. Cette différenciation s'est effectuée en dehors des éléments extérieurs et a conduit à de véritables éclatements à l'intérieur de certaines familles ou de certains genres : deux familles sont à cet égard très remarquables, les Palmiers avec 15 genres endémiques sur 18 et 120 espèces (HUMBERT, 1959) et les Orchidées qui se répartissent en 16 tribus, 61 genres et plus de 900 espèces, avec beaucoup d'affinités asiatiques (HUMBERT, 1959).

Actuellement à Madagascar, 8 familles endémiques sont connues : Didiereaceae, Sphaerosepalaceae, Sarcolenaceae, Diegodendraceae, Humbertiaceae, Didymelaceae, Bembiciaceae, Kaliphoraceae; les deux dernières ont été décrites récemment par TAKHTAJAN (*In*: PHILLIPSON, 1994). Au niveau générique, le pourcentage varie en fonction des domaines phytogéographiques. L'endémisme spécifique total a été estimé à un peu plus de 80 % (KOECHLIN *et al.*, 1974).

A partir de ces différentes considérations auxquelles il faut rajouter les connaissances sur la flore actuelle, les affinités des plantes de Madagascar ont été définies et les auteurs¹ sont unanimes pour reconnaître l'existence dans la flore malgache de plusieurs éléments : africain avec 24%; pantropical, 42% ; asiatique, 7% ; austral, 3%; l'élément (récent dû au transport à longue distance, 15% ; l'élément véritablement malgache, 6%

DUJARDIN *et al.* (1973), BOITEAU (1979) ont rajouté à cette liste un élément paléotropical. Tel est le cas de *Carissa* (Apocynaceae) mentionné par ce dernier.

La mise en place de ces différents éléments aurait débuté au Crétacé (KOECHLIN *et al.*, 1974), l'élément austral étant considéré comme le plus ancien, suivi par les éléments pantropical et asiatique puis de l'élément africain. Certains de ces éléments se sont par la suite diversifiés dans plusieurs directions en colonisant d'autres régions du globe. D'autres n'ont pas évolué et ont gardé leurs caractères primitifs que l'on trouve encore dans les espèces des forêts africaines et malgaches.

ASPECT BIOGEOGRAPHIQUE

La flore malgache a toujours posé des difficiles problèmes aux biogéographes. Depuis les travaux de PERRIER DE LA BATHIE (1936), beaucoup d'autres informations confirment la position clef de Madagascar en ce qui concerne l'évolution et la distribution des végétaux. Les informations relatives aux affinités des plantes malgaches doivent aboutir à la délimitation des leurs aires de répartition dans les anciens territoires

¹PERRIER DE LA BATHIE (1936), HUMBERT (1959), LEROY (1978) - GUILLAUMET *et al.* (1979), PHILLIPSON (1994). En plus les nombreuses monographies dues à de nombreux auteurs.

gondwaniens. Des références ont pu être relevées, qui associent dans la plupart des cas affinités et répartition géographique.

Mais un des problèmes qui a été signalé par de nombreux auteurs concerne la proximité du continent africain par rapport à Madagascar. Malgré cette proximité, un nombre assez faible de genres est commun à Madagascar et à l'Afrique. On peut citer l'exemple des Palmiers (MELVILLE, 1970) : 18 genres présents à Madagascar ne sont pas présents en Afrique. Pour les Bombacaceae, 1 seule espèce d'*Adansonia* en Afrique, alors qu'il y a 6 espèces à Madagascar. (KOECHLIN *et al.*, 1974) ; *Gonioma* (Apocynaceae), 1 esp. en Afrique du Sud et 7 esp. malgaches (MARKGRAF & BOITEAU, 1972) et d'autres encore que nous ne pouvons toutes citer.

Quant à la répartition des plantes à l'intérieur de l'île, les études effectuées par PERRIER, CAPURON et HUMBERT, ont abouti à l'établissement de la Carte Internationale du tapis Végétal (HUMBERT & COURS DARNE, 1965). La notice correspondante donne les indications sur la répartition des espèces végétales à l'intérieur de chaque domaine phytogéographique. La version révisée de cette carte a été dressée en 1993 par FARAMALALA *et al.*, à partir d'interprétations visuelles des données satellitaires Landsat.

CENTRES D'ENDEMISME

Un certain nombre de centres d'endémisme a été identifié à l'issu des recherches floristiques et des analyses biogéographiques :

- HUMBERT (1955 b), avait divisé la région orientale en trois secteurs en fonction de la latitude : Secteur Nord, secteur Est-moyen et secteur Sud-Est. Pour l'auteur chaque secteur constituerait un centre d'endémisme caractérisé par son lot de taxons endémiques.

- WHITE, 1983 (*In*: PHILLIPSON, 1994) considère la région orientale et la région occidentale comme des centres d'endémisme importants, équivalents aux centres d'endémisme régionaux du continent africain. La ligne de partage entre ces deux régions correspond aux limites de partage géographique et climatique (BASTIAN, 1967).

Selon KOECHLIN *et al.* (1974), le sud devait être considéré comme un centre d'endémisme du type « relictuel ou de conservation ». Une très forte vicariance entre des flores voisines expliquerait également l'origine des espèces endémiques récentes (par exemple, néoendémisme spécifique à l'intérieur des genres *Terminalia* et *Diospyros*).

- Les Hauts Sommets de Madagascar (Tsaratanana, Marojejy, Ankaratra, Andringitra et Andohahela) devraient être considérés comme des centres d'endémisme très importants, étant donné le fort pourcentage d'espèces endémiques présentes dans la flore orophile. Les études faites par HUMBERT plus spécialement à l'intérieur de la famille des Composées pourront illustrer la spécificité de cette flore orophile.

DISCUSSION

Globalement dans la bibliographie botanique, nombreuses sont les citations publiées sur l'origine et les affinités des plantes de Madagascar, mais les publications consacrées exclusivement à Madagascar sont numériquement peu importantes.

De nombreuses questions se posent encore actuellement car la flore malgache est loin d'être connue. Par conséquent les autres modes d'investigations comme la paléobotanique, la palynologie, les données satellitaires, devraient apporter de nouvelles lumières sur la connaissance de la biogéographie malgache.

Plusieurs points peuvent être cependant retenus :

Points forts

- L'importance des références anciennes (1920 à 1970), qui représentent des archives uniques et constituent la base de toutes les recherches ultérieures.

- La place importante occupée par les références relatives à l'histoire des continents (citées et analysées entre autres par AUBREVILLE), ainsi que les données paléobotaniques ou palynologiques, bien qu'encore très fragmentaires.

- Les nombreuses références (monographies ou autres), sur la connaissance de la flore actuelle, encore incomplètes mais qui permettent d'évaluer les affinités de cette flore avec celle des continents voisins.

- L'intérêt particulier suscité par les plantes malgaches avec leur très grande diversité consécutive à la diversité de leurs origines et affinités.

Points faibles

- L'insuffisance des références disponibles à Madagascar, surtout celles parues après 1980, alors que beaucoup d'études ont été faites ou sont en cours d'exécution par des institutions étrangères.

- Le faible nombre de publications sur des données écologiques et édaphiques (permettant la définition de certaines aires de répartition). Les modalités et moyens de dispersion n'étant pas encore suffisamment approfondis.

- Les études sur les taux d'endémicité générique font défaut. Le nombre total de genres endémiques n'est toujours pas connu.

CONCLUSION

Il ne nous a pas été possible d'analyser, de façon exhaustive, tous les travaux effectués sur l'origine et les affinités des plantes de Madagascar. Ce n'est qu'un bref aperçu de l'ensemble des travaux les plus anciens. L'originalité et la particularité de la flore malgache ont toujours suscité l'intérêt des scientifiques et des chercheurs qui s'accordent à considérer Madagascar, non seulement comme une aire extraordinaire de différenciation des taxons, mais également comme un refuge de nombreuses espèces immigrées, et un centre de survie des formes primitives. Elles sont conservées dans les forêts denses humides tropicales et l'appartenance de Madagascar à ce monde tropical en est une explication. Encore loin d'être bien connue, la flore malgache nécessite de

nouvelles investigations permettant de préciser davantage l'origine et les affinités des plantes de Madagascar.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBREVILLE, A., 1955. La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. *Compt. Rend. Som. Séances Soc. Biogéogr.*, 278: 42-49.
- AUBREVILLE, A., 1972. Etude phytogéographique de la famille des Sapotacées malgaches dans le cadre géographique africain. *Adansonia*, sér. 2, 12: 55-59.
- AUBREVILLE, A., 1974a. Les origines des Angiospermes (1ère partie). *Adansonia*, sér. 2, 14: 5-27.
- AUBREVILLE, A., 1974b. Origines polytopiques des Angiospermes tropicales (2è partie). Essais chorologiques. *Adansonia*, sér. 2, 14: 145-198.
- AUBREVILLE, A., 1975. Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicaux. *Adansonia*, sér. 2, 15 (1): 31-56.
- AUBREVILLE, A., 1975a. Essais de géophylétique des Bombacacées. *Adansonia*, sér. 2, 15: 57-64.
- AUBREVILLE, A., 1975b. Madagascar au sein de la Pangée. *Adansonia*, sér. 2, 15: 295-305.
- AUBREVILLE, A., 1976a. Essai d'interprétation nouvelle de la distribution des Diptérocarpacées. *Adansonia*, sér. 2, 16: 205-210.
- AUBREVILLE, A., 1976b. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiqes tropicales. *Adansonia*, sér. 2, 16: 297-354.
- AUBREVILLE, A., 1977. Confirmations et conséquences de la théorie d'une origine polytopique des Angiospermes. *Adansonia*, sér. 2, 16: 395-400.
- BESAIRIE, H., 1974. Madagascar dans le cadre nouveau de la dérive gondwanienne. *Bull. Acad. Malg.*, 51: 1-15.
- BOITEAU, P., 1979. Affinités biogéographiques des Apocynacées malgaches. *Bull. Acad. Malg.*, 57(1-2): 127-131.
- BOURREAU, E., 1949. Paléobiogéographie de Madagascar. *Mém. Inst. Sc. Mad.*, sér. D, 1(2): 81-96
- CAPURON, R., 1963. Contribution à la flore de Madagascar. (XI, *Macadamia*, Proteaceae, XII, *Bubbia perrieri*, Winteraceae). *Adansonia*, sér. 2, 3(3): 370-400
- CHANUDET, C., 1979. Problèmes actuels de biogéographie malgache. *Revue d'animation culturelle et scientifique.*, Vol. 1 n°4.
- CHAUVET, B., 1969. Inventaire des espèces forestières introduites à Madagascar. Ecole Normale Supérieure Agronomique. Tananarive, 188 p.
- CROIZAT, L., 1964. La distribution des Bombacacées, mise au point biogéographique. *Adansonia*, sér. 2, 4(3): 427-455.
- DEJARDIN, J. J.L. GUILLAUMET & MANGENOT., 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache. (Végétaux vasculaires). *Candollea*, 28: 325-391.

- HAUDRICOURT., A.C. 1948. L'origine des plantes cultivées malgaches. Mém. Inst. Sc. Mad. sér. B., 1-2, 143-145 et Mém. Soc. Biogéogr., n s I. 1953: 107-110.
- HUMBERT, H., 1923. Les composées de Madagascar. Ed. Lanier. CAEN. 336p.
- HUMBERT, H., 1927. Le peuplement des Hautes Montagnes. Sur la flore des hautes Montagnes de Madagascar. C. R. Soc. Biogéogr., 3: 84-87.
- HUMBERT, H., 1928. La végétation des Hautes Montagnes de Madagascar, *in*. Soc. Biogéogr. : Contribution à l'étude des peuplements des Hautes Montagnes. Paris. pp. 1-26.
- HUMBERT, H., 1959. Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Inst. Sc. Mad. sér. B, 9: 149-187.
- HUMBERT, H. & G. COURS-DARNE, 1964-65. Carte Internationale du Tapis Végétal et des conditions écologiques, 3 coupures au 1/1000.000è. Trav. Sect. Sc. et Tech., Inst. Fr. Pondichéry hors sér. n°6.
- HUMBERT, H. & G. COURS-DARNE, 1965. Notice de la Carte de Madagascar. Trav. Sect. Sc. Tech. Inst. Fr. Pondichéry.
- KOECHLIN, J. J.L. GUILLAUMET & P. MORAT, P., 1974. Flore et Végétation de Madagascar. Vaduz - Cramer ed, 687 p, 187 ill.
- LEBRUN, J., 1961. Les deux flores d'Afrique Tropicale. Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique., Ser. 2, 32: 1-81.
- LE THOMAS., A. 1972. Le Genre *Ambavia* à Madagascar (Annonaceae). *Adansonia*, sér. 2, 12(1): 155-157.
- LEROY, J-F., 1958. Contribution à l'étude des forêts de Madagascar. Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl., 5(8-9): 593-595.
- LEROY, J-F., 1977. Taxogenèse de la flore malgache: les genres *Mammea* et *Parammammea* Leroy, gen. nov. (Guttiferea). Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., D, 284: 1521.
- LEROY, J-F., 1978. Composition, origin and affinities of the Madagascar vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 65: 535-589.
- MARKGRAF, F. & P. BOITEAU, 1972. Apocynacées : une espèce malgache du genre Sud-africain : *Gonioma*. *Adansonia*, 12: 223-229.
- MELVILLE, R., 1970. L'importance de la flore malgache parmi les flores du monde, *In*: Conférence Internationale sur l'utilisation rationnelle et la Conservation de la Nature à Madagascar. 7-10/10/70.
- PELTIER, M., 1972. Les Sophorées de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 12(1): 137-154.
- PERRIER de la BATHIE, H., 1921. La végétation malgache. *Ann. Mus. Colon. Marseille*, 3è série, 9, 268 p.
- PERRIER de la BATHIE, H., 1936. Biogéographie des Plantes de Madagascar. Soc. Ed. géogr. Marit. et Col, PARIS. 156 p.
- PERRIER de la BATHIE, H., 1936. Biogéographie des Palmiers de la région malgache.
- PERRIER de la BATHIE, H., 1948. Notes biogéographiques sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar. *Mem. Inst. Sc. Mad.*, ser B, 1-2: 112-131.

- PHILLIPSON, P.B. 1994., Madagascar, *In*: Davis, S.-D., V.H. Heywood & A.C. Hamilton (eds.). Centres of Plant Diversity. The World Wide Fund for Nature (WWF) and IUCN. The world conservation Union. pp. 271-281.
- RAVEN, P.H. & D.I. AXELORD, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 61: 539-673.
- RAYNAL, J. 1967. Notes cyperologiques. X. Les races africaines et malgaches de *Rynchospora rubra*. (Lour) Makino. *Adansonia*, sér. 2, 7(4): 513-523.
- WILD, H., 1975. Phytogeography and the gondwanaland position of Madagascar. *Boissiera*, 24: 107-117.
- WOLFE, J-A., 1972. An interpretation of Alaskan Tertiary Floras. *In*: A. Graham, Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern Alerica : 201.233. Elsevier Publ. Co., Amsterdam.
- WOLFE, J-A., 1975. Some aspects of plantgeography of the Nothern-Hemisphere during the Cretaceous and Tertiary. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 62: 264-79.