

**Direction des bibliothèques**

**AVIS**

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

**NOTICE**

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.



Université Toulouse III – Paul Sabatier / Université de Montréal  
École Doctorale SEVAB

## THÈSE

pour obtenir le grade de  
Docteur de l'Université Toulouse III  
Et Ph. D. de l'Université de Montréal  
Discipline : Systématique Végétale

par

Marie Fougère-Danezan

Phylogénie moléculaire et morphologique des Detarieae  
résinifères (Leguminosae : Caesalpinioideae). Contribution à  
l'étude de l'histoire biogéographique des légumineuses.

### **DIRECTEURS**

Mme Anne BRUNEAU  
M. Stéphan MAUMONT  
M. Christophe THÉBAUD

### **JURY**

M. Denis BARABÉ  
M. Jean-Noël LABAT  
M. Doyle McKEY



## AVANT-PROPOS

Je remercie tout particulièrement ma directrice et mes directeurs : Anne Bruneau pour son accueil chaleureux à Montréal, son encadrement dynamique, ses critiques constructives et ses encouragements ; Stéphane Maumont pour m'avoir donné ma chance et pour les discussions toujours intéressantes sur la phylogénie, l'évolution morphologique et la botanique ; Henri Puig pour avoir accepté de superviser le travail et Christophe Thébaud pour avoir accepté de le remplacer au pied levé et pour ses encouragements.

Je remercie Denis Barabé pour avoir accepté d'être membre du jury et d'y représenter l'Université de Montréal.

Je tiens à remercier Jean-Noël Labat pour m'avoir accueillie aux herbiers du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et pour avoir accepté mon invitation à ce jury.

Je voudrais remercier aussi Doyle McKey pour avoir accepté de critiquer ce travail.

Je tiens à remercier la "Bean Team" : Gwilim Lewis, Bente Klitgaard, Barbara McKinder et surtout Patrick Herendeen et Karen Redden. Les discussions sur les caractères morphologiques ont toujours été très instructives et l'accueil et l'aide de Patrick et Karen à l'Université G. Washington m'ont été précieux.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont accueillie dans les différents herbiers que j'ai visités et avec qui j'ai parfois eu des conversations très intéressantes sur les *Detarieae s. l.* : Odile Poncy, Jan Wieringa, Elmar Robbrecht, Gerard Thijssse et Ding Hou. Et bien sûr je remercie Stuart Hay pour s'être occupé des spécimens à Montréal. J'ai aussi une pensée particulière pour Jacques Léonard que j'ai eu la chance de rencontrer et dont l'avis et les conseils ont été très utiles.

Je remercie Dario de Franceschi pour ses informations sur les fossiles et l'ambre de *Detarieae s. l.* Je voudrais aussi remercier Hannah Banks pour les informations sur les pollens

Je dois aussi remercier Ruth Kiew, Chew Ping, P.S. Udayan, K. Ravikumar, G. Hariramamurthi, Anil Dubey et les personnels du Singapore Botanical Garden, de University of Agricultural Sciences (Bangalore) et de la Foundation for Revitalisation of local Health Traditions (Bangalore) pour l'aide apportée dans la collecte de matériel. De nombreux collecteurs ont aussi envoyé du matériel au laboratoire je leur adresse à tous un grand merci et ils m'excuseront de ne pas faire la (très) longue liste de leurs noms ici. Je remercie aussi Daya Dayanandan pour le soutien apporté dans le cadre du voyage à Bangalore.

Je remercie aussi les organismes qui m'ont permis de réaliser cette étude par leur soutien financier : le CIEC, le CRSNG, l'Université de Montréal et l'IRBV.

Je remercie très sincèrement les membres du laboratoire de taxonomie à l'IRBV : tout d'abord Luc Brouillet, ses commentaires ont toujours été bienvenus, les nombreux étudiants, Annie Archambault, Simon Joly, Vincent Chao, Elyse Faubert, Geneviève Gravel, Pascale Thériault, Catherine, Félix pour sa base de futon. Je tiens aussi à remercier l'ensemble des étudiants de l'IRBV pour l'ambiance chaleureuse à laquelle ils contribuent (impossible de les citer tous, mais je pense bien à eux). Je n'oublie pas les "toulousains" : Guillem, Jean, Natalia...

Enfin je remercie sincèrement mes amis des deux continents Pierrot et Cécile (les plus anciens), Annie, Simon, Blandine, Martin, Karen, Anouck et Priyum (les plus lointains) mais aussi Hervé, Lolo, Jean, Gaëtan, Fabien, Régine, Boris, David le tigre bondissant et Axelle, les Oliviers, Alice, les Xaviers, Fabienne, Elsa, Aurélie et Julien...Merci pour leur soutien et leur patience envers la troglodyte que je suis devenue.

Je remercie aussi très affectueusement ma famille pour sa compréhension et ses encouragements : ma mère et mon père, Barbara et Louis, Mary et aussi les oncles, tantes et cousins – cousines. Enfin, le dernier mais non le moindre, merci beaucoup à mon Ti Thom pour sa patience son affection et son aide à la mise en page.

Marie Fougère-Danezan

Phylogénie moléculaire et morphologique des Detarieae résinifères  
(Leguminosae : Caesalpinioideae). Contribution à l'étude de l'histoire  
biogéographique des légumineuses.

Directeurs : Anne Bruneau, Stéphan Maumont, Christophe Thébaud

Soutenance prévue à Toulouse

### **Résumé**

Les relations phylogénétiques au sein des Detarieae résinifères ont été explorées en utilisant les régions chloroplastiques de l'intron du *trnL*, de l'espaceur *trnL-F*, la région nucléaire des ITS et les caractères morphologiques. L'ensemble des caractères s'est révélé assez congruent. Le monophylétisme des deux clades résinifères est encore mal établi. Les relations phylogénétiques obtenues sont en désaccord avec les classifications traditionnelles. L'évolution florale du groupe est complexe ce qui explique sans doute les difficultés rencontrées par ces classifications. L'Afrique semble être l'aire d'origine des groupes résinifères des Detarieae s. l. Leur présence sur le continent américain est vraisemblablement due à la dispersion par les courants marins entre l'Oligocène et le Miocène. L'arrivée à Madagascar par dispersion semble plus ancienne pour les genres endémiques de l'île. Quant à l'Asie, elle a pu être atteinte au cours du Miocène via la péninsule arabique.

Mots clés : Phylogénie, Biogéographie, Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae, intron du *trnL*, espaceur *trnL-F*, espaceurs transcrits internes, ITS, morphologie.

Discipline : Systématique Végétale

Laboratoire Évolution et Diversité Biologique

Université Paul Sabatier

118, route de Narbonne

Bât. 4R3

31 062 Toulouse cedex 4

## Abstract

Phylogenetic relationships among resin-producing genera of the tribe Detarieae *s. l.* were explored using chloroplast *trnL* intron and *trnL*-F spacer, nuclear ITS and morphological characters. The different data sets were quite congruent except the ITS region. The monophyly of resin-producing Detarieae is not well supported. The phylogenetic relationships revealed an important discrepancy with traditional classifications. A complex floral evolution explains in part the difficulties encountered by those classifications. Phylogenetic relationships and molecular dating suggest that Africa is the area of origin for the resin-producing Detarieae. The New World has probably been reached by long distance dispersal across the Atlantic Ocean via marine currents during Oligocene and lower Miocene. The lineage of *Brandzeia* may have dispersed to Madagascar by winds during Eocene. Geodispersal via the Arabian peninsula is the most probable mechanism responsible for the colonisation of India and Asia.

**Key words :** Phylogeny, Biogeography, Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae, *trnL* intron, *trnL*-F spacer, internal transcribed spacer, ITS, morphology.

# TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	2
TABLE DES MATIÈRES.....	5
LISTE DES TABLEAUX .....	8
LISTE DES FIGURES .....	11
LISTE DES ANNEXES .....	15
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	17
Contexte taxonomique.....	18
La tribu des Detarieae.....	18
Définition des genres.....	29
Les résines chez les Detarieae <i>s. l.</i> .....	31
Les résines, l'ambre et le copal .....	31
Les terpènes .....	34
Les Detarieae résinifères .....	36
Biogéographie.....	37
Répartitions des Detarieae résinifères .....	37
Contexte paléontologique .....	41
Contexte géologique.....	45
Scénarios biogéographiques .....	47
Problématique.....	49
CHAPITRE 1 : PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE DES DETARIEAE RÉSINIFÈRES... 51	
Introduction .....	52
Matériels et Méthodes .....	55
Échantillonnage .....	55
Méthodes moléculaires.....	56

Alignements.....	63
Traitement des indels.....	64
Analyses phylogénétiques .....	65
Résultats.....	69
Caractéristiques des séquences.....	69
Synthèse des différentes analyses en parcimonie.....	78
Analyses complémentaires .....	83
Discussion.....	84
Niveau d'information .....	84
Relations phylogénétiques.....	85
Conclusion .....	108
CHAPITRE 2 : APPORT DE LA MORPHOLOGIE ET COMBINAISON AVEC LES DONNÉES MOLÉCULAIRES.....	112
Introduction .....	113
Matériel et Méthodes : .....	115
Échantillonnage .....	115
Méthodes .....	115
Analyses .....	136
Résultats.....	137
Performances des analyses .....	137
<i>Detarieae s. l.</i> .....	146
<i>Amherstieae</i> .....	146
<i>Detarieae</i> résinifères .....	148
Clade <i>Prioria</i> (clade P).....	148
Clade des <i>Detarieae s. s.</i> .....	150
Clade <i>Hymenaea</i> .....	150
Clade <i>Eperua</i> .....	151
Clade <i>Detarium</i> .....	152
Discussion.....	154
Utilité des caractères morphologiques.....	154
Concordance avec les classifications antérieures .....	161

Évolution de la morphologie florale.....	166
Relations phylogénétiques.....	174
Conclusion.....	189
CHAPITRE 3 : HISTOIRE BIOGÉOGRAPHIQUE DES DETARIEAE RÉSINIFÈRES	192
Introduction.....	193
Matériel et Méthodes.....	200
Cladogrammes d'aires.....	200
Estimation des âges des divergences.....	203
Résultats.....	206
Analyses des événements biogéographiques.....	206
Datations.....	219
Discussion.....	224
Reconstruction biogéographique événementielle.....	224
Datations.....	227
Conclusion.....	239
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	241
Utilité des différentes régions de l'ADN.....	242
Monophylétisme des Detarieae résinifères.....	243
Relations phylogénétiques et classification.....	244
Évolution morphologique.....	246
Hybridation.....	248
Biogéographie.....	249
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	252
ANNEXES.....	280

## LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1** : Classification des Detarieae *s. l.* de Cowan et Polhill (1981) comparativement à celle de Breteler (1995) et Breteler et Wieringa (1999). Les numéros correspondent à ceux de Polhill (1994). 23
- Tableau 2** : Synthèse du statut phylogénétique, de la production de résine et de la localisation pour les différents genres appartenant au groupe des Detarieae résinifères et des genres affins. 28
- Tableau 3** : Composition et solubilité des différents exsudats végétaux. 32
- Tableau 4** : Échelle de temps proposée par Anderson (1997) pour l'utilisation de la terminologie concernant les résines et leurs degrés de fossilisation. 32
- Tableau 5** : Provenance des bois fossiles identifiés comme appartenant à des taxa proches des genres actuels *Sindora*, *Copaifera* et *Detarium*. 44
- Tableau 6** : Liste des échantillons utilisés, spécimens d'herbier et numéro d'accession des séquences. 57
- Tableau 7** : Taux de G-C pour les différentes régions séquencées. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. 73
- Tableau 8** : Tableau récapitulatif du statut phylogénétique et de la capacité résinifère des différents genres de Detarieae résinifères et genres affins. 87
- Tableau 9** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez les Detarieae *s. l.* par comparaison avec la tribu des Maxillarieae (Orchidaceae). Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. 92
- Tableau 10** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez des séquences fonctionnelles et non fonctionnelles connues. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. 93
- Tableau 11** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez les Detarieae *s. l.* partagées en deux groupes principaux (fonctionnelles et non fonctionnelles) et chez trois genres de cette tribu qui ont été traités à part. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. 95
- Tableau 12** : Caractères de *Colophospermum mopane* et *Hardwickia binata*. Les caractères 1 à 8 sont ceux utilisés par Breteler *et al.* (1997) comme arguments en faveur de la fusion des

deux genres monospécifiques et les caractères 9 à 20 sont ceux avancés par Léonard (1999) comme arguments inverses. **98**

**Tableau 13** : Caractères des genres du clade *Prioria s. s.* : *Prioria*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* et *Gossweilerodendron*. Les caractères 1 à 6 sont ceux utilisés par Breteler (1999) comme arguments en faveur de la fusion des quatre genres (notons que les deux premiers caractères sont très fréquents chez les *Detarieae s. l.*) et les caractères 7 à 13 sont des caractères cités par Breteler (1999) comme des différences mineures. **100**

**Tableau 14** : Synthèse des résultats phylogénétiques obtenus par comparaison avec les groupes de genres de Cowan et Polhill (1981). **109**

**Tableau 15** : Évolution de la conception des limites entre les deux tribus *Detarieae* et *Amherstieae*. **114**

**Tableau 16** : Résultats de l'analyse des groupes ("cluster analysis") de Pettigrew et Watson (1977). **157**

**Tableau 17** : Répartition des deux types de corolle dans les *Detarieae s. l.* selon les groupes moléculaires obtenus par Bruneau *et al.* (2000 et 2001). Les astérisques indiquent les genres étudiés par Tucker (2000 a, b et c, 2001 a et b, 2002 a et b, 2003 ; au moins une espèce par genre). **168**

**Tableau 18** : Résultats organogénétiques de l'expression des gènes de classes A, B, C et E. **170**

**Tableau 19** : Classification de la tribu des *Detarieae s. l.* basée sur les relations phylogénétiques suggérées par la combinaison des données moléculaires et morphologiques. **190**

**Tableau 20** : Fossiles utilisés comme contraintes pour les analyses de datations (min = âge minimum). **204**

**Tableau 21** : Événements associés aux trois Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) obtenus par recherche d'adéquation avec la totalité des *Detarieae*. H = événement significativement plus fréquent qu'au hasard sur les trois GACs et B = événement significativement moins fréquent qu'au hasard sur les trois GACs. ns= non significatif au seuil 5%, \* significatif au seuil 10%, \*\* significatif au seuil 5%. **208**

**Tableau 22** : Événements associés aux hypothèses Gondwana (Figure 40A), Afro-asiatique (Figure 40B), Boréotropicale (Figure 40C). CM=recherche chloroplastique / morphologique. MM= recherche moléculaire / morphologique. Bleu foncé = événements significativement plus fréquent qu'au hasard au seuil 5%. Bleu clair = événements significativement plus fréquent qu'au hasard au seuil 10%. Orange foncé = événement significativement moins fréquent qu'au hasard au seuil 5%. Orange clair = événement significativement moins fréquent qu'au hasard au seuil 10%. p1 = probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre des espèces et p2 = probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre d'aire. a=Amérique. b=Afrique. c=Madagascar. d=Inde. e=Asie **211**

**Tableau 23** : Événements associés aux Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) issus des recherches sur deux clades seulement. Pour chaque GAC (I et II voir Figure 41), les événements sont calculés par rapport à l'adéquation avec les deux clades puis alternativement avec chacun des deux clades (*Prioria s. s.* = P ou *Detarium* = D). \* événement significativement plus fréquents qu'au hasard au seuil 10% et \*\* événement significativement plus fréquents qu'au hasard au seuil 5%. p1= probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre des espèces. **212**

**Tableau 24** : Résultats des recherches d'adéquation obtenus après changement des coûts de duplication et d'extinction pour la totalité du groupe (phylogénies obtenues par analyse des données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques). Pour chaque recherche, la topologie obtenue (Topo.) est indiquée (voir Figure 42) ainsi que les différents types d'événements (Ex. = extinction ; Du. = duplication ; Vi. = vicariance ; Di. = dispersion). **215**

**Tableau 25** : Résultats des recherches d'adéquation obtenus après changement des coûts de duplication et d'extinction pour seulement deux clades (phylogénies obtenues par analyse des données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques). Pour chaque recherche, la topologie obtenue (Topo.) est indiquée (voir Figure 43) ainsi que les différents types d'événements (Ex. = extinction ; Du. = duplication ; Vi. = vicariance ; Di. = dispersion). **216**

**Tableau 26** : Estimations des âges des disjonctions des *Detarieae* résinifères (en Ma) à partir des données chloroplastiques et moléculaires en utilisant deux méthodes, NPRS et PL. **221**

**Tableau 27** : Classification de la tribu des *Detarieae s. l.* basée sur les relations phylogénétiques suggérées par la combinaison des données moléculaires et morphologiques. **245**

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Morphologie florale chez les Detarieae *s. l.* A - *Aphanocalyx cynometroides* (d'après Aubréville, 1970). B et C - *Schotia afra* (d'après Tucker, 2001). 19
- Figure 2** : Morphologie florale chez les Detarieae *s. l.* A - *Prioria copaifera* (d'après Breteler, 1999). B - *Eperua sp.* (d'après Cowan, 1975). 20
- Figure 3** : Morphologie florale chez les Detarieae *s. l.* A - *Sindora klaineana* (d'après Tucker, 2003). B - *Stemonocoleus micranthus* (d'après Aubréville, 1970). C - *Kingiodendron pinnatum* (d'après Breteler, 1999). 21
- Figure 4** : Consensus strict simplifié de 20 000 arbres obtenus par analyse de l'intron du *trnL* par Bruneau *et al.* (2001). Les traits en pointillés désignent des relations complexes non détaillées. Un astérisque désigne les noms utilisés par Bruneau *et al.* (2001). Deux astérisques désignent des noms utilisés dans ce document (voir Tableau 2 pour la composition des clades). 27
- Figure 5** : Voies de biosynthèses des terpènes couramment inclus dans les résines. La double flèche entre IDP et le DMADP indique une relation d'isomérisation. Les terpènes soulignés sont volatiles. 35
- Figure 6** : Répartitions disjointes des genres A – *Hymenaea* et B – *Guibourtia*. 38
- Figure 7** : Répartitions disjointes des genres A – *Sindora* et B – *Copaifera*. 39
- Figure 8** : Répartitions disjointes des genres du clade *Prioria* et du genre *Hardwickia*. A - en rouge le genre *Kingiodendron*, en bleu les genres *Gossweilerodendron* et *Oxystigma* et en vert le genre *Prioria*. B - en bleu le genre *Colophospermum* et en rouge un genre apparenté à ce dernier, *Hardwickia*. 40
- Figure 9** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=1098 ; CI'=0,533 ; RI=0,808). 70
- Figure 10** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=1098 ; CI'=0,533 ; RI=0,808). Les noms des groupes de genres informels de Cowan et Polhill (1981) sont indiqués par des barres de couleurs. 71
- Figure 11** : Consensus strict de deux arbres également parcimonieux issus de l'analyse des ITS (L=2285 ; CI'=0,346 ; RI=0,578). 74
- Figure 12** : Consensus strict de six arbres issus de l'analyse combinée des données chloroplastiques et nucléaires (L=3244, CI'=0,392, RI=0,630). 76

- Figure 13** : Consensus strict de deux arbres également parcimonieux obtenus par l'analyse des données combinées chloroplastiques et nucléaires (L=781 ; CI'=0,57 ; RI=0,59). 77
- Figure 14** : Nervations secondaires de type A - brochidodrome ; B - cladodrome ; C - craspédodrome ; D - semicraspédodrome ; E - nervure intramarginale (Leaf Architecture Working Group, 1999). 121
- Figure 15** : Diagrammes floraux de *Detarieae s. l.* A - sans fusion des sépales adaxiaux ; B - avec fusion des sépales adaxiaux. 126
- Figure 16** : Diagramme d'une préfloraison quinconciale, deux pièces sont entièrement recouvertes et deux pièces sont entièrement recouvrantes, la dernière est recouverte - recouvrante. 126
- Figure 17** : Consensus strict des 2 154 arbres également parcimonieux par analyse en poids équivalents des 76 caractères (L=595 ; CI'=0,183 ; RI=0,671). 139
- Figure 18** : Consensus strict des 10 000 (maximum) arbres également parcimonieux par analyse en poids équivalents des 89 caractères (L=653 ; CI'=0,196 ; RI=0,694). 140
- Figure 19** : Consensus strict des 134 arbres également parcimonieux par analyse avec pondérations successives des 76 caractères (L=616 ; CI'=0,405 ; RI=0,848). 141
- Figure 20** : Consensus strict des 667 arbres également parcimonieux par analyse avec pondérations successives des 89 caractères (L=667 ; CI'=0,438 ; RI=0,848). Les clades obtenus d'après les données moléculaires sont figurés en couleur. 142
- Figure 21** : Consensus strict de 1440 arbres (L=1703 ; CI'=0,375 ; RI=0,735) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques en pondération égalitaire. 144
- Figure 22** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). 145
- Figure 23** : Consensus strict de deux arbres (L=3603 ; CI'=0,369 ; RI=0,623) issus de l'analyse cladistique des caractères moléculaires (chloroplastiques et nucléaires) et morphologiques en pondération égalitaire. 147
- Figure 24** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes formés par l'analyse de Pettigrew et Watson (1977) sont indiqués (Tableau 16). 156

**Figure 25** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes de Cowan et Polhill (1981) sont indiqués. **159**

**Figure 26** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes de Breteler (1995) sont indiqués. **160**

**Figure 27** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les barres vertes indiquent les espèces présentant des étamines soudées et les rectangles et flèches orange indiquent les espèces ayant subi une réduction des étamines fertiles. **162**

**Figure 28** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les rectangles rouges indiquent les espèces aux fleurs apétales et les traits violets indiquent les espèces du groupe de *Crudia* de Cowan et Polhill (1981). **164**

**Figure 29** : Diagrammes floraux de A - *Crudia choussyana* ; B - *Colophospermum mopane* ; C - *Brachystegia glaucescens* ; D - *Saraca indica* ; E - *Aphanocalyx djumaensis*. **165**

**Figure 30** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les couleurs indiquent les différents types de corolle rencontrés chez les Detarieae s. l. (voir sur le côté gauche pour les correspondances). Le rouge indique l'absence de pétales et les espaces vides indiquent une corolle régulière à cinq pétales. **167**

**Figure 31** : Diagrammes floraux des genres du clade *Prioria* s. l. : A - *Gossweilerodendron* ; B - *Prioria*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* ; C - *Colophospermum* ; D - *Hardwickia* ; E - *Neoapaloxylon* ; F - *Brandzeia*. **177**

**Figure 32** : Diagrammes floraux de A - *Goniorrhachis marginata* et *Schotia afra* ; B - *Barnebydendron riedellii* et *Daniellia* ; C - *Schotia brachypetala* et *S. latifolia*. **182**

**Figure 33** : Diagrammes floraux des genres du clade *Hymenaea*. A - *Guibourtia* ; B - *Hymenaea* et *Peltogyne*. **184**

**Figure 34** : Diagrammes floraux du clade *Eperua*. A - *Eperua* et *Eurypetalum* ; B - *Augouardia letestui* ; C - *Stemonocoleus micranthus*. **186**

- Figure 35** : Diagrammes floraux du clade *Detarium*. A - *Gilletiodendron pierreanum* ; B - *Hylodendron gabunense*, *Detarium*, *Copaifera*, *Pseudosindora* ; C - *Baikiaea*, *Tessmannia* ; D - *Sindoropsis letestui* ; E - *Sindora klaineana* ; F - *Sindora* asiatiques. **188**
- Figure 36** : Relations phylogénétiques des Detarieae résinifères inférées par les données combinées chloroplastiques / morphologiques (1 arbre sur 10 ; voir chapitre 2). Les couleurs indiquent la distribution géographique des unités terminales. **196**
- Figure 37** : Cladogramme d'aires géologiques représentant les relations entre les terres de l'hémisphère sud basé sur différentes études paléogéographiques (voir introduction générale ; modifiée d'après Sanmartin et Ronquist, 2004). **197**
- Figure 38** : Relations des aires attendues dans le cas de différentes hypothèses biogéographiques. **199**
- Figure 39** : Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) les plus parcimonieux selon la recherche d'adéquation avec la totalité des Detarieae résinifères. **207**
- Figure 40** : Hypothèses biogéographiques alternatives testées. **210**
- Figure 41** : Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) issus des recherches d'adéquation avec deux clades seulement. **210**
- Figure 42** : Topologies obtenues pour les Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) après changement de coûts (recherche effectuée sur la totalité des Detarieae résinifères). **214**
- Figure 43** : Topologies obtenues pour les Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) après changement de coûts (recherche effectuée sur deux clades seulement). **216**
- Figure 44** : Reconstruction par analyse de dispersion / vicariance sur un des arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées chloroplastiques / morphologiques. **217**
- Figure 45** : Reconstruction par analyse de dispersion / vicariance sur un des arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées moléculaires / morphologiques. **218**
- Figure 46** : Âges calculés par les méthodes NPRS (rouge) et PL (bleu) pour les nœuds correspondants à des disjonctions (voir Tableau 26) en utilisant les données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques. **220**
- Figure 47** : Âges retenus pour les différentes divergences entre l'Afrique et l'Amérique en vert, l'Afrique et l'Asie (Inde comprise) en rouge et entre l'Afrique et Madagascar en bleu. **222**
- Figure 48** : Carte de répartition des fossiles du genre *Sindora* (d'après Privé-Gill *et al.*, 1999). Les cercles rouges indiquent la répartition actuelle du genre, les cercles verts indiquent les bois fossiles et les carrés bleus indiquent des pollens fossiles. 1 - *Hopeoxylon aethiopicum* ; 2 - *H. indicum* ; 3 - *H. eosiamensis* ; 4 - *H. arcotense* ; 5 - *H. indicum* ; 6 - *H. speciosum* ; 7 - *H. speciosum* ; 8 - *H. assamicum* ; 9 - *H. sindoroides* (voir Tableau 5). **235**

## LISTE DES ANNEXES

- Annexe 1** : Protocole d'extraction d'ADN modifié d'après Doyle et Doyle (1987). **281**
- Annexe 2** : Justification de l'utilisation du codage simple des indels au détriment du codage complexe. **282**
- Annexe 3** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données de l'intron du *trnL* (L=636 ; CI'=0,571 ; RI=0,832). **293**
- Annexe 4** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=569 ; CI'=0,546 ; RI=0,821). **294**
- Annexe 5** : Un des 20 000 arbres les plus parcimonieux obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=1098 ; CI=0,533 ; RI=0,808). **295**
- Annexe 6** : Un des deux arbres également parcimonieux par analyse des ITS (L=2285 ; CI'=0,346 ; RI=0,578). **296**
- Annexe 7** : Consensus strict de six arbres issus de l'analyse combinée des données chloroplastiques et nucléaires (L=3244, CI'=0,392, RI=0,630). Les pastilles grises indiquent les nœuds soutenus par les données chloroplastiques et nucléaires tels que désignés par TreeRot. **297**
- Annexe 8** : Un des six arbres les plus parcimonieux obtenus par analyse des données moléculaires combinées. **298**
- Annexe 9** : Consensus de Adams de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*. **299**
- Annexe 10** : Arbre obtenu par analyse de distances corrigées par LogDet des données ITS. **300**
- Annexe 11** : Consensus strict de 120 arbres obtenus par analyse cladistique des séquences des ITS en codage RY (L=925 ; CI'=0,31 ; RI=0,559). **301**
- Annexe 12** : Arbre le plus parcimonieux obtenu par analyse cladistique après pondération par le RC des caractères des séquences de la région des ITS (L=2288 ; CI'=0,35 ; RI=0,58). **302**
- Annexe 13** : Arbre de consensus majoritaire de 50 002 arbres obtenus par analyse bayésienne des séquences des ITS. **303**
- Annexe 14** : Matrice morphologique obtenue après observation des 89 caractères décrits pages 114 à 133 sur des spécimens d'herbiers. **304**

**Annexe 15** : Consensus strict de 24 arbres également parcimonieux (L=2364, CI'=0,313, RI=0,709) résultant des analyses chloroplastiques / morphologiques avec un poids double pour les caractères morphologiques (sans pondérations successives). **306**

**Annexe 16** : Placement des contraintes d'âges sur l'arbre chloroplastique / morphologique (voir chapitre 2). **307**

**Annexe 17** : Article préliminaire sur les résultats moléculaires paru dans *Advances in Legume Systematics Part X* (Fougère-Danezan *et al.*, 2003). **308**

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

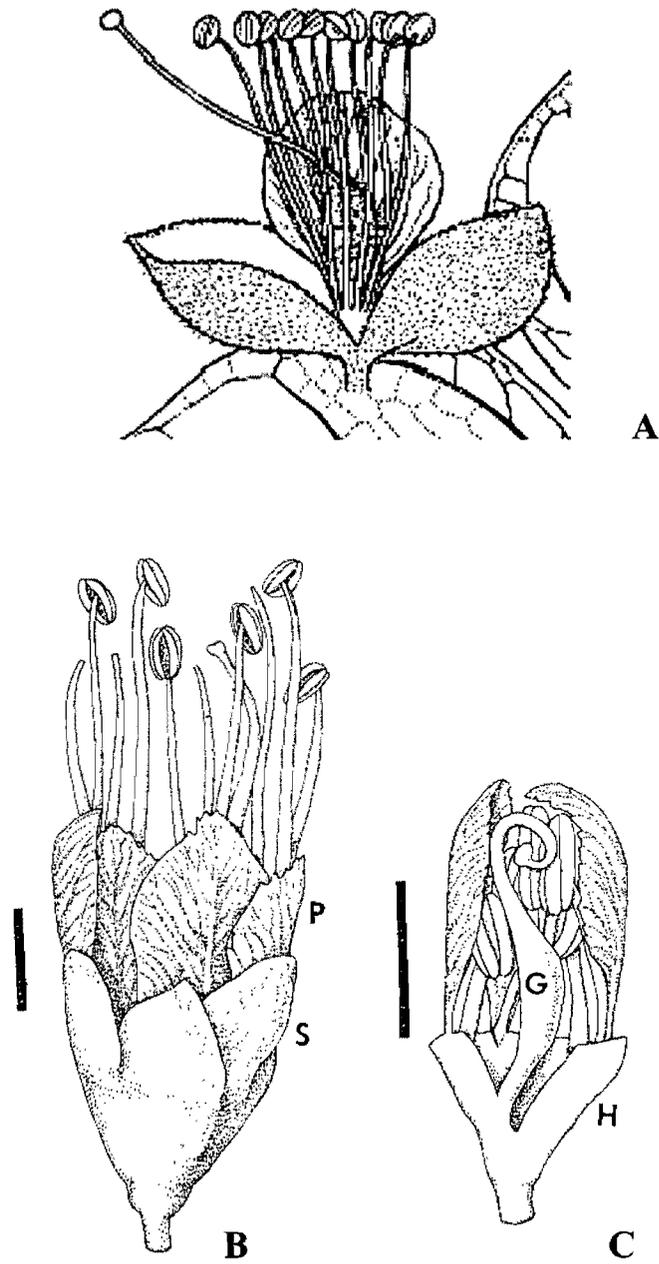
## Contexte taxonomique

### La tribu des Detarieae

La famille des Légumineuses, avec plus de 700 genres et 19 000 espèces (Lewis *et al.*, 2005) constitue une des plus grandes familles d'Angiospermes. Il s'agit en outre d'une famille de grande importance économique comme souligné par les nombreux ouvrages qui leur sont consacrés (Duke, 1980 ; Allen et Kullmann-Allen, 1981). La grande diversité exprimée par les espèces qui constituent cette famille en fait un groupe complexe et donc d'un grand intérêt pour les systématiciens. Cette diversité se manifeste notamment sur le plan biologique (des arbres d'une grande longévité aux éphémérophytes), morphologique (feuilles simples ou composées, fleurs plus ou moins actinomorphes ou zygomorphes), géographique et écologique (de la forêt tropicale humide aux déserts froids et secs plus septentrionaux sur tous les continents - Polhill *et al.*, 1981).

Cette grande famille (parfois élevée au rang d'ordre) a été divisée en trois sous-familles : Papilionoideae, Mimosoideae, et Caesalpinioideae (parfois élevées au rang de famille). Si les deux premières sont habituellement reconnues comme monophylétiques, la sous-famille des Caesalpinioideae est généralement considérée comme paraphylétique (Tucker et Douglas, 1994 ; Chappill, 1995 ; Käss et Wink, 1996 ; Doyle *et al.*, 1997 et 2000 ; Kajita *et al.*, 2001 ; Bruneau *et al.*, 2001 ; Wojciechowski *et al.*, 2004). Cette dernière sous-famille est la plus variable des trois, présentant une grande diversité de formes. Les Caesalpinioideae sont traditionnellement divisées en cinq tribus : les Caesalpinieae, les Cassieae, les Cercideae, les Detarieae et les Amherstieae. Les deux dernières tribus sont connues comme ayant des liens étroits et sont même considérées comme un agrégat par Polhill (1994). Malgré son importance (84 genres sur 156 chez les Caesalpinioideae), cet agrégat Detarieae - Amherstieae est longtemps resté l'un des moins collectés et des moins étudiés des Caesalpinioideae.

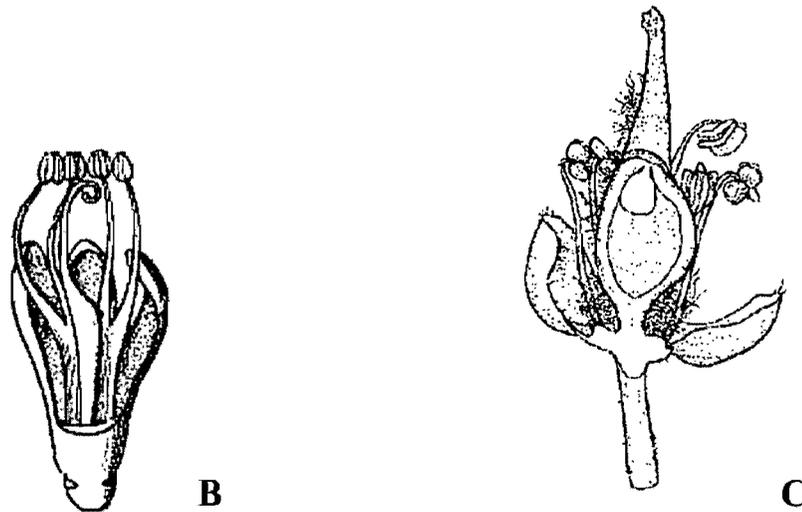
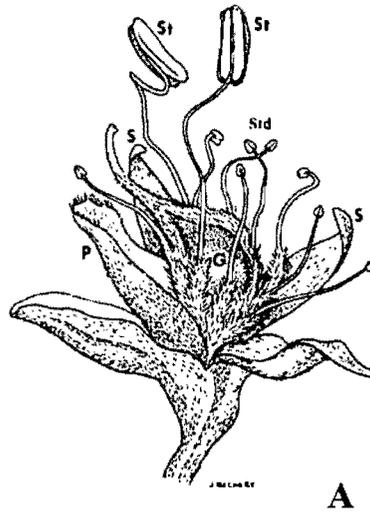
Les membres de ce groupe sont généralement des arbres inermes, rarement des sous arbrisseaux. Leurs feuilles sont généralement composées, rarement unifoliolées ou simple. Leurs fleurs sont très variables en taille et en structure. Elles peuvent être petites et parfois apétales ou grandes et voyantes. Les variations florales concernent tous les verticilles. Au niveau du calice, la fusion des deux sépales latéraux du côté adaxial est fréquente. On observe



**Figure 1** : Morphologie florale chez les Detarieae *s. l.* A - *Aphanocalyx cynometroides* (d'après Aubréville, 1970). B et C - *Schotia afra* (d'après Tucker, 2001). G = ovaire ; H = hypanthium ; P = pétales ; S = sépales.



**Figure 2** : Morphologie florale chez les Detarieae s. l. A - *Prioria copaifera* (d'après Breteler, 1999). B - *Eperua* sp. (d'après Cowan, 1975).



**Figure 3** : Morphologie florale chez les Detarieae *s. l.* A - *Sindora klaineana* (d'après Tucker, 2003). B - *Stemonocoleus micranthus* (d'après Aubréville, 1970). C - *Kingiodendron pinnatum* (d'après Breteler, 1999). G = ovaire ; P = pétales ; S = sépales ; St = étamines fertiles ; Std = Staminodes.

aussi la perte de certains sépales, surtout lorsque les bractéoles sont surdéveloppées et remplissent un rôle de protection (*Aphanocalyx* ; Figure 1A). Au niveau de la corolle, les pétales peuvent être tous présents et de tailles sensiblement égales (*Schotia*, Figure 1B) ou tous absents (*Prioria*, Figure 2A) ou encore certains pétales peuvent être absents ou réduits et d'autres développés (*Eperua*, Figure 2B). Au niveau de l'androcée, les étamines peuvent être libres (*Prioria*, Figure 2A) ou soudées (*Eperua*, Figure 2B). Certaines étamines peuvent être non fonctionnelles et prennent la forme de staminodes à anthères non fonctionnelles (*Sindora*, Figure 3A) ou de staminodes sans anthères et réduites à des filets (*Augouardia*). Il peut aussi y avoir une perte de certaines étamines (*Stemonocoleus*, Figure 3B). Au niveau du gynécée, l'ovaire à carpelle unique peut être stipité (*Schotia*, Figure 1C) ou non (*Kingiodendron*, Figure 3C) ; ce stipe peut être central (*Prioria*, Figure 2A) ou soudé sur le bord adaxial de l'hypanthium lorsque celui-ci est présent (*Schotia*, Figure 1C).

Malgré cette grande variabilité, l'individualisation de l'agrégat Detarieae - Amherstieae au sein de la sous-famille des Caesalpinioideae ne semble pas devoir être remise en question (Pettigrew et Watson, 1977 ; Cowan et Polhill, 1981 ; Watson, 1981 ; Polhill, 1994 ; Bruneau *et al.*, 2000 et 2001). Les représentants de cet agrégat sont caractérisés par un certain nombre de caractères morphologiques qui, s'ils n'apparaissent pas tous dans chaque espèce ne les séparent pas moins des autres Caesalpinioideae. Parmi ces caractères citons la présence de stipules intrapétiolaires, de cellules de transfert du phloème foliaire, de bractéoles bien développées, imbriquées ou valvaires dans le bouton et qui ont souvent un rôle de protection, et la capacité pour les cotylédons à accumuler des amyloïdes (Pettigrew et Watson, 1977 ; Cowan et Polhill, 1981 ; Watson, 1981). En revanche, en raison de la grande variation morphologique du groupe, la circonscription des deux tribus, la délimitation des genres et les regroupements génériques sont controversés (Tableau 1) et restent un sujet de discussion intense pour les systématiciens. Depuis la création des deux tribus, Detarieae DC (1825 ou Cynometrae Benth. 1840) et Amherstieae Benth. (1840), leur délimitation et leur légitimité ont beaucoup été remises en question. La position du stipe de l'ovaire par rapport au bord de l'hypanthium (Bentham, 1840 ; Taubert, 1894 ; Burkart, 1952) et le nombre d'ovules (Bentham et Hooker, 1865 ; Harms, 1915) ont été considérés comme les caractères diagnostiques pour la délimitation de ces deux tribus. En raison de l'accroissement du nombre de genres (de 30, en 1840 lors de la publication de Bentham, à plus de 80 aujourd'hui), les deux tribus sont devenues moins distinctes. Ainsi, Harms (1915) a, par exemple, remis en

Cowan et Polhill (1981)		Breteler (1995); Breteler et Wieringa (1999)	
Detarieae DC.		Detarieae DC.	
		Cynometreae s.s.	
Groupe de <i>Cynometra</i>	1 <i>Cynometra</i> 2 <i>Zenkerella</i> 3 <i>Lebruni dendron</i> 4 <i>Umtiza</i> 5 <i>Maniltoa</i> 6 <i>Scorodophloeus</i> 7 <i>Leonardoxa</i> 8 <i>Schotia</i> 8a <i>Normandi dendron</i>	Groupe de <i>Cynometra</i>	1 <i>Cynometra</i> 2 <i>Zenkerella</i> 3 <i>Lebruni dendron</i> 5 <i>Maniltoa</i> 6 <i>Scorodophloeus</i> 7 <i>Leonardoxa</i> 8a <i>Normandi dendron</i> p.p. 9 <i>Loesenera</i> 10 <i>Hymenostegia</i> 11 <i>Talbotiella</i> 12 <i>Plagiosiphon</i> - <i>Brenani dendron</i>
Groupe d' <i>Hymenostegia</i>	9 <i>Loesenera</i> 10 <i>Hymenostegia</i> 11 <i>Talbotiella</i> 12 <i>Plagiosiphon</i> 13 <i>Neochevalierodendron</i> 14 <i>Eurypetalum</i> 15 <i>Lysidice</i> 16 <i>Saraca</i> 17 <i>Leucostegane</i> 18 <i>Endertia</i> 19 <i>Daniellia</i> 20 <i>Afzelia</i> 21 <i>Intsia</i> 22 <i>Brodriguesia</i>	Groupe d' <i>Afzelia</i>	20 <i>Afzelia</i> 21 <i>Intsia</i> 22 <i>Brodriguesia</i>
Groupe d' <i>Hymenaea</i>	23 <i>Peltogyne</i> 24 <i>Hymenaea</i>	Groupe de <i>Crudia</i>	25 <i>Crudia</i>
Groupe de <i>Crudia</i>	25 <i>Crudia</i> 26 <i>Oxystigma</i> 27 <i>Kingiodendron</i> 28 <i>Gossweilerodendron</i> 29 <i>Bathiaea</i> (= <i>Brandzeia</i> ) 30 <i>Neoapaloxylon</i> 31 <i>Prioria</i> 32 <i>Augouardia</i> 33 <i>Stemonocoleus</i> 34 <i>Hardwickia</i> 35 <i>Guibourtia</i> 36 <i>Colophospermum</i>	Groupe de <i>Schotia</i>	8 <i>Schotia</i> 47 <i>Barnebydendron</i> 8a <i>Normandi dendron</i> s.s.
		Groupe de <i>Paloue</i>	49 <i>Paloue</i> 51 <i>Paloveopsis</i> 52 <i>Brachycylix</i> 53 <i>Heterostemon</i> 54 <i>Elisabetha</i> - <i>Ecuadendron</i>
		Groupe de <i>Brownea</i>	55 <i>Brownea</i> 56 <i>Browneopsis</i>
		Groupe d' <i>Amherstia</i>	13 <i>Neochevalierodendron</i> 75 <i>Amherstia</i> 74 <i>Tamarindus</i>
		Non classé	73 <i>Humboldtia</i>

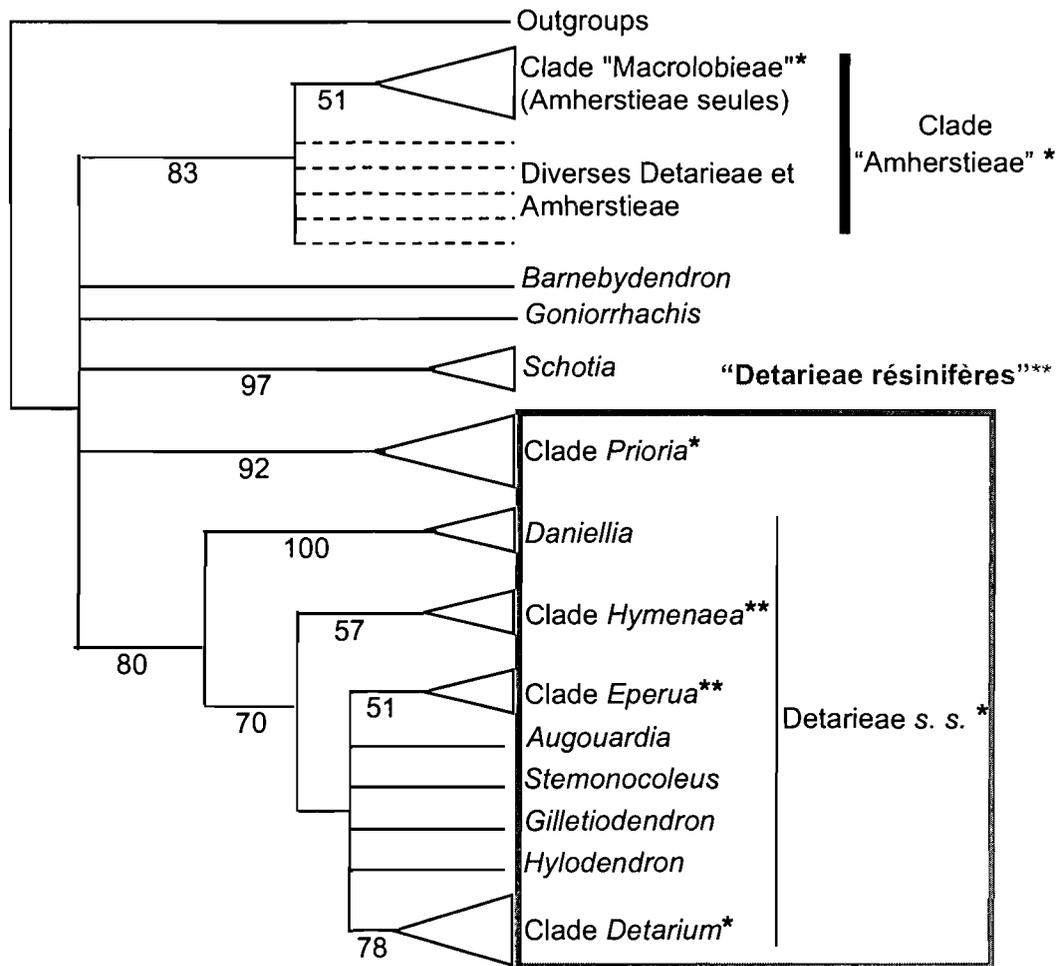
**Tableau 1** : Classification des Detarieae s. l. de Cowan et Polhill (1981) comparativement à celle de Breteler (1995) et Breteler et Wieringa (1999). Les numéros correspondent à ceux de Polhill (1994).

Cowan et Polhill (1981)		Breteler (1995); Breteler et Wieringa (1999)	
Groupe de <i>Detarium</i>	37 <i>Goniorrhachis</i> 38 <i>Gilletiodendron</i> 39 <i>Tessmannia</i> 40 <i>Baikiaea</i> 41 <i>Hylodendron</i> 42 <i>Sindora</i> 43 <i>Sindoropsis</i> 44 <i>Copaifera</i> 45 <i>Pseudosindora</i> 46 <i>Detarium</i>	Detarieae s. s.	14 <i>Eurypetalum</i> 15 <i>Lysidice</i> 16 <i>Saraca</i> 17 <i>Leucostegane</i> 18 <i>Endertia</i> 32 <i>Augouardia</i> 33 <i>Stemonocoleus</i> 37 <i>Goniorrhachis</i> 38 <i>Gilletiodendron</i> 39 <i>Tessmannia</i> 40 <i>Baikiaea</i> 41 <i>Hylodendron</i> 42 <i>Sindora</i> 43 <i>Sindoropsis</i> 44 <i>Copaifera</i> 45 <i>Pseudosindora</i> 46 <i>Detarium</i> 48 <i>Eperua</i>
Groupe de <i>Brownea</i>	47 <i>Barnebydendron</i> 48 <i>Eperua</i> 49 <i>Thylacanthus</i> (= <i>Julbernardia</i> ) 50 <i>Paloue</i> 51 <i>Paloveopsis</i> 52 <i>Brachycylis</i> 53 <i>Heterostemon</i> 54 <i>Elisabetha</i> 55 <i>Brownea</i> 56 <i>Browneopsis</i>	Complexe d' <i>Hymenaea</i>	19 <i>Daniellia</i> 23 <i>Peltogyne</i> 24 <i>Hymenaea</i> 29 <i>Bathiaea</i> (= <i>Brandzeia</i> ) 30 <i>Neoapaloxylon</i> 31 <i>Prioria</i> (incluant 26 <i>Oxystigma</i> , 27 <i>Kingiodendron</i> , et 28 <i>Gossweilerodendron</i> ) 34 <i>Hardwickia</i> (incluant 36 <i>Colophospermum</i> ) 35 <i>Guibourtia</i>
		Non classé	4 <i>Umtiza</i>
Amherstieae Benth. emend. Léonard Non détaillées		Macrolobieae Breteler Non détaillées	

Tableau 1 : Suite et fin.

question la séparation des deux tribus et Baker (1926) les a unifiées sous le nom d'Amherstieae. Dwyer (1954) est allé encore plus loin en y incluant les Sclerolobieae. Cette unification a été acceptée par certains (Melchior, 1964) mais ignorée ou contestée par d'autres (Fasbender, 1959 ; Turner et Fearing, 1959 ; Knaap-Van Meeuwen, 1970). Léonard (1957) a réalisé une synthèse détaillée et critique d'informations provenant de différentes sources (morphologie, anatomie du bois et palynologie) et a ajouté une étude des plantules (blastogénie) concernant de nombreuses espèces. Ceci lui a permis de suggérer des relations plus étroites entre certains genres, parfois même de mieux délimiter certains genres (voir plus bas), et l'a conduit à proposer la délimitation de deux tribus selon la préfloraison des bractéoles : Cynometreae Benth. (=Detarieae DC) à bractéoles non-valvaires, Amherstieae Benth. à bractéoles valvaires. En revanche, Hutchinson (1964), en utilisant les mêmes caractères que Léonard, a abouti à un résultat complètement différent. Il considère que les espèces possédant des bractéoles valvaires surdéveloppées sont les plus évoluées des Caesalpiniaceae (qu'il élève au rang de famille) et en fait ainsi une sous-famille : les Brachystegioideae (correspondant approximativement aux Amherstieae *sensu* Léonard). Les autres espèces (les Cynometreae *sensu* Léonard) sont alors classées dans la sous-famille des Caesalpinioideae, dans cinq groupes différents, sur la base de caractères foliaires principalement mais aussi en fonction de la présence ou absence des pétales et de la préfloraison des bractéoles. La classification de Hutchinson (1964) présente des incohérences, car non seulement les genres appartenants aux Detarieae *s. l.* ne sont pas dans les mêmes groupes et sont mélangés avec ceux d'autres tribus (Caesalpinieae, Cassieae, Cercideae...) mais certains genres appartiennent à plusieurs groupes voire aux deux sous-familles à la fois (par exemple *Afzelia*). Heywood (1971) a approuvé le travail de Léonard (d'ailleurs qualifié de brillant par Brenan en 1967) mais a signalé que le nom de Detarieae DC (1825) avait la priorité sur celui des Cynometreae Benth. (1840). Cowan et Polhill (1981 ; Tableau 1) ont perfectionné le système de Léonard en reconnaissant deux tribus (Detarieae et Amherstieae) comprenant respectivement quatre et six groupes de genres. Polhill (1994) ne reconnaît qu'une seule tribu englobant l'ensemble de l'agrégat qu'il nomme Detarieae *s. l.* Breteler (1995) reprend plus ou moins l'idée de Léonard en admettant deux tribus différenciées encore une fois par leurs bractéoles : les Detarieae ayant des bractéoles précocement caduques et sans rôle de protection et les Macrolobieae (comprenant les Amherstieae à l'exception de *Amherstia*, *Humboldtia* et *Tamarindus*) possédant des bractéoles valvaires et persistantes ayant un rôle de

protection de la fleur avant l'anthèse. Breteler et Wieringa (1999 ; Tableau 1) ont adopté une vision plus morcelée du groupe en définissant : les Detarieae s. s., les Cynometreae s. s., les Macrolobieae et le complexe d'*Hymenaea*. Enfin, en se basant sur les données moléculaires, Bruneau *et al.* (2000 et 2001; Figure 4) suite à l'analyse de l'intron du gène chloroplastique *trnL* soutiennent le monophylétisme de l'agrégat Detarieae - Amherstieae qui forme dans cette étude un clade solide à la base des Caesalpinioideae. Ce clade exclut le genre *Umtiza*. D'ailleurs, la morphologie de ce genre avait déjà été signalée plusieurs fois comme problématique (Léonard, 1957 ; Ferguson et Banks, 1995 ; Banks et Klitgaard, 2000 ; Tucker, 1998 et 2000d). En revanche, aucune des deux tribus n'est soutenue dans cette étude comme étant monophylétique et une grande partie des Amherstieae formerait un clade émergent des Detarieae paraphylétiques. Ainsi, le point de vue de Polhill (1994) de ne considérer qu'une seule tribu (les Detarieae s. l.) semble soutenu par les données moléculaires. Ce point de vue correspond à l'observation de la diversité morphologique, qui est particulièrement prononcée chez les Detarieae contrastant avec une relativement bonne définition des Amherstieae (Pettigrew et Watson, 1977 ; Cowan et Polhill, 1981 ; Watson, 1981 ; Polhill, 1994). Les groupes de genres proposés par Cowan et Polhill (1981) ne sont pas supportés dans ces études moléculaires. Les études de Bruneau *et al.* (2000 et 2001 ; Figure 4) délimitent un clade comprenant les Amherstieae et une partie des genres appartenants aux groupes de *Cynometra*, *Hymenostegia* et *Crudia* (Cowan et Polhill, 1981) qui étaient classés dans les Detarieae. Ce clade a été nommé par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) le clade des Amherstieae, les relations de ce groupe n'étant pas détaillées ici. À la base du clade des Detarieae s. l., deux clades sont soutenus : le clade de *Prioria* et un autre clade appelé Detarieae s. s. contenant les genres du groupe de *Detarium* (sauf *Goniorrhachis*) plus d'autres genres. Ces deux clades contiennent des genres classés traditionnellement dans des groupes génériques différents mais ils sont en grande partie reconnus comme étant résinifères (Tableau 2 – Langenheim, 1981 ; Hegnauer, 1994 ; Lajide *et al.*, 1995 ; Reiter *et al.*, 2003). La position des genres *Barnebydendron*, *Goniorrhachis* et *Schotia* n'est pas résolue. Les Detarieae s. s. se divisent elles mêmes en quatre clades : *Daniellia*, *Detarium*, *Eperua* et *Hymenaea*. Cependant, la position des genres *Augouardia*, *Stemonocoleus*, *Gilletiodendron* et *Hylodendron* n'est pas résolue à l'intérieur des Detarieae s. s.



**Figure 4 :** Consensus strict simplifié de 20 000 arbres obtenus par analyse de l'intron du *trnL* par Bruneau *et al.* (2001). Les traits en pointillés désignent des relations complexes non détaillées. Un astérisque désigne les noms utilisés par Bruneau *et al.* (2001). Deux astérisques désignent des noms utilisés dans ce document (voir Tableau 2 pour la composition des clades).

Genre	Statut phylogénétique	Production de résines	Terpènes	Canaux, lacunes etc...	Distribution	Nombre d'espèces
<i>Schotia</i>	flottant (complètement à la base)				Afrique	5
<i>Colophospermum</i>	P	+	+	+	Afrique	1
<i>Hardwickia</i>	inconnu		+		Inde	1
<i>Gossweilerodendron</i>	P	+	+	+	Afrique	1
<i>Oxystigma</i>	P	+	+	+	Afrique	5
<i>Prioria</i>	P	+	+	+	Amérique	1
<i>Kingiodendron</i>	P		+	+	Asie	6
<i>Goniorrhachis</i>	flottant (basal par rapport à D)				Amérique	1
<i>Barnebydendron</i>	flottant (basal par rapport à D)				Amérique	1
<i>Brandzeia</i>	inconnu			+	Madagascar	1
<i>Neoapaloxylon</i>	inconnu				Madagascar	3
<i>Daniellia</i>	D	+	+	+	Afrique	9
<i>Guibourtia</i>	D, H	+	+	+	Amérique / Afrique	14
<i>Peltogyne</i>	D, H	+		+	Amérique	23
<i>Hymenaea</i>	D, H	+	+	+	Amérique / Afrique	15
<i>Eurypetalum</i>	D, E				Afrique	3
<i>Eperua</i>	D, E	+	+	+	Amérique	14
<i>Augouardia</i>	D				Afrique	1
<i>Stemonocoleus</i>	D				Afrique	1
<i>Hylodendron</i>	D				Afrique	1
<i>Gilletiodendron</i>	D				Afrique	5
<i>Baikiaea</i>	D, d				Afrique	4
<i>Tessmannia</i>	D, d	+		+	Afrique	11
<i>Detarium</i>	D, d		+	+	Afrique	3
<i>Sindoropsis</i>	D, d			+	Afrique	1
<i>Pseudosindora</i>	inconnu			+	Asie	1
<i>Copaifera</i>	D, d	+	+	+	Amérique / Afrique	25
<i>Sindora</i>	D, d	+	+	+	Afrique / Asie	18-20

**Tableau 2** : Synthèse du statut phylogénétique, de la production de résine et de la localisation pour les différents genres appartenant au groupe des Detarieae résinifères et des genres affins. P = clade *Prioria* ; D = Detarieae s. s. ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium* (voir Figure 4).

## Définition des genres

Au niveau générique, un gros travail de délimitation des genres a été réalisé par Léonard (1949, 1950, 1951 et 1957). En effet, celui-ci a extrait plusieurs espèces du genre *Cynometra* pour les rattacher au genre *Gilletiodendron* (Léonard, 1951), créé le genre *Sindoropsis* pour une espèce précédemment incluse dans le genre *Copaifera* (Léonard, 1957), mis en synonymie le genre *Pterygopodium* avec celui d'*Oxystigma* (Léonard, 1950), affirmé la légitimité du genre *Guibourtia* face à celui de *Copaifera* alors qu'il était considéré comme son synonyme (Léonard, 1949) et divisé ses espèces en trois sous-genres : *Guibourtia*, *Gorskia* et *Pseudocopaiva* (Léonard, 1950). Il a aussi extrait le genre *Colophospermum* du genre *Copaifera* (Léonard, 1949) et proposé d'élever au rang de genre le sous-genre *Pseudocopaiva* et signalé que *Guibourtia confertiflora* appartenait plutôt au genre *Peltogyne* (Léonard, 1957). Si certaines des révisions génériques publiées jusqu'ici n'ont pas soulevé trop de discussions comme celles de *Schotia* (Aubréville, 1968), d'*Eperua* (Cowan, 1975), d'*Hymenaea* (incluant le genre *Trachylobium* - Langenheim et Lee, 1974 ; Lee et Langenheim, 1975), de *Peltogyne* (Freitas da Silva, 1976), de *Brandzeia* (précédemment nommée *Bathiaea* - Du Puy *et al.*, 2002) et du genre *Copaifera* (Dwyer, 1951 ; Léonard 1949 et 1957), d'autres ont suscité divers commentaires. La révision du genre *Hardwickia* incluant le genre *Colophospermum* (Breteler *et al.*, 1997) a soulevé les objections de Léonard (1999) et celle du genre *Prioria* incluant les genres *Gossweilerodendron*, *Kingiodendron* et *Oxystigma* (Breteler, 1999) aurait aussi été contestée par Léonard si celui-ci n'avait pris sa retraite avant (Léonard, com. perso.).

L'unification des genres monospécifiques *Hardwickia* et *Colophospermum* par Breteler *et al.* (1997) est basée sur plusieurs caractères. En effet, ces deux genres possèdent des feuilles bifoliolées portant à leur extrémité une structure qui pourrait être une extension du rachis au-delà de l'insertion des folioles (Herendeen, 2000). Ils ont aussi en commun des caractères de l'anatomie du bois et du pollen (Breteler *et al.*, 1997 ; Banks et Gasson, 2000 ; Banks et Klitgaard, 2000). Le bois est dépourvu de canaux axiaux sécréteurs habituellement présents dans le reste du clade *Prioria*. Le pollen est pantopore et non tricolpé avec une ornementation réticulée et non perforée caractéristique de l'anémogamie. De plus, alors que la plupart des Detarieae *s. l.* ont 12, ou plus rarement 11, chromosomes à l'état haploïde, les genres *Colophospermum* et *Hardwickia* en possèdent 17 (Goldblatt, 1981 ; Breteler *et al.*, 1997). Ces deux genres ont aussi tout deux un stigmate pelté et les graines ont des cotylédons ruminés.

Cependant, les arguments de Léonard (1999) contre cette fusion concernent des caractères divergents dans les deux genres auxquels il attribue une importance générique. Le premier de ces caractères est le nombre de sépales qui est de quatre chez *Colophospermum* et de cinq chez *Hardwickia*. Le deuxième caractère est la structure du calice, qui serait alterne chez *Colophospermum* et imbriqué chez *Hardwickia*. Le troisième caractère est le nombre d'étamines. Chez *Hardwickia*, comme chez la plupart des Detarieae s. l., l'androcée présente dix étamines alors que chez *Colophospermum* on dénombre de 20 à 25 étamines. Le quatrième caractère est la présence d'un disque chez *Colophospermum* alors qu'*Hardwickia* en est dépourvu. Le cinquième caractère est la surface des anthères qui sont lisses chez *Colophospermum* et verruqueuse chez *Hardwickia*. Ensuite, le fruit d'*Hardwickia binata* est symétrique à déhiscence apicale alors que celui de *Colophospermum mopane* est réniforme à déhiscence latérale. Enfin, la graine de *C. mopane* est réniforme à radicule latérale, ailée, couverte de vésicules résinifères et présente un aspect mucilagineux après trempage, alors que chez *H. binata*, la graine est triangulaire à radicule terminale et dépourvue d'aile, de vésicule et de mucilage.

L'unification du genre monospécifique *Prioria* avec les genres *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* proposée par Breteler (1999) est basée sur le fait que ces genres possèdent tous des fleurs apétales à dix étamines, un ovaire à ovule unique, un fruit indéhiscent quelquefois ailé (chez *Oxystigma* et *Kingiodendron*), et une germination hypogée. Mais seul ce dernier caractère est exclusif à ces quatre genres à l'intérieur des Detarieae s. l. Les fleurs apétales à dix étamines sont très communes dans la tribu et le fruit indéhiscent, sans être fréquent, se rencontre chez plusieurs autres genres. Quant à l'ovaire à ovule unique, c'est un caractère partagé avec les genres *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Brandzeia*. Cependant, les quatre genres ont un aspect général très semblable. Les feuilles possèdent un petit nombre de folioles et les petites fleurs sont rassemblées en racèmes ou en épis généralement composés et compacts. Breteler (1999) reconnaît des différences entre ces quatre genres mais il les considère soit mineures, soit basées sur des erreurs dans la littérature. Ainsi, *Oxystigma* est souvent cité comme ayant deux ovules, mais il s'agirait en fait d'un état assez rare. Les bractéoles qui sont réputées soudées chez *Prioria* sont imbriquées et ne seraient donc que peu ou pas soudées. En dehors de telles erreurs, des petites différences permettent de distinguer les genres. *Prioria* est décrit comme ayant des folioles opposées, contrairement aux autres genres, et un prolongement du connectif, mais ce dernier caractère se retrouve aussi chez plusieurs

espèces du genre *Oxystigma* et *Gossweilerodendron* même s'il est moins apparent. Les nervures sur le fruit d'*Oxystigma* partiraient du sommet contrairement à celles des genres *Prioria* et *Gossweilerodendron* dont les nervures partiraient de la base ou du côté. Le genre *Gossweilerodendron* se distingue par ses quatre sépales, alors que les trois autres genres possèdent cinq sépales. Les cotylédons sont généralement canaliculés à ruminés sauf chez *Gossweilerodendron*, *Prioria* et *Kingiodendron pinnatum* chez qui ils sont plat à plano-convexes. Le genre *Kingiodendron* se distingue des autres genres par son stigmate élargi des fleurs unisexuées en plus des fleurs bisexuées.

## **Les résines chez les Detarieae s. l.**

### Les résines, l'ambre et le copal

Le terme de résine a souvent été appliqué à n'importe quel exsudat collant ou visqueux, d'où la confusion avec certaines gommes mais aussi avec les mucilages, les huiles, les cires et les latex (Tableau 3). Langenheim (2003) définit les résines végétales comme étant un mélange liposoluble de terpènes et/ou de composés phénoliques secondaires volatiles et non volatiles. Les résines qui nous intéressent chez les Leguminosae sont de nature terpénique (Langenheim, 1981 et 2003). Les résines phénoliques ne seront pas abordées bien que présentes chez les Papilionoideae dans le genre *Myroxylon*.

Le rapport entre la fraction volatile et la fraction non volatile détermine la viscosité de la résine. Les sesqui- et monoterpènes sont volatiles alors que les di- ou triterpènes ne le sont pas. Dans son livre sur les résines végétales, Langenheim (2003) décrit la composition des résines chez les principaux groupes de végétaux. Chez les Detarieae résinifères, les sesquiterpènes dominent la fraction volatile de la résine et la fraction non volatile est dominée par les diterpènes. Les seuls à produire une résine similaire sont les Myoporaceae, mais les diterpènes sont toutefois très différents dans ces deux familles.

L'aptitude à la polymérisation des composés de la résine détermine sa capacité à durcir et à se fossiliser. L'utilisation variée de termes tels que résine fossile, ambre ou résinite a apporté une certaine confusion dans la littérature. Dans certains cas, ces termes sont utilisés comme synonymes, alors que dans d'autres ils sont considérés comme plus restrictifs. La fossilisation de la résine augmente avec le temps mais la vitesse de ce phénomène varie avec les conditions

<b>Exsudat</b>	<b>Composés</b>	<b>Solubilité</b>
Résines	Terpènes Composés phénoliques	Solvants apolaires
Gommes	Polysaccharides	Solvants polaires (dont eau)
Mucilages	Polysaccharides	Solvants polaires (dont eau)
Huiles	Acides gras Glycérol	Solvants apolaires
Huiles essentielles	Terpènes volatiles	Solvants apolaires
Cires	Acides gras estérifiés Longues chaînes alcooliques	Solvants apolaires
Latex	Mélange complexe pouvant inclure : terpènes, composés phénoliques, protéines, sucres etc...	Solvants apolaires

**Tableau 3** : Composition et solubilité des différents exsudats végétaux.

<b>Âge en années (datation au <math>^{14}\text{C}</math>)</b>	<b>Terminologie</b>
0-250	Résine moderne ou récente
250-5 000	Résine ancienne
5 000-40 000	Résine subfossile
>40 000	Résine fossile, ambre ou résinite

**Tableau 4** : Échelle de temps proposée par Anderson (1997) pour l'utilisation de la terminologie concernant les résines et leurs degrés de fossilisation.

géologiques (température, pression...). Poinar (1992) a avancé que le processus de fossilisation prenait des millions d'années mais cette affirmation n'a été étayée par aucune donnée. Rice (1987) et Poinar (1992) suggèrent d'évaluer l'état de maturation par analyse des caractéristiques physiques (dureté, masse spécifique, point de fusion, solubilité) qui, d'ailleurs, avaient déjà été utilisées pour décrire les différentes variétés d'ambres. Mais si l'âge est un critère difficile à utiliser car la maturation n'est pas directement proportionnelle au temps, les propriétés physiques sont tout aussi problématiques car il existe un continuum entre la résine récente et la résine fossilisée. Anderson (1997) suivi par Langenheim (2003) ont donc proposé de placer une échelle de temps arbitraire basée sur la datation au carbone quatorze (Tableau 4). Cette solution pour être arbitraire n'en est pas moins pragmatique. Un terme souvent utilisé dans la dénomination des résines de *Detarieae s. l.* est celui de copal, qui désigne toutefois des choses parfois très diverses. Les Mayas ont utilisé le terme de copalli pour désigner indifféremment les résines des genres *Protium*, *Bursera*, *Pinus* et *Liquidambar* selon l'arbre résinifère le plus abondant dans la région où ils vivaient. Certains chercheurs travaillant sur l'ambre utilisent le mot copal pour désigner toutes les résines non fossilisées (résines modernes, anciennes ou subfossiles) à travers le monde (Poinar, 1992). Certains amateurs sont même parfois plus restrictifs, considérant que seule la résine fossile qui a été produite par des gymnospermes mérite la dénomination d'ambre, la résine fossilisée de Leguminosae étant considéré comme du copal (ex. : Eric Geirmaert, <http://www.fossiles.be>). L'argument avancé est que la résine fossilisée de légumineuses ne possède pas pour la joaillerie la qualité de l'ambre balte (d'origine gymnospermienne). Enfin, certains auteurs tels que Léonard (1950) utilisent le terme de copal pour désigner des résines modernes dont les propriétés (dureté, solubilité...) sont favorables pour la fabrication, entre autres, de laques et de vernis. Léonard (1950) distingue les copals "vrais" de légumineuses provenant d'Afrique et d'Amérique, des autres copals : le copal de Manille (copal d'*Agathis spp.*, de l'Insulinde), et le copal Kauri (copal d'*Agathis australis*, de Nouvelle Zélande).

En conclusion, les termes de copal et d'ambre restent problématiques en raison du manque de consensus scientifique sur la définition de ces termes, mais surtout en raison des diverses considérations commerciales. Le terme de copal ne sera donc pas utilisé dans ce document pour éviter toute ambiguïté. Nous utiliserons les termes de résines, résines modernes (ou récentes), résines anciennes, résines subfossiles et résines fossiles tels que définis par Langenheim (2003 ; cf. Tableaux 5 et 6). Bien que le terme de résine fossile semble préférable

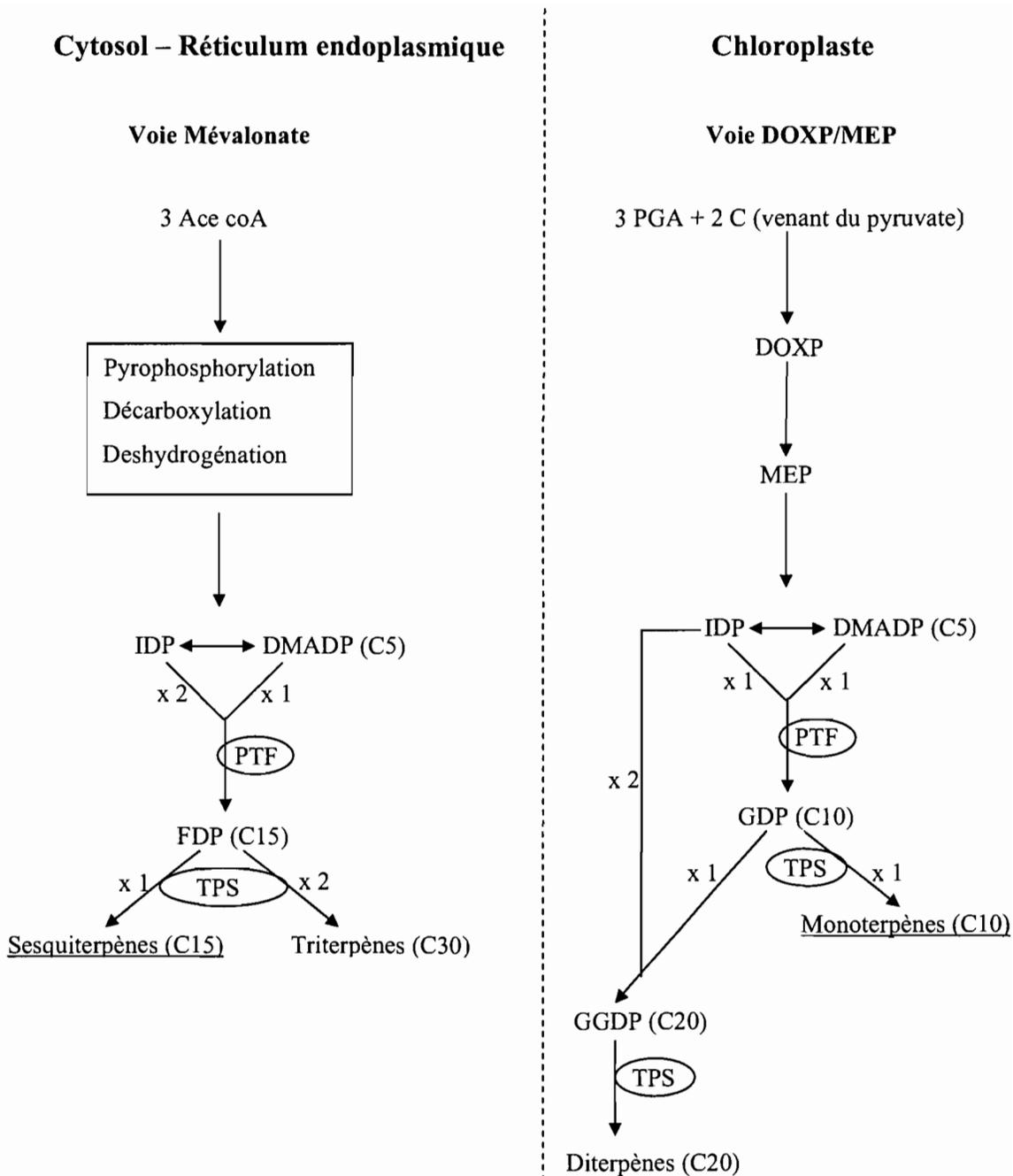
au terme ambre, car il a moins de connotation commerciale, celui-ci sera tout de même utilisé ici comme synonyme de résine fossile en raison de son usage largement répandu.

## Les terpènes

Dans leur revue de littérature sur l'évolution de la fonction des métabolites secondaires, Theis et Lerda (2003) rassemblent un grand nombre de renseignements sur les terpènes dont les plus pertinents sont réunis ici. Sur plus de 30 000 terpènes identifiés aujourd'hui, la plupart appartiennent au métabolisme secondaire, alors que quelques uns seulement font partie du métabolisme primaire (gibbérellines, acide abscissique, plastoquinone et ubiquinone). Beaucoup de terpènes du métabolisme secondaire ont une fonction de défense chez les plantes, ayant une action répulsive sur les phytophages et/ou protectrice contre les champignons. Les terpènes peuvent être aussi impliqués dans l'attraction des pollinisateurs ou servir de solvant pour des composés de plus grande masse moléculaire qui autrement se solidifieraient et boucheraient le système vasculaire de la plante. La production des terpènes est soit permanente soit induite par l'attaque de phytophage ou de pathogène. Les terpènes de défense produits en permanence sont souvent associés à des structures anatomiques sécrétrices, ce qui limite les risques d'autotoxicité, tout en maintenant une concentration suffisante de ces composés pour assurer leur efficacité. Les terpènes ayant un rôle dans l'attraction des pollinisateurs sont en général en concentrations plus faibles et rarement associés à des structures anatomiques sécrétrices. Les terpènes de défense à production induite peuvent aussi servir de message chimique pour d'autres organismes.

Deux voies de biosynthèse sont connues pour produire les terpènes (cf. Figure 5). La première, appelée la voie mévalonate ou voie de l'acide mévalonique (MVA), se déroule dans le cytosol. Cette voie est commune aux bactéries, aux champignons, aux animaux et aux plantes. La deuxième, appelée déoxyxylulose phosphate/méthylerythritol phosphate (DOXP/MEP), est mévalonate indépendante. Cette voie se déroule dans le chloroplaste chez les plantes et existe aussi chez les bactéries. Les enzymes qui catalysent la cyclisation de prényldiphosphates pour former les terpènes sont appelées cyclases ou terpènes synthases (TPSs).

Plus de trente gènes ont déjà été identifiés comme produisant des TPSs. Leur origine commune est soutenue par leur mécanisme biochimique, mais aussi par leur similarité de séquence incluant la taille des exons et des introns ainsi que des motifs de séquence conservés.



**Figure 5 :** Voies de biosynthèses des terpènes couramment inclus dans les résines. La double flèche entre IDP et le DMADP indique une relation d'isomérisation. Les terpènes soulignés sont volatiles. Ace coA = Acétyl co-enzyme A ; DMADP = diméthylallyl diphosphate ; DOXP = 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate ; FDP = farnésyl diphosphate ; GDP = géranyl diphosphate ; GGDP = géranylgéranyl diphosphate ; IDP = isopentényl diphosphate ; MEP = 2-C-méthyl-D-erythritol 4-phosphate ; PGA = phosphoglycérate ; PTF = prényl transférase ; TPS = terpènes synthase.

D'après une étude phylogénétique incluant 33 gènes de TPSs (Bohlmann *et al.*, 1998), les TPSs seraient apparues avant la séparation des angiospermes et des gymnospermes. Les fonctions spécifiques des TPSs du métabolisme secondaire ont probablement évoluées après la séparation de la lignée angiospermienne. Ainsi la limonène synthase aurait évolué de façon convergente chez *Abies grandis* et dans le genre *Mentha*. Les capacités de production varient d'une TPS à l'autre. Certaines TPSs sont à produits multiples et sont donc capables de produire un grand nombre de terpènes (ex. : la  $\gamma$ -humulène synthase peut produire trois sesquiterpènes majeurs et 52 mineurs). Au contraire, d'autres, sont à produit unique, et ne produisent qu'un seul terpène. Habituellement, les terpènes induits sont issus de TPSs à produit unique. Les TPSs du métabolisme secondaire sont certainement plus adaptables que celles du métabolisme primaire car non seulement la duplication génique peut aboutir à la formation de nouveaux produits mais de plus, comme les molécules du métabolisme secondaire ne sont pas indispensables, elles sont plus sujettes aux mutations et à l'évolution en faveur de nouvelles molécules. En plus, un petit changement peut modifier radicalement la fonction. Selon Bohlmann *et al.* (1997), des TPSs avec 70 à 90% de similarité peuvent catalyser des réactions chimiques différentes, alors que des TPSs avec seulement 30% de similarité peuvent catalyser la même réaction. Back et Chappel (1996) ont montré qu'un exon était responsable de la spécificité de substrat et un autre de la spécificité de produit de réaction. Les variations inter- et intraspécifiques pour la composition et la concentration des terpènes s'inscrivent aussi bien dans une relation mendélienne simple que dans le contexte d'interactions épistatiques complexes.

### Les Detarieae résinifères

La production de résines est un caractère complexe qui sera décomposé en production de sesqui- et de diterpènes puisque ce sont ces composés qui sont retrouvés dans les résines de Detarieae *s. l.* En faisant une synthèse des différentes études portant sur la phytochimie (Langenheim, 1981 ; Hegnauer, 1994 ; Lajide *et al.*, 1995 ; Reiter *et al.*, 2003), l'anatomie (Léonard, 1957 ; Gasson *et al.*, 2003) et l'observation de résines (Léonard, 1950 ; Lee et Langenheim, 1975), on peut remarquer que les légumineuses productrices de terpènes sont localisées dans le clade *Prioria* et le clade des Detarieae *s. s.* d'une part (Tableau 2) et chez quelques membres de la tribu des Caesalpinieae d'autre part (ces derniers ne sont pas détaillés dans le Tableau 2). De l'avis de Langenheim (1981), les diterpènes produits par les membres

du clade *Prioria* et des *Detarieae s. s.* sont plus ou moins semblables entre eux, mais bien distincts de ceux produits par les membres de la tribu des *Caesalpinieae* (*Caesalpinia*, *Erythrophleum* et *Vouacapoua*) ou de la sous-famille des *Mimosoideae* (*Plathymenia* et *Xylia*). Chez ces espèces n'appartenant pas aux *Detarieae s. l.*, les composés produits correspondent à des familles différentes de terpènes comme par exemple chez *Erythrophleum*, où le terpène produit, l'ivorine, possède un groupement azoté caractéristique des alcaloïdes (Langenheim, 1981).

Les *Detarieae* résinifères sont définies sur un seul caractère, la production de terpènes. Leur monophylétisme reste à prouver car les données moléculaires, si elles ne soutiennent pas vraiment ce groupe, ne permettent pas de le réfuter. En effet, il n'y a tout simplement pas encore assez de résolution dans les phylogénies de Bruneau *et al.* (2000 et 2001) au niveau de la base des *Detarieae s. l.* De plus, les relations entre ces deux clades et quelques genres affins (*Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia*) ne sont pas encore éclaircies.

## Biogéographie

### Répartitions des *Detarieae* résinifères

La tribu des *Detarieae s. l.* est pantropicale avec une diversité particulièrement importante en Afrique. Seules les *Detarieae* résinifères seront traitées. La répartition de ce groupe est, d'ailleurs, presque aussi large que l'ensemble des *Detarieae s. l.* (l'Australie en moins).

Les grands arbres tropicaux appartenant au groupe des *Detarieae* résinifères occupent des aires variées et disjointes (voir Tableau 2). Un grand nombre d'espèces de ce groupe proviennent d'Afrique (particulièrement du golfe de Guinée mais aussi d'Afrique du Sud et de l'Est, ainsi que de Madagascar et des îles de l'océan indien) mais il existe aussi des genres dont les espèces croissent en Asie (Inde ou Asie du Sud-Est) ou en Amérique tropicale (incluant les Caraïbes). Certains de ces genres ont même parfois des aires de répartition disjointes. Par exemple, *Hymenaea verrucosa* (Figure 6A) est la seule espèce Afro-malgache du genre (elle est présente aussi aux Seychelles et sur l'île Maurice), toutes les autres espèces du genre étant américaines (Amérique du Sud, Amérique centrale et Caraïbes). L'espèce *Guibourtia hymenaeifolia* (Figure 6B) est la seule espèce du genre d'Amérique du Sud et des Caraïbes, les autres espèces sont africaines. Le genre *Copaifera* possède des espèces africaines et

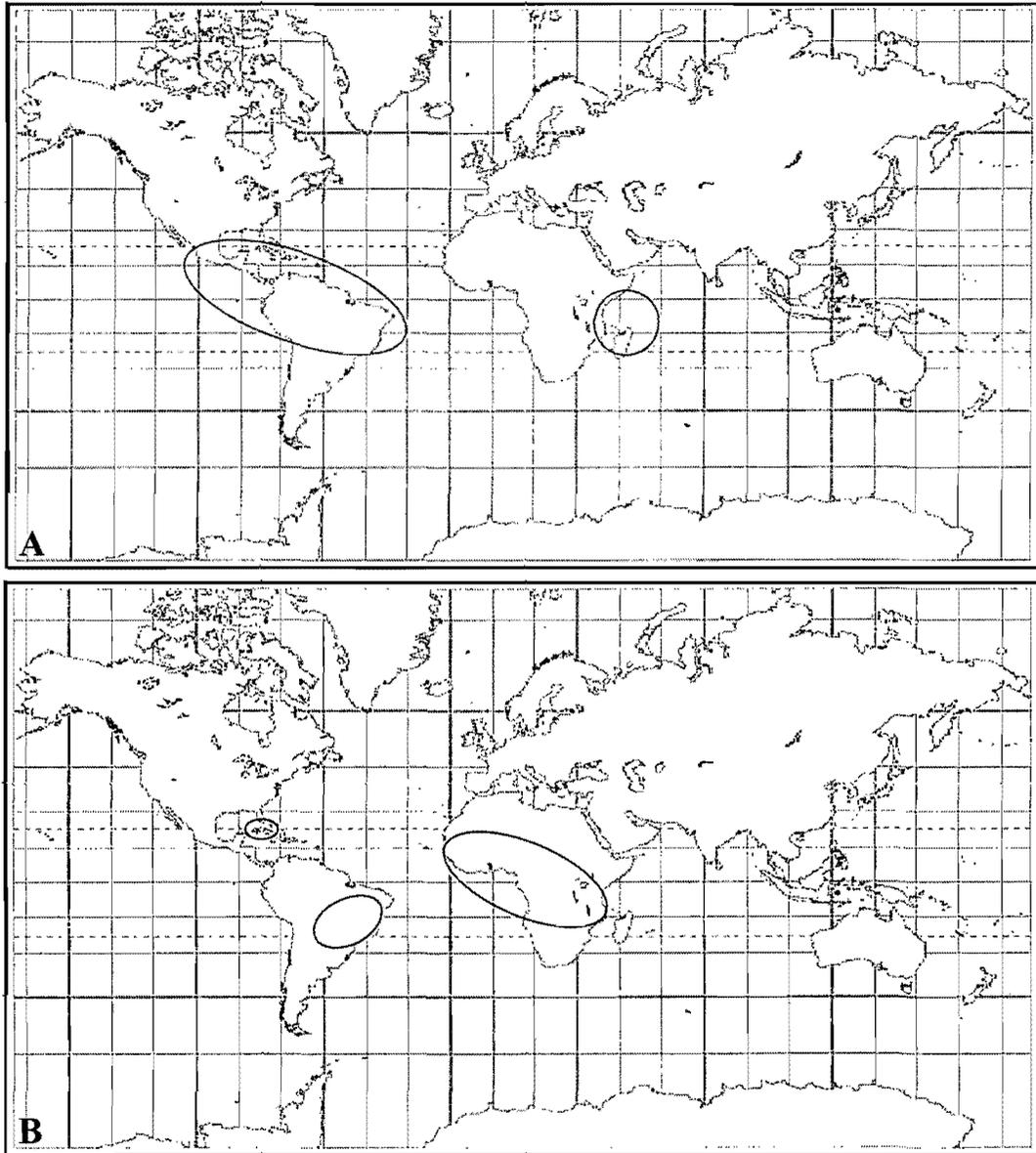
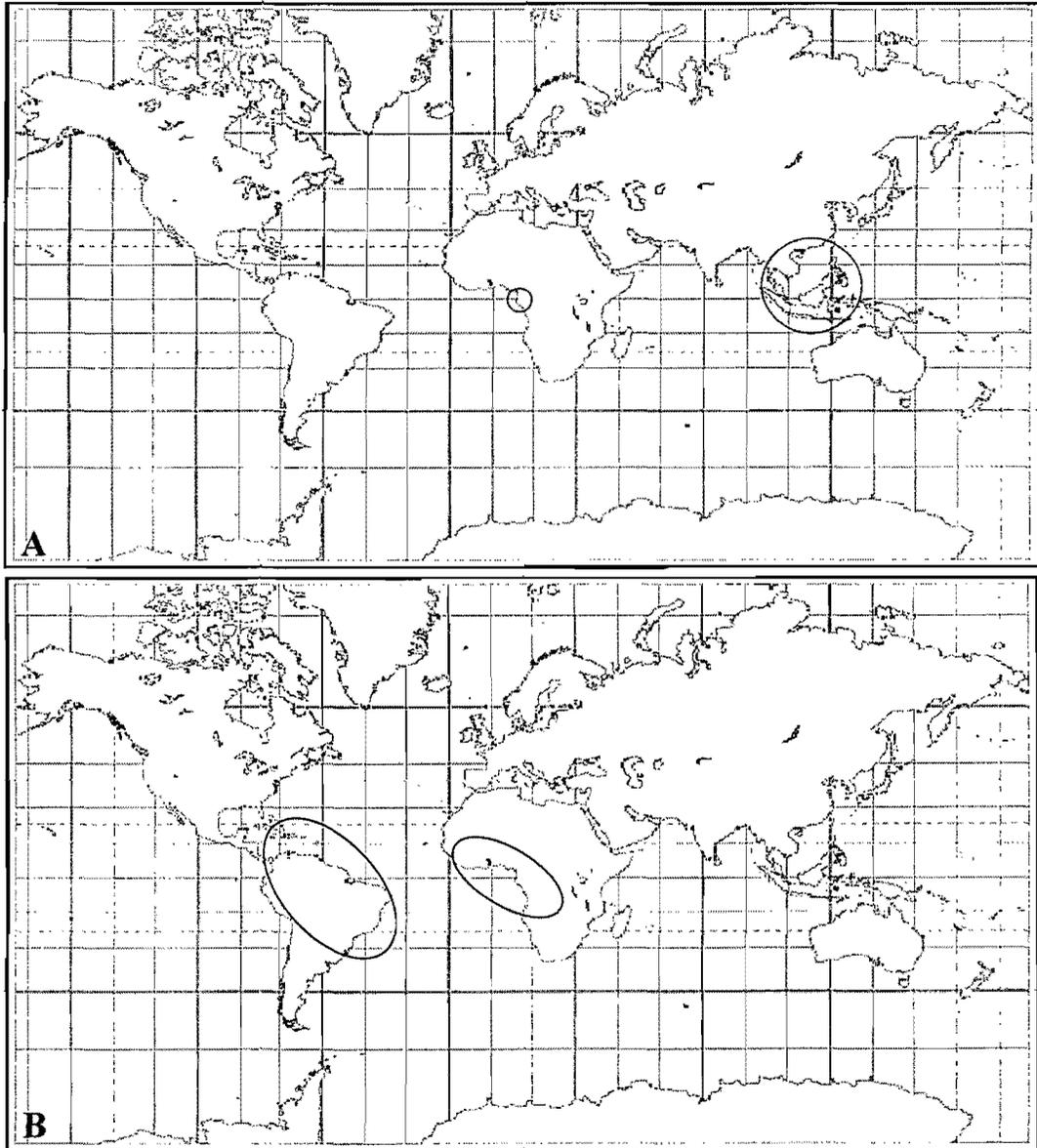
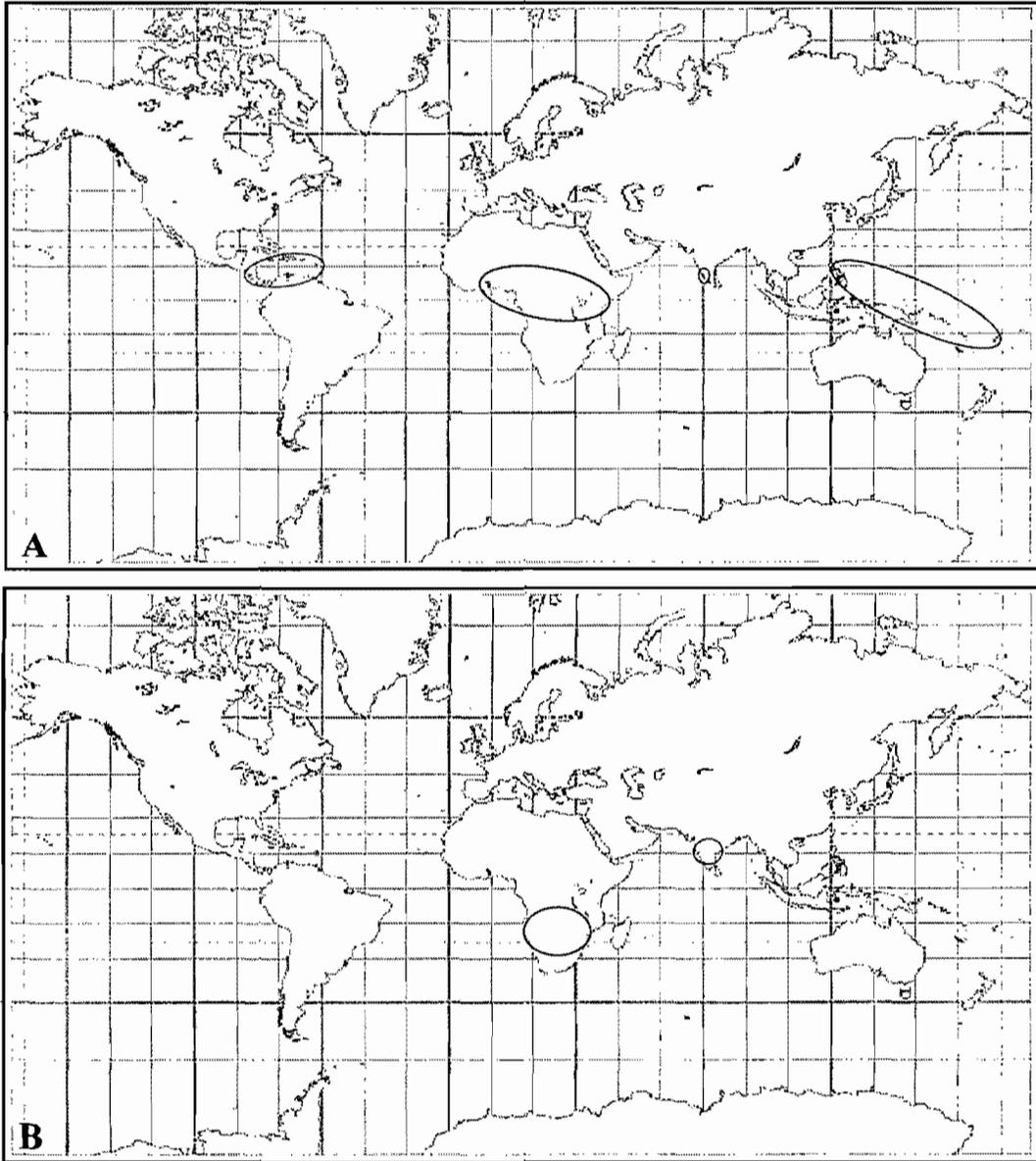


Figure 6 : Répartitions disjointes des genres A – *Hymenaea* et B – *Guibourtia*.



**Figure 7** : Répartitions disjointes des genres A – *Sindora* et B – *Copaifera*.



**Figure 8** : Répartitions disjointes des genres du clade *Prioria* et du genre *Hardwickia*. A - en rouge le genre *Kingiodendron*, en bleu les genres *Gossweilerodendron* et *Oxystigma* et en vert le genre *Prioria*. B - en bleu le genre *Colophospermum* et en rouge un genre apparenté à ce dernier, *Hardwickia*.

américaines (Figure 7B). De plus, *Sindora klaineana* est la seule espèce africaine du genre *Sindora* qui est par ailleurs bien représenté en Asie du Sud-Est (Figure 7A). Enfin, le clade *Prioria* regroupe des genres qui possèdent des représentants aussi bien en Amérique qu'en Afrique ou en Asie (Figures 8A et B). Cette tribu est donc presque pantropicale.

### Contexte paléontologique

Les fossiles ont un grand attrait pour les scientifiques mais aussi pour le grand public. La raison de cet attrait est peut-être qu'ils représentent une image des formes biologiques ayant existé au cours des temps géologiques à un endroit donné. Ils ont eu un grand impact sur notre façon de percevoir le monde biologique et géologique. En effet, les fossiles font partie des arguments avancés par les partisans de la théorie de l'évolution initiée par Darwin en 1859 ("On the origin of species by means of natural selection"). Ils ont aussi joué un rôle important dans la réflexion ayant amené Wegener en 1915 ("Die Entstehung der Kontinente und der Ozeane") à exposer ses travaux à l'origine de la théorie mobiliste. De plus, les fossiles permettent une estimation *a minima* de la date d'apparition d'un organe, d'une forme ou d'un groupe taxonomique (Cuif et Dauphin, 2003). Par exemple, les fossiles nous donnent une date minimale d'apparition de l'ovule et de l'ovaire chez les plantes. Ils peuvent aussi être considérés comme l'indice de la présence d'un taxon donné à un endroit donné et à une date donnée. De plus, les chercheurs en évolution sont particulièrement intéressés par les fossiles qui sont utilisés pour calibrer des taux d'évolution qui permettent de dater les événements marquants d'une phylogénie (voir entre autre Bremer et Gustafsson, 1997 ; Sanderson, 1997 et 2002a ; Lee, 1999 ; Gaunt et Miles, 2002).

L'apparition des Leguminosae est difficile à dater en raison des doutes existants sur l'identification des premiers fossiles supposés de cette famille. Des pollens ressemblant à ceux de *Sindora* datant du Maastrichtien (-74 à -65 Ma) ont été découverts en Sibérie, au Canada et en Colombie (Muller, 1981 ; Raven et Polhill, 1981) mais leur identification reste équivoque car des pollens similaires avec des affinités alternatives sont connus dans des dépôts du même âge (Herendeen *et al.*, 1992). Avant cela, des bois fossiles semblables à celui du genre *Cassia* s. l. datant du Turonien ou du Santonien (-87 à -83 Ma - Schrank, 1987 et 1990) ont été découverts au nord du Soudan (Giraud et Lejal-Nicol, 1989). De plus, des bois fossiles datant du Maastrichtien ont été décrits comme étant semblables à ceux des sous-familles

Caesalpinioideae ou Mimosoideae (Müller-Stoll et Mädler, 1967). Toutefois, tous ces bois fossiles ne peuvent être attribués à la famille des Leguminosae avec certitude, car aucun caractère diagnostique de la famille n'a pu être observé. Par exemple les perforations bordurées du bois ("vestured pits") caractéristiques de la plupart des Leguminosae n'ont pu être observées sur les échantillons précités en raison d'une préservation insuffisante.

En revanche, les fossiles du Paléocène (-65 à -56 Ma) sont plus clairement attribuables à la famille. Des pollens semblables à ceux de *Crudia* sont connus au Nigeria (Adegoke *et al.*, 1978) et d'autres semblables à ceux de *Maniltoa*, *Elizabetha* et *Peltogyne* ont été découverts au Texas (Elsik, 1968 ; Muller, 1981). Des bois fossiles possédant des perforations bordurées et attribuables aux Caesalpinioideae ont été découverts au Mali (Crawley, 1988). Et des fruits de Caesalpinioideae ont été décrits dans la formation de Reading du Paléocène supérieur en Angleterre (Herendeen et Crane, 1992).

Enfin, les fossiles provenant de l'Éocène (-56 à -35 Ma) sont les plus nombreux et sont moins équivoques. Par exemple, des fleurs, des fruits et des folioles de Caesalpinioideae, de Mimosoideae et de Papilionoideae de l'Éocène ont été découverts dans le sud-est de l'Amérique du Nord (Crepet et Taylor, 1985 et 1986 ; Herendeen, 1990 et 1992 ; Crepet et Herendeen, 1992). La première trace fossile de Detarieae *s. l.* est représentée par les pollens ressemblant à ceux de *Sindora* du Maastrichtien (cités plus haut) mais les doutes subsistants sur leur appartenance à la famille des Leguminosae rendent leur utilisation douteuse. En revanche les fossiles du Tertiaire sont bien mieux identifiés et assez nombreux. Des pollens de *Crudia* sont datés du Paléocène et de séries géologiques plus récentes (Adegoke *et al.*, 1978 ; Muller, 1981 ; Graham, 1985 et 1989). Des fossiles de folioles et de fruits attribuables à ce genre ont été décrits de l'Éocène moyen du sud-est de l'Amérique du Nord (Herendeen et Dilcher, 1990). Le genre éteint *Podogonium* (Heer, 1859) du Miocène (-23 à -5 Ma) du centre de l'Europe serait un membre de la tribu des Detarieae *s. l.* (Herendeen, 1992) mais est difficilement identifiable à un genre actuel. Finalement, seuls quelques fossiles datant de l'Éocène et plus récents sont pertinents pour notre étude sur les Detarieae résinifères, les fossiles attribuables aux taxa du clade Amherstieae ne seront pas traités.

Du bois fossile en connexion avec de l'ambre a été découvert dans un gisement français datant de l'Éocène inférieur (-56 à -50 Ma - De Franceschi et De Ploëg, 2003). Ce bois décrit sous le nom d'*Aulacoxylon sparnacense* (Combes, 1907) présente de grandes similitudes avec celui du

genre actuel *Daniellia* (De Franceschi et De Ploëg, 2003). La résine dont provient l'ambre est par ailleurs très semblable à celle de ce même genre (De Franceschi et De Ploëg, 2003).

Des fragments (fleurs, fruits et folioles) préservés dans l'ambre de la République Dominicaine ont été attribués avec certitude au genre *Hymenaea* (Hueber et Langenheim, 1986). Malheureusement, la datation de ces dépôts d'ambre est problématique (Poinar et Brown, 2002). Les datations basées sur les foraminifères (Iturralde-Vinent et MacPhee, 1996) suggèrent un âge de 20 à 15 millions d'années (Miocène inférieur). Les datations basées sur les coccolites (Schlee, 1990) suggèrent que ces dépôts sont âgés de 45 à 30 millions d'années (Éocène moyen - Oligocène inférieur). Ces restes ont été décrits sous le nom d'*Hymenaea protera* (Poinar, 1991 ; Poinar *et al.*, 1996) et auraient une affinité avec la seule espèce africaine du genre (*Hymenaea verrucosa*) plutôt qu'avec les autres espèces américaines (Poinar, 1991 ; Hueber et Langenheim, 1986). L'ambre dans lequel ils ont été retrouvés résulte de la fossilisation de la résine d'une espèce elle-même appartenant au genre *Hymenaea* (Langenheim, 1966 et 1973). Des fragments de fleurs et une foliole préservés dans l'ambre du Mexique (Chiapas, dépôts du Miocène de -22 à -26 Ma) ont été décrits sous le nom d'*Hymenaea mexicana* (Poinar et Brown, 2002) qui, tout comme *H. protera*, serait plus proche de l'espèce africaine *H. verrucosa* (Poinar et Brown, 2002). Là encore, l'ambre serait le résultat de la fossilisation de la résine d'une espèce du genre *Hymenaea*.

Des folioles datant de l'Éocène décrites sous le nom de *Caesalpinia pacifica* (Knowlton) Brown et *Caesalpinia pecorea* Brown ont été découvertes dans l'Oregon, l'Utah et le Wyoming (Brown, 1956). Ces folioles seraient très semblables à celles du genre *Gilletiodendron* (Herendeen *et al.*, 1992) et n'ont probablement rien à voir avec le genre *Caesalpinia*.

D'une manière générale, les bois fossiles proches de *Copaifera*, *Detarium* et *Sindora*, difficiles à attribuer à l'un de ces trois genres (caractères diagnostiques quantitatifs), ont souvent été traités ensemble sous le nom générique d'*Hopeoxylon* (Navale, 1963 emend. Awasthi, 1977). Un genre *Copaiferoxylon* a été aussi décrit pour des bois fossiles proches du genre *Copaifera* (Müller-Stoll et Mädler, 1967) ainsi qu'un genre *Detarioxylon* (Boureau, 1949) pour les fossiles proches de *Detarium* et un genre *Sindoroxyton* (Lemoigne *et al.*, 1974) pour les fossiles proches de *Sindora*. Les découvertes de fossiles appartenant à ces quatre genres sont détaillées dans le Tableau 5. Des pollens plus récents que ceux du Maastrichtien

Nom	Affinité	Époque	Lieu	Références	Remarques
<i>Hopeoxylon aethiopicum</i>	<i>Sindora</i>	Miocène	Éthiopie	Lemoigne <i>et al.</i> , 1974 Lalitha et Prakash, 1980	
<i>Hopeoxylon arcotense</i>	<i>Sindora</i>	Mio-Pliocène	Inde	Awasthi, 1977	Synonyme de <i>H. speciosum</i> ? (Prakash <i>et al.</i> , 1987)
<i>Hopeoxylon assamicum</i>	<i>Sindora</i>	Miocène sup.	Inde	Lalitha et Prakash, 1980	
<i>Hopeoxylon eosiamensis</i>	<i>Sindora</i>	Miocène moy.	Inde	Prakash, 1981	
<i>Hopeoxylon indicum</i>	<i>Sindora</i>	Mio-Pliocène	Inde	Navale, 1963 Awasthi, 1977	
		Oligo-Miocène	Arabie Saoudite	Privé-Gill <i>et al.</i> , 1999	
<i>Hopeoxylon sindoroides</i>	<i>Sindora</i>	Tertiaire	Bornéo	Kramer, 1974 Lalitha et Prakash, 1980	
<i>Hopeoxylon speciosum</i>	<i>Sindora</i>	Mio-Pliocène	Inde	Navale, 1963 Awasthi, 1977	
		Tertiaire	Inde	Prakash <i>et al.</i> , 1987	
<i>Hopeoxylon libycum</i>	<i>Detarium</i> <i>Copaifera</i>	Paléogène	Libye, Algérie, Tunisie	Boureau, 1949 Lalitha et Prakash, 1980	
<i>Hopeoxylon migiurtinum</i>	<i>Detarium</i> <i>Sindora</i>	Miocène	Somalie	Müller-Stoll et Mädél, 1967	<i>Copaiferoxylon migiurtinum</i> Dans Cevallos-Ferriz et Barajas-Morales (1994)
<i>Sterculioxylon aegyptiacum</i>	<i>Detarium</i>	Post Eocène	Sahara	Boureau, 1949	<i>Detarioxylon</i> dans Cevallos-Ferriz et Barajas-Morales (1994) et Privé-Gill <i>et al.</i> (1999)
<i>Copaiferoxylon camerounense</i>	<i>Copaifera</i>	Post Éocène ?	Cameroun	Duperon-Laudoueneix, 1991	
<i>Copaiferoxylon copaiferoides</i>	<i>Copaifera</i>	Oligocène	Tunisie	Fessler-Vrolant, 1977	
<i>Copaiferoxylon matanzensis</i>	<i>Copaifera</i>	Oligo-Miocène	Mexique	Cevallos-Ferriz et Barajas-Morales, 1994	

**Tableau 5 :** Provenance des bois fossiles identifiés comme appartenant à des taxa proches des genres actuels *Sindora*, *Copaifera* et *Detarium*.

ont eux aussi été décrits comme proche du genre *Sindora*. Au Sénégal, ces pollens ont été datés du Miocène (Médus, 1975). Au Cameroun, ils ont été datés de l'Oligocène (-35 à -23 Ma) et du Miocène inférieur (Salard-Cheboldaeff, 1978).

## Contexte géologique

### **Fragmentation et dérive des continents**

Il existe plusieurs hypothèses sur la dérive des continents au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque. La fragmentation séquentielle du supercontinent Pangée (Scotese *et al.*, 1988) est la plus acceptée et sera donc suivie ici. Le compte rendu suivant est une synthèse des idées présentées par Scotese *et al.* (1988), Veevers (1991), Veevers *et al.* (1991), Lawver *et al.* (1992) et McLoughlin (2001). Elles sont illustrées sous forme d'arbre géologique dans la Figure 37.

Au cours du Trias, la Gondwana formait la portion sud du supercontinent Pangée. La Gondwana a commencé à se fragmenter durant le Jurassique (-165 à -150 Ma) avec l'écartement de l'Australie-Antarctique Est par rapport à l'Inde. Peu après, l'ensemble continental de l'Inde et de Madagascar (alors adjacent de la Somalie) s'est détaché de l'Afrique et s'est déplacé vers le sud-est (atteignant la position actuelle de Madagascar en face du Mozambique au début du Crétacé, il y a 121 Ma - Rabinowitz *et al.*, 1983). L'Inde s'est alors séparée de Madagascar vers la fin du Crétacé (-88 à -84 Ma) avec l'ouverture du bassin des Mascareignes (Storey *et al.*, 1995) et s'est déplacé vers le nord pour finalement entrer en collision avec l'Asie vers -50 Ma. L'Amérique du Sud a commencé à se séparer de l'Afrique au début du Crétacé (-135 Ma) avec l'ouverture de l'Océan Atlantique à la latitude de l'Argentine et du Chili. Le nord de l'Amérique du Sud et l'Afrique seraient restés connectés jusqu'à la moitié du Crétacé supérieur (-110 à -95 Ma) moment où une faille s'est ouverte entre le Brésil et la Guinée. L'Afrique a commencé à ce moment là à se déplacer vers le nord-est et est entrée en collision avec l'Eurasie au Paleocène (-60 Ma) alors que l'Amérique du Sud s'est déplacée vers le sud-ouest au contact de l'Antarctique.

La Nouvelle Zélande, l'Australie, l'Amérique du Sud et l'Antarctique sont restées connectées jusqu'à la fin du Crétacé et l'Antarctique avait à ce moment là un climat tempéré - chaud. La Nouvelle Zélande a été la première à se détacher de l'Antarctique à la fin du Crétacé. Il y a environ 80 Ma, le bloc continental de Tasmantis (incluant la Nouvelle Zélande et la Nouvelle

Calédonie) s'est détaché de l'Antarctique et a migré vers le nord-ouest en ouvrant le mer de Tasman puis, la Nouvelle Zélande et la Nouvelle Calédonie se sont séparées vers la moitié du Tertiaire (-40 à -30 Ma - Walley et Ross, 1991). L'Australie et l'Amérique du Sud sont restées en contact grâce à l'Antarctique jusqu'à l'Éocène. L'Australie a commencé à se détacher de l'Antarctique à la fin du Crétacé (-90 Ma) mais les deux continents sont restés en contact par la Tasmanie et la séparation n'a été complète qu'à partir de la fin de l'Éocène (-35 Ma). Certains auteurs ont toutefois proposé une séparation biotique plus précoce (-50 Ma - Woodburne et Case, 1996).

### **Le pont Nord Atlantique**

L'ouverture de l'Atlantique Nord a commencé à la fin du Crétacé (-90 Ma) mais des connections terrestres entre l'Europe et l'Amérique du Nord ont persisté à travers plusieurs ponts Nord Atlantique (McKenna, 1983 ; Tiffney, 1985a et b ; Liebherr, 1991) jusqu'à l'Éocène inférieur (-50 Ma). L'existence de Trois ponts Nord Atlantique différents géographiquement et temporellement séparés ont été postulés (McKenna, 1983 ; Tiffney, 1985b).

Durant le début du Tertiaire, le pont Thuléen est supposé avoir connecté le sud de l'Europe au Groenland à travers les Iles Britanniques. Le Groenland à son tour était connecté à l'ouest avec l'est de l'Amérique du Nord par les Iles Queen Elizabeth. Le pont Thuléen est considéré comme le plus important pour les échanges d'organismes tempérés à tropicaux durant le début de l'Éocène inférieur (-55 Ma) lorsque le climat était plus chaud (McKenna, 1983). Ces échanges ont été brutalement interrompus avec la fracture du pont Thuléen à l'Éocène inférieur.

Une connexion Nord Atlantique plus septentrionale, le pont De Geer, a persisté jusqu'à l'Éocène supérieur. Ce pont a connecté la Scandinavie (Fennoscandia) au nord du Groenland et le Groenland à l'est de l'Amérique du Nord par l'archipel canadien arctique. Cette route est considérée comme bien moins importante pour les échanges biotiques que le pont Thuléen à cause de sa position septentrionale le restreignant aux organismes résistants au froid. De plus, la Scandinavie était isolée du contact direct de l'Europe par la dépression Dano-Polonaise durant une bonne partie du Paléogène. La mer du Groenland a coupé cette voie à l'Éocène supérieur (-39 Ma).

Une troisième connexion entre l'Europe et l'est de l'Amérique du Nord, le pont Groenland - Faeroes, a probablement persisté jusqu'au Miocène mais elle n'a apparemment jamais été plus qu'une chaîne d'îles, et n'est pas considérée comme une importante voie de dispersion.

### **Le Pont trans-Beringien**

L'Asie et l'ouest de l'Amérique du Nord auraient été connectées par le pont trans-Beringien (McKenna, 1983) du Crétacé moyen jusque vers la fin du Pliocène (-3,5 Ma), mais la connexion aurait été rétablie par la suite plusieurs fois durant le Pléistocène.

L'importance des ponts Nord Atlantique et trans-Beringien en tant que voies de dispersion a certainement varié considérablement au cours du temps selon les différentes phases climatiques du globe terrestre.

### **Scénarios biogéographiques**

Depuis les débuts des théories mobilistes (mouvement des continents - Wegener, 1915), l'idée a germé que les mouvements continentaux aient pu influencer les distributions des organismes vivants actuels. Il est donc tentant de postuler que la fragmentation de l'ancien continent Gondwana est responsable d'une distribution pantropicale chez les Leguminosae en général mais aussi chez les Detarieae *s. l.* En effet, ce continent comprenait ce qui est actuellement l'Antarctique, l'Australie, l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar et l'Inde (cette dernière ayant pu servir de radeau à certaines espèces pour atteindre l'Asie). Gentry (1982) a d'ailleurs qualifié les légumineuses de "gondwaniennes". Cependant cette hypothèse, dite "gondwanienne", est peu probable pour les Leguminosae selon Lavin (1998) et Herendeen (1992) en raison de l'apparition tardive de cette famille dans les flores fossiles (Paléocène - Éocène, donc début du Tertiaire) alors que les principaux éléments (Amérique du Sud, Afrique et Inde) étaient déjà assez éloignés (McLoughlin, 2001).

À l'opposé de cette théorie, l'hypothèse boréotropicale est basée sur les découvertes de flores fossiles comprenant à la fois des éléments tropicaux et tempérés très semblables en Europe et en Amérique du Nord (Wolfe, 1975 ; Tiffney, 1985a et b). Cette hypothèse postule des échanges par des voies de hautes latitudes entre l'Amérique du Nord et l'Europe ou l'Asie. Elle a été reprise pour un certain nombre de Leguminosae ayant des représentants en Amérique du Nord, en Amérique du Sud et en Europe (Lavin et Luckow 1993) mais aussi

pour des Leguminosae ayant des représentants en Afrique et en Amérique (Lavin *et al.*, 2000). Cette théorie implique une voie de migration par le nord telle que le pont Nord Atlantique ou le pont trans-Beringien. Une voie par le sud (Antarctique) a été proposée pour des mammifères entre Asie et Amérique du Sud (Springer *et al.*, 1998 ; Cox, 2000 ; Huchon et Douzery, 2001). Et Houle (1999) a aussi envisagé la possibilité d'échanges entre Amérique du Sud et Afrique par l'Antarctique pour des primates. L'étude des flores et faunes fossiles de la Patagonie (Paléocène, Éocène inférieur) révèle un climat probablement beaucoup plus chaud qu'actuellement avec des températures moyennes entre 20 et 25°C. La forêt qui y croissait à l'époque était probablement tropicale humide. Cependant, Lavin (1998) remarque que le patron de vicariance relié aux échanges par l'Antarctique entre l'Amérique du Sud, la Nouvelle Zélande et l'Australie (concernant des espèces plutôt tempérées) est absent chez les trois sous-familles de Leguminosae.

Hueber et Langenheim (1986) ont proposé pour *Hymenaea* (Detarieae *s. l.*) un scénario plutôt "dispersaliste" impliquant une traversée de l'océan Atlantique. Et Thorne (1973) a considéré les disjonctions afro-américaines observées chez les genres *Guibourtia* et *Copaifera* comme issues d'événements de dispersion, elles aussi. Toutefois, Thorne s'est basé sur le fait que des disjonctions intragénériques étaient forcément récentes et donc peu susceptibles d'être liées à la fragmentation de Gondwana. De plus, les hypothèses liées aux échanges à hautes latitudes étaient encore inconnues.

Dans d'autres groupes, Schrago et Russo (2003) ont suggéré une traversée de l'atlantique pour expliquer les relations évolutives proches entre des espèces de primates africains et d'Amérique du Sud. Cette traversée aurait, selon eux, pu s'effectuer grâce aux changements de climat de l'Éocène-Oligocène qui auraient exposé la crête océanique de la Sierra Leone et la dorsale de Walvis. Des îles auraient ainsi pu offrir une voie de dispersion pour des organismes ayant une bonne mobilité. De plus en plus d'études soulignent d'ailleurs l'importance de la dispersion dans l'établissement des répartitions actuelles (voir de Queiroz, 2005) en général et entre l'Amérique et l'Afrique en particulier (Renner, 2004).

## Problématique

1/ La question du monophylétisme des Detarieae résinifères.

Dans les deux clades définis grâce à l'analyse de l'intron du trnL (clade de *Prioria* et celui des Detarieae s. s.) les deux tiers des genres (14 sur 21) sont résinifères. Ces espèces résinifères étaient auparavant réparties dans différents groupes de genres (groupes *Hymenostegia*, *Hymenaea*, *Crudia*, *Detarium*, *Brownea* - Cowan et Polhill, 1981). En revanche, aucune espèce de Detarieae s. l. en dehors de ces deux clades n'a été reconnue comme résinifère ou produisant des terpènes.

Le manque de résolution dans les résultats des études moléculaires de Bruneau et al. (2000 et 2001) ne permet pas encore de déterminer les relations entre les deux clades résinifères (clade *Prioria* et clade des Detarieae s. s.), les genres affins (*Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia*) et le clade des Amherstieae (contenant aussi d'autres Detarieae). La reconstruction phylogénétique des relations entre ces différents groupes permettrait d'inférer l'évolution de ce caractère physiologique.

La capacité à produire des résines ou terpènes est-elle apparue une seule ou plusieurs fois au cours de l'histoire évolutive du groupe ?

2/ Les relations entre les différents genres du groupe des Detarieae résinifères et les genres affins.

Les discussions intenses sur la classification des Detarieae s. l. et les incongruences entre la classification et l'analyse phylogénétique de l'intron du trnL laissent entendre qu'un travail phylogénétique complet doit être réalisé afin de clarifier les relations entre les différents genres et de tester les classifications et les révisions génériques proposées sur la base de travaux classiques en morphologie (sans analyse phylogénétique).

Le groupe comprend 24 genres déjà inclus dans les analyses de Bruneau et al. (2000 et 2001) et potentiellement quatre autres (*Hardwickia*, *Neopaloxylon*, *Brandzeia* et *Pseudosindora*) qui sont susceptibles d'appartenir au groupe des Detarieae résinifères en raison de leur appartenance aux groupes de genres *Crudia* et *Detarium* dont la majorité des genres se trouvent dans les clades de *Prioria* et des Detarieae s. s. Le nombre d'espèces, pour un échantillonnage exhaustif du groupe d'étude, serait considérable (environ 180 espèces). Il était

donc difficile de réaliser un tel échantillonnage, et ainsi notre étude se limite à un échantillonnage complet des genres avec le plus souvent plusieurs espèces pour chaque genre plurispécifique.

### 3/ L'histoire biogéographique du groupe.

Les hypothèses en biogéographie historique sur le groupe des Detarieae résinifères promettent d'être intéressantes en raison des aires disjointes occupées par ces espèces. L'hypothèse phylogénétique réalisée servira de base à l'étude biogéographique. Deux clades seront comparés en particulier, le clade de *Prioria* et le clade de *Detarium*. Ces deux clades réunissent en effet chacun des genres provenant des trois continents concernés : l'Afrique, l'Amérique et l'Asie. Les fossiles permettront de calibrer les variations du taux de substitution pour essayer de dater les événements importants de l'histoire biogéographique du groupe et de tester nos hypothèses en biogéographie. Malheureusement, l'échantillonnage nécessaire à ce genre d'étude ne peut être réalisé sur la totalité du groupe en raison du nombre important d'espèces (voir plus haut).

## **CHAPITRE 1 : PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE DES DETARIEAE RÉSINIFÈRES**

## Introduction

Dans le but d'obtenir une hypothèse phylogénétique solide, l'outil moléculaire n'est pas à négliger. La plupart des systématiciens actuels utilisent les caractères moléculaires de l'ADN, en particulier ceux issus du séquençage qui est l'approche la plus directe (Doyle, 1993), et leur accordent une grande confiance pour les reconstructions phylogénétiques. Les raisons de cet engouement semblent résider notamment dans leur caractère fondamental (la morphologie étant plus intégrative), leur indépendance vis à vis de perturbations environnementales (Hillis, 1987 ; Doyle, 1993), et dans l'immense quantité de caractères qu'ils peuvent fournir. De plus, les degrés de variation des séquences de l'ADN sont variables selon les régions considérées, ce qui rend ces caractères utilisables à différents niveaux taxonomiques.

Les génomes utilisés le plus fréquemment pour les plantes sont le génome nucléaire et le génome chloroplastique, chacun ayant ses avantages et ses inconvénients.

Le génome chloroplastique est de petite taille (120 à 200 kb), sa structure est stable et assez bien connue. Il offre une certaine variabilité selon les régions considérées, ce qui le rend utile à différents niveaux phylogénétiques même s'il reste peu applicable pour l'étude des relations étroites (Olmstead et Palmer, 1994 ; Soltis et Soltis, 1998). Ce génome est composé en majorité de régions en simple copie. De plus, il est généralement d'héritabilité uniparentale, ce qui rend son étude plus aisée. En revanche, il peut être impliqué dans des phénomènes d'introgession qui, non détectés, peuvent poser des problèmes pour la reconstruction phylogénétique à faible niveau taxonomique (Soltis et Soltis, 1998 ; Wendel et Doyle, 1998).

Le génome nucléaire, de taille plus importante et plus variable, est bien moins connu. Il a un grand degré de variabilité, ce qui le rend intéressant pour les études de populations mais aussi pour rechercher une bonne résolution à un faible niveau taxonomique. Une grande majorité des gènes nucléaires existent en plusieurs copies ou appartiennent à des familles multigéniques ce qui peut poser des problèmes de paralogie (Wendel et Doyle, 1998). L'héritabilité biparentale du génome nucléaire rend son étude délicate en raison de phénomènes d'hybridation ou de conservation aléatoire d'un polymorphisme ancestral ("lineage sorting" ; Wendel et Doyle, 1998). La combinaison des deux génomes (pouvant être considérés comme deux jeux de données indépendants) peut être une façon de détecter des problèmes liés à l'un ou à l'autre (Wendel et Doyle, 1998).

Parmi les régions intéressantes nous avons choisi d'utiliser deux régions chloroplastiques : l'intron du *trnL*, l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* et une région nucléaire : les espaceurs internes transcrits ("Internal Transcribed Spacer" : ITS).

Les gènes de type *trn* codent pour des ARN de transfert chargé de la traduction des ARN messagers en protéines. À l'anticodon du *trnL* correspond la leucine et à celui du *trnF* la phénylalanine.

Selon Taberlet *et al.* (1991) et Gielly et Taberlet (1994) l'intron du *trnL* serait utilisable pour des reconstructions phylogénétiques au niveau intragénérique ou entre genres proches. D'ailleurs, il a été utilisé à ce niveau taxonomique par nombre de systématiciens (Gielly et Taberlet, 1996 ; Gielly *et al.*, 1996 ; Compton *et al.*, 1998 ; Molvray *et al.*, 1999, Bakker *et al.*, 2000 ; Potter *et al.*, 2000 ; Sheahan et Chase, 2000 ; Brouat *et al.*, 2001 ; Goldblatt *et al.*, 2002 ; Shaw et Small, 2004). Cependant, dans d'autres groupes, l'intron est plus conservé que ce qu'il n'avait été supposé et s'est révélé utile à des niveaux plus profonds (entre tribus d'Asteraceae, Bayer et Starr, 1998 ; entre genres d'Arecaceae, Baker *et al.*, 1999 ; entre genres d'Acanthaceae, McDade et Moody, 1999). Plus proche du groupe qui nous intéresse, chez les Leguminosae, l'intron du *trnL* s'est révélé efficace pour résoudre les relations entre genres distants représentant les différentes tribus des trois sous-familles de ce groupe (Bruneau *et al.*, 2000 et 2001 ; Luckow *et al.*, 2000 ; Pennington *et al.*, 2000 et 2001). Bruneau *et al.* (2000 et 2001) notent de plus que l'intron du *trnL* n'était souvent pas assez variable pour séparer des genres proches et que trop peu de caractères différaient entre espèces du même genre.

L'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* est une région non-codante de 120 à 350 paires de bases qui évolue aussi vite à trois fois plus vite que le gène *rbcL* (Taberlet *et al.*, 1991 ; Soltis et Soltis, 1998). Cette région présente en outre l'avantage d'être facile à amplifier et à séquencer. Selon Gielly et Taberlet (1994), l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* serait utilisable au même niveau que l'intron du *trnL*, entre espèces du même genre ou de genres proches. Il a, en effet, été utilisé à ce niveau par certains (Liede et Tauber, 2000 ; Bleeker et Hurka, 2001 ; Bleeker *et al.*, 2002 ; Gutiérrez Larena *et al.*, 2002 ; Shepherd et Henry, 2002 ; Eastwood *et al.*, 2004 ; Schneider *et al.*, 2004 ; Shaw et Small, 2004). Mais il s'est aussi révélé utile à des niveaux plus profonds (entre tribus d'Asteraceae - Bayer et Starr, 1998 ; d'Apocynaceae *s. l.* - Potgieter et Albert, 2001 ; de Rubiaceae - Rova *et al.*, 2002). Dans les Leguminosae, il a été utilisé en combinaison avec l'intron du *trnL* et la morphologie pour tester un clade dans la

sous-famille des Caesalpinioideae, l'étude comprenant des représentants des trois sous-familles de Leguminosae (Herendeen *et al.*, 2003a).

Les ITS1 et ITS2 (voir Baldwin *et al.*, 1995) sont des espaceurs internes transcrits appartenant au génome nucléaire. Dans les années 90, Rieseberg et Soltis (1991) et Rieseberg et Wendel (1993) ont souligné le danger de n'utiliser que des séquences chloroplastiques qui sont héritées de façon uniparentale. Ainsi la communauté des systématiciens a manifesté un intérêt croissant pour les marqueurs nucléaires. Et en particulier, la région des espaceurs transcrits internes (ITS) du cistron ribosomal 18S-5,8S-26S est devenu l'une des plus utilisées. Entre 1998 et 2002, sur 244 articles publiés 66% utilisaient les ITS dont 34% en faisaient leur source exclusive de caractères (Álvarez et Wendel, 2003). La région à amplifier comprend l'ITS1, le 5,8S et l'ITS2 et mesure environ 600 à 700 paires de bases chez les angiospermes. Ces espaceurs joueraient un rôle dans la maturation de l'ARN ribosomal nucléaire (et dans leur propre épissage) par leur capacité à former des structures secondaires, ce qui pourrait expliquer leur richesse en G-C (Baldwin *et al.*, 1995). Ces régions sont beaucoup plus variables que l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*. L'amplification et le séquençage de ces régions peuvent être problématique en raison justement de leur capacité à former des structures secondaires. Il existe de nombreuses copies des ITS (et sur des loci multiples). En général, ces copies sont identiques en raison d'une évolution concertée (due à la conversion génique et aux "crossing over" inégaux) mais il peut parfois y avoir des copies dégénérées non fonctionnelles (Buckler *et al.*, 1997 ; Gernandt *et al.*, 2001 ; Hartman *et al.*, 2001 ; Mayol et Rosselò, 2001 ; Razafimandimbison *et al.*, 2004). Selon Baldwin (1992 et 1995), les ITS sont utiles à différents niveaux allant de l'infragénérique à l'intrafamilial. Mais Herschkowitz et Lewis (1996) ont aussi suggéré un usage plus large entre familles.

Les avantages des ITS sont nombreux : héritage biparental (permet de détecter hybridation, réticulation et parenté des polyploïdes), universalité des amorces (White *et al.*, 1990), facilité d'amplification en raison du grand nombre de copies et de la taille généralement réduite, uniformité intragénomique en raison de l'évolution concertée, variabilité intergénomique et faible contrainte fonctionnelle.

Néanmoins, ils présentent aussi les inconvénients suivant : paralogie en raison des changements de loci mineurs à loci majeurs (Álvarez et Wendel, 2003), évolution concertée pouvant ne pas être plus rapide que les spéciations, pseudogènes, mutations compensatoires

pour maintenir la structure secondaire et donc la fonction, problèmes d'alignement et traitement des indels en raison de la faible contrainte fonctionnelle qui laisse le champ libre aux insertions, délétions et répétitions de motifs par glissement ("slippage"), homoplasie pour les raisons énoncées précédemment, contaminations en raison de l'universalité des amorces, problèmes de séquençage en raison du fort taux de G-C.

Par rapport aux questions énoncées dans la problématique de l'étude, notre objectif dans cette première étape est de formuler une hypothèse phylogénétique moléculaire solide. Les relations qui nous intéressent plus particulièrement sont, d'une part, celles entre les deux clades contenant des espèces résinifères, le clade *Prioria* et le clade des *Detarieae s. s.*, d'autre part, les relations entre genres proches ayant fait l'objet d'une révision sont aussi à surveiller afin de tester ces révisions. Ensuite, les relations devront être solides entre les groupes disjoints et en particulier dans le clade *Prioria* et le clade *Detarium* qui sont les plus largement répartis (sur trois continents : Afrique, Asie et Amérique).

## Matériels et Méthodes

### Échantillonnage

Nous avons essayé d'échantillonner au moins une espèce par genre pour chaque genre appartenant au clade des *Detarieae s. s.* et à celui de *Prioria* (*Detarieae s. l.* résinifères) tels que définis par Bruneau *et al.* (2001). Par rapport à cette dernière étude, nous avons souhaité ajouter plusieurs genres qui semblaient avoir une affinité avec des *Detarieae s. l.* résinifères selon la classification traditionnelle (cf. Cowan et Polhill, 1981). Le genre *Hardwickia* a été ajouté à cause de sa très forte affinité avec le genre *Colophospermum* (Breteler *et al.*, 1997), ce dernier appartenant au clade de *Prioria* selon Bruneau *et al.* (2000 et 2001). Nous avons aussi cherché à inclure les genres malgaches *Brandzeia* (cité sous le nom de *Bathiaea* par Cowan et Polhill, 1981) et *Neoapaloxylon*. En effet, ces deux genres d'affinité inconnue étaient placés dans le groupe de *Crudia* (d'après Cowan et Polhill, 1981) qui contenait une grande quantité de genres appartenant au clade *Prioria* ou au clade des *Detarieae s. s.* (les deux clades contenant des espèces résinifères).

Les séquences de l'intron du *trnL* de 34 espèces de *Detarieae s. l.* ont été ajoutées aux 52 séquences publiées par Bruneau *et al.* (2001) dont 10 séquences de taxa appartenant au clade des *Amherstieae* pour tester le monophylétisme des *Detarieae* résinifères. L'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* a été séquencé pour un total de 84 espèces de *Detarieae s. l.* dont 10 séquences de taxa appartenant au clade des *Amherstieae*. Pour l'analyse de ces deux régions chloroplastiques, nous avons choisi d'inclure comme extra-groupes des séquences de *Caesalpinioideae* qui n'appartiennent pas aux *Detarieae s. l.* : *Cercis* (*Cercideae*) ; *Gleditsia* (*Caesalpinieae*) et *Dialium* (*Cassieae*, sous tribu des *Dialiinae*).

Les espaceurs internes transcrits (ITS) 1 et 2 ont été séquencés pour 52 espèces appartenant à 26 genres. Nous avons aussi utilisé quatre séquences de taxa appartenant au clade des *Amherstieae* produites par Gervais et Bruneau (2002). Des séquences des genres *Gleditsia*, *Bauhinia* et *Cercis* provenant de GenBank ont servi d'extra-groupes.

La plupart des échantillons ont été récoltés en Amérique tropicale, en Afrique ou en Asie. Les feuilles ont été préservées dans du silica-gel. Quelques uns proviennent d'arbres cultivés en jardin botanique ou de spécimens d'herbier. Les spécimens sont déposés dans uns ou plusieurs des herbiers suivants : AAU, BOL, E, F, K, MEL, MO, MT, NY, OSC, P, US, WAG (Tableau 6 : liste des échantillons avec les informations les concernant).

## Méthodes moléculaires

Pour la plupart des taxa étudiés, l'ADN a été extrait suivant le protocole (voir Annexe 1) légèrement modifié de l'extraction au CTAB de Doyle et Doyle (1987). Pour quelques échantillons problématiques, l'ADN a été extrait avec le kit d'extraction de Qiagen (Dneasy Plant Mini Kit, Mississauga, Ontario) en suivant les instructions données par la compagnie.

Le mélange d'amplification PCR contenait : 4U d'ADN polymérase Taq, du tampon à 1,5  $\mu$ M  $MgCl_2$  (Roche Diagnostics, Laval, Québec), 100 mM de chaque dNTP et 0,3  $\mu$ M de chaque amorce. De la betaine (10%), du DMSO (5%) ou du glycérol (de 2,5 à 5%) ont été ajoutés aux réactions d'amplification des ITS. Les amplifications ont été réalisées sur un thermocycleur Gene Amp 9700 (Applied Biosystems, Foster City, California). Les amplifications de l'espaceur entre *trnL* et *trnF* et de l'intron du *trnL* ont été réalisées dans les conditions suivantes : 4 min de dénaturation initiale à 94°C, suivies de 35 cycles de 30 sec à 94°C, 30 sec

Taxa	Spécimens d'herbier	Numéro d'accension GenBank		
		Espaceur <i>trnL</i> -F	intron <i>trnL</i>	ITS
<b>Extra-groupes</b>				
<i>Bauhinia bohniana</i> L. Chen	Douglas 766 (MEL) Melbourne Botanical Garden	AF549299	AF365055	
<i>Cercis canadensis</i> L.	no. 1397-91 (MT) Jardin Botanique de Montréal	AF549300	AF365054	
	(Téléchargé de Genbank)			AF286355
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Steud.	Klitgaard 686 (K) Ishpingo Botanical Garden	AY958488	AF365079	
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	no. 2674-95 (MT) Jardin Botanique de Montreal	AY232759	AF365096	
	Small 159 (Téléchargé de Genbank)			AF509970
<b>Intra-groupe</b>				
<i>Augouardia le-testui</i> Pelegr.	Breteler 14667 (WAG) Gabon	AF549276		AY955796
	Wieringa 2647 (WAG) Gabon		AF365164	
<i>Baikiaea insignis</i> Benth	n.o. 1894-48301 RBG Kew	AF549278	AF365179	AY955811
<i>Baikiaea plurijuga</i> Harms	Rodin 4507 (US) Rhodésie	AY958490	AY958459	
<i>Barnebydendron riedelii</i> (Tul.) J.H. Kirkbr.	n.o. 1953-35501 RBG Kew (Guatemala)	AY958491	AF356209	AY955777
<i>Brandzeia filicifolia</i> Baill. (= <i>Bathiaea rubriflora</i> )	Morat 949 (P) Madagascar	AY958492	AY187226	AY955794
<i>Colophospermum mopane</i> Kirk ex Benth.	Bringham 11341 (WAG) Zambie	AF549260	AF365165	AY955788
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	Irwin et al. 18645 (P) Brésil sous le nom de <i>C. cordifolia</i> Hayne		AY958465	
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Harley et al. 16854 (P) Brésil		AY958464	
<i>Copaifera mildbraedii</i> Harms	Breteler 15025 (WAG) Gabon	AF549280		AY955814
	Breteler 13149 (WAG) Gabon		AF365181	
<i>Copaifera multijuga</i> Hayne	Prance et al. 14208 (P) Brésil	AY958494	AY958461	
<i>Copaifera oblongifolia</i> Mart.	Irwin et al. 9500 (P) Brésil	AY958495	AY958462	
<i>Copaifera officinalis</i> (Jacq.) L.	Fougère 27 (MT) Singapore Botanical Garden	AY958493	AY958460	AY955816
<i>Copaifera salikounda</i> Heckel	Breteler 13383 (WAG) Côte d'Ivoire	AF549281	AF365180	AY955815
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	Hatsbach 48089 (WAG)	AY958496	AY958463	
<i>Daniellia klainei</i> Pierre ex A. Chev.	Breteler 15223 (WAG) Gabon	AF549267	AF365135	AY955791
<i>Daniellia ogea</i> (Harms) Rolfe ex Holland	Bruneau s.n. Limbe Botanical Garden	AF549268	AF365133	AY955790
<i>Daniellia oliveri</i> (Rolfe) Hutch. & Dalziel	Jongkind 2101A/B (WAG) Ghana	AY958497	AF365134	AY955792
<i>Daniellia soyauxii</i> (Harms) Rolfe	Wieringa 2614 (WAG) Gabon	AY958498	AF365132	AY955793

**Tableau 6** : Liste des échantillons utilisés, spécimens d'herbier et numéro d'accension des séquences.

Taxa	Spécimens d'herbier	Numéro d'accésion genbank		
		Espaceur <i>trnL-F</i>	intron <i>trnL</i>	ITS
<i>Detarium macrocarpum</i> Harms	Breteler 14752 (WAG) Gabon	AF549282		AY955817
	Breteler 12528 (WAG) Gabon		AF365182	
<i>Detarium microcarpum</i> Guill. & Perr.	Amshoff 84 (MO) Côte d'Ivoire	AY958500	AY958466	
<i>Detarium senegalense</i> J. F. Gmel.	Breteler 13755 (WAG) Gabon	AY958499	AF365183	
<i>Eperua bijuga</i> Mart. ex Benth.	Ferreira 5913 (US) Amazonie	AY958501	AY958467	
<i>Eperua sp.</i>	Forest 132 (MT) Guyane	AY958502	AY958468	AY955806
<i>Eperua falcata</i> Aubl.	Bruneau s.n., cult. Limbe Bot. Garden	AY958503	AF365139	AY955805
<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.) Benth.	Clarke 7639 (US) British Guiana	AF549272		AY955807
	Breteler 13796 (WAG) Guyane		AF365138	
<i>Eperua rubiginosa</i> Miq.	Barabé 1 (MT) Guyane	AY958504	AF365140	
<i>Eperua schomburgkiana</i>	K. Redden 1125 (US) Guyana	AY958505	AY958469	AY955808
<i>Eurypetalum tessmannii</i> Harms	Breteler 14165 (WAG) Gabon	AF549271		AY955804
	Breteler 12197 (WAG) Gabon		AF365137	
<i>Eurypetalum unijugum</i> Harms	Letouzey 9787 (P) Cameroun	AY958506	AY958470	AY955803
<i>Gilletiodendron pierreanum</i> (Harms) J. Léonard	Wieringa 2289 (WAG) Cameroun	AF549270	AF365184	AY955809
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	Lewis 1909 (K) Brésil	AF549258	AF365185	AY955776
<i>Gosseilero dendron balsamiferum</i> (Verm.) Harms	Wieringa 3233 (WAG) Gabon	AF549262	AF365166	AY955787
<i>Guibourtia hymenaeifolia</i> (Moric.) J. Léonard	Brunner 1425 (MO) Paraguay sous le nom de <i>G. chodatiana</i> (Hassl.) J. Léonard	AY958508	AY958471	AY955802
<i>Guibourtia coleosperma</i> (Benth.) J. Léonard	Luwiika et al. 330 (MO) Zambie	AY958509	AY958472	
<i>Guibourtia demeusei</i> (Harms) J. Léonard	Wieringa 2396 (WAG) Gabon	AY958507	AF365175	
<i>Guibourtia ehie</i> (A. Chev.) J. Léonard	Breteler 14009 (WAG)	AY958511		AY955801
	Breteler 13754 (WAG) Côte d'Ivoire		AF365177	
<i>Guibourtia pellegriniana</i> J. Léonard	de Wilde 11138 (WAG) Gabon	AF549273		
	van Bergen 425 (WAG) Gabon		AF365176	
<i>Guibourtia tessmannii</i> (Harms) J. Léonard	Breteler 14537 (WAG)	AY958510	AY958473	

Tableau 6 : Suite.

Taxa	Spécimens d'herbier	Numéro d'accésion genbank		
		Espaceur <i>trnL-F</i>	intron <i>trnL</i>	ITS
<i>Hardwickia binata</i> Roxb.	Fougère-Danezan s.n. University of Agricultural Sciences (Inde)	AF549261	AY187227	AY955789
<i>Hylodendron gabunense</i> Taub.	de Wilde 11772 (WAG) Gabon	AF549269		AY955810
	McKey 1994-5 (MPU) Cameroun		AF365186	
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Breteler 13357 (WAG) Côte d'Ivoire (cultivé)	AY958514	AF365160	AY955800
<i>Hymenaea eriogyne</i> Benth.	Harley 19016 (P) Brésil	AY958513	AY958474	
<i>Hymenaea oblongifolia</i> Huber	Klitgaard 688 (K) Equateur	AF549275	AF365161	
<i>Hymenaea parvifolia</i> Huber	Oliveira et al. 104 (US) Brésil	AY958516	AY958476	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> var. <i>pubescens</i> Benth.	Saldiar 324 (US) Bolivie	AY958515	AY958475	
<i>Hymenaea verrucosa</i> Gaertn.	Herendeen 11-XII-97-3 (US) Tanzanie	AY958512	AF365162	
<i>Kingiodendron alternifolium</i> Elmer (Merr. & Rolfe)	Takendi 7192 (US) Nouvelle Guinée	AY958517	AY958477	AY955785
<i>Kingiodendron pinnatum</i> (Roxb. ex DC.) Harms	Rickson s.n. (OSC) Inde	AF549265	AF365169	AY955786
<i>Kingiodendron platycarpum</i> B.L. Burtt	Smith 7549 (US) Fidji	AF549264	AF365170	AY955784
<i>Neoapaloxylon madagascariense</i> (Drake) Rauschert	Harder et al. 1681 (P) Madagascar	AY958518		
<i>Oxystigma buchholzii</i> Harms	Wieringa 2866 (WAG)			AY955782
<i>Oxystigma gilbertii</i> J. Léonard	Mackinder 258 (MT)	AY958519	AY958478	AY955780
<i>Oxystigma mannii</i> (Baill.) Harms	Bruneau 1057 (MT) Cameroun	AY958521	AF365167	AY955781
<i>Oxystigma msoo</i> Harms	Herendeen 18-XII-97-1 (US) Tanzanie	AF549263	AF365168	AY955779
<i>Oxystigma oxyphyllum</i> (Harms) J. Léonard	Breteler 14085 (WAG)	AY958520	AY958479	AY955783
<i>Peltogyne confertiflora</i> (Hayne) Benth.	no. 19980262, Bridgewater 793 (E) RBG Edinburg	AF549274	AF365163	AY955798
<i>Peltogyne floribunda</i> (Kunth) Pittier	Jansen-Jacobs et al. 2652 (P) Guyane	AY958525	AY958483	
<i>Peltogyne pauciflora</i> Benth.	Harley 16146 (P) Brésil sous le nom de <i>P. glaziovii</i> (Taub.) Dwyer	AY958522	AY958480	AY955799
<i>Peltogyne paniculata</i> ssp. <i>pubescens</i> (Benth.) M. Freitas da Silva	Jansen-Jacobs et al. 5373 (NY) Guyana	AY958524	AY958482	AY955797
<i>Peltogyne venosa</i> (Valh) Benth.	K. Redden 1106 (US) Guyana	AY958523	AY958481	

Tableau 6 : Suite.

Taxa	Spécimens d'herbier	Numéro d'accésion genbank		
		Espaceur <i>trnL-F</i>	intron <i>trnL</i>	ITS
<i>Prioria copaifera</i> Griseb.	Foster 927 (F) Panama	AF549266	AF365171	AY955778
<i>Pseudosindora palustris</i> Sym.	Léonard 1960	AY958526	AY958484	
<i>Schotia afra</i> (L.) Thunb.	Hodgkiss 1 (BOL) Afrique du Sud	AY958527	AF365122	AY955774
<i>Schotia brachypetala</i> Sonder	n.o. 1971-1851 RBG Kew	AF549259	AF365123	AY955773
<i>Schotia latifolia</i> Jacq.	no 194852201 RBG Kew	AY958528	AF365124	AY955775
<i>Sindora</i> sp.	Leeuwenberg 14500 (WAG) Indonésie		AF365188	
<i>Sindora bruggemanii</i> De Wit	Sosef 363 (WAG) Sumatra	AF549286	AF365187	AY955824
<i>Sindora coriacea</i> (Baker) Prain	Herendeen 26-IV-99-4 (US) Thaïlande	AY958529	AY958485	AY955823
<i>Sindora klaineana</i> Pierre ex Pellegrin	Breteler 14415 (WAG) Gabon	AF549284	AY187228	AY955819
<i>Sindora siamensis</i> Teysm. ex Miq.	Herendeen 22-IV-99-1 (US) Thaïlande	AY958530	AY958486	AY955821
<i>Sindora supa</i> Merr.	Fougère-Danezan 8 (MT) Singapore Botanic Gardens	AF549285	AY187229	AY955822
<i>Sindora wallichii</i> Benth.	Fougère-Danezan 9 (MT) Singapore Botanic Gardens	AF549287	AY187230	AY955820
<i>Sindoropsis le-testui</i> (Pellegr.) J. Léonard	Breteler 13022 (WAG) Gabon	AF549283	AF365189	AY955818
<i>Stemonocoleus micranthus</i> Harms	Breteler 13070 (WAG) Gabon	AF549277	AF365178	AY955795
<i>Tessmannia africana</i> Harms	Breteler 12275 (WAG) Gabon	AY958532	AF365191	
<i>Tessmannia anomala</i> (M. Micheli) Harms	Breteler 12548 (WAG) Gabon	AY958531	AF365190	AY955813
<i>Tessmannia dewildemaniana</i> Harms	Hart 90 (WAG, MO) Zaïre	AY958533	AY958487	
<i>Tessmannia lescrauwaetii</i> (M. Micheli) Harms	Breteler 14632 (WAG) Gabon	AF549279	AF365192	AY955812

Tableau 6 : Suite.

Taxa	Spécimens d'herbier	Numéro d'accésion genbank		
		Espaceur <i>trnL-F</i>	intron <i>trnL</i>	ITS
<b>Clade Amherstieae</b>				
<i>Aphanocalyx pectinatus</i> (A. Chev) Wieringa	Wieringa 3102 (WAG) Gabon	AF549288		
	Breteler 13282 (WAG)		AF365248	AF513667
<i>Brachystegia bussei</i> Harms	Herendeen & Mbago 20-XII-97-2 (US) Tanzania	AF549290	AF365252	
<i>Brachystegia longifolia</i> Benth.	Herendeen 21-XII-97-2 (US) Tanzania			AF427549
<i>Brownea grandiceps</i> Jack.	Wieringa 4167 (WAG) Flecker Botanical Garden	AF549294		
	Klitgaard 67015 (AAU) Ecuador		AF365193	
<i>Crudia gabonensis</i> Pierre ex Harms	Wieringa 2585 (WAG) Gabon	AY958489	AF365172	
<i>Cryptosepalum staudtii</i> Harms	Leal s.n. (WAG) Gabon	AF549207	AF365258	
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> (Hook. f.) Benth.	Breteler 13375 (WAG) Ivory Coast			AF513689
<i>Cynometra mannii</i> Oliv.	Wieringa 2498 (WAG) Gabon	AF549291	AF365114	
<i>Hymenostegia floribunda</i> (Benth.) Harms	Breteler 14334 (WAG) Gabon	AF549292	AF365143	
<i>Hymenostegia talbotii</i>	Wieringa 2205 (WAG) Gabon			s.n.
<i>Loesenera kalantha</i> Harms	Breteler 13374 (WAG) Ivory Coast	AF549296	AF365150	
<i>Saraca thaipingensis</i> Prain	Rickson s.n.	AF549298		
	Breteler 13511 (WAG) Bogor Botanical Garden		AF365155	

**Tableau 6 : Suite et fin.**

à 55°C et 30 sec à 72°C, avec une étape finale d'extension de 7 min à 72°C. Pour l'amplification de la région des ITS, les conditions étaient : 4 min de dénaturation initiale à 94°C, suivies de 32 cycles de 30 sec à 94°C, 45 sec à 53°C et 90 sec à 72°C, avec une étape finale d'extension de 7 min à 72°C. Pour certains échantillons les amplifications donnaient un meilleur rendement en utilisant la technique du "Hotstart". Dans ce cas, l'ADN polymérase Taq est ajoutée pendant une étape de dénaturation initiale de 5 minutes, 3 minutes après le début de cette étape. Les produits de PCR ont été purifiés avec le QIAquick PCR purification Kit (Qiagen).

Pour les ITS, une étape de clonage a été ajoutée pour certains échantillons. Le produit de PCR a été cloné soit dans le vecteur pCR4 TOPO (kit TOPO TA ; Invitrogen) suivant le protocole fourni par la compagnie, soit dans le vecteur pGEM-5Zf+ (Promega). Ce deuxième vecteur a été produit en coupant au site de clonage avec *EcoRV* suivi de l'addition de dTTP avec l'ADN polymérase Taq (Marchunk *et al.*, 1990). La ligation dans le vecteur pGEM-5Zf+ a été faite suivant le manuel technique de Promega n° 42 avec quelques modifications (Forest et Bruneau, 2000). La transformation, toujours pour ce même vecteur, a été réalisée par choc thermique (Sambrook *et al.*, 1989) sur les bactérie compétentes XL1-MRF' (Stratagene).

Les transformants issus de cette réaction ont été repiqué sur pétri (milieu LB agar + X-gal + IPTG + Tetracycline + Ampiciline). Les colonies ont ensuite été sélectionnées par PCR (Dallas-Wang *et al.*, 1998) et incubées une nuit dans du bouillon LB avec de la tétracycline et de l'ampicilline. L'ADN plasmique (quelle que soit la méthode de clonage utilisée) a été extrait grâce au QIAprep Spin Miniprep Kit (QIAGEN) en utilisant le protocole de la compagnie. Le clonage réalisé a révélé une variabilité intragénomique faible : moins de cinq substitutions ponctuelles sur chaque ITS. Le séquençage difficile ne nous a malheureusement pas permis d'obtenir des séquences entières pour tous les clones. De ce fait une seule séquence représente chaque individu.

Les réactions de séquençage ont utilisé la chimie du Big Dye Terminator (Applied Biosystems) en suivant les instructions de la compagnie. Pour le séquençage de la région des ITS, des modifications ont parfois été apportées quand nécessaire. De la betaïne (10 %), du DMSO (5%) ou du glycérol (de 2,5 à 5 %) ont parfois été ajoutés au mélange de la réaction de séquençage. Une étape de dénaturation initiale de 3 à 10 min à 98°C a été ajoutée, l'étape

d'extension a parfois été baissée à 55°C (au lieu de 60°C dans le protocole standard). Les produits de ces réactions ont été purifiés par précipitation à l'éthanol non dénaturé (95%) et à l'acétate de sodium (3M) et lavés à l'éthanol 70 %. Les produits de séquençage ont ensuite été analysés avec un séquenceur automatique ABI 310 (ou 3100, Applied Biosystems).

L'intron du *trnL* et l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* ont été amplifiés et séquencés respectivement grâce aux amorces "c" et "d", ou "e" et "f" décrites par Taberlet *et al.* (1991). La région des ITS (ITS1 et ITS2 comprenant le 5,8S entre les deux) a été amplifiée grâce aux amorces "17SE" et "26SE" (Sun *et al.*, 1994) aussi appelées "AB101" et "AB102" (Douzery *et al.*, 1999). Pour le séquençage ces mêmes amorces ont été utilisées, lorsque c'était possible et, dans le cas contraire, les amorces "ITS4" (White *et al.*, 1990) et une modification de "ITS5" (White *et al.*, 1990) telle que définie dans Schilling *et al.* (1998) les ont remplacées. Le séquençage a ainsi été réalisé sur les deux brins pour chaque région. Les séquences ont pu alors être combinées et vérifiées grâce à Sequencher (version 3.1 ou 4.1, Gene Code Corporation, Ann Arbor, Michigan).

## Alignements

L'étape d'alignement des séquences est extrêmement importante car elle établit les hypothèses d'homologies primaires qui seront testées lors de l'analyse phylogénétique. Les alignements peuvent être faits directement à la main pour les séquences très conservées mais il est en général plus rapide et plus objectif d'utiliser un logiciel d'alignement. Les alignements sont réalisés en introduisant parfois des hypothèses d'indels (insertions / délétions). Ces hypothèses ont un coût imposé pour éviter des introductions abusives d'indels. Néanmoins, les patrons d'indels peuvent être d'une complexité telle qu'il est difficile de résumer les probabilités d'indels à un coût unique tout au long de la séquence. Une correction à l'œil peut alors être nécessaire (Kelchner, 2000). Selon Kelchner (2000), les séquences non-codantes sont le siège privilégié d'événements de remaniement complexes de l'ADN pouvant être favorisés par la formation possible de structures secondaires. Ces structures doivent donc être prises en compte pour faire des hypothèses d'homologie.

En conséquence, les alignements ont été réalisés avec l'algorithme Clustal V (Higgins *et al.*, 1989 et 1992) tel qu'implémenté dans Megalign 3.12 (DNASTAR) en utilisant les paramètres par défaut (pour l'alignement apparié la pénalité d'ouverture d'une délétion est de 5 ; pour

l'alignement multiple la pénalité d'ouverture est de 10 et la pénalité d'élongation de 10) puis corrigé visuellement. Des essais avec le logiciel Clustal X (Thompson *et al.*, 1997) ont été réalisés mais cela ne dispensait pas d'une correction visuelle.

Les alignements de séquences des ITS2 ont été corrigés à l'aide des structures secondaires déterminées avec le logiciel mfold (Zucker, 2003), disponible sur le serveur suivant : [www.bioinfo.rpi.edu/applications/mfold/old/dna/](http://www.bioinfo.rpi.edu/applications/mfold/old/dna/). Les structures secondaires d'ITS2 proposées par mfold ont été triées en fonction de ce qui avait déjà été publié sur la région (Mai et Coleman, 1997 ; Coleman, 2002 ; Goertzen *et al.*, 2003). La structure à quatre bras qui a été proposée pour les angiospermes a été retrouvée pratiquement pour toutes les séquences (sauf dans le genre *Eperua*, où le quatrième bras est souvent manquant) en imposant des contraintes, le cas échéant.

Considérant les risques de contamination, nous avons réalisé sur une partie des séquences une recherche de similarité sur GenBank (National Center for Biotechnology Information), pour vérifier que les séquences correspondaient à la région des ITS de Leguminosae.

### Traitement des indels

Le codage des indels est aussi une étape critique car elle implique aussi des hypothèses d'homologie. D'après les recommandations de Barriel (1994), Kelchner (2000) et Simmons et Ochoterena (2000), les indels sont une source d'information phylogénétique non négligeable et font partie des données moléculaires, ils doivent donc être inclus dans la matrice pour l'analyse phylogénétique. Les indels ont été codés comme des caractères séparés, et non pas comme un cinquième état de caractère car cela revient à accorder un poids plus grand aux indels impliquant plusieurs paires de bases même s'il s'agit potentiellement d'un seul évènement. Les indels simples ont été codés comme des caractères binaires et considérés comme homologues (primaires) lorsque leurs limites 5' et 3' étaient identiques. Simmons et Ochoterena (2000) ont conseillé, pour maximiser l'information phylogénétique dans le cas des indels complexes chevauchants, d'utiliser des caractères à états multiples avec l'utilisation de matrice de coût ("step matrix"). Les zones d'indels deviennent alors des zones de caractères inapplicables qui sont habituellement codés par des points d'interrogation (données manquantes). Or cela peut introduire des erreurs en conduisant à retenir des solutions suboptimales (Nixon et Davis, 1991 ; Platnick *et al.*, 1991 ; Strong et Lipscomb, 1999). Ainsi

ces régions peuvent-elles être enlevées de l'analyse lorsque les points d'interrogations sont trop nombreux.

Pour les séquences de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, des indels ont été codés sous forme de caractères séparés grâce au logiciel Gapcoder (Young et Healy, 2003) qui réalise un codage simple (Barriel, 1994 ; Simmons et Ochoterena, 2000). Gapcoder code les indels comme des caractères binaires (présence/absence). La solution de remplacer certains caractères binaires par des caractères complexes (tel que décrit par Simmons et Ochoterena, 2000) n'a pas été retenue en raison de certaines implications phylogénétiques qui nous ont semblées incorrectes (Annexe 2). Pour la région des ITS, les hypothèses d'homologies, même après l'utilisation des structures secondaires comme repaires, restaient peu solides et le codage des indels est apparu trop hasardeux.

### Analyses phylogénétiques

Les séquences alignées ont été analysées grâce au logiciel PAUP version 4.0b10 (Swofford, 1998). Les analyses en parcimonie ont été réalisées en suivant une stratégie en deux étapes. Une première recherche heuristique a été lancée comprenant 1000 réplifications avec une addition des séquences aléatoire. Seulement dix arbres ont été conservés par réplification. Nous avons utilisé les options "mulpars" et "steepest descent" et choisi de faire des "Tree Bisection Reconnection" (TBR) sur les arbres les plus parcimonieux qui ont ensuite été utilisés comme point de départ d'une deuxième recherche heuristique. Le maximum d'arbres à sauver ("maxtree") a été fixé à 20 000.

L'option "mulpars" est nécessaire lorsque la topologie (et pas seulement le nombre de pas de l'arbre le plus parcimonieux) est l'objet de la recherche. En effet, cette option autorise la sauvegarde de l'ensemble des arbres les plus courts et ainsi toutes les topologies également parcimonieuses peuvent être comparées. L'option "steepest descent" permet une meilleure exploration des îlots.

Les "Tree Bisection Reconnection" (TBR) sont des remaniements des arbres trouvés par addition des séquences. Cette étape de réarrangement des branches est une procédure qui permet d'approfondir la recherche et donc de trouver parfois des arbres plus courts ainsi qu'un plus grand nombre d'arbres également parcimonieux.

Pour avoir une vue d'ensemble des relations résolues par tous les arbres également parcimonieux, l'arbre de consensus strict est présenté. L'arbre de consensus strict présente tous les groupements qui sont obtenus par tous les arbres également parcimonieux. Lorsqu'un groupement n'est obtenu que sur une partie des arbres, l'arbre de consensus strict présente une polytomie. L'arbre de consensus strict est rarement parmi les solutions également parcimonieuses et ne peut être interprété par exemple en terme d'évolution de caractère mais révèle les relations phylogénétiques communes à tous les arbres.

Le consensus de Adams a parfois été utilisé pour explorer les topologies sans avoir à regarder les arbres un par un. Ce consensus place à la base d'un clade les unités terminales dont la position change à l'intérieur de ce clade à travers les arbres. Il conserve les relations qui sont invariables dans le clade sans tenir compte des unités terminales fluctuantes. Il en résulte que les autres relations à l'intérieur de ce clade sont résolues dans ce consensus alors qu'elles seraient écrasées dans le consensus strict.

Pour chaque arbre présenté, différentes données sont présentées : la longueur de l'arbre incluant les autapomorphies (L), l'indice de cohérence excluant les autapomorphies (CI') et l'indice de rétention (RI, qui est identique avec ou sans les autapomorphies).

Des tests d'homogénéité (test ILD ou "partition homogeneity test" tel qu'il est inclus dans PAUP) ont été réalisés afin de déterminer si les différents jeux de données révélaient la même histoire évolutive. Le test ILD (Farris *et al.*, 1995) permet de comparer (sur la base de l'indice de congruence D de Mickevich et Farris, 1981) la paire d'arbres issus de nos deux jeux de données (partition originale) par rapport à des paires d'arbres générés à partir de partitions aléatoires de nos propre données. La probabilité que la somme des longueurs d'arbres de notre partition originale se trouve dans la distribution générée aléatoirement est calculée : une faible probabilité implique une incongruence (H0 : les deux jeux de données sont congruents). Le seuil de signification a été placé à 0,01 et non à 0,05 qui serait déjà assez conservatif d'après les résultats de Cunningham (1997) qui a montré que le seuil de combinabilité devrait se trouver entre 0,01 et 0,001.

Pour la comparaison entre les données nucléaires et chloroplastiques, les indices de Bremer partitionnés ont été calculés grâce au logiciel TreeRot v2 (Sorenson, 1999). Ceci permet

d'évaluer la contribution de différents jeux de données dans le soutien de chaque nœud individuellement mais aussi globalement dans l'arbre (Baker *et al.*, 1998).

Le soutien des branches a été évalué en utilisant la méthode de Jackknife (Farris *et al.*, 1996) avec 1000 réplifications et 37% de probabilité de délétion (correspondant à  $p=e^{-1}$  ; cf. Farris *et al.*, 1996) à chaque réplification. L'option JAC a été utilisée de façon à simuler un re-échantillonnage du programme Jac (décrit par Farris *et al.*, 1996) qui serait moins sensible à l'ordre d'introduction des taxa et aux branches de longueur nulle. Des recherches heuristiques complètes (avec TBR) ont été réalisées, mais avec 10 réplifications seulement et le maximum d'arbres à sauver ("maxtree") a été fixé à 200.

Le soutien des branches a été évalué en utilisant la méthode de Bremer (1988). Le logiciel Autodecay 4.0.2 (Eriksson, 1999) permet de calculer les indices de Bremer ou "decay indices".

Des analyses ont été menées avec les différents jeux de données disponibles :

- Analyse des seules séquences de l'intron du *trnL* (indels compris),
- Analyse des seules séquences de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (indels compris),
- Analyse combinée des séquences des deux régions chloroplastiques (intron du *trnL* et espaceur entre le *trnL* et le *trnF* avec leurs indels)
- Analyse des seules séquences des ITS,
- Analyse combinée de l'ensemble des séquences disponibles (intron du *trnL* et espaceur entre le *trnL* et le *trnF* avec leurs indels et ITS).

Seules seront présentées les analyses combinées des données chloroplastiques, les analyses de la région des ITS et les analyses combinées des données chloroplastiques et nucléaires (aussi appelées "moléculaires" dans le reste du document). En raison de certaines particularités des séquences obtenues pour la région des ITS, des analyses supplémentaires ont été réalisées.

Certaines régions de l'ADN, qui sont composées de courts motifs répétés en tandem (séquences simples pures) ont été signalées dans le génome de différentes espèces et sont sans doute impliquées (entre autres) dans la régulation d'expression génique, dans la conversion génique et la recombinaison (en tant que signal), et aussi dans la réplication des télomères

(Tautz *et al.*, 1986). Ils sont probablement le résultat de "glissements" de l'ADN ("slippage") et d'erreurs d'appariement durant la réplication et la recombinaison ou l'extension d'un bout simple brin (Tautz *et al.*, 1986). L'apparition de mutations au sein de ces motifs répétés et l'insertion de bases entre deux motifs répétés aboutissent à ce que l'on appelle la simplicité cryptique (Tautz *et al.*, 1986). Les séquences riches en G-C seraient de bonnes candidates pour la simplicité pure ou cryptique car elles seraient plus sujettes aux "glissements" de l'ADN (Hancock *et al.*, 2001). La simplicité pure ou cryptique pourrait avoir un impact sur l'inférence phylogénétique par le biais des hypothèses d'homologie faites lors de l'alignement (Albà *et al.*, 2002). Le logiciel SIMPLE (Albà *et al.*, 2002) permet de détecter la simplicité des séquences.

La région des ITS est réputée pour être riche en G-C (Baldwin *et al.*, 1995) : 50-75% environ (avec des séquences allant parfois de 43% à 77%). Cependant toutes les séquences n'ont pas le même taux de G-C. Les séquences étudiées sont en général riches en G-C (58,79 à 70,65%) sauf celles de *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia* (de 49,36% pour *Hardwickia binata* à 54,32% pour *Daniellia klainei*). Ce genre de différence de composition peut provoquer des biais dans l'analyse phylogénétique de ces séquences (Steel *et al.*, 1993). Des analyses de distances utilisant la correction paralinéaire / LogDet ont donc été effectuées pour compenser les biais en composition de bases (Lockhart *et al.*, 1994).

Phillips et Penny (2003) ont constaté que des jeux de données manifestement biaisés par la composition en G-C n'étaient pas forcément corrigés par LogDet. Ils ont donc proposé de gommer les différences de composition en codant selon le système RY (A ou G codés R et T ou C codés Y). Après recodage, une analyse en parcimonie a été effectuée (procédure identique aux autres analyses décrites plus haut).

Les méthodes de parcimonie sont souvent critiquées comme étant "illogiques" ("inconsistent" - Felsenstein, 1978). C'est à dire que, dans certain cas, l'ajout de caractères, au lieu de permettre de tendre vers la "vraie" phylogénie va, au contraire, nous en éloigner. Les conditions dans lesquelles la parcimonie peut donner des résultats "faux" sont celles où deux longues branches sont séparées par une courte ("zone de Felsenstein" - Felsenstein, 1978). Le problème semble provenir du fait qu'un grand nombre de changements apparaît dans ces lignées (longues branches) et que ces changements ont donc de grandes chances d'être convergents alors que la petite quantité de synapomorphies sur la branche courte ne permet

pas de reconstruire celle-ci. En raison du petit nombre de possibilités de changements dans les caractères moléculaires le problème y est particulièrement associé (Page et Holmes, 1998). Une méthode "logique" ("consistant") comme les méthodes bayésiennes serait donc susceptible de donner de meilleurs résultats si le problème provient de l'attraction de longues branches. Des analyses bayésiennes ont donc été réalisées grâce au logiciel Mr Bayes v3.0b4 (Ronquist et Huelsenbeck, 2003). Ce programme utilise l'algorithme Markov Chain Monte Carlo (MCMC) pour faire une approximation de la distribution des probabilités postérieures pour un grand nombre d'arbre. La probabilité postérieure d'un arbre peut être interprétée comme la probabilité que l'arbre soit correct. MCMC propose un nouvel arbre en perturbant l'arbre qui le précède. Le nouvel arbre est alors accepté ou rejeté selon sa probabilité (calculée comme décrite dans Metropolis *et al.*, 1953). S'il est accepté, il est sujet, lui même à d'autres perturbations. La proportion de visites d'un arbre peut être une approximation de sa probabilité postérieure. La probabilité postérieure d'un clade est la somme des probabilités postérieure des arbres le contenant (Huelsenbeck *et al.*, 2001).

Utilisant le modèle GTR+I+G, quatre chaînes ont été effectuées (trois "heated", et une "cold"), pour 530 000 générations. Un arbre a été échantillonné toutes les 10 générations. Après examen graphique de l'évolution de la vraisemblance, les arbres générés avant la stationnarité ("burnin") ont été enlevés. L'opération a été répétée trois fois pour limiter les possibilités de manquer des îlots d'arbres. A chaque fois, le consensus majoritaire a été effectué à partir d'environ 50 000 arbres (selon le "burnin"). Pour éviter une longue analyse, plutôt que de calculer les soutiens en utilisant le maximum de vraisemblance, les soutiens de Jackknife ont été calculés en utilisant les distances corrigées avec le modèle GTR+I+G.

## Résultats<sup>1</sup>

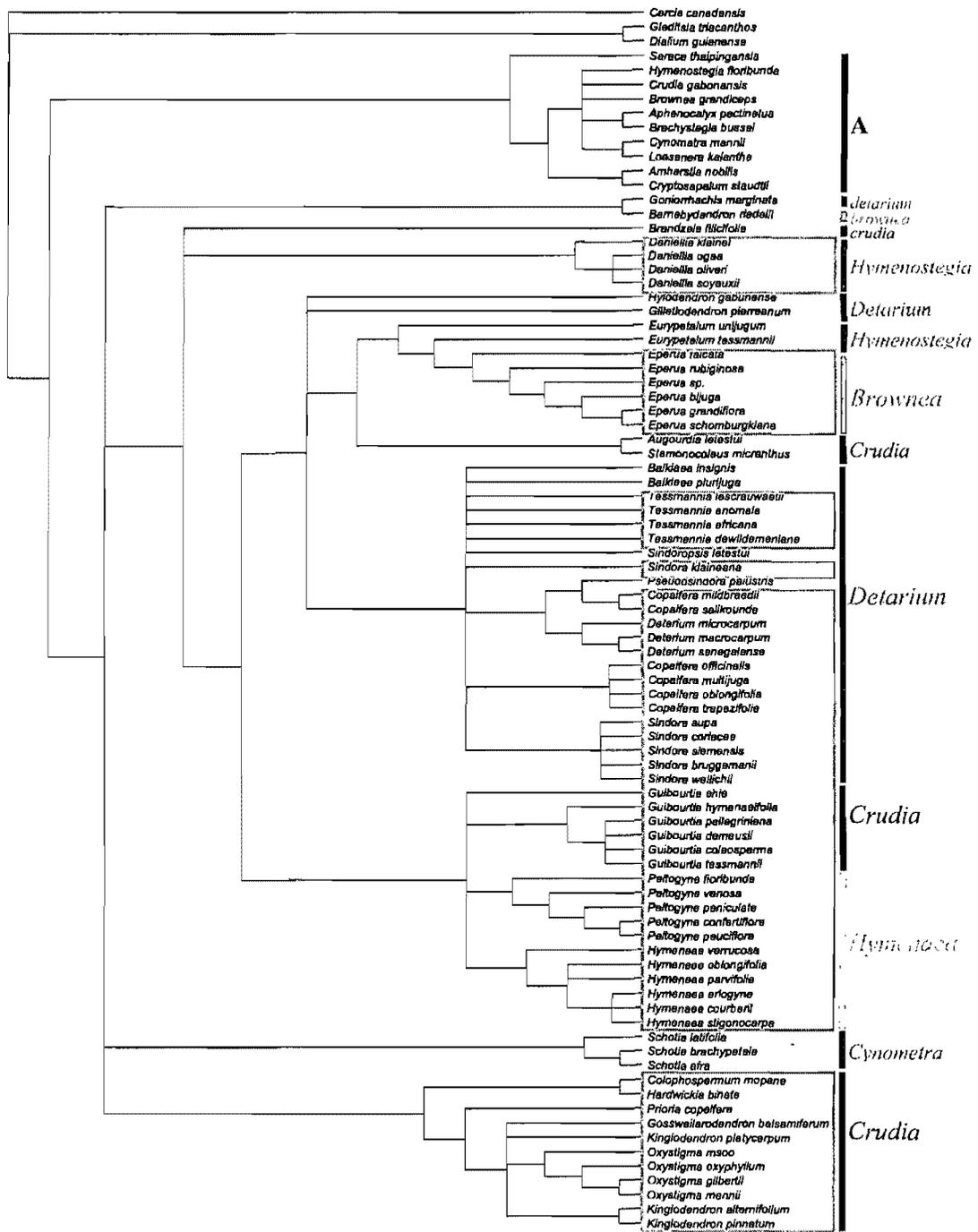
### Caractéristiques des séquences

Chez la plupart des Detarieae *s. l.* séquencées, l'intron du *trnL* comprend environ 630 paires de bases. Chez les espèces utilisées comme extra-groupe en revanche (Caesalpinioideae

---

<sup>1</sup> Note : Certains des résultats de ce chapitre ont été publiés dans *Advances in Legume Systematics Part X* (Fougère-Danezan et al., 2003 – Annexe 17).





**Figure 10** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=1098 ; CI'=0,533 ; RI=0,808). Les noms des groupes de genres informels de Cowan et Polhill (1981) sont indiqués par des barres de couleurs. Les cadres orange entourent les genres résinifères. A = clade des Amherstieae.

n'appartenant pas aux *Detarieae s. l.*), l'intron mesure seulement 550 paires de bases environ. La différence de longueur entre les *Detarieae s. l.* et les extra-groupes s'explique par la présence d'une insertion de 80 paires de bases au niveau des deux tiers de la longueur des séquences. Cette région correspond à une insertion des *Detarieae s. l.* qui est absente chez les autres *Caesalpinioideae* (Bruneau *et al.*, 2000 et 2001). La séquence consensus pour les 90 échantillons de la matrice mesure 972 paires de bases. En ce qui concerne l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, chez les *Detarieae s. l.*, il comprend environ 500 paires de bases. Toutefois, chez les espèces américaines du genre *Hymenaea*, l'espaceur mesure environ 400 paires de bases en raison d'une grande délétion de 115 paires de bases environ sur la deuxième moitié de la séquence consensus (taille évaluée par rapport à *Hymenaea verrucosa*, la seule espèce africaine du genre). La séquence consensus pour les 88 échantillons de la matrice mesure 708 paires de bases. Les séquences ont été déposées sur GenBank (voir Tableau 6 pour les informations sur les échantillons et accessions GenBank).

Les alignements pour l'intron du *trnL* chez les *Detarieae* étaient peu ambigus exception faite de l'insertion de 80 paires de bases caractéristique des *Detarieae s. l.* qui est riche en A/T et présente des répétitions de motifs qui rendent l'alignement difficile. Mise à part cette région (exclue de l'analyse ainsi que les débuts et fin de séquences), 126 caractères sur 688 (i.e. 18 %) se sont révélés phylogénétiquement informatifs, 117 caractères (i.e. 17 %) autapomorphes et 445 caractères (i.e. 65 %) constants. Pour l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, les alignements ont été aussi aisés que pour l'intron du *trnL* mis à part quelques zones d'indels. Pour l'espaceur, 99 caractères sur 569 (i.e. 17 %) se sont révélés phylogénétiquement informatifs, 91 caractères (i.e. 16 %) autapomorphes et 379 caractères (i.e. 67 %) constants. Les caractères binaires ajoutés par gapcoder pour tenir compte des indels étaient nombreux et une partie d'entre eux ont été exclus de l'analyse car ils concernaient des zones où les homologies entre indels étaient difficiles à faire (dans la grande insertion des *Detarieae s. l.*). Pour l'intron du *trnL*, 124 caractères d'indels ont été inclus dont 58 étaient effectivement phylogénétiquement informatifs. Et pour l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, 111 caractères d'indels ont été inclus dont 93 étaient phylogénétiquement informatifs.

Les analyses phylogénétiques de l'intron du *trnL* d'une part et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* d'autre part ont donné des résultats très similaires (Annexes 3 et 4). Et comme par ailleurs, ces deux régions sont dans le même organite (chloroplaste) et que seul un espaceur

sépare les deux régions, nous avons décidé de combiner les deux jeux de données dans une même analyse. De plus, les analyses séparées des deux régions donnent des hypothèses phylogénétiques peu résolues. Seules les espèces pour lesquelles nous disposions des deux séquences sont incluses dans l'analyse chloroplastique combinée. En conséquence, le genre *Neoapaloxylon* n'apparaît que dans les analyses de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (Annexe 4). Le résultat du test d'homogénéité des partitions entre les deux régions était à peine au dessus du seuil de signification ( $p=0,014$ ). Les deux jeux de données donnent donc la même image phylogénétique.

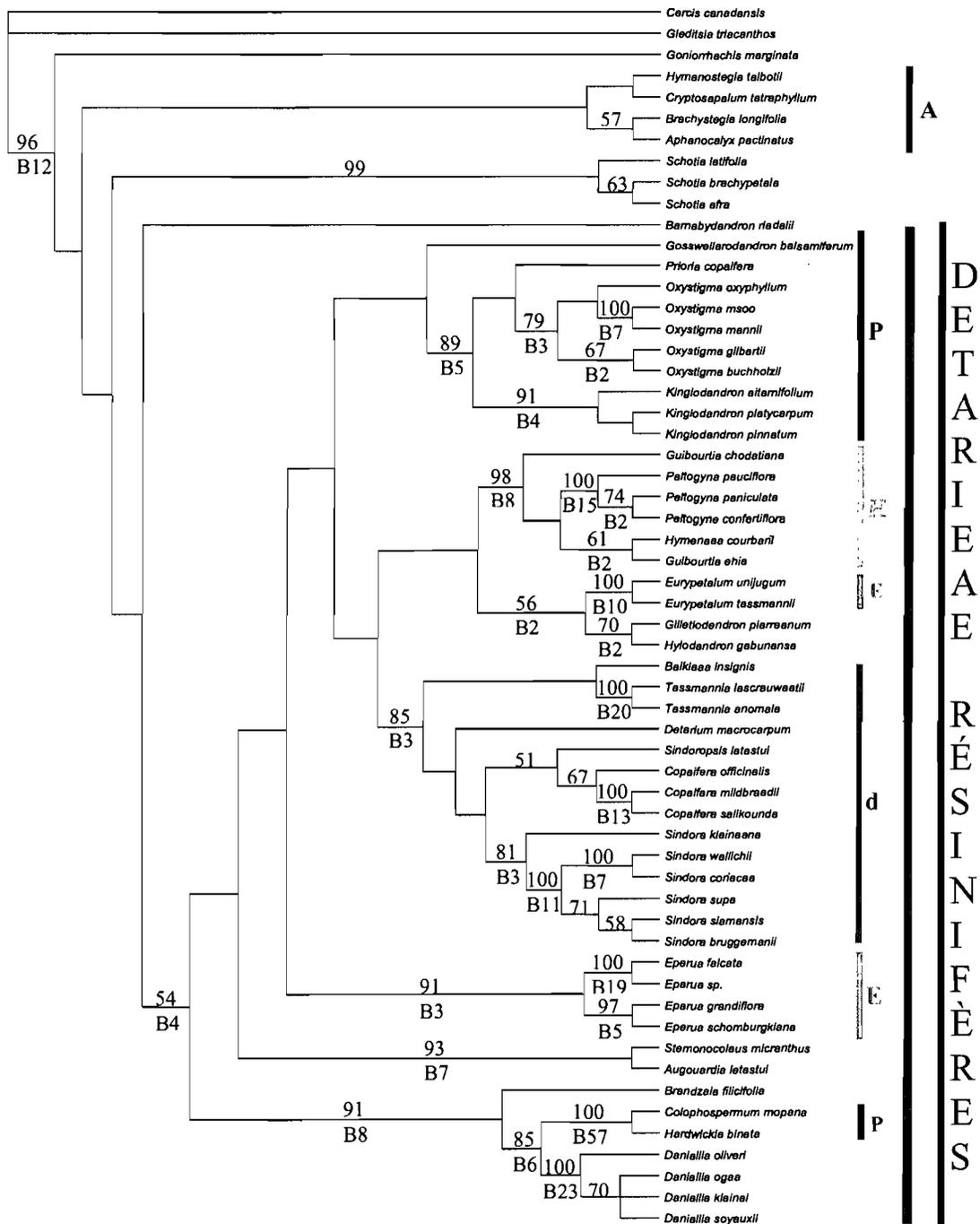
L'analyse phylogénétique combinée des deux régions a donné 20 000 arbres (maximum d'arbres fixé atteint) également parcimonieux (cf. Figures 9-10 et Annexe 5 ;  $L=1098$  ;  $CI=0,533$  ;  $RI=0,808$ ). Les relations proposées sont comparables à celles obtenues par les analyses de chacune des deux régions séparément mais présentent une meilleure résolution.

Les séquences de la région des ITS se sont révélées riches en G-C (conformément à la littérature - Baldwin *et al.*, 1995) par rapport aux taux observés dans les séquences de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (voir Tableau 7).

Région	Taux de G-C (%)
ITS	62,58 (49,36-70,65)
Intron du <i>trnL</i>	32,78 (27,87-35,51)
Espaceur entre le <i>trnL</i> et le <i>trnF</i>	30,06 (25,74-33,02)

**Tableau 7** : Taux de G-C pour les différentes régions séquencées. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale.

Chez la plupart des *Detarieae s. l.* séquencées, la région des ITS amplifiée (ITS1, ITS2 et le 5,8S au milieu) mesure environ 800 paires de bases. La séquence consensus pour les 58 échantillons de la matrice mesure 1129 paires de bases. Les alignements par Clustal étaient très ambigus pour les ITS1 et ITS2 en raison de leur variabilité, seul le 5,8S était très

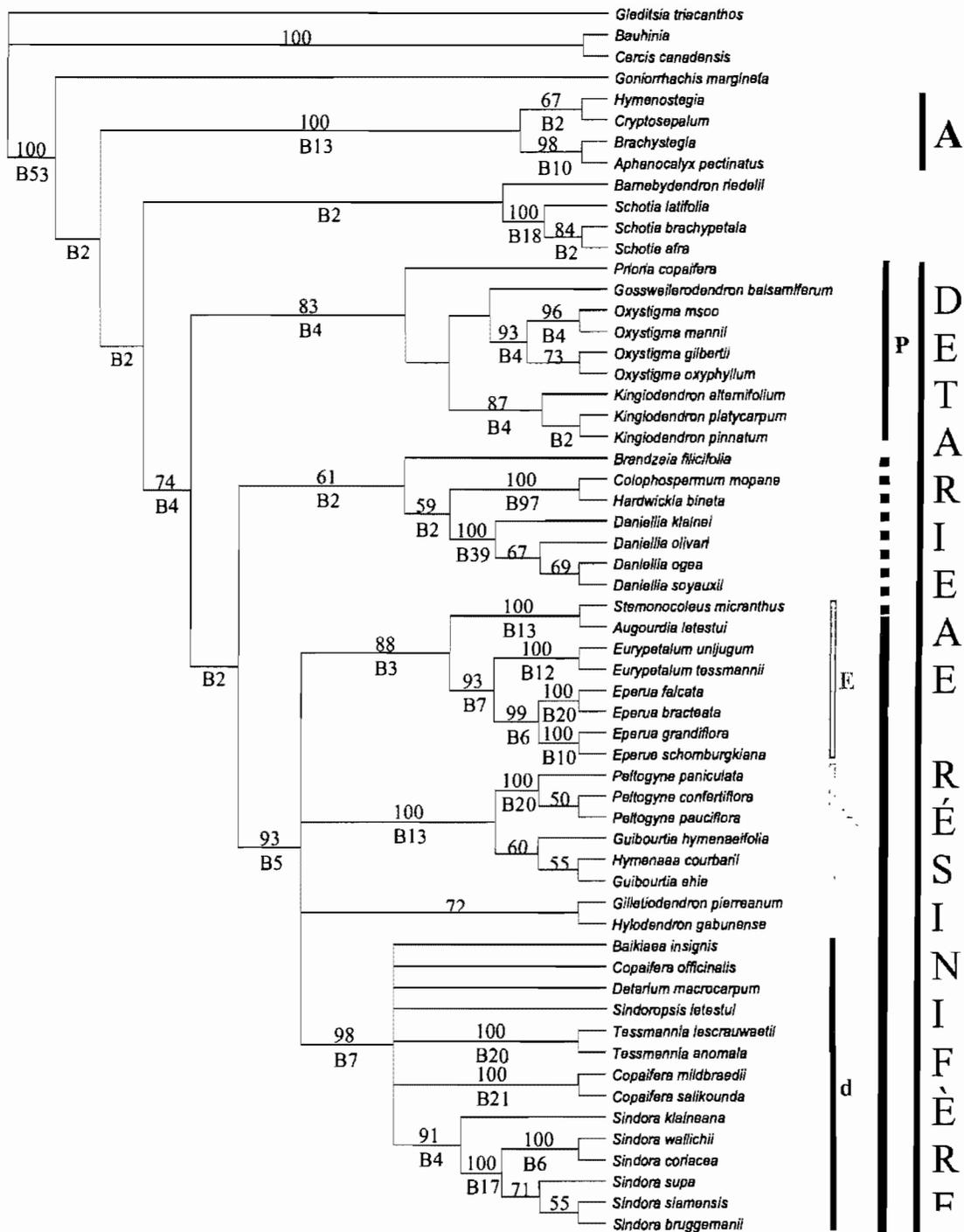


**Figure 11** : Consensus strict de deux arbres également parcimonieux issus de l'analyse des ITS (L=2285 ; CI'=0,346 ; RI=0,578). Les valeurs au-dessous et au-dessus des branches indiquent les valeurs de soutien Jackknife. Les indices de Bremer supérieurs à un sont précédés d'un B. Le trait vert indique les Detarieae s. s. qui correspondent dans ce cas aux Detarieae résinifères. Légende voir Figure 9.

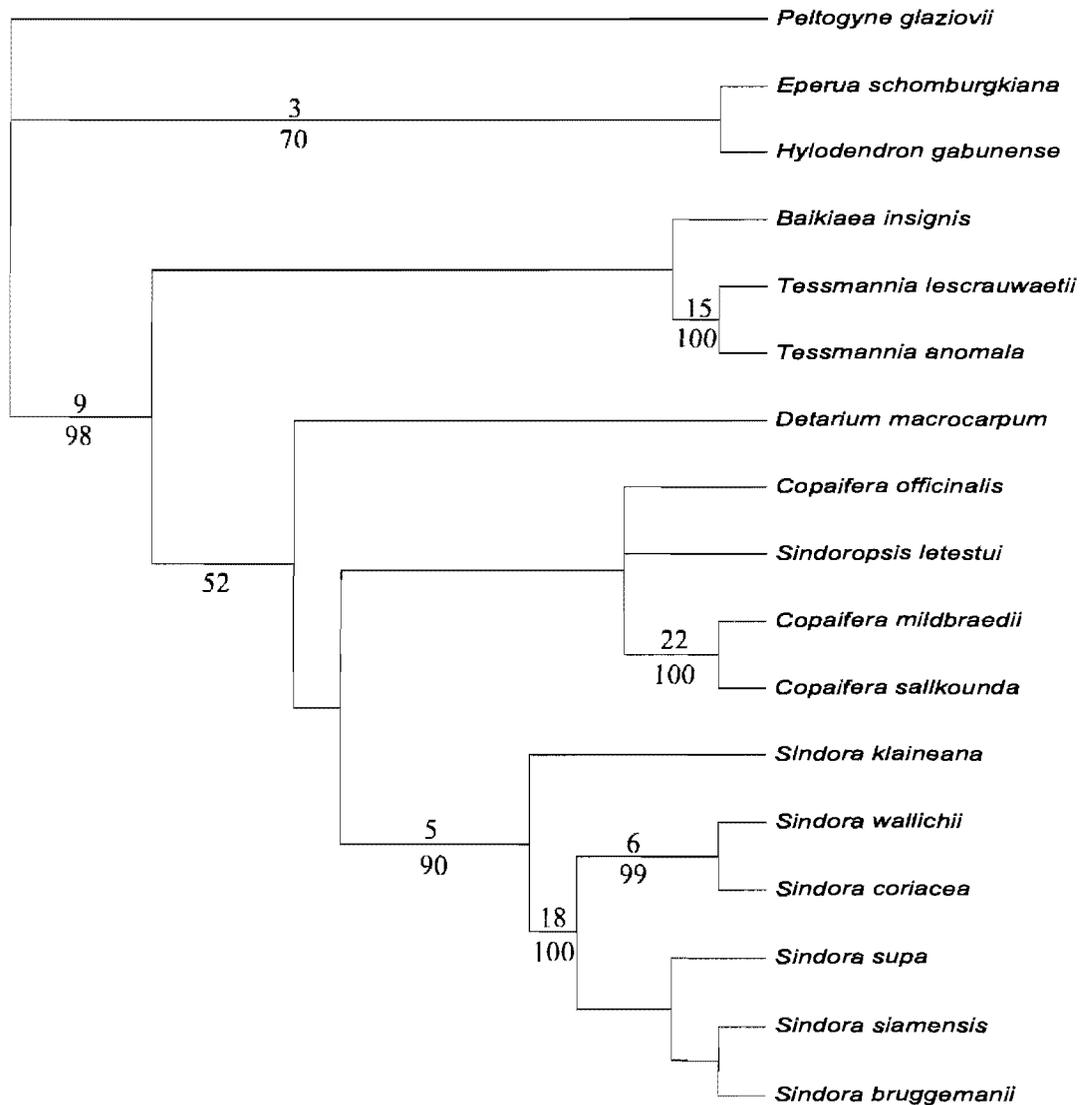
conservé. Si des zones de l'alignement sont restées ambiguës après la correction visuelle en utilisant les structures secondaires d'ITS2, certaines parties permettent tout de même de faire des hypothèses d'homologie. Pour la région des ITS, sur les 963 caractères inclus, 363 caractères (37 %) étaient phylogénétiquement informatifs, 139 caractères (14 %) étaient autapomorphes et 461 caractères (48 %) étaient constants. L'analyse phylogénétique des ITS a donné deux arbres également parcimonieux (cf. Figures 11 et Annexe 6 ; L=2285 avec les autapomorphies ; CI'=0.346 ; RI=0,578). D'une manière générale, les relations sont mieux soutenues sur les parties les plus terminales de l'arbre que les branches profondes.

Le résultat du test d'homogénéité des partitions était en dessous du seuil de signification ( $p=0,002$ ), indiquant que les données nucléaires donnent une image phylogénétique significativement différente de celle donnée par les données chloroplastiques. Lorsque seuls *Colophospermum* et *Hardwickia* sont enlevés, le résultat du test est toujours en dessous du seuil de signification ( $p=0,001$ ). Les résultats de ce test sont au dessus du seuil de rejet quand le clade *Prioria s. s.* entier est enlevé ( $p=0,089$ ), mais la suppression d'un autre clade tel que celui d'*Eperua* est sans effet sur ce test. Donc, la position du clade *Prioria* semble responsable d'une grande part des conflits entre les deux jeux de données. Les indices de Bremer partitionnés indiquent que 56% des nœuds des arbres combinés sont soutenus aussi bien par les données chloroplastiques que par les données nucléaires (Annexe 7) ce qui correspond aux pourcentages obtenus par les analyses combinées considérées comme sans incongruences significatives par Baker *et al.* (1998). Les nœuds qui ne sont soutenus que par un jeu de données sont localisés à la base des Detarieae résinifères, à la base des Detarieae *s. s.* et à la base du clade *Detarium*. Le pourcentage de participation de chaque jeu est bien équilibré (45,5% et 54,5% respectivement pour les données chloroplastiques et nucléaires), les deux jeux de données participent donc de façon équivalente au soutien des branches de l'arbre combiné.

Les deux jeux de données ont donc été combinés en dépit de leurs différences. Les analyses combinées des données chloroplastiques et nucléaires ont abouti à six arbres également parcimonieux de L=3244 (cf. Figures 12 et Annexe 8 ; CI'=0,392 ; RI=0,630). Une analyse moléculaire combinée concernant uniquement le clade *Detarium* a été réalisée pour contourner l'homoplasie importante et avoir ainsi une meilleure résolution dans ce clade (Figure 13 ; L=781 ; CI'=0,57 ; RI=0,59).



**Figure 12 :** Consensus strict de six arbres issus de l'analyse combinée des données chloroplastiques et nucléaires (L=3244, CI'=0,392, RI=0,630). Les valeurs au-dessous et au-dessus des branches sont les valeurs de soutien Jackknife. Le trait vert indique les Detarieae s. s. et les pointillés traduisent l'incertitude de la limite de ce clade. Légende voir Figure 9.



**Figure 13** : Consensus strict de deux arbres également parcimonieux obtenus par l'analyse des données combinées chloroplastiques et nucléaires (L=781 ; CI'=0,57 ; RI=0,59). Les valeurs inscrites au-dessous des branches sont les valeurs de soutien de Jackknife et au-dessus ce sont les valeurs des indices de Bremer (seules les valeurs supérieures à un sont indiquées).

## Synthèse des différentes analyses en parcimonie

Les noms de clades utilisés seront ceux définis dans l'introduction. Les Detarieae *s. l.* sont résolues comme étant monophylétiques dans toutes les analyses (avec un bon soutien de Jackknife, 96% à 100%, et de Bremer, 12 à 53) et le clade est défini par 61 caractères sur l'arbre chloroplastique présenté (un des 20 000 plus parcimonieux). Dans les Detarieae *s. l.*, le clade des Amherstieae (peu représenté du point de vue de l'échantillonnage) est bien soutenu dans les analyses chloroplastiques et moléculaires (respectivement 99 et 100% de soutien Jackknife, B5 et B13 ; et 11 caractères dans les analyses chloroplastiques). Les Detarieae résinifères (clade des Detarieae *s. s.* et clade *Prioria*) apparaissent monophylétiques dans toutes les analyses (54% à 74% de soutien Jackknife et 3 à 4 de soutien de Bremer). Les Detarieae résinifères incluent parfois les genres *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia* (65%, B3 ; analyses chloroplastiques) ou les excluent (analyses ITS ou moléculaires).

### **Clade *Prioria***

Dans les analyses chloroplastiques, le clade *Prioria* tel que défini par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) est bien soutenu (96% et B6) et défini par un bon nombre de caractères (13). Dans les analyses nucléaires et moléculaires, ce clade n'est pas monophylétique mais se scinde en deux clades : d'un côté le couple *Colophospermum*/*Hardwickia* et de l'autre un clade que nous appellerons le clade *Prioria s. s.* (contenant *Gossweilerodendron*, *Prioria*, *Oxystigma* et *Kingiodendron*). Le clade comprenant les deux genres monospécifiques *Colophospermum* et *Hardwickia* est très solide dans toutes les analyses (toujours soutenu à 100 %, B37 à 97) et possède une très longue branche (44 caractères chloroplastiques et 72 caractères nucléaires). Dans les analyses nucléaires et moléculaires, ce couple se trouve de façon inattendue dans un clade contenant les genres *Brandzeia* et *Daniellia*. Ce groupement est fortement soutenu dans les analyses ITS (96% et B8) et faiblement soutenu dans les analyses moléculaires (61% et B2).

Le deuxième clade (clade *Prioria s. s.*) est toujours résolu comme étant monophylétique et soutenu dans les analyses chloroplastiques et moléculaires (respectivement 96%, B6 et 83%, B4). Les relations à l'intérieur de ce clade changent selon les données utilisées. À la base du clade, on retrouve tantôt le genre *Prioria* (données chloroplastiques ou moléculaires mais sans soutien), tantôt *Gossweilerodendron* (données nucléaires, 89% et B5 de soutien pour le clade

des trois autres genres). Le genre *Oxystigma* est résolu comme étant monophylétique<sup>2</sup> et soutenu dans les analyses ITS et moléculaires (soutien de 79, B3 et 93%, B4 respectivement). Les deux espèces *Oxystigma mannii* et *O. msoo* sont fortement regroupées dans les analyses nucléaires et moléculaires (100%, B7 et 96%, B4). Les autres relations à l'intérieur du genre *Oxystigma* varient et sont généralement moins bien soutenues. Le genre *Kingiodendron* est lui aussi monophylétique<sup>1</sup> dans les analyses ITS et moléculaires (soutien de 91 et 87% respectivement et B4 pour les deux analyses).

Dans les analyses chloroplastiques, le clade *Prioria* se trouve dans le clade des Detarieae résinifères mais en position non résolue à l'extérieur du clade des Detarieae *s. s.* Cependant, dans les analyses nucléaires, le clade *Prioria s. s.* paraît être inclus dans le clade des Detarieae *s. s.* en groupe frère du clade *Detarium* mais sans soutien. Dans les analyses moléculaires, c'est le clade *Prioria s. s.* qui est dans le clade des Detarieae résinifères mais à l'extérieur des Detarieae *s. s.*

#### **Clade Detarieae *s. s.***

Le clade des Detarieae *s. s.* tel que défini par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) est résolu comme étant monophylétique par les analyses chloroplastiques mais peu soutenu (60%, B1). Néanmoins, si on excepte les genres *Daniellia* et *Brandzeia*, le reste des espèces des Detarieae *s. s.* forment un clade plus ou moins bien soutenu dans les analyses chloroplastiques et moléculaires (respectivement 98%, B4 et 93%, B5). Dans les analyses nucléaires, les Detarieae *s. s.* sont résolues comme étant monophylétiques mais incluent le clade *Prioria s. s.* donc le clade devient équivalent aux Detarieae résinifères (soutien de 54%, B4).

Ce clade se divise en trois grands clades : le clade *Hymenaea*, le clade *Eperua* et le clade *Detarium*. Il contient en outre dans les analyses chloroplastiques plusieurs genres dont les positions ne sont pas bien résolues : *Daniellia*, *Brandzeia* (à la base du clade, inclus dans les Detarieae *s. s.* mais sans soutien) et les genres *Hylodendron* et *Gilletiodendron* (regroupés dans le consensus de Adams) proche des clades *Eperua* et *Detarium*. Dans les analyses de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, *Neoapaloxylon madagascariense*, une des trois espèces de ce genre malgache, se place en groupe frère (soutien de 82%) du genre monospécifique

---

<sup>2</sup> Le monophylétisme des genres est évalué selon notre échantillonnage qui n'est pas exhaustif (se référer au Tableau 6). Toute conclusion de monophylétisme d'un genre est donc provisoire dans l'attente d'un meilleur échantillonnage.

*Brandzeia*, endémique malgache lui aussi. Dans les analyses nucléaires et moléculaires, les genres *Daniellia* et *Brandzeia* forment un clade (avec *Colophospermum* et *Hardwickia*) en groupe frère de tout le reste du clade des Detarieae *s. s.* mais avec un faible soutien (respectivement 54% et inférieur à 50%, B4 et B2). Lorsque *Colophospermum* et *Hardwickia* sont exclus de l'analyse, *Daniellia* et *Brandzeia* forment un clade bien soutenu (100%) en groupe frère du clade des Detarieae *s. s.* mais sans soutien. Enfin, dans les analyses ITS et moléculaires, les genres *Hylodendron* et *Gilletiodendron* forment un clade soutenu (70% et 72% mais B1 dans les deux cas). Ce clade occupe une position non résolue dans le clade des Detarieae *s. s.*

### **Clade *Hymenaea***

Le clade *Hymenaea* est bien soutenu (de 98 à 100%, et B5 à B13) et contient les genres *Hymenaea*, *Guibourtia* et *Peltogyne*. Le genre *Hymenaea* apparaît dans les analyses chloroplastiques comme monophylétique (cf. note 1, page 77) avec un bon soutien (100%, B5). La région des ITS ayant été séquencée pour une seule espèce dans ce genre, elle n'apporte aucune information sur son monophylétisme et les relations intragénériques. Dans les analyses chloroplastiques, l'espèce africaine *Hymenaea verrucosa* se positionne en espèce sœur de toutes les autres espèces du genre mais le clade des *Hymenaea* américains est peu soutenu (64%, B1). Les espèces *Hymenaea eriogyne*, *H. courbaril* et *H. stigonocarpa* forment en revanche un clade bien soutenu (84%, B3). Le genre *Peltogyne* semble lui aussi monophylétique (cf. note 1, page 77) avec un bon soutien également (toujours 100%, B7 à B20). Dans les analyses chloroplastiques, toutes les autres espèces du genre *Guibourtia* forment un clade (cf. note 1, page 77) moyennement soutenu (74%, B1), en dehors de *Guibourtia ehie* dont la position n'est pas résolue. Cette espèce problématique étant l'une des deux seules échantillonnées pour les ITS, le genre *Guibourtia* n'est pas résolu comme étant monophylétique dans les analyses nucléaires et moléculaires. Dans les analyses chloroplastiques, *Guibourtia hymenaeifolia* (seule espèce américaine) se trouve en espèce sœur des autres *Guibourtia* africaines qui forment un clade relativement bien soutenu (87%, B2).

### **Clade *Eperua***

Ce clade contient deux genres : *Eperua* et *Eurypetalum*. Il est bien soutenu dans les analyses chloroplastiques et moléculaires (99%, B6 et 93%, B7). Dans les analyses nucléaires, le clade *Eperua* n'est pas résolu comme étant monophylétique, deux clades distincts sont résolus séparément, un pour chaque genre. Le genre *Eperua* est résolu comme étant monophylétique (cf. note 1, page 77) dans toutes les analyses et soutenu principalement par les données nucléaires et moléculaires (respectivement 91%, B3 et 99%, B6), le soutien étant très faible dans les analyses chloroplastiques (53%, B1). Le genre *Eurypetalum* est, lui aussi, résolu comme étant monophylétique (cf. note 1, page 77) dans les analyses nucléaires et moléculaires (pas dans les analyses chloroplastiques) et soutenu respectivement à 100%, B10 et 100%, B12.

Dans le genre *Eperua*, les espèces *E. grandiflora* et *E. schomburgkiana* forment un groupement solide dans toutes les analyses (97% à 100%, B5 à B10). Dans les analyses chloroplastiques, *E. bijuga* est groupe frère de ces deux dernières espèces (74%, B2). Les espèces *E. bracteata* et *E. falcata* sont solidement groupées dans les analyses nucléaires et moléculaires (toujours 100%, respectivement B19 et B20).

Le clade *Eperua* admet le couple *Augouardia* et *Stemonocoleus* comme groupe frère dans les analyses chloroplastiques et les analyses moléculaires avec un bon soutien (96%, B5 et 88%, B3 respectivement). Dans les analyses ITS, ce couple n'est pas groupe frère du clade *Eperua* et se trouve plus ou moins à la base des Detarieae résinifères, mais les relations dans cette zone de l'arbre sont peu soutenues. Le clade *Augouardia* / *Stemonocoleus* est bien soutenu dans toutes les analyses (93 à 100%, B5 à B13).

### **Clade *Detarium***

Le clade *Detarium* est toujours résolu comme étant monophylétique avec un bon soutien (85 à 98%, B3 à B7). Les relations entre les genres changent d'une analyse à l'autre. Elles sont très peu résolues dans les analyses chloroplastiques et moléculaires et résolues, mais peu soutenues, dans les analyses nucléaires.

Le genre *Sindora* est résolu comme étant monophylétique (cf. note 1, page 77) dans les analyses nucléaires et moléculaires (soutien de 81%, B3 et 91%, B4 respectivement) mais pas dans les analyses chloroplastiques. Cependant, dans les analyses chloroplastiques, le monophylétisme du genre est remis en question uniquement par la position non résolue de

*Sindora klaineana* (seule espèce africaine du genre) qui serait due à la position fluctuante d'autres taxa (notamment le genre monospécifique *Sindoropsis*) comme le laisse penser le consensus de Adams (Annexe 9). Les espèces asiatiques du genre *Sindora* forment toujours un clade solide (97 à 100%, et B4 à B17). Les relations entre les espèces asiatiques de ce genre sont en général peu résolues mais les analyses nucléaires et moléculaires mettent en évidence une relation étroite entre *S. wallichii* et *S. coriacea* (soutien toujours de 100% et B7 et B6 respectivement).

Le genre *Detarium* est résolu comme étant monophylétique (cf. note 1, page 77) dans les analyses chloroplastiques avec un soutien moyen (74%, B2). Dans ces mêmes analyses, deux des trois espèces (*D. senegalense* et *D. macrocarpum*) sont regroupées avec un soutien de 85% et B2. Dans les analyses nucléaires et moléculaires, le genre n'est représenté que par une seule espèce.

Le genre *Copaifera* est résolu comme étant monophylétique (cf. note 1, page 77) mais faiblement soutenu par les analyses nucléaires (soutien 67%). Dans les analyses chloroplastiques, ce genre est partagé en deux clades distincts. Le premier, soutenu à 87%, B2, contient les espèces américaines du genre. Alors que le deuxième, soutenu à 95%, B4, contient les deux espèces africaines du genre, *C. salikounda* et *C. mildbraedii*. Ces deux espèces africaines forment aussi un groupe monophylétique dans les analyses nucléaires et moléculaires (soutien toujours de 100%, B13 et B21 respectivement). Dans les analyses nucléaires et moléculaires, le clade des *Copaifera* américains est représenté par une seule espèce, *C. officinalis*. Dans les analyses moléculaires, la position de cette espèce n'est pas résolue. Le genre asiatique monospécifique *Pseudosindora* est représenté uniquement dans les analyses chloroplastiques et se place en groupe frère du clade des *Copaifera* africains mais avec un soutien moyen (74%, B1). Le genre monospécifique *Sindoropsis* apparaît en groupe frère du genre *Copaifera* mais avec un faible soutien (51%) dans les analyses nucléaires.

Dans les analyses nucléaires et moléculaires, les deux espèces du genre *Tessmannia* sont regroupées dans un même clade avec un soutien de 100%, B20. Dans les analyses nucléaires et dans une analyse moléculaire incluant seulement les espèces du clade *Detarium* et quelques espèces de *Detarieae s. s.* comme extra-groupes (Figure 13), un peu plus de résolution à l'intérieur du clade a été obtenue. Dans ces deux analyses, des relations intergénériques presque identiques sont obtenues. Un clade *Baikiaea / Tessmannia* non soutenu se trouve en

groupe frère d'un clade contenant les autres genres (*Copaifera*, *Sindoropsis*, *Detarium* et *Sindora*) et qui est faiblement soutenu dans l'analyse moléculaire réduite (52%). Le genre *Detarium* est le groupe frère des trois autres genres qui forment un clade mais sans soutien. Les genres *Copaifera* et *Sindoropsis* forment un clade faiblement soutenu dans les analyses nucléaires (51%, B1). Le genre *Copaifera* n'est pas résolu comme étant monophylétique dans cette analyse moléculaire réduite, mais les *Copaifera* africains sont bien soutenus (100%). Le genre *Sindora* se trouve en groupe frère mais sans soutien du clade *Copaifera* / *Sindoropsis*.

### Analyses complémentaires

Les analyses complémentaires ont été réalisées sur le jeu de données nucléaires pour cerner la nature de l'origine des incohérences entre données chloroplastiques et ITS.

Les analyses de distances corrigées (correction LogDet) résolvent des relations assez différentes de la parcimonie (Annexe 10). Le clade *Eperua* est moyennement soutenu (72%) dans ces analyses. Le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* se trouve dans un clade contenant *Hylodendron* et *Gilletiodendron* sans soutien. Ce clade se trouve en groupe frère sans soutien du clade *Eperua*. Le clade *Prioria* en revanche reste en groupe frère sans soutien du clade *Detarium*.

Les analyses en parcimonie des ITS en codage RY donnent aussi un résultat différent mais avec peu de résolution (Annexe 11). La position du couple *Colophospermum*/*Hardwickia* n'est pas résolue dans l'arbre de consensus strict et ne se trouve donc pas en groupe frère de *Daniellia*. L'examen des arbres individuels et du consensus de Adams suggère que ce couple aurait une certaine affinité avec le clade *Detarium*. Le clade *Eperua* n'est pas résolu comme étant monophylétique et le genre *Eperua* non plus. La position du clade *Prioria* est non résolue à l'intérieur du clade *Detarieae s. s.* (le genre *Daniellia* non compris).

Les analyses après pondérations successives donnent des résultats analogues à ceux obtenus en pondérations égalitaires (Annexe 12).

Les analyses bayésiennes (Annexe 13) résolvent le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* dans un clade contenant les genres *Daniellia* et *Brandzeia* et la probabilité postérieure de ce groupement est faible (65%) mais le soutien Jackknife est fort (100%). Le clade *Prioria* se trouve à l'intérieur du clade des *Detarieae s. s.* (probabilité postérieure de 68% et soutien

Jackknife inférieur à 50%) mais en position non résolue par rapport aux clades *Hymenaea* et *Detarium*. Ce dernier admet le couple *Gilletiodendron* / *Hylodendron* comme groupe frère avec une faible probabilité postérieure (65%) et sans soutien Jackknife. Le couple *Gilletiodendron*/*Hylodendron* lui-même a une bonne probabilité postérieure (99%) mais un mauvais soutien de Jackknife (54%). Le groupement *Eperua* / *Eurypetalum* qui est supporté par les données chloroplastiques mais pas par l'analyse en parcimonie des données nucléaires est de nouveau résolu par l'analyse bayésienne des données nucléaires avec une bonne probabilité postérieure (99%) et un assez bon soutien Jackknife (88%).

## Discussion

### Niveau d'information

Contrairement aux utilisations conseillées par Taberlet *et al.* (1991) et Gielly et Taberlet (1994), et confirmant les constatations faites dans d'autres études utilisant cette région dans les Leguminosae (Bruneau *et al.*, 2000 et 2001 ; Luckow *et al.*, 2000 ; Pennington *et al.*, 2000 et 2001), l'intron du *trnL* semble plus efficace dans la tribu des Detarieae *s. l.* pour résoudre des relations entre genres qu'entre espèces d'un même genre, et même parfois ne permet pas de distinguer des genres très proches. L'intron du *trnL* n'offre presque pas de résolution intragénérique. La différence de temps de génération entre les Detarieae *s. l.* et les herbacées utilisées par Taberlet *et al.* (1991) et Gielly et Taberlet (1994) pourrait être responsable de la différence de résolution observée.

D'après les résultats que nous obtenons, l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* a un niveau de variation comparable à l'intron du *trnL* tout en étant légèrement plus court, apportant donc un peu moins de caractères. Le niveau de résolution est semblable à l'intron du *trnL*. L'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* permet de résoudre les relations entre genres mais échoue à résoudre les relations entre genres très proches ou entre espèces d'un même genre, contrairement aux estimations de Gielly et Taberlet (1994).

Contrairement aux suggestions de Herschkowitz et Lewis (1996) et en accord avec les utilisations proposées par Baldwin (1992 et 1995), les résultats obtenus pour les ITS semblent indiquer un niveau de résolution infragénérique et entre genres très proches. Ceci peut sans doute expliquer que les Amherstieae, entre autres, ne soient pas soutenues comme étant

monophylétiques. En effet, les ITS ne semblent pas être susceptibles d'apporter de l'information à un tel niveau. De plus, le faible niveau d'échantillonnage dans le clade des Amherstieae ne doit pas arranger cela.

Le niveau d'homoplasie pour les ITS tel qu'indiqué par le CI' et le RI (respectivement de 0,339 et 0,576 pour nos analyses) est important mais correspond à ce qui a pu être observé chez les Maxillarieae (Whitten *et al.*, 2000), les Cariceae (Roalson *et al.*, 2001) et les Gesnerioideae (Zimmer *et al.*, 2002), c'est à dire au niveau de la tribu ou de la sous-famille. Cependant, dans d'autres études à un niveau taxonomique aussi large ou plus, les résultats ont parfois été meilleurs de ce point de vue : Melanthieae (Zomlefer *et al.*, 2001), Crassulaceae (Mort *et al.*, 2002) et Stylidiaceae (Wagstaff et Wege, 2002).

Bruneau *et al.* (2000 et 2001) avaient déjà souligné certaines incohérences entre classification et phylogénie lors de l'analyse de l'intron du *trnL* seul mais avec un échantillonnage moins complet. Ces mêmes incohérences sont soulignées ici mais avec un peu plus de résolution et surtout de meilleurs soutiens. Les genres contenant un nombre important d'espèces sont aussi mieux échantillonnés.

## Relations phylogénétiques

### **Detarieae s. l.**

Le clade des Detarieae s. l. est bien soutenu par les données chloroplastiques autant que par les données nucléaires. Son monophylétisme ne semble pas devoir être mis en doute malgré l'échantillonnage très incomplet dans le clade des Amherstieae (*sensu* Bruneau *et al.*, 2000 et 2001). Les résultats obtenus ici confirment les résultats obtenus par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) par analyse phylogénétique des données de l'intron du *trnL* seul. Les deux tribus reconnues par les classifications traditionnelles (voir introduction) ne sont pas reconnues comme étant monophylétiques et un seul clade est résolu appuyant en cela les auteurs ne reconnaissant que les Detarieae s. l. (ex. : Polhill, 1994 ; voir introduction).

Beaucoup de synapomorphies soutiennent le clade des Detarieae s. l. au niveau moléculaire. Comme il a été dit dans l'introduction, il n'existe pas à proprement parler de synapomorphie morphologique qui définisse le clade en question mais un certain nombre de caractères se retrouvent fréquemment dans ce clade même s'ils ne sont pas tous présents de façon

systématique dans tous les membres de la tribus. Ces caractères sont : des stipules intrapétiolaires (Herendeen *et al.*, 2003b) ; des cellules de transfert du phloème foliaire, des bractéoles bien développées ; et des cotylédons accumulant des amyloïdes (Cowan et Polhill, 1981). Le groupe reflète sinon une grande variété au niveau notamment de la morphologie florale qui correspond à une grande diversité des systèmes de pollinisation. Les fleurs sont actinomorphes ou zygomorphes que ce soit par la corolle, la soudure ou la disparition d'étamines ou encore la soudure du stipe de l'ovaire avec l'hypanthium, et ont un nombre variable de pétales (parfois apétales), de sépales ou d'étamines. Les pollinisateurs sont le vent, divers insectes, les oiseaux, les chauves-souris et même les primates (Lewis *et al.*, 2000). C'est probablement en raison de cette diversification particulièrement importante que le groupe ne présente pas de synapomorphie claire.

### **Les Detarieae résinifères**

Ce groupe est résolu comme étant monophylétique dans toutes nos analyses, bien qu'il ne soit pas toujours bien soutenu. Au niveau morphologique, il n'existe là encore pas de synapomorphie propre à ce groupe même si quelques tendances sont observées. Les espèces de ce clade possèdent en général des folioles à ponctuations glandulaires (parfois aussi sur les sépales), des stipules et des bractéoles caduques, un androcée diplostémone (10 étamines), une tendance à l'apétalie, des canaux résinifères ou des lacunes dans le bois, l'écorce ou la moelle, et produisent des résines ou au moins des terpènes. Ces deux derniers caractères sont particulièrement intéressants. La synthèse de Langenheim (1981), complétée par quelques références supplémentaires (Hegnauer, 1994 ; Lajide *et al.*, 1995 ; Reiter *et al.*, 2003), de différentes études portant sur l'observation directe de résines, l'isolement et l'identification de terpènes, et l'anatomie (voir introduction et Tableau 8) permet de localiser les espèces de légumineuses productrices de terpènes. Ces espèces appartiennent au clade *Prioria* et au clade des Detarieae *s. s.* d'une part et à quelques genres de Caesalpinieae et de Mimosoideae d'autre part. Cependant, Langenheim (1981) remarque que les diterpènes produits par les membres du clade *Prioria* et des Detarieae *s. s.* sont plus ou moins semblables entre eux mais sont différents de ceux produits dans les autres groupes de Leguminosae. Cette synthèse ne signale pas les sesquiterpènes en dehors des clades *Prioria* et Detarieae *s. s.*

Le clade des Detarieae résinifères regroupe des genres qui étaient dispersés dans différents groupes de genres dans les Detarieae traditionnelles (cf. Cowan et Polhill, 1981 ; Figure 10) :

Genre	Statut phylogénétique	Production de résine	Production de terpènes	Structures anatomiques	Nombre d'espèces
<i>Goniorrhachis</i>	Non résolu (Basal)				1
<i>Barnebydendron</i>	Non résolu (Basal)				1
<i>Schotia</i>	Non résolu (Basal)				5
<i>Colophospermum</i>	P	+	+	+	1
<i>Hardwickia</i>	P		+		1
<i>Gossweilerodendron</i>	P	+	+	+	2
<i>Oxystigma</i>	P	+	+	+	5
<i>Prioria</i>	P	+	+	+	1
<i>Kingiodendron</i>	P		+	+	6
<i>Brandzeia</i>	D (basal, D)			+	1
<i>Neoapaloxylon</i>	D (basal, D)				3
<i>Daniellia</i>	D (basal, D)	+	+	+	9
<i>Guibourtia</i>	D, H	+	+	+	14
<i>Peltogyne</i>	D, H	+		+	23
<i>Hymenaea</i>	D, H	+	+	+	15
<i>Eurypetalum</i>	D, E				3
<i>Eperua</i>	D, E	+	+	+	14
<i>Augouardia</i>	D, E				1
<i>Stemonocoleus</i>	D, E				1
<i>Hylodendron</i>	D				1
<i>Gilletiodendron</i>	D				5
<i>Baikiaea</i>	D, d				4
<i>Tessmannia</i>	D, d	+		+	11
<i>Detarium</i>	D, d		+	+	3
<i>Sindoropsis</i>	D, d			+	1
<i>Pseudosindora</i>	D, d			+	1
<i>Copaifera</i>	D, d	+	+	+	25
<i>Sindora</i>	D, d	+	+	+	18-20

**Tableau 8** : Tableau récapitulatif du statut phylogénétique et de la capacité résinifère des différents genres de Detarieae résinifères et genres affins. P = clade *Prioria* ; D = Detarieae s. s. ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*.

groupe d'*Hymenostegia* (*Daniellia*, *Eurypetalum* ; deux genres sur 14), groupe de *Brownea* (*Eperua* ; un genre sur 10), groupe d'*Hymenaea* (*Hymenaea*, *Peltogyne* ; deux genres sur deux), groupe de *Crudia* (*Brandzeia*, *Neoapaloxylon*, *Augouardia*, *Stemonocoleus*, *Guibourtia*, *Colophospermum*, *Hardwickia*, *Gossweilerodendron*, *Kingiodendron*, *Oxystigma*, *Prioria* ; 11 genres sur 12), groupe de *Detarium* (*Hylodendron*, *Gilletiodendron*, *Baikiaea*, *Tessmannia*, *Detarium*, *Copaifera*, *Pseudosindora*, *Sindoropsis*, *Sindora* ; neuf genres sur 10). Certains genres comme *Goniorrhachis* (groupe de *Detarium*), *Barnebydendron* (groupe de *Brownea*) et *Schotia* (groupe de *Cynometra*) dont la position est non résolue par rapport au clade *Prioria* et au clade des *Detarieae s. s.* n'ont jamais été mentionnés comme étant résinifères. Et quelques autres, bien établis dans le clade, n'ont jamais été considérés comme produisant des résines ou au moins des terpènes (*Augouardia*, *Stemonocoleus*, *Brandzeia*, *Neoapaloxylon*, *Hylodendron*, *Gilletiodendron*, *Eurypetalum*, *Baikiaea*, *Sindoropsis*, *Pseudosindora*). Quelques uns de ces genres possèdent toutefois des canaux (*Brandzeia*, *Sindoropsis* et *Pseudosindora*) ou des glandes pellucides (*Stemonocoleus*, *Neoapaloxylon*, *Hylodendron*, *Gilletiodendron*, *Eurypetalum* et *Sindoropsis*).

La situation pourrait être plus complexe qu'initialement suggérée par les résultats de Langenheim (1981) et Bruneau *et al.* (2000 et 2001). Premièrement, des glandes pellucides (sept espèces - Watson et Dallwitz, 1993) et des canaux traumatiques (huit espèces - Gasson *et al.*, 2003) ont été décrits chez des membres du clade *Amherstieae* même s'il est difficile de savoir s'ils contiennent des terpènes ou d'autres métabolites secondaires. Deuxièmement, le genre *Bauhinia* produit une huile essentielle contenant des sesquiterpènes (Duarte-Almeida *et al.*, 2004) dont certains sont aussi présents chez *Hymenaea* et *Copaifera* (bergamotène ; cadinène ; caryophyllène et oxyde de caryophyllène ; copaène ; cubebène ; élémène ; humulène ; sélénène). Cependant, cette huile essentielle contient aussi des monoterpènes, contrairement à *Hymenaea* et *Copaifera*.

La capacité à produire des sesquiterpènes a peut-être évolué de façon convergente chez les *Detarieae* résinifères et chez *Bauhinia*, mais il est aussi possible que ce caractère soit apparu assez tôt au cours de l'évolution des *Leguminosae*. Dans cette dernière hypothèse, les espèces du clade *Amherstieae* ont perdu cette capacité ou elles l'ont conservé mais ces composés sont passés jusqu'ici inaperçus dans ce groupe. La capacité à produire des diterpènes de type *Detarieae* (bicycliques en majorité) pourrait être une meilleure candidate en tant que

synapomorphie des Detarieae résinifères. Pour évaluer les mécanismes de l'évolution de la capacité à produire des terpènes du métabolisme secondaire plusieurs caractéristiques du contexte métabolique et génétique ne doivent pas être perdus de vue. Premièrement, il est difficile d'envisager la perte totale de la capacité à produire des terpènes en raison de l'implication de certains terpènes dans le métabolisme primaire (voir introduction générale). Par conséquent, la perte de la capacité à produire des terpènes du métabolisme secondaire implique l'étape finale de biosynthèse des terpènes : la cyclisation par les terpènes synthases (TPSs) correspondantes. Deuxièmement, selon Bohlmann *et al.* (1998) certaines TPSs du métabolisme secondaire auraient évoluées de façon convergente chez les gymnospermes et les angiospermes, mais les convergences ne sont peut-être pas aussi répandues à l'intérieur des angiospermes. Troisièmement, un ensemble de terpènes peut être le résultat d'une seule TPS à produits multiples. Quatrièmement, le contrôle génétique des TPSs peut être très variable, de mendélien à épistatique complexe. Donc une TPS peut être le résultat d'un seul gène ou de plusieurs gènes parfois étroitement liés. Cinquièmement, les gènes codant pour des terpènes synthases du métabolisme secondaire peuvent évoluer plus librement en raison du fait que les molécules du métabolisme secondaire ne sont pas indispensables.

Plusieurs hypothèses sont bien entendu possibles en raison des nombreux points d'interrogation au niveau de la présence des terpènes et des mécanismes génétiques sous jacents. Il semble toutefois possible d'imaginer un scénario évolutif. La capacité à produire des terpènes (sesqui- et monoterpènes comme chez *Bauhinia*, tribu des Cercideae) a pu apparaître tôt dans l'évolution des Leguminosae. Peut-être que cette capacité résulte de la duplication puis de l'évolution des gènes de TPSs suite à une tétraploïdisation. En effet, selon Goldblatt (1981) le nombre haploïde de base des Leguminosae serait passé de sept à 14 très tôt dans la lignée puis aurait subi des phénomènes d'aneuploïdisation. La présence des diterpènes bicycliques caractéristiques des Detarieae résinifères pourrait être expliquée par une seule ou un petit nombre de TPSs et donc un seul ou un petit nombre de gènes. Il existe cependant des terpènes penta- ou tétracycliques chez *Copaifera* et *Hymenaea* en particulier qui ajoutent un peu de complexité. La lignée des Detarieae résinifères aurait pu acquérir ses TPSs pour produire ses diterpènes par évolution des gènes codants pour les TPSs de monoterpènes héritées de leur ancêtre commun avec les Cercideae. Les Amherstieae ont pu perdre ces gènes de TPSs (ou les conserver dans un état inactif), ce qui est possible surtout si un petit nombre de gènes est impliqué.

Des études phytochimiques seraient intéressantes pour déterminer deux choses. Premièrement, il faudrait savoir si les genres faisant partie du clade des Detarieae résinifères et qui n'ont jamais été cités comme producteurs de résine, produisent des terpènes du métabolisme secondaire. Deuxièmement, il faudrait vérifier s'il existe des terpènes du métabolisme secondaire dans le clade des Amherstieae et dans les Cercideae autres que *Bauhinia*.

### **Clade *Prioria***

Le clade est bien soutenu par les données chloroplastiques mais pas par les ITS. En particulier, le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* se retrouve à l'extérieur du clade dans les analyses utilisant les ITS contrairement aux résultats obtenus avec les données chloroplastiques. Pour simplifier, on appellera *Prioria s. l.* le clade défini par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) et *Prioria s. s.* le clade excluant le couple *Colophospermum* / *Hardwickia*. Le clade *Prioria s. l.* contient six des 12 genres du groupe *Crudia* (Cowan et Polhill 1981) exclusivement. Outre le couple précité, il contient aussi les genres *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, et *Kingiodendron*.

Du point de vue de la morphologie, le clade *Prioria s. l.* semble relativement homogène alors que le groupement de *Colophospermum* / *Hardwickia* avec les genres *Daniellia* et *Brandzeia* tel que suggéré par les ITS semble plus difficile à concevoir. En effet, *Colophospermum* et *Hardwickia*, comme les autres membres du clade *Prioria s. l.*, possèdent de petites fleurs apétales, des ovaires à un ovule, des cotylédons dépourvus d'amyloïdes et ne possèdent pas de Zwischenkörper (structure pectique associée aux pores des pollens). Au contraire, *Daniellia* et *Brandzeia* ont des fleurs à corolle bien développée et colorée, des cotylédons accumulant des amyloïdes, et chez *Daniellia* plusieurs ovules et des Zwischenkörper.

À ces problèmes de topologies s'ajoute le fait que les taux de G-C des séquences ITS de *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia* sont moins élevés que ceux du reste des séquences obtenues pour les Detarieae *s. l.* Donc, en raison premièrement des incongruences entre les ITS d'un côté et les données chloroplastiques et morphologiques de l'autre et deuxièmement au vu des taux de G-C des séquences ITS de *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia*, nous avons décidé d'évaluer la possibilité d'être en présence de séquences non fonctionnelles.

Les séquences obtenues pour *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia* ont été amplifiées en utilisant du DMSO, qui est sensé réduire l'amplification de pseudogènes et favoriser

l'amplification des régions fonctionnelles (Buckler *et al.*, 1997). De plus, le clonage du produit de PCR (cinq à dix clones séquencés par espèce) n'a pas révélé d'autres séquences que celles équilibrées en G-C. Les caractéristiques utilisées pour distinguer les séquences non fonctionnelles varient selon les auteurs (Buckler et Holtsford, 1996 ; Mayol et Rosselò, 2001 ; Bailey *et al.*, 2003). Le taux de G-C faible est une caractéristique fréquemment citée, ainsi que diverses autres qui y sont corrélées plus ou moins indirectement (structure secondaire moins stable, sites de méthylation moins nombreux, biais transitionnel). La variation de longueur par le jeu des insertions/délétions est aussi un repère souvent utilisé. Le taux de substitution élevé même dans les zones conservées figure aussi en bonne place. Liu et Schardl (1994) notent que le taux de G-C pour l'ITS1 fonctionnel varie de 19 à 95% mais que le taux de G-C varie en général peu entre espèces proches. Ces mêmes auteurs signalent une portion conservée de la séquence de l'ITS1 qui pourrait être impliquée en tant que site de reconnaissance pour la transformation du transcrit primaire en ARNr fonctionnel. Cette séquence GGCRY- quatre ou cinq N -GYGYCAAGGAA se trouve dans la région centrale de l'ITS1. La structure de l'ITS2 est habituellement à quatre bras dont le deuxième bras est extrêmement conservé et le troisième bras, très long chez les angiospermes, est assez bien conservé (Mai et Coleman, 1997).

Nous avons donc décidé de comparer l'ensemble de nos séquences ainsi que celles précédemment publiées (Gervais et Bruneau, 2002), dont certaines pourraient être des séquences non fonctionnelles, avec d'autres séquences publiées dans GenBank provenant de groupes divers et dont certaines ont été désignées comme étant non fonctionnelles. Dans un premier temps, un échantillonnage représentatif de séquences des ITS de Maxillarieae (Orchidaceae - 119 séquences) et de Gesnerioideae (Gesneriaceae - 51 séquences) a été téléchargé pour évaluer la variation qui peut exister dans une grande tribu (ou une petite sous-famille) par rapport à celle existant dans les Detarieae résinifères. Les variations de taux de G-C et de substitutions dans les séquences conservées (5.8S ; séquence de l'ITS1 de Liu et Schardl, 1994 ; bras II de l'ITS2) entre Detarieae *s. l.* et Maxillarieae ou Gesnerioideae semblent assez comparables (Tableau 9). De plus, Baldwin *et al.* (1995) avaient présenté un échantillon de taux de G-C pour un certain nombre de groupes et les variations pouvaient être assez importantes (de 42 à 65% chez les ITS1 de Polemoniaceae comprenant 18 genres et 38 espèces). Dans un deuxième temps, des séquences désignées comme étant non fonctionnelles

Groupes	Taux de G-C (%)	Substitutions du 5.8S		Séquence conservée de l'ITS1 (Liu et Schardl, 1994)		Bras II de l'ITS2	
		Transitions	Transversions	Transitions	Transversions	Transitions	Transversions
Detarieae <i>s. l.</i>	62,58 (49,36-70,65)	2 (0-6)	0 (0-1)	0 (0-1)	0 <sup>a</sup>	1 (0-3)	0 <sup>a</sup>
Gesnerioideae	54,74 (50,48-62,72)	2 (0-6)	0 (0-2)	0 (0-1)	0 (0-1)	1 (0-4)	0 (0-2)
Maxillarieae	58,99 (47,96-65,63)	1 (0-9)	0 (0-2)	0 (0-3)	0 (0-2)	n.a.	n.a.

**Tableau 9** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez les Detarieae *s. l.* par comparaison avec la tribu des Maxillarieae (Orchidaceae). Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. a = pour tous les taxa, la valeur est la même. n.a. = non applicable.

Espèce et fonctionnalité des séquences	Taux de G-C (%)	Substitutions du 5.8S		Séquence conservée de l'ITS1 (Liu et Schardl, 1994)		Bras II de l'ITS2	
		Transitions	Transversions	Transitions	Transversions	Transitions	Transversions
<i>Pinus cembroides</i> Fonctionnelle	55,45	0	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
<i>Pinus cembroides</i> Non fonctionnelle	53,24	6	5	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
<i>Pinus remota</i> Fonctionnelle	52,72 <sup>a</sup>	0	0	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
<i>Pinus remota</i> Non fonctionnelle	51,34	9	3	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
<i>Quercus robur</i> Non fonctionnelle	66,67	n.a.	n.a.	n.a. <sup>c</sup> (délétion 5bp)	n.a. <sup>c</sup> (délétion 5bp)	0	0
<i>Quercus robur</i> Fonctionnelle	62,73 <sup>b</sup>	n.a.	n.a.	1	0	1	0
<i>Quercus rubra</i> Non fonctionnelle	52,31	n.a.	n.a.	2	0	7	1
<i>Quercus rubra</i> Fonctionnelle	64,22 <sup>b</sup>	n.a.	n.a.	1	0	0	0
<i>Adinauclea fagifolia</i> Fonctionnelles	66,8 (65,3-67,82)	1 (1-2)	1 (0-1)	0	0	0	0
<i>Adinauclea fagifolia</i> Non fonctionnelles	57,78 (55,28-63,13)	8 (3-14)	3 (1-7)	0 <sup>c</sup> (0-2)	0 (0-1)	2 (0-3)	0 (0-1)

**Tableau 10** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez des séquences fonctionnelles et non fonctionnelles connues. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. a = taux de G-C calculé en excluant les unités répétées. b = taux de G-C calculé en excluant le 5.8S car les séquences non fonctionnelles de *Quercus* ont été soumises à GenBank sans cette partie. c = présence de délétions dans la séquence considérée. n.a. = non applicable.

ont été examinées en les comparant avec les séquences fonctionnelles (voir Tableau 10) :

- du genre *Pinus* (Germandt *et al.*, 2001)
- du genre *Quercus* (Samuel *et al.*, 1998 ; Manos *et al.*, 1999 ; Mayol et Rosselò, 2001)
- *Adinauclea* (Rubiaceae - Razafimandimbison *et al.*, 2004).

Globalement, les séquences non fonctionnelles semblent plus pauvres en G-C que leurs homologues fonctionnelles (à une exception près, *Quercus robur*). Une différence assez importante réside surtout dans le taux de substitution élevé dans le 5.8S. Les séquences conservées subissent aussi parfois des délétions ou des substitutions. Ceci rejoint les suggestions d'Herschkowitz *et al.* (1999), selon lesquelles le taux de substitution dans le 5.8S serait un critère plus important que le taux de G-C. Razafimandimbison *et al.* (2004) posent le problème de se fier à la comparaison des séquences pour repérer les séquences non fonctionnelles si la plupart des séquences obtenues sont non fonctionnelles. En fait, dans plusieurs exemples la séquence consensus est celle de la séquence fonctionnelle car les séquences non fonctionnelles ne possèdent pas les mêmes mutations. Ainsi la quantité de séquences non fonctionnelles ne semble pas poser de problèmes.

Dans les Detarieae (étude présente et celle de Gervais et Bruneau, 2002) un tri des séquences pouvant être non fonctionnelles a été effectué selon les mutations dans le 5.8S et le taux de G-C (Tableau 11). Si les séquences de *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia* présentent des taux de G-C comparables à ce que l'on peut obtenir chez les séquences non fonctionnelles, leur taux de mutation dans le 5.8S est très largement inférieur à celui observé chez ces dernières. Les séquences de l'ITS1 réputées pour être conservées (Liu et Schardl, 1994) sont présentes sur toutes les séquences utilisées dans notre analyse y compris chez *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia*. De même, toutes ces séquences ont des structures secondaires similaires à celles qui ont été publiées (Mai et Coleman, 1997).

Les énergies libres des structures secondaires d'ITS2 variaient de -45,0 (*Cercis canadensis*) à -79,9 (*Sindora klaineana*) pour les séquences riches en G-C, et de -41,5 (*Colophospermum mopane*) à -51,2 (*Daniellia klaineana*) pour les séquences équilibrées en G-C. Donc il y a un chevauchement des valeurs d'énergie libre pour les structures secondaires de séquences riche en G-C et équilibrées en G-C.

Groupes ou espèces	Taux de G-C (%)	Substitutions du 5.8S		Séquence conservée de PITS1 (Liu et Schardl, 1994)		Bras II de l'ITS2	
		Transitions	Transversions	Transitions	Transversions	Transitions	Transversions
Detarieae <i>s. l.</i> Fonctionnelles	63,44 (58,21-70,65)	3 (0-6)	0 (0-1)	0 (0-1)	0 <sup>a</sup>	0 (0-3)	0 <sup>a</sup>
<i>Colophospermum mopane</i>	50,00	2	1	1	0	3	0
<i>Hardwickia binata</i>	49,36	2	1	1	0	3	0
<i>Daniellia</i> spp.	53,18 (52,77-54,32)	2 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	2 (2-3)	0 <sup>a</sup>
Detarieae <i>s. l.</i> Non fonctionnelles	48,07 (46,11-53,09)	17 (12-22)	2 (2-8)	2 (1-2)	0 (0-1)	4 <sup>b</sup> (0-7)	0 (0-1)

**Tableau 11** : Variations du taux de G-C et de substitution dans les séquences conservées chez les Detarieae *s. l.* partagées en deux groupes principaux (fonctionnelles et non fonctionnelles) et chez trois genres de cette tribu qui ont été traités à part. Les valeurs indiquées sont la médiane suivie entre parenthèse de la valeur minimale et de la valeur maximale. a = pour tous les taxa, la valeur est la même. b = présence de délétions dans la séquence considérée. n.a. = non applicable.

La possibilité d'avoir obtenu des séquences non fonctionnelles ne peut pas être complètement exclue, car certaines séquences non fonctionnelles qui ont cessé d'être en activité depuis peu de temps conservent en général les portions importantes d'un point de vue fonctionnel. En effet, les séquences non fonctionnelles de Razafimandimbison *et al.* (2004) les moins divergentes (*Adinauclea fagifolia* clone 6) sont légèrement plus pauvres en G-C (63,13%) mais présentent peu de substitutions sur le 5.8S (trois transitions et une transversion) ou sur les séquences conservées de l'ITS1 (aucune substitution) et le bras II de l'ITS2 (une transition). Cette hypothèse de jeunes séquences non fonctionnelles ne suffirait néanmoins pas à expliquer les incongruences car Razafimandimbison *et al.* (2004) remarquent que ces séquences non fonctionnelles forment un clade avec les séquences fonctionnelles dans leurs analyses, ils concluent donc que ce genre de séquences ne devrait pas être un problème pour l'analyse phylogénétique.

Bien sûr, il existe d'autres possibilités que les séquences non fonctionnelles pour expliquer les incongruences : contamination, homoplasie importante, problème d'homologie dû à la simplicité cryptique, paralogie, attraction de longues branches, artefact dû aux variations de G-C, hybridation. Des recherches de similarité ("Blast") sur GenBank (National Center for Biotechnology Information) ont été réalisées pour envisager les possibilités de contamination mais les séquences qui se sont révélées les plus proches étaient celles des ITS publiées pour les *Detarieae s. l.*

Les analyses après pondération en fonction du RC ne changent en rien les relations (le nombre d'arbres est juste moins important). La forte homoplasie ne peut à elle seule expliquer les incongruences. Les pondérations successives sont plus efficaces pour palier au manque de résolution que pour corriger des relations dues à des biais des données.

Les séquences présentaient en général beaucoup de répétitions de motifs ("slippage") sur toute la longueur des ITS (mais pas sur le 5,8S). Cependant, les scores les plus bas d'indices de simplicité cryptique (quantification des répétitions de motifs) ont été obtenus pour *Daniellia* et *Colophospermum*. La répétition de motif n'est donc pas en cause dans le groupement *Daniellia / Colophospermum / Hardwickia*.

Il reste la possibilité que les séquences riches en G-C et équilibrées en G-C soient paralogues. Álvarez et Wendel (2003) expliquent que l'ensemble des copies de la région 18S-26S et leurs

ARN correspondants sont des composants des organisateurs nucléolaires. Leur nombre et leur localisation dans le génome sont très labiles au cours de l'évolution et varient dans une famille ou même un genre. De plus, il existe des ensembles mineurs et des ensembles majeurs (Dubcovsky et Dvořák, 1995), les ensembles mineurs pouvant devenir majeurs et inversement. Cette propriété doit certainement favoriser les relations de paralogie entre les copies des régions 18S-26S (donc des ITS).

Le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* a sans doute subi une évolution très rapide (voir la branche très longue sur l'analyse chloroplastique combinée) tout comme *Daniellia* bien qu'à un degré moindre. Ainsi le groupement de *Colophospermum* / *Hardwickia* dans le clade *Brandzeia* / *Daniellia* pourrait être dû à une attraction de longues branches (Felsenstein, 1978). Les méthodes bayésiennes qui sont censées être réfractaires à ce genre de problèmes résolvent le clade *Daniellia* / *Brandzeia* / *Colophospermum* / *Hardwickia* comme étant monophylétique.

En revanche, la correction LogDet et le codage RY ne soutiennent pas le groupement *Daniellia*/ *Colophospermum* / *Hardwickia*, ce qui est plutôt en faveur d'un biais d'analyse dû aux variations du taux de G-C. Les genres *Colophospermum* / *Hardwickia* et *Daniellia* ont aussi des séquences dans les plus faibles en G-C (27,87 - 29,94 %) pour l'intron du *trnL* (pour lequel la structure secondaire est nécessaire à l'épissage). Ces trois genres pourraient donc avoir un génome d'une manière générale plus pauvre en G-C. Le codage RY résout peu de relations en raison de la perte d'information qui l'accompagne. La correction LogDet semble plus efficace au niveau de la résolution. Le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* est résolu par les analyses de distances corrigées par LogDet comme faisant partie sans soutien d'un clade contenant *Gilletiodendron* et *Hyloidendron*, clade qui serait groupe frère du clade *Eperua*. Une fois de plus cette position est incohérente par rapport aux résultats des analyses chloroplastiques mais aussi de la morphologie. Un autre problème pourrait être en cause. Il semblerait que ce soit surtout le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* qui pose un problème, car ce couple change fréquemment de place, alors que *Daniellia* est plus stable. Justement ces deux genres ont un nombre haploïde plus important ( $n=17$  donc  $2n=34$ ) que les autres membre de la tribu ( $n=11$  ou  $12$  donc  $2n=22$  ou  $24$ ), ce qui suggère la possibilité d'une lignée évolutive d'origine triploïde. La duplication génique impliquée par ce genre d'événement a souvent été associée avec une divergence de fonction et donc des nouveautés évolutives (Levin, 1983 ;

Caractères	<i>Colophospermum mopane</i>	<i>Hardwickia binata</i>
1- Feuilles bifoliolées	Oui	Oui
2- Extension du rachis	Oui	Oui
3- Canaux axiaux	Non	Non
4- Pollen pantopore	Oui	Oui
5- Pollen à ornementation réticulée	Oui	Oui
6- Nombre haploïde n=17	Oui	Oui
7- Stigmate pelté	Oui	Oui
8- Cotylédons ruminés	Oui	Oui
9- Nombre de sépales	4	5
10- Préfloraison du calice	Alterne	Imbriquée
11- Nombre d'étamines	20-25	10
12- Disque	Présent	Absent
13- Surface des anthères	Lisse	Verruqueuse
14- Fruit symétrique	Non, réniforme	Oui
15- Déhiscence du fruit	Latérale	Apicale
16- Forme de la graine	Réniforme	Triangulaire
17- Position de la radicule	Latérale	Terminale
18- Graine ailée	Oui	Non
19- Graine pourvue de vésicules de résine	Oui	Non
20- Graine d'aspect mucilagineux au trempage	Oui	Non

**Tableau 12** : Caractères de *Colophospermum mopane* et *Hardwickia binata*. Les caractères 1 à 8 sont ceux utilisés par Breteler *et al.* (1997) comme arguments en faveur de la fusion des deux genres monospécifiques et les caractères 9 à 20 sont ceux avancés par Léonard (1999) comme arguments inverses.

Wendel, 2000). Ainsi ces lignées sont peut-être sujettes à une évolution accélérée. De plus, il est aussi possible d'imaginer que ces deux genres soient issus d'un ancêtre allopolyploïde. Dans ce cas, ils ont pu conserver le génome chloroplastique d'un des deux parents et la séquence des ITS de l'autre parent en raison d'une homogénéisation des copies par évolution concertée (voir *Gossypium* - Wendel *et al.*, 1995). Mais, si la lignée maternelle peut être de la lignée du clade *Prioria*, la lignée paternelle n'est pas forcément de la lignée du genre *Daniellia*. Les genres monospécifiques *Colophospermum* et *Hardwickia* croissent respectivement en Afrique et en Inde, ce qui suggère que l'événement d'hybridation puisse être assez ancien.

Le clade *Colophospermum* / *Hardwickia* est très bien soutenu et il est défini par beaucoup de synapomorphies moléculaires. Du point de vue de la morphologie, ces deux genres monospécifiques ont beaucoup de choses en commun. En effet, Breteler *et al.* (1997) ont même proposé l'unification de ces deux genres en raison de leur similarité morphologique (voir introduction et Tableau 12). Tous ces caractères semblent indiquer une longue histoire évolutive commune et peut-être une évolution rapide qui a causé une accumulation de changements dans cette lignée. L'unification de ces deux genres n'est donc pas incongrue et devient surtout une question de rang taxonomique. Léonard (1999) a critiqué vivement ce changement taxonomique, sans contester la proximité des deux genres. En effet, il considère que des caractères auxquels il attribue une importance générique séparent ces deux genres (voir introduction et Tableau 12). L'analyse phylogénétique des données morphologiques est nécessaire afin de vérifier la relation existant entre les deux genres concernés.

Les quatre autres genres du clade *Prioria* : *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* et *Prioria* forment toujours un clade (clade *Prioria s. s.*) soutenu dans les analyses chloroplastique et moléculaire. La physionomie générale des quatre genres est similaire et quelques caractères qui les réunissent ont conduits Breteler (1999) à unifier ces quatre genres (voir introduction et Tableau 13). L'anatomie du bois des quatre genres présente des similitudes telles que la présence de canaux axiaux en organisation diffuse (Baretta-Kuipers, 1981 ; Banks et Gasson, 2000). A part *Gossweilerodendron* qui n'a que quatre sépales, les autres genres possèdent cinq sépales. Le genre *Kingiodendron* possède des fleurs hermaphrodites ou unisexuées alors que les autres genres n'ont que des fleurs hermaphrodites. Ce genre possède aussi un stigmaté élargi contrairement aux autres genres. Encore une fois,

Caractères	<i>Prioria</i>	<i>Oxystigma</i>	<i>Kingiodendron</i>	<i>Gossweilerodendron</i>
1- Fleurs apétales	Oui	Oui	Oui	Oui
2- 10 étamines	Oui	Oui	Oui	Oui
3- Ovaire à un ovule	Oui	Oui	Oui	Oui
4- Fruit indéhiscent	Oui	Oui	Oui	Oui
5- Fruit ailé	Non	Quelquefois	Quelquefois	Oui
6- Germination hypogée	Oui	Oui	Oui	Oui
7- Folioles opposées	Oui	Non	Non	Non
8- Prolongement du connectif	Oui	Quelquefois	Non	Quelquefois
9- Départ des nervures du fruit	Base ou côté	Sommet	?	Base ou côté
10- Nombre de sépales	5	5	5	4
11- Forme des cotylédons	Plats	Ruminés à canaliculés	Ruminés (sauf <i>K. pinnatum</i> )	Plano-convexes
12- Stigmate	Minuscule	Minuscule	Élargi	Minuscule
13- Sexualité	Fleurs bisexuées	Fleurs bisexuées	Fleurs bisexuées ou unisexuées	Fleurs bisexuées

**Tableau 13** : Caractères des genres du clade *Prioria s. s.* : *Prioria*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* et *Gossweilerodendron*. Les caractères 1 à 6 sont ceux utilisés par Breteler (1999) comme arguments en faveur de la fusion des quatre genres (notons que les deux premiers caractères sont très fréquents chez les Detarieae *s. l.*) et les caractères 7 à 13 sont des caractères cités par Breteler (1999) comme des différences mineures.

l'analyse phylogénétique des données morphologiques est nécessaire afin de prendre la décision finale sur l'unification de ces genres.

Les relations entre les quatre genres ne sont pas très claires, les résultats sont différents selon les sources de données utilisées. Le genre *Prioria* se trouve à la base du clade dans les analyses chloroplastiques mais sans soutien, alors que les analyses ITS placent plutôt le genre *Gossweilerodendron* à cette position. Les analyses chloroplastiques résolvent peu de relations à l'intérieur du clade mais les ITS placent le genre *Oxystigma* tantôt avec le genre *Kingiodendron*, tantôt avec le genre *Prioria*. Les analyses des ITS en codage RY résolvent la première relation, suggérant que des différences dans les taux de G-C sont impliqués pour la deuxième. Les genres *Oxystigma* et *Kingiodendron* sont soutenus comme étant monophylétiques par les données nucléaires et l'analyse moléculaire. Quelques révisions déjà largement acceptées par les systématiciens, mais qui n'avaient pas encore été testées dans un contexte phylogénétique, sont confirmées. Une de ces révisions concernait *Pterygopodium oxyphyllum* qui a été inclus dans le genre *Oxystigma*. Cette espèce est manifestement incluse dans le genre *Oxystigma* et se trouve en espèce sœur de *O. gilbertii*. Le genre *Gossweilerodendron* avait été créé pour une autre espèce du genre *Pterygopodium* : *P. balsamiferum* (= *G. balsamiferum*) car l'espèce type du genre était *P. oxyphyllum*. De plus, *P. balsamiferum* ne correspondait morphologiquement pas au genre *Oxystigma*. La création d'un genre nouveau pour cette espèce pourrait être justifiée étant donné que cette espèce se place difficilement dans un clade avec *Oxystigma* mais un meilleur échantillonnage et une meilleure résolution sont nécessaires.

#### **Clade des Detarieae s. s.**

Il est encore difficile de juger le monophylétisme du clade des Detarieae s. s. car une partie des données (ITS) ne sont pas efficaces à un niveau aussi profond et apportent plus de conflit que d'information. En effet, les ITS résolvent le clade *Prioria* s. s. (*Gossweilerodendron* / *Oxystigma* / *Kingiodendron* / *Prioria*) inclus dans les Detarieae s. s., et le clade *Colophospermum* / *Hardwickia* en groupe frère du genre *Daniellia* à la base des Detarieae s. s. mais ne résolvent pas le clade *Eperua* comme étant monophylétique. Ceci provoque des conflits dans les analyses moléculaires avec les données chloroplastiques qui soutiennent bien le clade *Prioria* s. l. (donc comprenant *Colophospermum* / *Hardwickia*) mais pas dans le clade des Detarieae s. s. et qui soutiennent aussi le clade *Eperua*.

L'incongruence générée par la position de *Colophospermum* et *Hardwickia* est discutée plus haut. En ce qui concerne le clade *Prioria*, sa position dans le clade des Detarieae *s. s.* selon les données nucléaires est peu soutenue et peut provenir du fait que ces données ne sont pas assez efficaces à ce niveau. Le clade *Eperua* n'est pas soutenu par les données nucléaires dans les analyses en parcimonie mais il l'est dans les analyses LogDet et bayésiennes, ce qui suggère un problème de différence de taux d'évolution ou d'homologie.

Le clade des Detarieae *s. s.* tel que défini par Bruneau *et al.* (2000 et 2001) est faiblement soutenu. Ce clade contient des genres de groupes très divers (celui d'*Hymenostegia*, de *Brownea*, de *Crudia*, d'*Hymenaea*, et de *Detarium*) ce qui reflète bien la diversité morphologique de ce clade. Les membres de ce clade ont aussi bien des fleurs actinomorphes que zygomorphes que ce soit par la corolle, la soudure ou la disparition d'étamines ou encore la soudure du stipe de l'ovaire avec l'hypanthium, parfois apétales, ou possédant un nombre variable de pétales (un seul pétale développé, trois ou cinq). D'après les travaux de Banks (2003), une synapomorphie du clade pourrait être la présence de *fastigia* de chaque côté du pore sur le pollen, ce caractère semblant souvent associé aux *Zwischenkörper*, qui sont plus largement répandus. Des études polliniques sont encore nécessaires pour confirmer cela.

Le clade des Detarieae *s. s.* se divise en trois grands clades (*Hymenaea*, *Eperua* et *Detarium*), et contient aussi le couple *Augouardia* et *Stemonocoleus* ainsi que *Gilletiodendron* et *Hylo dendron* dont les positions ne sont pas résolues. Ces deux derniers genres semblent aussi avoir des liens entre eux car ils sont moyennement soutenus par les données nucléaires et moléculaires.

Il est difficile de déterminer les relations entre les trois grands clades et le couple *Hylo dendron* / *Gilletiodendron*. En effet, les relations entre ces trois clades et le couple précité ne sont soutenues dans aucune de nos analyses, et ces relations changent selon les sources de données utilisées. Cependant, ce couple reste souvent proche du clade *Detarium*.

### **Clade *Hymenaea***

Ce clade est toujours bien soutenu et il est caractérisé par des feuilles toujours bifoliolées aux folioles opposées et par leur pollen (Banks et Klitgaard, 2000). Les genres *Hymenaea* et *Peltogyne* étaient classés dans le même groupe (groupe d'*Hymenaea*), mais *Guibourtia* était dans le groupe de *Crudia* à cause notamment de ses fleurs apétales (Cowan et Polhill, 1981).

Dans leur révision du genre *Hymenaea*, Lee et Langenheim (1975) ont discuté les affinités de ce genre avec d'autres genres de Detarieae *s. l.*, en particulier avec les genres résinifères. Le genre *Peltogyne* est depuis longtemps considéré comme proche du genre *Hymenaea* en raison de ses feuilles bifoliolées, de son hypanthium, du nombre de ses pièces florales et des poches de résines dans les feuilles (Baillon, 1870 ; Ducke, 1935 et 1938 ; Martinez, 1960 ; Hutchinson, 1964). Pourtant, Lee et Langenheim (1975) soulignent des différences entre ces deux genres. En effet, le genre *Peltogyne* ne présente pas de production massive de résine dans les tissus secondaires, son fruit est déhiscent, subtriangulaire à orbiculaire, plat et ne possède généralement qu'une seule graine, ses folioles sont pétiolulées et plus ou moins symétriques. En revanche, le genre *Hymenaea* produit de grandes quantités de résine, possède un fruit indéhiscent, ovoïde - oblong et pulpeux à une ou plusieurs graines, et les folioles subsessile et asymétriques possèdent un pétiolule tordu. De plus, les plantules sont différentes dans les deux genres. Lee et Langenheim (1975) concluent donc à une évolution convergente entre *Hymenaea* et *Peltogyne* et proposent que les feuilles d'*Hymenaea* aient dérivé des feuilles de *Cynometra*. Lee et Langenheim (1975) suggèrent aussi sur la base de la structure du fruit et de l'inflorescence immature que *Peltogyne* auraient des affinités avec le genre *Copaifera* et font remarquer que Dwyer (1958) a proposé des affinités entre *Peltogyne* et *Cynometra*. Parmi les autres Detarieae *s. l.* produisant des résines, *Guibourtia* possède des feuilles bifoliolées, un système sécréteur et une plantule comparable à celle d'*Hymenaea*, mais le fruit est déhiscent et les fleurs apétales comme *Copaifera*. Le genre *Colophospermum* est un autre candidat à la parenté d'*Hymenaea*. En effet, il possède des feuilles bifoliolées et un appendice terminal à l'extrémité du rachis foliaire, interprété comme une foliole terminale vestigiale. Et Lee et Langenheim (1975) signalent que, chez *Hymenaea*, trois primordia de folioles sont présents ce qui serait un élément commun aux deux genres. Leurs plantules sont toutefois très différentes. Les fleurs du genre *Eperua* sont considérées comme étant similaires aux fleurs du genre *Hymenaea* par Vogel (1968, 1969a et b), mais les auteurs de la révision d'*Hymenaea* y opposent plusieurs caractères du genre *Eperua* peu cohérents avec une parenté entre ces deux genres. En effet, le genre *Eperua* possède des fruits obliques, compressés, déhiscent à deux valves, des feuilles paripennées à plus de deux folioles, un seul pétale développé non ponctué et des filets d'étamines soudés. Lee et Langenheim (1975) suggèrent en conclusion que les genres *Hymenaea*, *Guibourtia*, *Peltogyne* et *Copaifera* pourraient dériver du genre particulièrement diversifié *Cynometra*. Il est intéressant de constater que ces deux auteurs ont

placé les genres *Hymenaea*, *Guibourtia* et *Peltogyne* sur un même plan même si le genre *Copaifera* fait un peu figure d'intrus au regard des résultats obtenus ici. Le genre *Cynometra* en tant que réservoir de diversité, ayant donné naissance aux quatre genres précédents paraît impossible du point de vue de nos résultats, mais s'explique pour plusieurs raisons. D'une part, *Cynometra* a été considéré comme étant résinifère suite à une erreur d'échantillonnage (Léonard, com. perso.). D'autre part, le genre *Cynometra*, avec environ 70 espèces distribuées sur le continent américain, africain et dans la région indo-malaisienne, est particulièrement vaste et diversifié. Seulement quatre espèces du genre *Cynometra* (trois africaines et une asiatique) ont été incluses dans les travaux de Bruneau *et al.* (2001). Ces quatre espèces se trouvent dans un même clade en compagnie de *Maniltoa*. Cependant, il est possible que certaines espèces de ce genre soient d'une autre affinité et un travail complet en phylogénie moléculaire et morphologique sur *Cynometra* serait sans doute très instructif.

Les genres *Hymenaea* et *Peltogyne* semblent chacun monophylétiques (selon l'échantillonnage dont nous disposons dans les données chloroplastiques) et sont bien soutenus. Selon les données chloroplastiques, l'espèce *Trachylobium verrucosum* (= *Hymenaea verrucosa*) est incluse dans le clade du genre *Hymenaea* à la base de celui-ci avec un très bon soutien. Le séquençage des ITS pour *H. verrucosa*, ainsi que d'autres espèces du genre *Hymenaea*, serait probablement un moyen de vérifier sa position même si du point de vue morphologique la place de *H. verrucosa* dans le genre *Hymenaea* ne fait aucun doute. De plus, cela permettrait de vérifier les relations intragénériques importantes du fait de la localisation géographique de *H. verrucosa* en Afrique et à Madagascar, contrairement aux autres espèces du genre se trouvant en Amérique tropicale. Les *Hymenaea* d'Amérique tropicale sont résolues comme étant monophylétiques mais plus ou moins soutenues. Ce clade des *Hymenaea* américains est défini par un caractère moléculaire qui semble important, une délétion d'environ 115pb dans l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* par rapport à leur homologue africain. Une seule analyse moléculaire (gène chloroplastique *rbcL*) du genre a été réalisée par Poinar *et al.* (1993) mais elle ne comprenait que quatre espèces : *Hymenaea protera* (espèce fossile dans l'ambre de République Dominicaine), *H. verrucosa* (espèce africaine), *H. oblongifolia* et *H. courbaril* (deux espèces américaines). Les deux espèces américaines ne formaient pas un clade mais l'échantillonnage vraiment insuffisant ne permettait pas de conclure. L'étude de Poinar *et al.* (1993) visait surtout à définir l'affinité de l'espèce fossile

*Hymenaea protera* qui s'est alors révélée plus proche de *H. verrucosa* que des autres espèces incluses.

Le genre *Guibourtia* n'apparaît monophylétique (mais moyennement soutenu) que si l'espèce *Guibourtia ehie* est exclue. Les espèces africaines du genre *Guibourtia* (excepté *G. ehie*) forment un clade plus ou moins soutenu. L'espèce *G. ehie* reste problématique dans les analyses chloroplastiques mais les séquences chloroplastiques ne sont peut-être pas assez efficaces à ce niveau (plusieurs autres genres ne sont pas monophylétiques dans les analyses chloroplastiques). Il est donc difficile de conclure quant au monophylétisme du genre pour l'instant à cause du faible échantillonnage pour les ITS, qui seraient sans doute plus efficaces à ce niveau taxonomique que les données chloroplastiques. Cependant, la séquence ITS de *G. ehie* présente une simplicité cryptique importante, ce qui est peut-être la raison pour laquelle l'autre espèce du genre *Guibourtia* se regroupe avec la seule espèce du genre *Hymenaea* plutôt qu'avec *G. ehie*.

#### **Clade *Eperua***

Ce clade, contenant les genres *Eurypetalum* et *Eperua*, est bien soutenu par les données chloroplastiques, par l'analyse bayésienne et les distances corrigées par LogDet des données nucléaires. De plus, les ITS résolvent les deux genres comme étant monophylétiques chacun de leur côté. Alors que les données chloroplastiques résolvaient le genre *Eperua* comme étant monophylétique sans soutien et *Eurypetalum* comme paraphylétique par rapport au genre *Eperua*. Les données moléculaires rassemblent les deux niveaux de résolution avec un clade *Eurypetalum* / *Eperua* bien soutenu et chacun des deux genres assez bien soutenus. Le groupement de ces deux genres peut sembler surprenant car d'une part la classification traditionnelle les plaçait dans deux groupes différents (*Eurypetalum* dans le groupe d'*Hymenostegia* et *Eperua* dans le groupe de *Brownea*), et d'autre part le genre *Eurypetalum* est exclusivement africain alors que le genre *Eperua* est exclusivement américain. Pourtant ces deux genres sont très similaires du point de vue de la morphologie florale car tous deux ont un seul pétale développé, quatre pétales vestigiaux, dix étamines fertiles dont neuf sont soudées entre elles (très courtement chez *Eurypetalum*) et un ovaire stipité.

Le clade *Eperua* accepte le couple *Augouardia* / *Stemonocoleus* comme groupe frère avec un bon soutien dans les analyses chloroplastiques et moléculaires mais pas dans les analyses en

parcimonie des ITS, même s'il se trouve assez proche. Il ne semble pas exister de synapomorphie morphologique pour le groupement *Augouardia* et *Stemonocoleus*, pourtant le couple est bien soutenu dans toutes les analyses. Ces deux genres monospécifiques étaient tous deux inclus auparavant dans le groupe de *Crudia* en raison de leur apétalie. L'affinité entre ces deux genres a déjà été signalée par Breteler (1999) notamment en raison de la réduction des pièces fertiles de l'androcée. Il existe encore moins de synapomorphies morphologiques entre le couple *Augouardia* / *Stemonocoleus* et le clade *Eperua*. Les plantules de ces genres sont inconnues excepté celles de *Stemonocoleus*. Il serait intéressant de voir si des caractères communs à ces quatre genres pourraient être trouvés au niveau blastogénique (étude des plantules).

### **Clade *Detarium***

Le clade *Detarium* est bien soutenu dans toutes les analyses. Il contient exclusivement des genres qui étaient classés dans le groupe traditionnel de *Detarium*. Il exclu cependant trois des dix genres de ce groupe : *Goniorrhachis*, *Hylodendron* et *Gilletiodendron*. Le premier genre est complètement à la base des Detarieae résinifères et les deux autres se trouvent tous deux à proximité du clade *Detarium* mais en position non résolue (voir plus haut). Herendeen (2000) et Gasson *et al.* (2003) ont déjà signalé des différences marquantes entre *Goniorrhachis* et les autres genres du groupe *Detarium*, en particulier au niveau de l'anatomie de l'épiderme et du bois. Quant à *Hylodendron* et *Gilletiodendron*, ils sont proches l'un de l'autre selon les données nucléaires et moléculaires.

Encore une fois il n'existe pas de synapomorphie morphologique propre au clade en question mais un certain nombre de caractères se retrouvent souvent dans ce clade malgré une certaine variation, surtout de la morphologie florale. Des canaux axiaux organisés de façon tangentielle caractérisent le bois de certains membres du clade (Gasson *et al.*, 2003). Les ponts ou projections d'exine au dessus du pore du pollen sont aussi signalés chez plusieurs espèces du clade (Banks, 2003). De plus, les glandes foliaires sont fréquentes et les fleurs sont placées de façon distique dans l'inflorescence et les sépales sont subvalvaires.

Même si l'échantillonnage reste insuffisant, le genre *Sindora* semble monophylétique dans les analyses ITS et moléculaires. Les données chloroplastiques ne permettent pas de résoudre la place de la seule espèce africaine du genre, *Sindora klaineana*, avec le clade bien soutenu des

espèces asiatiques du genre. En revanche, les ITS et les analyses moléculaires résolvent le genre comme étant monophylétique avec un bon soutien. L'espèce *Sindora klaineana* est alors en groupe frère du clade des espèces asiatiques. Ces dernières sont résolues comme étant monophylétiques avec un très bon soutien.

Cowan et Polhill (1981) suivant De Wit (1954) présentent le genre *Pseudosindora* comme douteusement distinct du genre *Copaifera*. Et Léonard (1957) a conseillé de conserver ce genre à cause de certains caractères qui le différencient du genre *Copaifera* tels que l'insertion spiralée des fleurs dans l'inflorescence (celle-ci étant distique chez *Copaifera*), des fruits plus gros et une plantule différente (Symington, 1944). La région des ITS n'a pas pu être séquencée pour ce genre monospécifique et devrait l'être certainement pour obtenir un résultat plus probant. Cependant, d'après les résultats obtenus avec les données chloroplastiques, *Pseudosindora palustris* se trouve en groupe frère du clade africain du genre *Copaifera*. Cette espèce semble ainsi plus proche des *Copaifera* africains que ne le sont les *Copaifera* américains, ce qui pourrait justifier son inclusion dans le genre *Copaifera*.

Le genre *Copaifera* bien qu'insuffisamment échantillonné est soutenu comme étant monophylétique dans l'analyse des ITS seuls. Dans ce genre, les espèces africaines (*C. mildbraedii* et *C. salikounda*) sont régulièrement regroupées en un clade bien soutenu. Le clade américain du genre, représenté par plus d'une espèce dans les analyses chloroplastiques seulement, est soutenu comme étant monophylétique.

Le genre monospécifique *Sindoropsis*, créé par Léonard (1957) au détriment du genre *Copaifera*, semble assez proche de ce dernier. Il apparaît en groupe frère dans l'analyse des ITS et moléculaire réduite, mais dans l'analyse des données chloroplastiques, la position de *Sindoropsis* n'est pas résolue.

Les séquences ITS des espèces *Sindoropsis letestui* et *Copaifera officinalis* sont toutes deux sujettes à une simplicité cryptique importante, ce qui peut entraîner des problèmes d'homologie et donc fausser les relations phylogénétiques. La position de *Sindoropsis letestui* est justement problématique et l'espèce *Copaifera officinalis*, seule espèce américaine du genre séquencée pour les ITS, contribue peut-être à la faiblesse de soutien du genre *Copaifera*.

Le genre *Tessmannia* n'est pas monophylétique dans l'analyse des données chloroplastiques en raison d'un manque de résolution mais les deux espèces séquencées pour les ITS sont

regroupées fortement dans les analyses des données nucléaires et celles des données chloroplastiques et nucléaires moléculaires.

Le genre *Baikiaea*, tout comme le genre *Tessmannia*, n'apparaît pas monophylétique selon les données chloroplastiques, mais ce jeu de données se révèle parfois incapable de différencier les genres. Pour les ITS, une seule espèce a été séquencée dans ce genre. Il n'est donc pas possible pour l'instant de juger du statut de *Baikiaea*.

Le genre *Detarium* est monophylétique dans l'analyse des données chloroplastiques mais sans soutien. Pour les ITS, une seule espèce a pu être séquencée dans ce genre.

L'analyse des ITS et celle des données moléculaire réduite au clade *Detarium* révèle des groupements intéressants même s'ils ne sont pas soutenus. Dans ces analyses, le clade *Detarium* se partage en deux clades, le premier contenant *Tessmannia* et *Baikiaea*, le deuxième contenant *Copaifera* avec *Sindoropsis* en groupe frère et *Sindora* en groupe frère de *Copaifera* / *Sindoropsis* puis *Detarium* à la base. Ces relations sont intéressantes par comparaison avec les groupements faits grâce à la morphologie. Léonard (1957) a déjà signalé des affinités entre certains des genres de ce clade : *Sindoropsis* avec *Copaifera* et *Sindora*, *Detarium* avec *Copaifera* ainsi que *Tessmannia* avec *Baikiaea*, ces deux derniers ayant la même structure florale. Banks (2003) signale la présence des ponts d'exine chez *Copaifera* et *Sindora* (chez une partie des espèces seulement) et de projections du même type mais incomplets chez *Pseudosindora* et *Sindoropsis*. Gasson *et al.* (2003) signalent aussi des canaux axiaux sécréteurs longs et organisés tangentiellement chez *Copaifera*, *Sindora*, *Pseudosindora* et *Detarium* (mais plus petits chez ce dernier).

## Conclusion

Comme il avait déjà été suggéré par Bruneau *et al.* (2000 et 2001), les groupes de Cowan et Polhill (1981) ne sont pas soutenus par les phylogénies moléculaires (Tableau 14).

Les clades les plus solides sont le clade *Prioria s. s.*, le clade *Eperua*, le clade *Hymenaea* et le clade *Detarium*. Le groupement de *Colophospermum* avec *Hardwickia* est aussi très solide de même que celui d'*Augouardia* et *Stemonocoleus* ainsi que le groupement *Daniellia* / *Brandzeia* et *Brandzeia* / *Neoapaloxylon* (le couple *Brandzeia* / *Neoapaloxylon* se trouve

Clades		Genres	Groupes de genres (Cowan et Polhill, 1981)
		<i>Schotia</i> <i>Goniorrhachis</i> <i>Barnebydendron</i>	<i>Cynometra</i> <i>Detarium</i> <i>Brownea</i>
Clade de <i>Daniellia</i>		<i>Daniellia</i> <i>Brandzeia</i> <i>Neoapaloxylon</i>	<i>Hymenostegia</i> <i>Crudia</i> <i>Id.</i>
Clade de <i>Prioria</i>	Clade de <i>Prioria s. s.</i>	<i>Prioria</i> <i>Gossweilerodendron</i> <i>Oxystigma</i> <i>Kingiodendron</i>	<i>Crudia</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i>
	Clade de <i>Hardwickia</i>	<i>Colophospermum</i> <i>Hardwickia</i>	<i>Id.</i> <i>Id.</i>
Clade de <i>Hymenaea</i>		<i>Hymenaea</i> <i>Peltogyne</i> <i>Guibourtia</i>	<i>Hymenaea</i> <i>Id.</i> <i>Crudia</i>
Clade d' <i>Eperua</i>	Clade d' <i>Eperua s. s.</i>	<i>Eperua</i> <i>Eurypetalum</i>	<i>Brownea</i> <i>Hymenostegia</i> <i>Crudia</i>
	Clade de <i>Stemonocoleus</i>	<i>Augouardia</i> <i>Stemonocoleus</i>	<i>Id.</i>
Clade de <i>Detarium</i>		<i>Detarium</i> <i>Copaifera</i> <i>Pseudosindora</i> <i>Sindoropsis</i> <i>Sindora</i> <i>Tessmannia</i> <i>Baikiaea</i>	<i>Detarium</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i> <i>Id.</i>
Clade de <i>Hylodendron</i>		<i>Hylodendron</i> <i>Gilletiodendron</i>	<i>Detarium</i> <i>Id.</i>

**Tableau 14** : Synthèse des résultats phylogénétiques obtenus par comparaison avec les groupes de genres de Cowan et Polhill (1981).

probablement en groupe frère de *Daniellia*). Les placements des petits groupes sont assez difficiles. Ainsi, le placement du couple *Colophospermum* / *Hardwickia* est problématique, peut-être pour des raisons méthodologiques (biais en G-C) et biologiques (hybridation). La position du couple *Augouardia* / *Stemonocoleus* n'est pas bien définie mais semble se trouver à proximité du clade *Eperua*. Les genres *Gilletiodendron* et *Hylodendron* semblent proches l'un de l'autre même s'ils sont en général peu soutenus. Et tous deux sont fréquemment à proximité du clade *Detarium*. Le placement de *Daniellia*, *Brandzeia* et *Neoapaloxylon* à la base des *Detarieae s. s.* (en groupe frère de toutes les autres) est possible mais manque de solidité. Les positions des différents grands clades entre eux sont aussi mal définies quel que soit le jeu de données, peut-être en raison d'une radiation rapide du groupe. Le clade des *Detarieae s. s.* manque de solidité et de définition. Les *Detarieae* résinifères sont mieux soutenues par rapport aux premiers travaux de Bruneau *et al.* (2000, 2001). Ce clade exclu les genres affins *Schotia*, *Goniorrhachis* et *Barnebydendron* dont les positions sont mal définies.

La plupart des genres tels que présentés par Cowan et Polhill (1981) semblent monophylétiques. Le genre *Pseudosindora* pourrait être inclus dans le genre *Copaifera*, se trouvant proche des *Copaifera* africains. Cependant, plus de données sont encore nécessaires pour le confirmer. Un des genres les moins bien soutenus est justement le genre *Copaifera* avec un manque de soutien entre le groupe des *Copaifera* africains et celui des *Copaifera* américains. Cependant, un effort de séquençage pour les ITS dans ce genre pourrait lui donner plus de soutien. Un autre genre peu soutenu est le genre *Guibourtia*, principalement à cause de l'espèce *G. ehie* qui n'est pas placée dans ce genre. Malheureusement, les séquences chloroplastiques ne sont peut-être pas assez efficaces et les données ITS encore incomplètes. De plus, ce dernier jeu de données semble présenter des problèmes de simplicité cryptique. Donc cette espèce ne doit pas être exclue du genre pour l'instant.

Par rapport aux premiers travaux sur les *Detarieae s. l.* (Bruneau *et al.*, 2000 et 2001), les relations sont en général plus solides et l'échantillonnage plus important. Quelques genres sont nouveaux : *Hardwickia* (solidement proche de *Colophospermum*), *Brandzeia* et *Neoapaloxylon* (proche l'un de l'autre et avec le genre *Daniellia*) et *Pseudosindora* (peut-être inclus dans le genre *Copaifera*). Les implications pour la classification doivent attendre le soutien de la morphologie.

Le gène *matK* en cours de séquençage (Bruneau *et al.*, 2004) semble donner des résultats très similaires à ceux obtenus avec les deux régions chloroplastiques présentées. L'échantillonnage est encore un peu incomplet mais la combinaison de ce gène chloroplastique codant avec l'intron du *trnL* et l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* devrait apporter encore plus de confiance aux hypothèses phylogénétiques futures.

Le gène nucléaire codant et simple copie *waxy* ("Granule-Bound Starch Synthase" ; Mason-Gamer *et al.*, 1998) est aussi une voie à explorer. Quelques séquences ont déjà été obtenues et il ne paraît pas poser de problèmes majeurs. Une redéfinition des amorces et un petit effort d'optimisation devraient être suffisants pour obtenir des séquences facilement alignables, en raison de la conservation des exons, et donc utilisables en phylogénie

La parcimonie rencontre des problèmes avec les ITS et soutient alors des relations en désaccord avec les résultats chloroplastiques et la morphologie. Les raisons pourraient être multiples et en particulier une évolution très rapide, pouvant être associée à des répétitions de motifs par glissement avec des différences de taux d'évolution selon les lignées et même les espèces. Les différentes compositions en bases sont aussi problématiques pour la parcimonie et les analyses bayésiennes, mais de façon moins prononcées dans ces dernières. La correction LogDet (Lockhart *et al.*, 1994) semble corriger certains biais en G-C, malgré ce qu'ont pu dire Phillips et Penny (2003), mais soutient des relations parfois étranges du point de vue des résultats chloroplastiques et morphologiques. Le codage RY (Phillips et Penny, 2003) est sans aucun doute complètement insensible aux variations de taux de G-C mais s'accompagne d'une perte d'information importante.

En ce qui concerne les séquences non fonctionnelles des ITS, le critère le plus efficace semble être la quantité de substitution dans le 5.8S. Le taux de G-C peut être un indice de départ mais il est plus facile à utiliser quand on dispose à la fois de séquences fonctionnelles et non fonctionnelles pour une même espèce.

## **CHAPITRE 2 : APPORT DE LA MORPHOLOGIE ET COMBINAISON AVEC LES DONNÉES MOLÉCULAIRES**

## Introduction

D'importantes controverses ont opposé les partisans des analyses moléculaires à ceux des analyses morphologiques. Si les avantages des caractères moléculaires ont été énoncés dans le premier chapitre, on ne doit pas perdre de vue l'utilité des caractères morphologiques. Tout d'abord, l'étude de ces derniers demande moins d'argent. D'autre part, les caractères morphologiques ne sont pas sujets au problème de paralogie. Un autre avantage des caractères morphologiques est la possibilité d'inclure des fossiles dans l'analyse, l'obtention d'ADN pour les taxa fossiles étant trop aléatoire pour que l'on puisse y compter. Mais même en cas de possibilité d'étude moléculaire, il serait dommage de négliger complètement les caractères morphologiques qui sont à la base de l'identification et des classifications.

Jusqu'à présent, les classifications des Detarieae restaient conflictuelles et aucun des auteurs n'avait analysé les caractères morphologiques de ce groupe d'un point de vue phylogénétique. Les classifications publiées se heurtent en général à deux problèmes : la délimitation des Detarieae par rapport aux Amherstieae (certaines acceptent une seule tribu, les Detarieae *s. l.* ; voir Tableau 15) et les affinités intergénériques. La création de groupes de genres reste problématique à cause de la grande variabilité morphologique des Detarieae *s. l.* (voir introduction).

Dans un texte intitulé "Why not employ molecular genetic markers ?" et qui aurait pu s'appeler plus exactement "Why still employ morphological characters ?", Avise (1994) remarque que les phylogénies moléculaires confortent les hypothèses basées sur la morphologie dans un grand nombre de cas. Cela ne semble pas être le cas chez les Detarieae *s. l.* car les groupes proposés par les classifications précédentes ne s'accordent pas avec les résultats des analyses moléculaires. Cela conduit à se poser la question de savoir si les données morphologiques sur lesquelles sont basées les classifications racontent une histoire évolutive différente de celle reconstruite par les données moléculaires. On peut se demander aussi au regard de la grande variabilité morphologique des Detarieae *s. l.* si la morphologie a retenu un signal phylogénétique de leur histoire évolutive. Ceci souligne donc l'intérêt d'une étude phylogénétique de la morphologie des Detarieae *s. l.* et, éventuellement, de la combinaison des données morphologiques et moléculaires pour avoir un résultat plus complet sur l'évolution du groupe.

<b>Auteur</b>	<b>Conception</b>
Bentham, 1840	Cynometreae et Amherstieae
Taubert, 1894	Cynometreae et Amherstieae
Harms, 1915	Remise en question de la séparation
Baker, 1926	Amherstieae <i>s. l.</i>
Dwyer, 1954	Amherstieae <i>s. l.</i> (incluant Sclerolobieae)
Léonard, 1957	Cynometreae et Amherstieae
Fasbender, 1959	Cynometreae et Amherstieae
Turner et Fearing, 1959	Cynometreae et Amherstieae
Melchior, 1964	Amherstieae <i>s. l.</i>
Hutchinson, 1964	Brachystegioideae (≈Amherstieae) plus cinq groupes
Knaap-Van Meeuwen, 1970	Cynometreae et Amherstieae
Heywood, 1971	Detarieae et Amherstieae
Cowan et Polhill, 1981	Detarieae et Amherstieae
Polhill, 1994	Detarieae <i>s. l.</i>
Breteler, 1995	Detarieae et Macrolobieae
Breteler et Wieringa, 1999	Detarieae et Macrolobieae

**Tableau 15 :** Évolution de la conception des limites entre les deux tribus Detarieae et Amherstieae.

Une controverse a opposé de nombreux auteurs sur la façon dont différents jeux de données doivent être traités pour obtenir une hypothèse phylogénétique. Les deux façons de combiner les données sont d'une part la combinaison des matrices afin de formuler une hypothèse sur l'ensemble des données ("total evidence" - Kluge, 1989) ou de combiner les différents arbres grâce à une méthode de consensus (Nelson, 1979). Kluge et Wolf (1993) ont avancé sept critiques contre cette méthode. Une des plus fondamentales concerne le fait que la méthode de consensus ne maximise pas la congruence entre les jeux de données. Barrett *et al.* (1991) estiment que la méthode de consensus est plus une méthode de comparaison qu'une méthode analytique et ne devrait pas être utilisée pour combiner des données.

Les résultats d'analyses phylogénétiques morphologiques seront comparés à ceux des analyses phylogénétiques moléculaires. Les deux sources d'informations seront combinées pour mieux répondre à nos questions sur l'évolution des Detarieae résinifères, leur monophylétisme et les relations entre genres. Enfin, ces résultats seront confrontés aux classifications. Les résultats de cette partie seront utilisés dans la troisième partie pour participer à l'étude biogéographique du groupe.

## **Matériel et Méthodes :**

### **Échantillonnage**

Au moins une espèce par genre a été échantillonnée pour chaque genre appartenant au clade des Detarieae *s. s.* et à celui de *Prioria* (Detarieae *s. l.* résinifères) tels que définis par nos analyses moléculaires. Au total, des spécimens représentant 90 espèces de 40 genres ont été observées, dont trois extra-groupes et neuf Macrolobieae.

### **Méthodes**

Une sélection de spécimens d'herbiers a été observée à la loupe binoculaire et lorsque cela était possible, une ou quelques fleurs (deux ou trois) ont été disséquées après réhydratation (à l'eau chaude en général, quelquefois à l'eau glycinée à 10%). Décrivant la morphologie végétative et florale, 76 caractères ont ainsi été définis et marqués pour chaque espèce. Seul le premier caractère qui a été observé par Herendeen (2000) et Herendeen *et al.* (2003b) est un caractère anatomique. De plus, 13 caractères ont été ajoutés sur la base de la littérature. Ces

caractères concernent la chimie, la palynologie, la blastogénie ainsi que les fruits et les graines.

Listes des caractères morphologiques pour les Detarieae (le CI et le RI avant pondérations successives sur l'analyse globale des 89 caractères sont indiqués pour chaque caractère) :

1 : Vaisseaux à perforations bordurées - "Vestured Pits" (cf. Herendeen, 2000 et Herendeen *et al.*, 2003b)

(CI=1 ; RI=1)

- Absents : 0
- Présents : 1

2 : Nombre de folioles par feuille

(CI=0,4 ; RI=0,87)

- Multiple : 0
- Deux, bifoliolée (ou unijuguée, une paire de folioles) : 1
- Une, unifoliolée : 2

Les caractères trois et quatre ont été considérés comme étant indépendants car des feuilles à foliolaison paripennée pouvaient aussi bien avoir des folioles à insertion opposée qu'alterne.

3 : Type de foliolaison

(CI=0,22 ; RI=0,65)

- Imparipennée : 0
- Paripennée : 1
- Variable (Les espèces dont les folioles sont insérées de façon alterne ont un nombre pair ou impair de folioles mais jamais de foliole terminale, la plus distale étant insérée sur le côté du rachis) : 2

4 : Insertion des folioles

(CI=0,12 ; RI=0,4)

- Opposée ou sub-opposée : 0
- Alterne : 1

- Variable (sur une même feuille on peut trouver les deux états précédents de façon régulière sur tous les individus) : 2

Les deux caractères suivants décrivent l'asymétrie des folioles.

5 : Nervure primaire

(CI=0,07 ; RI=0,64)

- Droite : 0
- Courbe : 1

6 : Position de la nervure primaire

(CI=0,25 ; RI=0,86)

- Centrale : 0
- Déportée vers la marge distale : 1
- Déportée vers la marge proximale : 2

7 : Rachis (et/ou pétiole) canaliculé sur le côté adaxial

(CI=0,06 ; RI=0,4)

- Absent : 0
- Présent : 1

8 : Rachis (et/ou pétiole) ailé entre les paires de folioles

(CI=0,33 ; RI=0,5)

- Absent : 0
- Présent : 1

9 : Forme des folioles

(CI=0,5 ; RI=0,83)

- Ovale, elliptique, obovale (plus large sur une section de la foliole seulement, et située respectivement sur la partie inférieure, centrale, ou supérieure) : 0
- Oblongue (plus large sur une portion de la foliole, centrée sur le milieu de celle-ci) :

1

10 : Base des folioles

(CI=0,19 ; RI=0,55)

- Aiguë : 0
- Obtuse à tronquée : 1
- Cordée : 2
- Oblique : 3

11 : Base des folioles

(CI=0,09 ; RI=0,76)

- Égale : 0
- Inégale (une des deux marges du limbe descend plus bas que l'autre sur le pétiole) : 1

12 : Apex des folioles émarginé ou rétu

(CI=0,09 ; RI=0,52)

- Absent : 0
- Présent : 1

13 : Apex des folioles mucroné

(CI=0,13 ; RI=0,68)

- Absent : 0
- Présent : 1

Les glandes (probablement des nectaires foliaires) présentent une bordure renflée avec un pore ou une dépression au centre.

14 : Glande apicale - La glande se situe sur la nervure primaire à l'apex de celle-ci ou à peine au dessous. Certaines espèces possèdent une sorte de renflement à l'apex de la nervure primaire qui ne possède pas de pore. Chez ces dernières, la glande apicale a donc été codée absente. Chez certaines autres espèces, la glande n'apparaît pas sur toutes les folioles mais a été codée présente.

(CI=0,33 ; RI=0,83)

- Absente : 0
- Présente : 1

15 : Glande marginale - La glande se situe sur la marge du limbe d'une foliole sur la partie inférieure, en général, de celui-ci.

(CI=0,13 ; RI=0,81)

- Absente : 0
- Présente : 1

16 : Glandes cratériformes (domaties – Herendeen *et al.*, 2003b) sur la moitié inférieure du limbe - Ce caractère doit être distingué des ponctuations translucides ("gland dots") car ces dernières ne présentent pas de bordure renflée et sont probablement des vésicules de résines. Les glandes cratériformes sont souvent situées sur des nervures secondaires ou de moindre importance. Leur position est en général constante ou peu variable chez une espèce donnée.

(CI=0,09 ; RI=0,73)

- Absentes : 0
- Présentes : 1

17 : Folioles pétiolulées

(CI=0,09 ; RI=0,55)

- Pétiolulées : 0
- Sessile à subsessile (pétiole de moins de 1 mm) : 1

18 : "Torsion" des pétiolules - L'impression de torsion est causée par une crête qui semble être la prolongation de la marge distale du limbe de la foliole. Cette crête part du côté distal du pétiolule (à l'apex de celui-ci) et rejoint le côté proximal du pétiolule (à la base de celui-ci).

(CI=0,1 ; RI=0,7)

- Absente : 0
- Présente : 1

19 : Forme des stipules

(CI=0,08 ; RI=0,5)

- Scarieuse : 0
- Foliacée (possédant plusieurs nervures apparentes) : 1
- Épineuse : 2

20 : Base des stipules

(CI=0,29 ; RI=0,62)

- Droite : 0
- Auriculée : 1
- Cordée : 2

21 : Insertion des stipules

(CI=0,33 ; RI=0,86)

- Latérale : 0
- Oblique (intrapétiole, insérés obliquement avec la marge proximale entre la base du pétiole et le bourgeon axillaire) : 1

22 : Stipules associés à une même feuille soudés à la base (la soudure est intrapétiole)

(CI=0,25 ; RI=0,73)

- Absent : 0
- Présent : 1

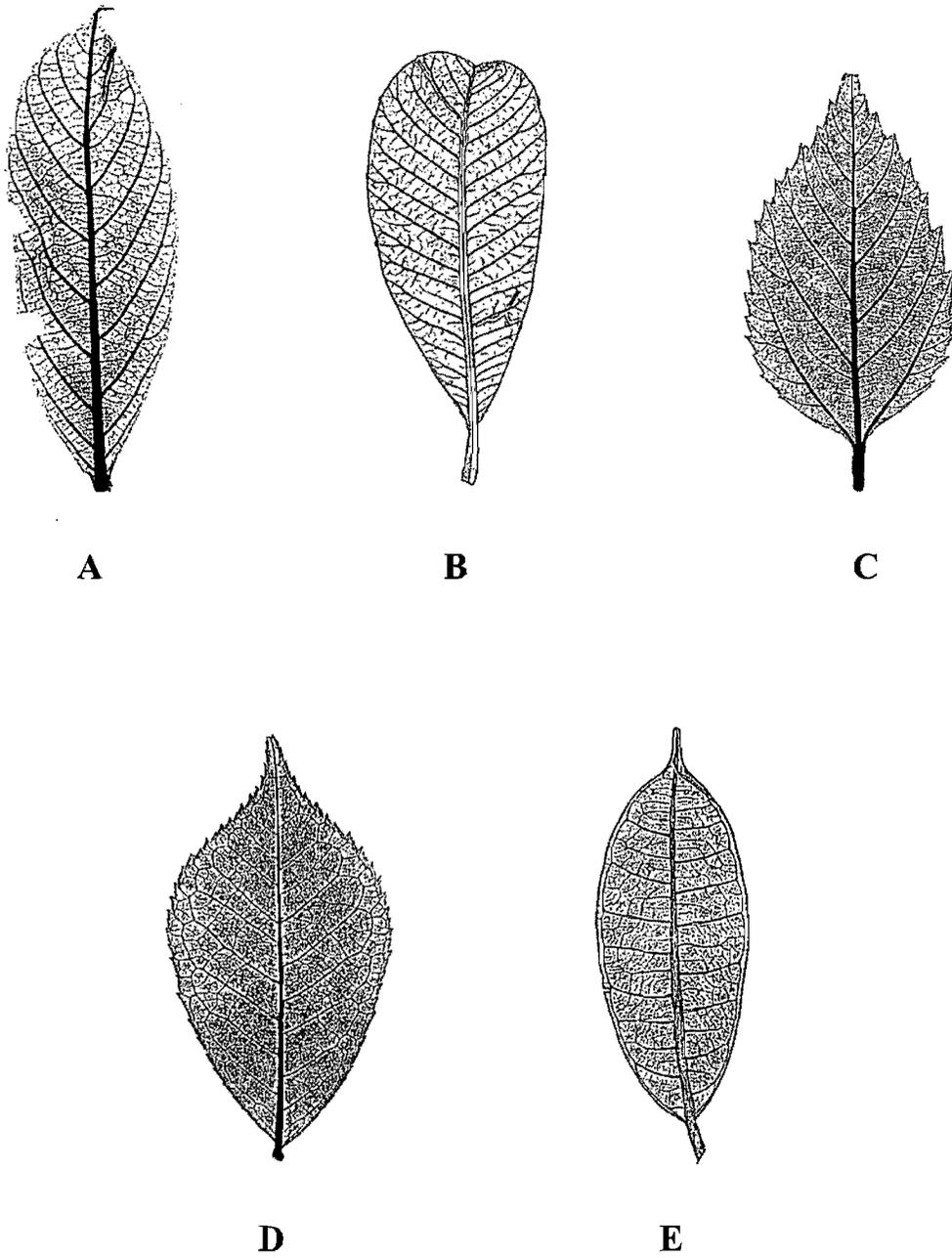
23 : Nervation secondaire (Figure 14) - Pour la description des différents états de la nervation secondaire on peut se référer au Manual of Leaf Architecture (Leaf Architecture Working Group, 1999).

(CI=0,25 ; RI=0,84)

- Brochidodrome : 0
- Semicraspédodrome : 1
- Nervure intramarginale : 2
- Cladodrome à craspédodrome : 3

24 : Nervure marginale

(CI=0,14 ; RI=0,82)



**Figure 14 :** Nervations secondaires de type A - brochidodrome ; B - cladodrome ; C - craspédodrome ; D - semicraspédodrome ; E - nervure intramarginale (Leaf Architecture Working Group, 1999).

- Absente : 0
- Présente : 1

25 : Nervation primaire

(CI=0,33 ; RI=0,5)

- Pennée : 0
- Actinodrome (il y a plusieurs nervures de même importance, et non une nervure primaire individualisée) : 1

26 : Nervure acrodrome - Nervure secondaire partant de la base de la nervure primaire, et qui, après avoir suivi une trajectoire ascendante, a une brusque inflexion vers la marge de la foliole.

(CI=0,14 ; RI=0,4)

- Absente : 0
- Présente : 1

27 : Nervure primaire atteignant l'apex

(CI=0,33 ; RI=0,78)

- Présente : 0
- Absente (se ramifie et se perd avant d'atteindre l'apex) : 1

28 : Trichomes sur le rachis et/ou le pétiole

(CI=0,09 ; RI=0,53)

- Absents : 0
- Droits : 1
- Uncinés (en forme de crochet) : 2

29: Trichomes sur le pédoncule et/ou les pédicelles

(CI=0,22 ; RI=0,41)

- Absents : 0
- Droits : 1
- Uncinés (en forme de crochet) : 2

30: Structure de l'inflorescence

(CI=1 ; RI=1)

- Indéterminée (racème, épis, panicule...) : 0
- Déterminée (cyme) : 1
- Fleurs solitaires : 2

31 : Structure de l'inflorescence

(CI=0,17 ; RI=0,58)

- Simple : 0
- Composée : 1

32 : Disposition des fleurs dans l'inflorescence

(CI=0,5 ; RI=0,96)

- Spiralée : 0
- Distique : 1

33 : Pédicelle

(CI=0,14 ; RI=0,68)

- Présent : 0
- Absent (fleurs sessiles) : 1

34: Pédicelle articulé sur sa longueur – Le pédicelle présente une zone plus fragile vers la moitié du pédicelle. Les fleurs tombent en laissant une partie du pédicelle toujours de même importance sur le pédoncule.

(CI=0,33 ; RI=0,33)

- Absent : 0
- Présent : 1

35 : Bractéoles

(CI=0,08 ; RI=0,63)

- Caduques : 0
- Persistantes (présentes au moins à l'anthèse) : 1

36 : Bractéoles renfermant le bouton floral de façon tardive (juste avant l'anthèse)

(CI=0,33 ; RI=0,78)

- Absentes : 0
- Présentes : 1

37 : Préfloraison des bractéoles

(CI=0,23 ; RI=0,62)

- Distantes : 0
- Valvaires : 1
- Imbriquées : 2
- Surfaces abaxiales se faisant face : 3

38 : Position des bractéoles sur le pédicelle (sur les fleurs à l'anthèse ou le bouton âgé)

(CI=0,1 ; RI=0,64)

- Basse jusqu'au milieu du pédicelle : 0
- Haute (insertion juste sous le calice ou la base de l'hypanthium) : 1

39 : Bractéoles soudées ou libres

(CI=1 ; RI=1)

- Libres : 0
- Soudées (au moins à la base) : 1

40 : Fleur ayant subi une rotation, torsion du pédicelle

(CI=0,5 ; RI=0,5)

- Absente : 0
- Présente : 1

41 : Sexualité – Toutes les espèces observées pour cette étude ont des fleurs toutes hermaphrodites sauf les espèces du genre *Kingiodendron*. Breteler (1999) a considéré les espèces du genre *Kingiodendron* comme ayant des fleurs staminées ou hermaphrodites (sur le même individu). Mais Verdcourt (1979) avait considéré que *Kingiodendron pinnatum* possédait des fleurs fonctionnellement unisexuées (mâles ou femelles). D'après mes

observations, certains individus ont des fleurs staminées uniquement (fleurs mâles) et d'autres possèdent des fleurs ayant un ovaire développé et des étamines. Les étamines ne semblaient pas déhiscentes et sont peut-être stériles. Ces fleurs sont apparemment bisexuées mais pourraient être fonctionnellement pistillées. Grâce à l'observation de différents spécimens (provenant de collecteurs différents) du même individu (jardin botanique) il apparaît que des individus portent toujours soit des fleurs mâles, soit des fleurs apparemment bisexuées. Cependant, le nombre de fleurs et de spécimens observés n'a peut-être pas été suffisant. Le genre *Kingiodendron* étant le seul genre de notre étude dans ce cas, il n'est pas nécessaire d'élucider le problème des fleurs hermaphrodites ou femelles. Breteler (1999) signale aussi *Eurypetalum tessmannii* mais nous n'avons pas observé cette particularité sur cette espèce. Ce caractère a donc été codé de la manière suivante :

(CI=1 ; RI=1)

- Parfaite (fleurs toutes hermaphrodites) : 0
- Présence de fleurs staminées : 1

42 : Hypanthium

(CI=0,1 ; RI=0,79)

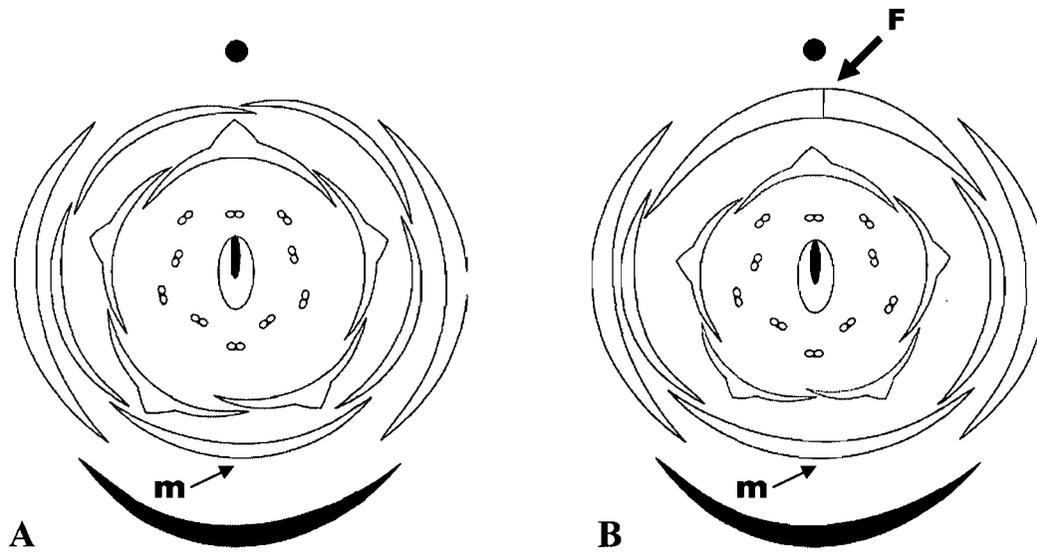
- Absent : 0
- Présent : 1

43 : Forme de l'hypanthium

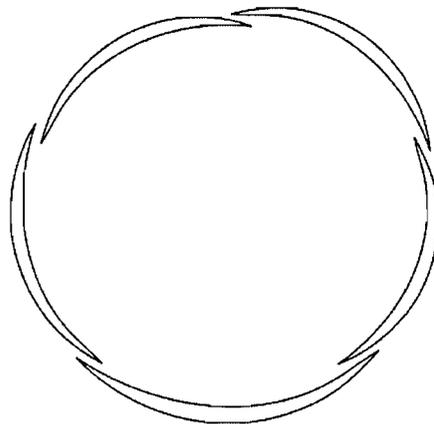
(CI=0,11 ; RI=0,5)

- Cupuliforme (court) : 0
- Tubulaire (long) : 1

Tucker (2000 a, b et c, 2001 a et b, 2002 a et b, et 2003) a réalisé des études ontogénétiques sur *Sindora*, *Schotia* et d'autres espèces d'Amherstieae démontrant que cinq sépales étaient initiés et que les deux sépales latéraux adaxiaux fusionnaient par la suite. Chez ces espèces, la présence de quatre sépales apparents résulterait de cette fusion. Mais plusieurs arguments permettent d'étendre cette interprétation du sépale médian adaxial comme une fusion de deux sépales chez les Detarieae *s. l.* Le premier argument est la présence, chez certaines espèces de



**Figure 15** : Diagrammes floraux de *Detarieae s. l.* A - sans fusion des sépales adaxiaux ; B - avec fusion des sépales adaxiaux. Le m indique le sépale médian et le F indique l'emplacement de la fusion.



**Figure 16** : Diagramme d'une préfloraison quinconciale, deux pièces sont entièrement recouvertes et deux pièces sont entièrement recouvrantes, la dernière est recouverte - recouvrante.

Macrolobieae, d'un sépale médian adaxial bilobé ou bifurqué au sommet (indice possible d'une fusion incomplète). Le deuxième argument est que la position du sépale soupçonné de fusion est toujours la même. En effet, chez les Caesalpinioideae, le sépale médian est abaxial mais les Detarieae *s. l.* lorsqu'elles ont quatre sépales possèdent deux sépales médians (un en position adaxiale et l'autre en position abaxiale ; Figure 15). En faisant donc une hypothèse d'homologie structurale à partir de la position, le pétale médian abaxial serait donc l'homologue du vexillum alors que le pétale médian adaxial occupe la position des sépales latéraux. Les caractères 44 et 45 ont donc été codés en fonction de cette hypothèse. Pour les espèces dont l'ontogénie florale est inconnue, la fusion a été inférée lorsque la préfloraison du calice correspondait exactement à celle des espèces dont la fusion est connue.

44 : Nombre de sépales à l'initiation

(CI=0,75 ; RI=0)

- Cinq : 0
- Quatre : 1
- Trois : 2
- Deux : 3
- Un : 4

45 : Fusion des deux sépales latéraux adaxiaux

(CI=0,25 ; RI=0,75)

- Absente : 0
- Présente : 1

46 : Soudure des sépales

(CI=1 ; RI=1)

- Libres depuis la base de l'hypanthium : 0
- Soudés au moins à la base en excluant l'hypanthium : 1

47 : Préfloraison du calice

(CI=1 ; RI=1)

- Quinconciale (Figure 16) : 0
- Valvaire : 1
- Distante : 2

48 : Épaisseur des sépales

(CI=0,29 ; RI=0,91)

- Uniforme : 0
- Bordures étroites amincies et repliées (le sépale recouvert présente un repli suivi d'une bordure mince et de texture différente, la bordure du sépale recouvrant vient s'imbriquer dans le repli du sépale qu'il recouvre) : 1
- Larges bordures amincies mais jamais repliées : 2

49 : Base du calice portant une gibbosité sur un côté seulement (asymétrique)

(CI=0,5 ; RI=0,91)

- Absente : 0
- Présente : 1

50 : Surface externe des sépales à poils simples

(CI=0,07 ; RI=0,59)

- Absente : 0
- Présente : 1

51 : Surface interne des sépales à poils simples (ou soies)

(CI=0,14 ; RI=0,85)

- Absente : 0
- Présente : 1

52 : Nombre de pétales à l'anthèse - Incluant les pétales vestigiaux

(CI=0,3 ; RI=0,84)

- Cinq : 0
- Quatre : 1
- Trois : 2

- Deux : 3
- Un : 4
- Absents : 5
- Variable : 6

53 : Différenciation de la lame du pétale médian : le pétale médian est considéré comme étant différencié lorsque celui-ci est de taille différente (plus grand ou plus petit que les autres pétales incluant les vestigiaux)

(CI=0,18 ; RI=0,65)

- Uniforme : 0
- Médian plus grand que les autres (étendard) : 1
- Médian plus petit que les autres : 2

54 : Différenciation des pétales latéraux (même commentaire que plus haut)

(CI=0,22 ; RI=0,5)

- Uniforme (soit tous vestigiaux, soit tous développés) : 0
- Les deux abaxiaux plus petits que les deux adaxiaux (ou vestigiaux) : 1

55 : Préfloraison de la corolle dans le bouton tardif

(CI=0,2 ; RI=0,56)

- Imbriquée ascendante : 0
- Imbriquée descendante : 1
- Valvaire : 2
- Tordue : 3
- Imbriquée ascendante mais le pétale médian adaxial étant recouvert - recouvrant : 4

56 : Pétale avec onglet

(CI=0,29 ; RI=0,67)

- Absent : 0
- Pétale médian seulement : 1
- Quatre latéraux seulement : 2
- Tous : 3

57 : Type d'androcée (nombre de parties incluant les staminodes) : pour éviter de multiplier le nombre d'états, le nombre d'étamines n'a pas été utilisé mais plutôt divisé en quatre types

(CI=0,4 ; RI=0,25)

- Diplostémone : 0
- Haplostémone : 1
- Moins que haplostémone : 2
- Plus que diplostémone : 3

58 : Staminodes (dans les fleurs mâles ou hermaphrodites)

(CI=0,2 ; RI=0,56)

- Absents : 0
- Présents : 1

59 : Soudure des filets des étamines

(CI=0,29 ; RI=0,81)

- Tube (monadelphie, toutes soudées) : 0
- Gaine (fendue sur un côté) : 1
- Diadelphie, plusieurs genres chez les Detarieae *s. l.* ont neuf étamines soudées et une libre sur le côté adaxial : 2
- Toutes libres : 3

60 : Longueur des filets relativement aux pièces du périanthe à l'anthèse

(CI=0,2 ; RI=0,43)

- Plus courts ou égaux : 0
- Plus longs : 1

61 : Filets portant des poils simples

(CI=0,13 ; RI=0,8)

- Absents : 0
- Présents : 1

62 : Fixation des anthères

(CI=0,5 ; RI=0)

- Basifixe : 0
- Médifixe (dorsifixe dans la littérature anglophone) : 1

63 : Taille des anthères fertiles - À l'exclusion des staminodes

(CI=1 ; RI=1)

- Uniforme : 0
- Dimorphe ou hétéromorphe : 1

64 : Anthère portant des poils

(CI=0,5 ; RI=0)

- Absents : 0
- Présents : 1

65 : Base des anthères sagittée

(CI=0,07 ; RI=0,61)

- Absente : 0
- Présente : 1

66 : Orientation de la déhiscence des anthères

(CI=0,14 ; RI=0,7)

- Introrse : 0
- Latrorse : 1
- Extrorse : 2

67 : Prolongation du connectif

(CI=0,5 ; RI=0,67)

- Absente : 0
- Prolongation distale : 1
- Prolongation proximale : 2

68 : Forme de l'anthère

(CI=0,13 ; RI=0,68)

- Carrée : 0
- Rectangulaire : 1

69 : Paroi de l'ovaire possédant des poils simples

(CI=0,1 ; RI=0,57)

- Absents : 0
- Présents : 1

Ce caractère devra sans doute être détaillé, la pilosité variant de pubescent (poils très courts et denses comme les différentes espèces de *Baikiaea*) à couvert de soies (poils épais et longs comme *Sindora* et un grand nombre d'espèces de *Detarieae s. l.*).

70 : Ovaire stipité

(CI=0,14 ; RI=0,73)

- Stipe absent (ovaire sessile) : 0
- Stipe présent et central : 1
- Stipe présent et soudé sur le côté adaxial du réceptacle ou de l'hypanthium : 2

71 : Style

(CI=0,17 ; RI=0,44)

- Long et mince (plus long ou aussi long que l'ovaire) : 0
- Court et épais (clairement plus court que l'ovaire à l'anthèse) : 1
- Absent (stigmate sessile) : 2
- Court mais mince : 3

72 : Style à l'anthèse

(CI=1 ; RI=1)

- Courbé, enroulé ou genouillé du côté abaxial : 0
- Courbé, enroulé ou genouillé du côté adaxial : 1

73 : Style canaliculé sur le côté adaxial

(CI=0,05 ; RI=0,52)

- Absent : 0
- Présent : 1

74 : Forme du stigmate

(CI=1 ; RI=1)

- Tronqué (stigmate non papilleux) : 0
- Pelté (discoïde) : 1
- Cratériforme : 2
- Tubulaire : 3
- Infundibuliforme (en entonnoir) : 4
- Capité (les espèces qui ont été codées comme capité ont un stigmate plus ou moins renflé mais toujours papilleux) : 5
- Effilé ou atténué : 6

75 : Nombre d'ovules – le cas général seulement est pris en compte, les anomalies telles que un ovaire portant un ovule au lieu de deux (et inversement) sont ignorées.

(CI=0,15 ; RI=0,74)

- Un : 0
- Deux : 1
- Nombreux : 2

76 : Aile sur le fruit

(CI=0,38 ; RI=0,44)

- Absente : 0
- Aile placentaire vascularisée : 1
- Aile placentaire non vascularisée : 2
- Aile vascularisée sur les deux bords : 3
- Aile distale : 4
- Aile proximale : 5

Les caractères suivants ont été codés d'après la littérature. Les espèces choisies ne correspondant pas toujours entre les diverses études, nous avons considéré que tant qu'aucune

variation n'était observée dans un genre, les espèces d'un même genre présentaient le même état de caractère. En cas d'incertitude (présence de variation dans le genre ou genre non cité) les états de caractères pour les espèces non observées ont été remplacés par des points d'interrogations.

77 : Accumulation d'amyloïdes dans la graine (Kooiman, 1960)

(CI=1 ; RI=1)

- Absente : 0
- Présente : 1

78 : Présence de "Zwischenkörper" : réaction du pollen positive au bleu Alcien (Banks, 2003). Les "Zwischenkörper" sont des structures pectiques particulières associées avec le pore du pollen.

(CI=1 ; RI=1)

- Absent : 0
- Présent : 1

79 : Projections d'exine (ponts) au dessus du centre des pores du pollen (Banks et Klitgaard, 2000 ; Banks, 2003 ; Banks *et al.*, 2003)

(CI=0,2 ; RI=0,79)

- Absents : 0
- Présents : 1

80 : Pores saillants (Banks et Klitgaard, 2000 ; Banks, 2003 ; Banks *et al.*, 2003)

(CI=1 ; RI=1)

- Absents : 0
- Présents : 1

81 : Pollen (Banks et Klitgaard, 2000 ; Banks, 2003 ; Banks *et al.*, 2003)

(CI=1 ; RI=1)

- Triporé ou tricolpé : 0
- Pantoporé : 1

82 : Canaux axiaux dans le bois : canaux sécréteurs de résine ou de gomme (Gasson *et al.*, 2003)

(CI=0,3 ; RI=0,86)

- Absents : 0
- Diffus : 1
- Organisés de façon tangentielle : 2
- Traumatiques : 3

83 : Germination (Léonard, 1957 et 1994 ; Watson et Dallwitz, 1993)

(CI=1 ; RI=1)

- Épigée : 0
- Hypogée : 1

84 : Collet pourvus d'appendices (Léonard, 1957 et 1994)

(CI=0,33 ; RI=0,89)

- Absent : 0
- Présent : 1

85 : Cotylédons (Léonard, 1957 et 1994)

(CI=1 ; RI=1)

- Épanouis au niveau du sol : 0
- Épanouis au dessus du sol : 1
- Enfermés dans la graine au sol : 2

86 : Deux premières feuilles (Léonard, 1957 et 1994)

(CI=0,14 ; RI=0,54)

- Alternes : 0
- Opposées : 1

87 : Fruit (Gunn, 1991)

(CI=0,4 ; RI=0,86)

- Indéhiscant : 0

- Déhiscent sur la suture ventrale et dorsalement (deux valves) : 1
- Déhiscent avec enroulement des valves : 2
- Déhiscent à l'apex seulement : 3
- Déhiscent sur la suture ventrale seulement : 4

88 : Endocarpe (Gunn, 1991)

(CI=1 ; RI=1)

- Fin : 0
- Charnu : 1

89 : Arille (Léonard, 1957 et Gunn, 1991)

(CI=0,14 ; RI=0,8)

- Absente : 0
- Présente : 1

## Analyses

La matrice obtenue (Annexe 14) a été analysée grâce au logiciel PAUP version 4.0b10. Tous les caractères ont été considérés comme non-ordonnés et non-orientés. Plusieurs types d'analyses ont été réalisés. Les treize derniers caractères n'ayant pas été vérifiés par des observations mais découlant de la littérature (avec pour conséquence une certaine extrapolation) des analyses excluant ces caractères ont été réalisées. Dans le but de compenser une certaine homoplasie des caractères (surtout végétatifs mais aussi floraux en raison de la très grande variabilité florale), des analyses avec pondérations successives ("successive weighting" - Carpenter, 1988) en fonction de l'indice de cohérence corrigé ("rescaled consistency index" –  $RC=CI \times RI$ ) ont été faites pour les deux types d'analyses (avec 76 ou 89 caractères).

Les analyses en parcimonie sans pondération ont été réalisées de la façon suivante. Une première recherche heuristique a été lancée comprenant 1000 réplifications avec une addition aléatoire des taxa. Seulement cinquante arbres ont été conservés par réplification. Nous avons utilisé les options "mulpars" et "steepest descent" et choisi de faire des "Tree Bisection Reconnection" (TBR) sur les arbres les plus parcimonieux. Les arbres les plus parcimonieux

obtenus après cette première analyse ont ensuite été utilisés comme arbres de départ d'une deuxième recherche heuristique, effectuée sans limite du nombre d'arbres. Les analyses avec pondérations successives ont été réalisées sensiblement de la même façon mais sans limite sur le nombre d'arbres conservés par réplication. Cinq cycles de pondérations ont été nécessaires pour que les valeurs des indices (CI, RI, RC) et les topologies se stabilisent.

Des tests d'homogénéité (test ILD ou "partition homogeneity test" tel qu'il est inclus dans PAUP) ont été réalisés afin de déterminer si les différents jeux de données révélaient la même histoire évolutive. Le seuil de signification a été placé à 0,01 et non à 0,05 qui serait déjà assez conservatif d'après les résultats de Cunningham (1997) qui a montré que le seuil de combinabilité devrait se trouver entre 0,01 et 0,001.

Les arguments présentés par Luckow et Bruneau (1997) en faveur de l'inclusion des caractères écologiques peuvent être appliqués à la combinaison des caractères morphologiques avec les autres sources de données. Afin de bénéficier de toute l'information possible pour la reconstruction phylogénétique, des analyses combinées (moléculaires / morphologiques) ont été réalisées.

Le soutien des branches a été évalué en utilisant la méthode de Bremer (1988). Le logiciel Autodecay 4.0.2 (Eriksson, 1999) permet de calculer les indices de Bremer ou "decay indices". Pour les analyses avec pondérations successives, les indices de Bremer ont été corrigés suivant les conseils de l'auteur (Bremer, 1994).

Pour chaque arbre présenté, différentes données sont présentées : la longueur de l'arbre incluant les autapomorphies (L), l'indice de cohérence excluant les autapomorphies (CI') et l'indice de rétention (RI, qui est identique avec ou sans les autapomorphies).

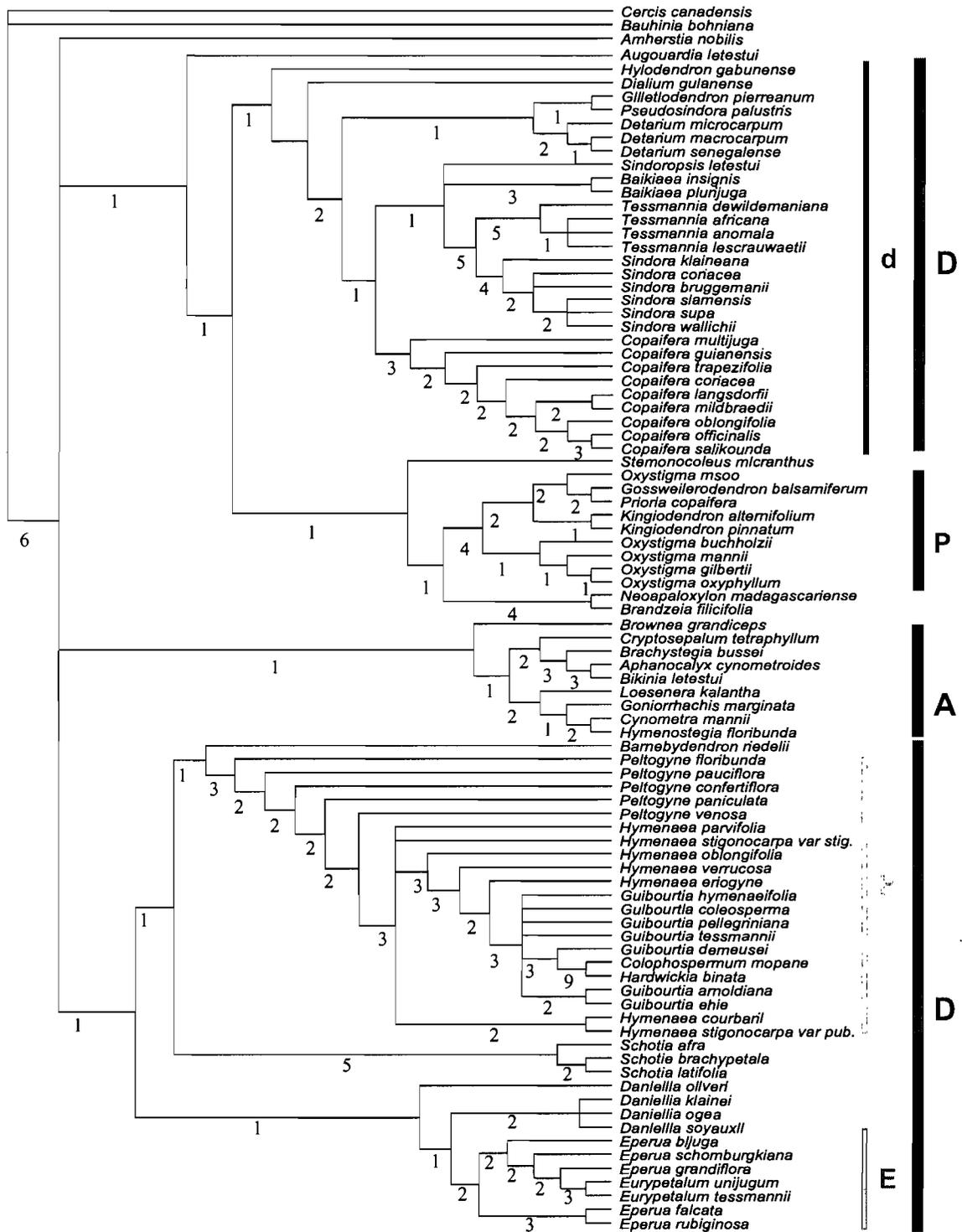
## Résultats

### Performances des analyses

Les analyses en parcimonie de 76 caractères observés avec des poids égaux pour tous les caractères ont donné 2 154 arbres (consensus strict, Figure 17 ; L=595 ; CI'=0,183 ; RI=0,671) et celles des 89 caractères avec des poids égaux ont donné 10 000 arbres (maximum retenu ; consensus strict, Figure 18 ; L=653 ; CI'=0,196 ; RI=0,694). Les CI très faibles indiquent un

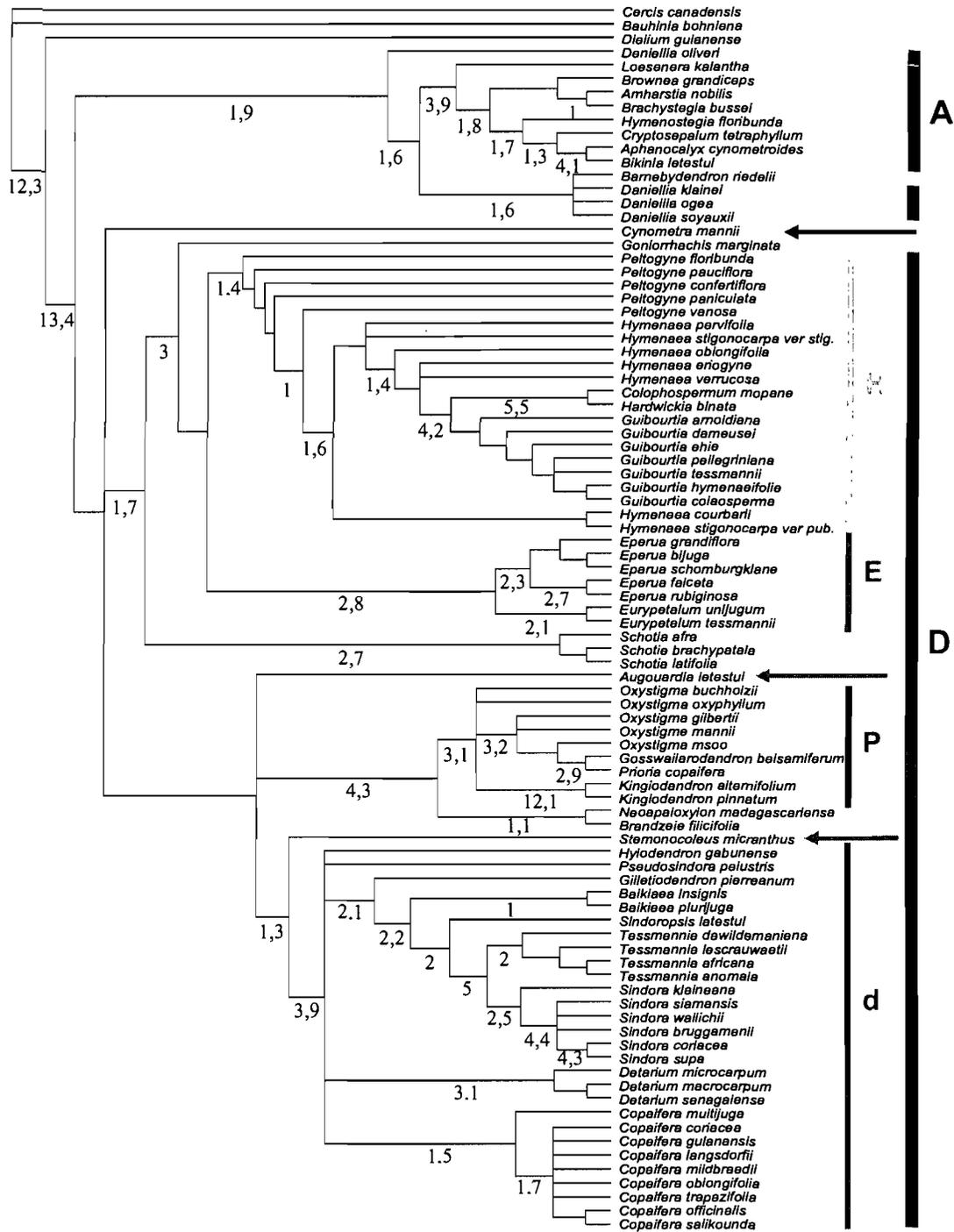
grand degré d'homoplasie alors que les RI sont relativement bons. Cela découle du fait que de nombreux caractères tout en étant homoplastiques apportent de l'information phylogénétique (beaucoup sont des synapomorphies locales par exemple). Ce fort degré d'homoplasie est le reflet de la grande variabilité morphologique existant dans la tribu des Detarieae *s. l.* Les résultats des analyses en pondération équivalente ne sont pas très satisfaisants. En effet, dans l'analyse des 76 caractères, l'extra-groupe *Dialium* se retrouve dans notre groupe d'étude. Il n'est pas vraiment réaliste d'envisager l'inclusion du genre *Dialium* dans les Detarieae *s. l.*, car ni les analyses moléculaires, ni les études traditionnelles en morphologie n'appuient ce résultat qui semble plus un artefact de nos analyses qu'un signe de lien phylogénétique solide. Les fleurs du genre *Dialium* sont petites et réduites (sans pétales et seulement deux étamines) et les feuilles sont multifoliolées. Les fleurs de *Cercis* et *Bauhinia* sont en revanche complètes et les feuilles unifoliolées. Les Detarieae *s. l.* ont une tendance à l'apétalie et des feuilles multifoliolées. Même si les fleurs apétales et les feuilles multifoliolées se rencontrent à l'extérieur des Detarieae *s. l.* dans les Caesalpinioideae, l'échantillonnage restreint dans les extra-groupes ne permet pas de le mettre en évidence. Ainsi, *Dialium* tend à se retrouver dans notre groupe (ce qui ne serait peut-être pas le cas avec plus de caractères morphologiques). Avec l'ajout des caractères polliniques, anatomiques et blastogéniques, cette relation n'est pas soutenue et en dehors de quelques grands clades, les relations dans notre groupe d'étude sont peu résolues. La pondération successive permet de retrouver une bonne résolution lorsque l'homoplasie dans un jeu de données est forte.

Après cinq cycles de pondération, les indices (CI' et RI) et la topologie des arbres se sont stabilisés pour les deux types d'analyses (avec 76 caractères ou 89 caractères). Ainsi, pour les analyses des 76 caractères, 134 arbres ont été obtenus (consensus strict, Figure 19 ; L=617 ; CI'=0,405 ; RI=0,816) alors que pour les analyses des 89 caractères, 245 arbres ont été obtenus (consensus strict, Figure 20 ; L=667 ; CI'= 0,438 ; RI=0,848). Une des principales différences entre les analyses à 76 et à 89 caractères (avec pondérations successives) est la position du couple *Colophospermum / Hardwickia* qui est en groupe frère du genre *Guibourtia* dans les analyses à 76 caractères (Figure 19) et non résolu par rapport au couple *Neoapaloxylon / vascularisée* et au clade *Prioria* dans les analyses à 89 caractères (Figure 20). Une autre différence réside dans la position du clade *Prioria*, qui se place en position non résolue par rapport au clade *Detarium* et au genre *Augouardia* dans les analyses des 76

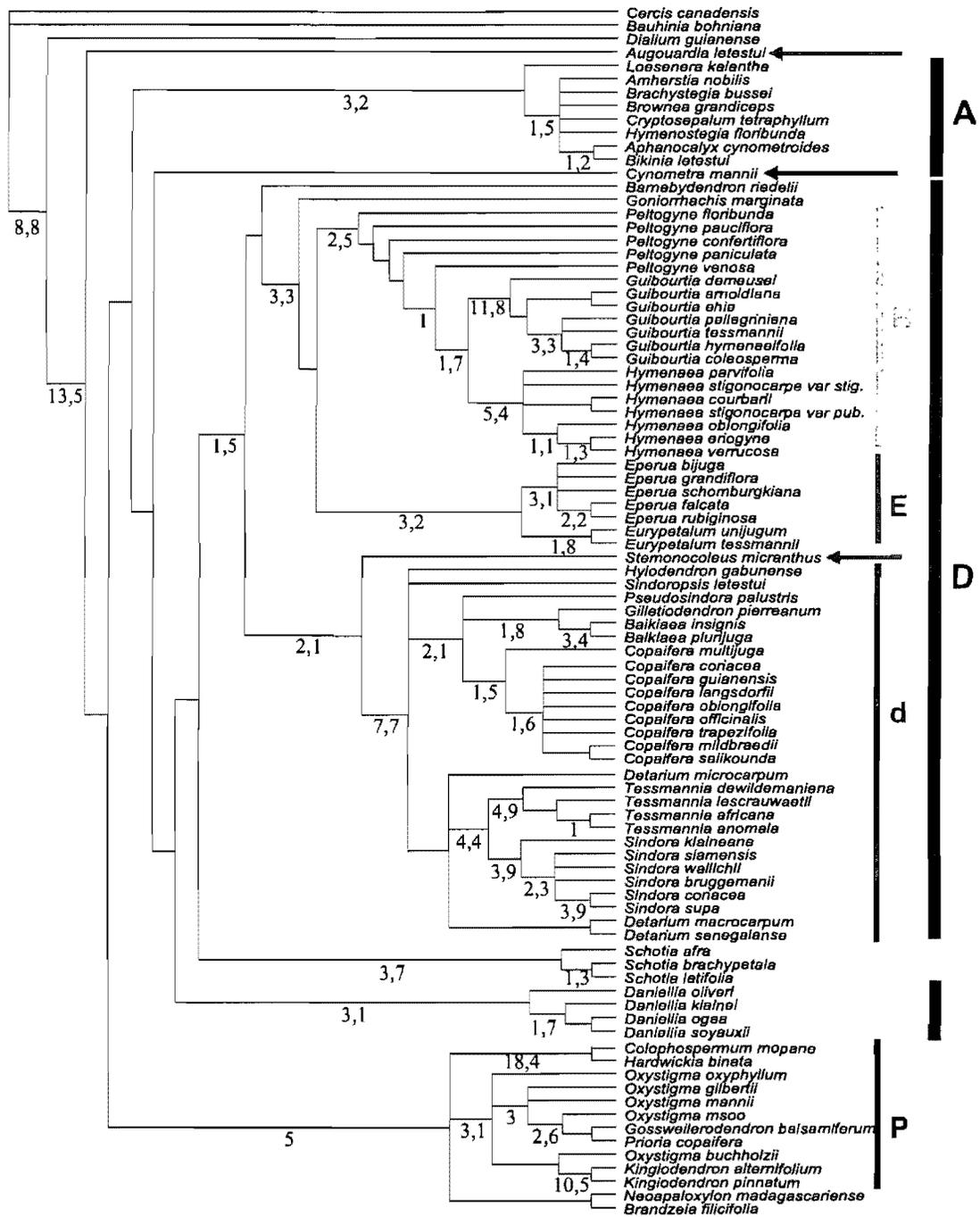


**Figure 17** : Consensus strict des 2 154 arbres également parcimonieux par analyse en poids équivalents des 76 caractères (L=595 ; CI'=0,183 ; RI=0,671). Les indices de Bremer sont indiqués au-dessous des branches. A = clade Amherstieae ; D = Detarieae s. s. ; P = clade *Prioria* ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*.





**Figure 19 :** Consensus strict des 134 arbres également parcimonieux par analyse avec pondérations successives des 76 caractères (L=616 ; CI'=0,405 ; RI=0,848). Les indices de Bremer sont indiqués au-dessous des branches. A = clade Amherstieae ; D = Detarieae s. s. ; P = clade *Prioria* ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*. Les flèches indiquent des espèces qui sont dans une position différente dans les arbres moléculaires (la couleur indique leur clade d'origine).

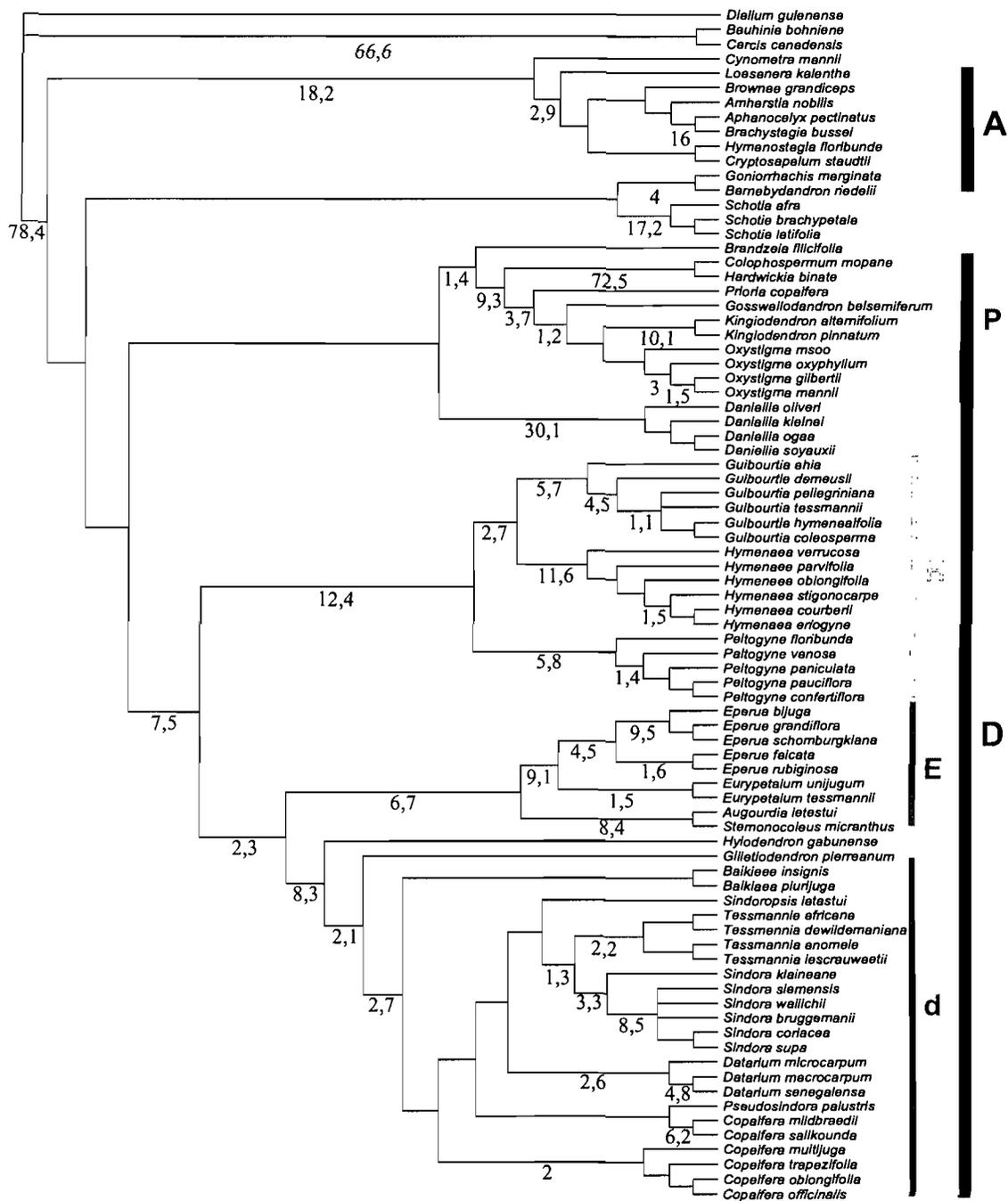


**Figure 20 :** Consensus strict des 667 arbres également parcimonieux par analyse avec pondérations successives des 89 caractères (L=667 ; CI'=0,438 ; RI=0,848). Les indices de Bremer sont indiqués au-dessous des branches. Les clades obtenus d'après les données moléculaires sont figurés en couleur : A = clade Amherstieae ; D = Detarieae s. s. ; P = clade *Prioria* ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*. Les flèches indiquent des espèces qui sont dans une position différente dans les arbres moléculaires (la couleur indique leur clade d'origine).

caractères (Figure 19) et à la base du clade des Detarieae *s. l.* (ainsi que le genre *Augouardia*) dans les analyses des 89 caractères (Figure 20). Le résultat du test d'homogénéité des partitions entre les données chloroplastiques et la morphologie n'était pas significatif ( $p=0,58$ ), les deux jeux de données racontent la même histoire évolutive. Les analyses combinées des données chloroplastiques avec la morphologie en poids égalitaire ont donné 1440 arbres (consensus strict Figure 21 ;  $L=1703$ ,  $CI'=0,375$ ). Les données morphologiques sont représentées par un nombre de caractères environ deux fois inférieur à celui de chaque région chloroplastique. Quelques analyses ont donc été réalisées en accordant deux fois plus de poids aux caractères morphologiques qu'aux caractères chloroplastiques afin de mieux apprécier l'information contenue dans les données morphologiques. Les analyses combinées de ces données en imposant un poids double aux caractères morphologiques ont donné 24 arbres également parcimonieux (consensus strict Annexe 15 ;  $L=2364$ ,  $CI'=0,313$ ,  $RI=0,709$ ). Étant donné le fort degré d'homoplasie des données morphologiques des analyses en pondérations successives ont aussi été réalisées. Les analyses de ces mêmes données en pondérations successives (toujours avec un poids double pour les caractères morphologiques) ont donné 10 arbres également parcimonieux (consensus strict Figure 22 ;  $L=1707$ ,  $CI'=0,374$ ,  $RI=0,733$ , ces valeurs sont obtenues en remettant les poids égalitaires).

Le résultat du test d'homogénéité des partitions a révélé une incongruence entre les trois jeux de données ( $p=0,001$ ) et surtout entre l'ensemble des caractères moléculaires et les caractères morphologiques ( $p=0,001$ ). Les ITS sont vraisemblablement responsables de cette incongruence. Le test a été réalisé plusieurs fois en excluant alternativement des groupes d'espèces susceptibles d'être le siège de l'incongruence mais les résultats se sont révélés presque tous identiques au test général (sauf en excluant le clade *Detarium* mais le résultat indiquait toujours une incongruence,  $p=0,005$ ). Les indices de Bremer partitionnés indiquent que 72,5% des nœuds des arbres combinés sont soutenus aussi bien par les données moléculaires que par les données morphologiques ce qui est supérieur aux pourcentages obtenus par les analyses combinées considérées comme sans incongruences significatives par Baker *et al.* (1998). Les nœuds qui ne sont soutenus que par un jeu de données sont localisés dans le clade *Detarium* et dans les relations entre les genres *Schotia*, *Barnebydendron* et *Goniorrhachis* ainsi que leur positionnement dans l'arbre. Le pourcentage de participation de chaque jeu, en revanche n'est pas équilibré (77,1 % et 22,9 % respectivement pour les données





**Figure 22** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). A = clade Amherstieae ; D = Detarieae s. s. ; P = clade *Prioria* ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*.

moléculaires et morphologiques). Les deux jeux de données ne participent donc pas de façon équivalente au soutien des branches de l'arbre combiné.

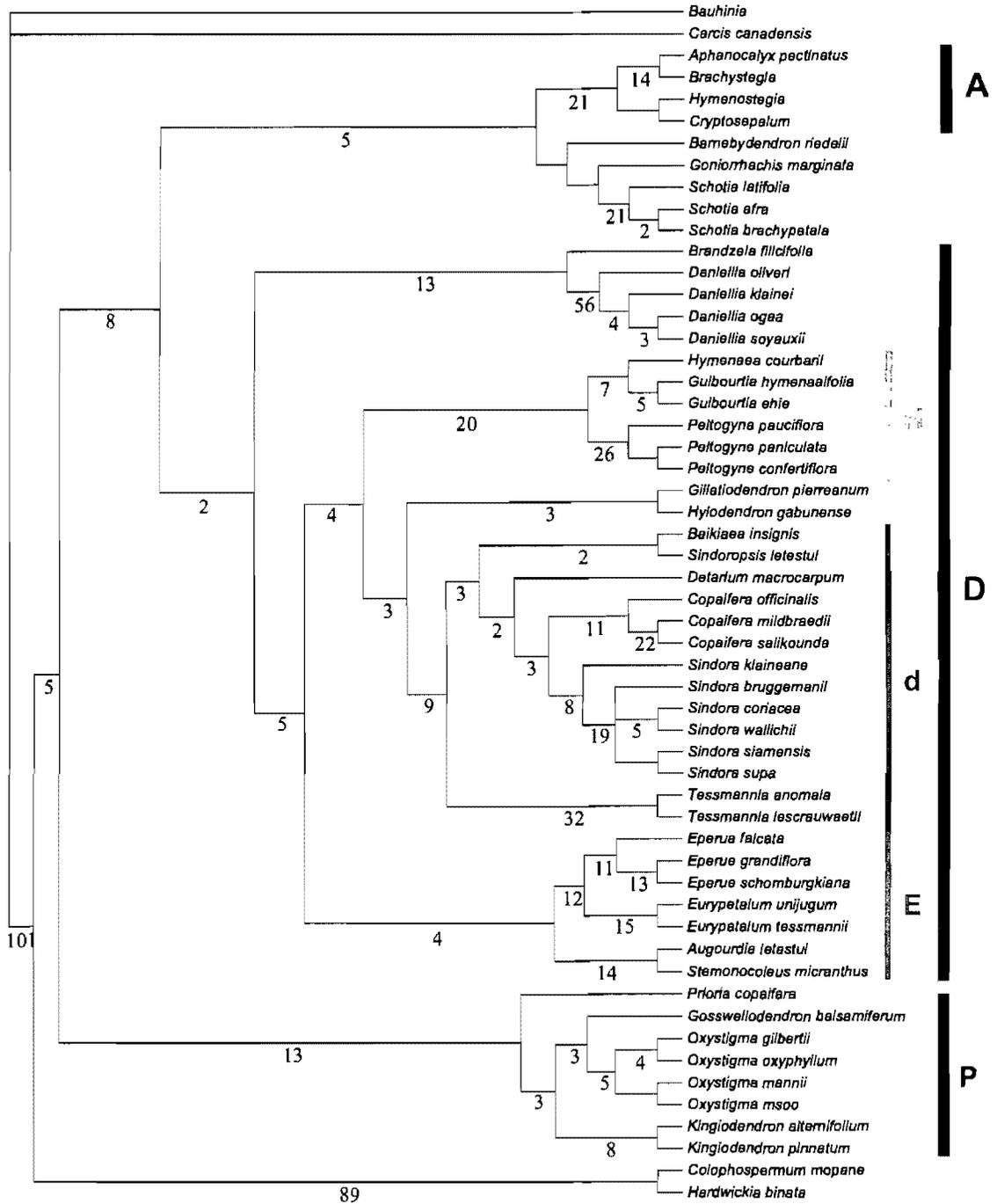
Les analyses combinées des données moléculaires et morphologiques ont été réalisées malgré tout en gardant à l'esprit les zones de conflits entre les deux jeux. Les analyses des données moléculaires et morphologiques en pondération égalitaire ont donné deux arbres également parcimonieux (consensus strict Figure 23 ; L=3603, CI'=0,369, RI=0,623). Une analyse de ces mêmes données dans les mêmes conditions mais excluant *Colophospermum* et *Hardwickia* a été réalisée en raison du comportement variable au cours des analyses de ces deux genres monospécifiques. Cette analyse a donné quatre arbres également parcimonieux (consensus strict ; L=3377, CI'=0,367, RI=0,622).

#### Detarieae *s. l.*

Dans les analyses morphologiques, les deux représentants des Cercideae (*Bauhinia* et *Cercis*) choisi comme extra-groupes sont très différenciés par rapport aux Detarieae *s. l.* et au troisième extra-groupe *Dialium* de la tribu des Dialiineae (soutien par les indices de Bremer de 6 à 12,3). A cause de certaines caractéristiques (convergence par simplification, entre autres) du genre *Dialium*, celui ci tend à se rapprocher des Detarieae *s. l.* dans les analyses morphologiques. Grâce aux pondérations successives, les convergences se voient attribuer un poids moindre et ainsi les Detarieae *s. l.* apparaissent monophylétiques et très bien soutenues (13,4 à 13,5 par les indices de Bremer). Dans les analyses combinées, les Detarieae *s. l.* sont sans conteste bien soutenues (44 à 101 par les indices de Bremer).

#### Amherstieae

Le clade des Amherstieae (clade A, Figures 17 à 23) est largement sous échantillonné dans nos analyses car notre intérêt se trouvait plutôt concentré sur les Detarieae résinifères. Ainsi, les Amherstieae ne sont pas toujours monophylétiques, surtout dans les analyses morphologiques avec pondération égalitaire (Figures 17 et 18). Les analyses morphologiques donnent de meilleurs résultats en pondérations successives et, excepté le genre *Cynometra* qui se trouve en position externe, toutes les autres Amherstieae forment un clade (3,2 à 3,9 par les indices de Bremer=IdB). *Daniellia* et *Barnebydendron* sont plus proches des Amherstieae que des Detarieae *s. s.* (clade D) dans les analyses morphologiques des 76 caractères (Figure 19)



**Figure 23** : Consensus strict de deux arbres (L=3603 ; CI'=0,369 ; RI=0,623) issus de l'analyse cladistique des caractères moléculaires (chloroplastiques et nucléaires) et morphologiques en pondération égalitaire. A = clade Amherstieae ; D = clade des Detarieae s. s. ; P = clade *Prioria* ; H = clade *Hymenaea* ; E = clade *Eperua* ; d = clade *Detarium*.

mais le soutien est moyen (IdB 1,9). Dans les analyses combinées, le clade des Amherstieae est toujours bien soutenu (IdB 13 à 21). Dans les analyses combinées sans pondération (Figures 21 et 23), les genres *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia* sont proches du clade des Amherstieae (IdB 1 et 5).

### Detarieae résinifères

Les analyses morphologiques sans pondérations successives (Figures 17 et 18) donnent des résultats manquant en général de résolution. Les analyses morphologiques avec pondérations successives ne résolvent pas les Detarieae résinifères comme étant monophylétiques. Dans les analyses morphologiques des 76 caractères après pondérations (Figure 19), les genres *Daniellia* et *Barnebydendron* forment le groupe frère des Amherstieae. Dans les analyses morphologiques des 89 caractères après pondérations (Figure 20), les Detarieae résinifères (clades P et D) sont paraphylétiques car les Detarieae *s. s.* (clade D) forment le groupe frère des Amherstieae et le clade *Prioria* (clade P) est complètement à la base des Detarieae *s. l.* Toutefois, les relations à la base de l'arbre manquent toujours de solidité. Dans les analyses pondérées les soutiens sont inférieurs à un pour les relations basales.

Dans les analyses combinées, seules les analyses chloroplastiques / morphologiques accordant un poids double aux caractères morphologiques (Figure 22 et Annexe 15) et les analyses moléculaires / morphologiques excluant le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* résolvent les Detarieae résinifères comme étant monophylétiques mais sans soutien (IdB inférieur ou égal à 1). Les analyses chloroplastiques/morphologiques et les analyses moléculaires/morphologiques (incluant *Colophospermum* / *Hardwickia*) en pondération égalitaire (Figures 21 et 23) ne résolvent pas ce groupe comme étant monophylétique et suggèrent plutôt que les Detarieae *s. s.* sont plus proches du clade des Amherstieae que du clade *Prioria*. Cependant, cette hypothèse n'est soutenue que par la combinaison moléculaire / morphologique (IdB 8).

### Clade *Prioria* (clade P)

Dans les analyses morphologiques des 76 caractères (Figures 17 et 19), les genres *Colophospermum* et *Hardwickia* sont toujours dans le clade *Hymenaea* au lieu du clade *Prioria*, comme c'est le cas dans les analyses morphologiques des 89 caractères (Figures 18 et

20 ; voir aussi les analyses moléculaires). Dans ces dernières, le couple est inclus dans le clade *Prioria* et soutenu dans cette position (IdB 5). Le couple lui même est toujours bien soutenu dans les analyses morphologiques (Figures 17 à 20 ; IdB de 9 à 18,4) et les genres malgaches *Neoapaloxylon* et *Brandzeia* sont inclus dans le clade *Prioria* avec un bon soutien (IdB de 1 à 5).

Dans les analyses morphologiques (Figures 17 à 20), les quatre autres genres, *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* forment un clade très bien soutenu (IdB 3,1 à 5). A l'intérieur de ce clade, les deux espèces du genre *Kingiodendron* sont soutenues comme monophylétiques surtout dans les analyses avec pondérations successives (IdB 1 à 12,1). Les genres *Prioria* et *Gossweilerodendron* sont regroupés (IdB 2 à 2,9). Le genre *Oxystigma* n'est pas résolu comme étant monophylétique.

Dans les analyses combinées (Figures 21 à 23), le clade contenant les genres *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* est toujours monophylétique (IdB 3,7 à 13). En revanche, le clade *Prioria* tel que défini par Bruneau *et al.* (2000 et 2001 - i.e. contenant les genres *Colophospermum* et *Hardwickia* en plus) n'est soutenu que dans les analyses combinées chloroplastiques / morphologiques (Figures 21 et 22 ; IdB 7 à 9,3). Dans les analyses combinées moléculaires / morphologiques (Figure 23), le clade apparaît paraphylétique par rapport aux Detarieae *s. s.* et aux Amherstieae (*Colophospermum* et *Hardwickia* se trouvant le plus à la base des Detarieae *s. l.*). En ce qui concerne les relations internes de ce clade soutenues par les analyses combinées, le genre *Prioria* se trouve toujours à la base et les trois autres genres sont groupés avec plus ou moins de soutien (IdB 1,2 à 3). En revanche, le genre *Oxystigma* est tantôt le groupe frère de *Gossweilerodendron* (analyses chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques en pondération égalitaire, Figures 21 et 23 : respectivement IdB 1 et 3) tantôt le groupe frère de *Kingiodendron* (analyses chloroplastiques / morphologiques en pondérations successives, Figure 22 ; IdB 1). Dans les analyses chloroplastiques / morphologiques après pondérations successives (Figure 22), le clade *Prioria* (incluant *Colophospermum* et *Hardwickia*) a pour groupe frère le genre *Brandzeia* (IdB 1). Le genre *Daniellia* est alors lui même le groupe frère du clade *Prioria* / *Brandzeia* (IdB 1,4).

### Clade des Detarieae *s. s.*

Les Detarieae *s. s.* (clade D) ne sont résolues comme étant monophylétiques que dans l'analyse morphologique des 89 caractères avec pondérations successives (Figure 20) mais sans soutien, et incluent les genres *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia* (contrairement aux résultats des analyses moléculaires). Elles incluent aussi le genre *Daniellia* comme dans les analyses moléculaires. Les analyses combinées des données chloroplastiques / morphologiques en pondération égalitaire (Figure 21) et celles des données moléculaires / morphologiques (Figure 23) résolvent les Detarieae *s. s.* comme étant monophylétiques (IdB 1 et 2 respectivement) avec un clade contenant les genres *Brandzeia* et *Daniellia* à la base (IdB 1 et 13 respectivement). Les analyses chloroplastiques / morphologiques en pondérations successives (Figure 22) résolvent les genres *Brandzeia* et *Daniellia* plus proches du clade *Prioria* que des Detarieae *s. s.* (voir plus haut). En revanche, le reste des Detarieae *s. s.* est bien soutenu comme étant monophylétique par toutes les analyses combinées (Figures 21 à 23 ; IdB 5 à 7,5).

### Clade *Hymenaea*

Dans les analyses morphologiques (Figure 17 à 20), le clade *Hymenaea* (clade H) est bien résolu comme étant monophylétique (1,4 à 4) mais dans les analyses des 76 caractères (Figures 17 et 19) ce clade inclus le couple *Colophospermum* / *Hardwickia*. Sans pondérations successives, l'analyse morphologique des 76 caractères (Figure 17) inclus *Colophospermum* et *Hardwickia* à l'intérieur du genre *Guibourtia* (IdB 3). Avec pondérations successives, l'analyse des mêmes caractères résout *Colophospermum* et *Hardwickia* en groupe frère du genre *Guibourtia* (Figure 17 ; IdB 4,2), le genre *Guibourtia* lui-même n'étant pas soutenu. Dans les analyses morphologiques des 89 caractères (Figures 18 et 20), le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* rejoint le clade *Prioria* et le genre *Guibourtia* est mieux soutenu (IdB de 4 à 11,8). Le genre *Hymenaea* n'est monophylétique que dans les analyses morphologiques des 89 caractères avec pondérations successives (Figure 20 ; IdB 5,4). Dans ces analyses morphologiques, le genre *Peltogyne* est toujours paraphylétique par rapport à un clade unissant *Hymenaea* et *Guibourtia* (IdB : 1,6 à 4).

Les analyses combinées (Figures 21 à 23) résolvent toutes le clade *Hymenaea* comme solidement monophylétique (IdB 8 à 20). Les genres sont tous monophylétiques (pour autant

que l'on puisse en juger) avec des bons soutiens. Le genre *Peltogyne* est soutenu par des indices de Bremer de 5,8 à 26. Le genre *Guibourtia* est soutenu par des indices de Bremer de 5 à 8 (mais représenté seulement par deux espèces dans les analyses moléculaires / morphologiques, Figure 23). Le genre *Hymenaea* est soutenu dans les analyses chloroplastiques / morphologiques (Figures 21 et 22) par des indices de Bremer de 7 à 11,6 (une seule espèce du genre est incluse dans les analyses moléculaires / morphologiques). Les genres *Hymenaea* et *Guibourtia* sont des groupes frères (IdB 2 à 7). Dans le genre *Guibourtia*, l'espèce *G. ehie* semble la plus basale selon les analyses chloroplastiques / morphologiques (Figure 21 et 22), et la seule espèce américaine, *G. hymenaeifolia*, se trouve incluse dans un clade contenant toutes les autres espèces africaines (exceptant donc *G. ehie* ; IdB 2 et 4,5). Dans le genre *Hymenaea*, la seule espèce africaine, *H. verrucosa*, se trouve le plus à la base du genre. Les autres espèces du genre, toutes américaines, forment un clade dans l'analyse chloroplastique / morphologique en pondérations successives (Figure 22 ; IdB 1).

#### Clade *Eperua*

Les genres *Augouardia* et *Stemonocoleus*, précédemment inclus à la base du clade *Eperua*, ne sont jamais dans ce clade d'après les résultats des analyses morphologiques (Figures 17 à 20) et leurs positions changent selon les analyses. Dans les analyses des 76 caractères morphologiques sans pondération (Figure 17), *Augouardia* est à la base d'un clade comprenant les clades *Prioria* et *Detarium* alors que *Stemonocoleus* se place en groupe frère du clade *Prioria*. Les relations sont semblables dans les analyses des 76 caractères morphologiques avec pondérations successives (Figure 19) mais *Stemonocoleus* se trouve en groupe frère du clade *Detarium*. Dans les analyses des 89 caractères morphologiques (Figures 18 et 20), *Augouardia* se trouve tout à la base des *Detarieae s. l.* (en position résolue ou non résolue) et *Stemonocoleus* en groupe frère du clade *Detarium*. Les soutiens pour les placements de ces deux genres monospécifiques sont en général faibles. Dans toutes les analyses morphologiques, les genres *Eperua* et *Eurypetalum* forment toujours un clade (IdB 2 à 3,2). Dans les analyses des 89 caractères morphologiques sans pondération (Figure 18), le genre *Daniellia* se joint aux deux genres précédents pour former un clade (IdB 2) avec peu de résolution interne. Les espèces du genre *Eurypetalum* forment toujours un clade (IdB 1,8 à 3). Les espèces du genre *Eperua* sont soit paraphylétiques (76 sans pondérations successives, Figure 17), soit non résolues (89 sans pondérations successives, Figure 18) ou encore

monophylétiques (IdB 2,3 à 3,1) dans les analyses avec pondérations successives (Figures 19 et 20).

Les analyses combinées (Figures 21 à 23) résolvent toutes ce clade (incluant les genres *Augouardia* et *Stemonocoleus*) comme étant monophylétique (IdB 4 à 6,5). Et au sein de ce clade, ces analyses soutiennent d'une part le groupement *Augouardia* / *Stemonocoleus* (IdB 6 à 14) et d'autre part *Eperua* / *Eurypetalum* (IdB 7 à 12). Dans ce deuxième clade, les genres *Eperua* et *Eurypetalum* semblent monophylétiques (IdB respectivement 4,5 à 11 et 1,5 à 15). Dans le genre *Eperua*, les espèces *E. bijuga*, *E. grandiflora* et *E. schomburgkiana* forment un ensemble monophylétique dans les analyses chloroplastiques / morphologiques (Figures 21 et 22 ; IdB 2 et 9,5). Et *E. bijuga* est absente des analyses moléculaires / morphologiques (Figure 23), mais les deux autres espèces sont soutenues comme étant monophylétique dans ces dernières analyses (IdB 13). D'un autre côté, *Eperua falcata* et *E. rubiginosa* forment un clade dans les analyses chloroplastiques/morphologiques (Figures 21 et 22 ; IdB 1,6 à 2).

#### Clade *Detarium*

Dans les analyses morphologiques (Figures 17 à 20), ce clade est en général bien soutenu (IdB 2 - 7,7) et il inclut *Gillettiodendron* et quelquefois *Hylodendron*, ainsi que *Dialium* dans les analyses des 76 caractères sans pondérations successives (Figure 17), vraisemblablement par artefact.

Selon les données morphologiques, les différents genres sont en général monophylétiques : *Copaifera* (IdB 1,5-3), *Baikiaea* (IdB 1-5), *Tessmannia* (IdB 2-7). Les espèces du genre *Sindora* forment aussi un groupe monophylétique (IdB 2,5-4) et la seule espèce africaine du genre (*S. klaineana*) se trouve en groupe frère du clade formé par les espèces asiatiques (IdB 2-4,4). Les espèces du genre *Detarium* constituent en général un groupe monophylétique (IdB 2-3,1), sauf dans les analyses à 89 caractères avec pondérations successives (Figure 20). Enfin, les genres *Tessmannia* et *Sindora* forment ensemble un clade bien soutenu (IdB 3-5). Le reste des relations est beaucoup plus variable.

Dans les analyses combinées (Figures 21 à 23), le clade *Detarium* est toujours bien soutenu (IdB 2,7 à 9). Les taxa les plus proches de ce clade sont les genres *Gillettiodendron* et *Hylodendron* (IdB 3 à 8,3). Les deux genres forment un clade dans les analyses moléculaires /

morphologiques (Figure 23 ; IdB 3) et sont paraphylétiques par rapport au clade *Detarium* dans les analyses chloroplastiques / morphologiques (Figures 21 et 22).

Les relations intergénériques sont peu soutenues dans les analyses chloroplastiques / morphologiques (Figures 21 et 22) et diffèrent selon les analyses. En pondération égalitaire (Figures 21 et 23), un clade regroupe le genre *Pseudosindora* en groupe frère des *Copaifera* africains (IdB 2), ce clade étant lui même groupe frère du genre *Detarium* (IdB 1), le tout admettant le genre *Tessmannia* en groupe frère (IdB 1) et enfin *Sindoropsis* vient à la base de l'ensemble (IdB 1). Comme groupe frère de ce clade majoritairement africain (excepté *Pseudosindora* venant d'Asie) se trouve le genre *Sindora* puis à la base de ce groupement vient le clade des *Copaifera* américains et enfin le genre *Baikiaea* (tout ces groupements sont peu soutenus, IdB 1). Les analyses en pondérations successives (Figure 22) soutiennent plutôt un clade *Tessmannia* / *Sindora* (IdB 1,3) avec *Sindoropsis* comme groupe frère (IdB 1). Ce clade se trouve en groupe frère du genre *Detarium* et l'ensemble admet le clade *Copaifera* africains / *Pseudosindora* comme groupe frère. Les *Copaifera* américains viennent ensuite en groupe frère de tout cela et enfin le genre *Baikiaea* se trouve à la base du clade *Detarium*. En dehors du clade *Tessmannia* / *Sindora* (IdB 1,3), aucun des groupements ne possède de soutien supérieur à 1. Les analyses moléculaires / morphologiques (Figure 23) proposent des relations encore différentes mais avec plus de soutien. En effet, dans ces analyses, les genres *Copaifera* (africains et américains ensemble) et *Sindora* forment un clade (IdB 3) admettant le genre *Detarium* comme groupe frère (IdB 2). Les genres *Baikiaea* et *Sindoropsis* forment un clade (IdB2) en groupe frère du clade *Copaifera* / *Sindora* / *Detarium* décrit précédemment (IdB 3). Enfin, à la base du clade *Detarium* se trouve le genre *Tessmannia*.

Certains genres paraissent monophylétiques avec plus ou moins de soutien :

- le genre *Baikiaea* (IdB 2 et inférieur à 1 dans les analyses chloroplastiques / morphologiques ; Figures 21 et 22),
- le genre *Tessmannia* (IdB 2,2 à 32),
- le genre *Sindora* (IdB 3,3 à 8),
- le genre *Detarium* (IdB 3 et 2,6 dans les analyses chloroplastiques / morphologiques ; Figures 21 et 22).

En revanche, le genre *Copaifera* est plus problématique. Il est monophylétique dans les analyses moléculaires / morphologiques (Figure 23, mais l'échantillonnage est faible) et dans

les analyses chloroplastiques / morphologiques avec un poids double pour les caractères morphologiques (sans pondérations successives ; Annexe 15). Au contraire, dans les analyses chloroplastiques / morphologiques en pondération égalitaire ou après pondérations successives (Figures 21 et 22), les *Copaifera* américains forment un clade (IdB 3 et 2) et les *Copaifera* africains un autre (IdB 5 et 6,2), ces derniers admettant *Pseudosindora* comme groupe frère (IdB 2 et 1).

Peu de relations intragénériques sont vraiment notables à part la position basale au sein du genre *Sindora* de la seule espèce africaine du genre, *S. klaineana*. Les espèces asiatiques du genre *Sindora* forment un clade bien soutenu (IdB 5 à 19).

## **Discussion**

### Utilité des caractères morphologiques

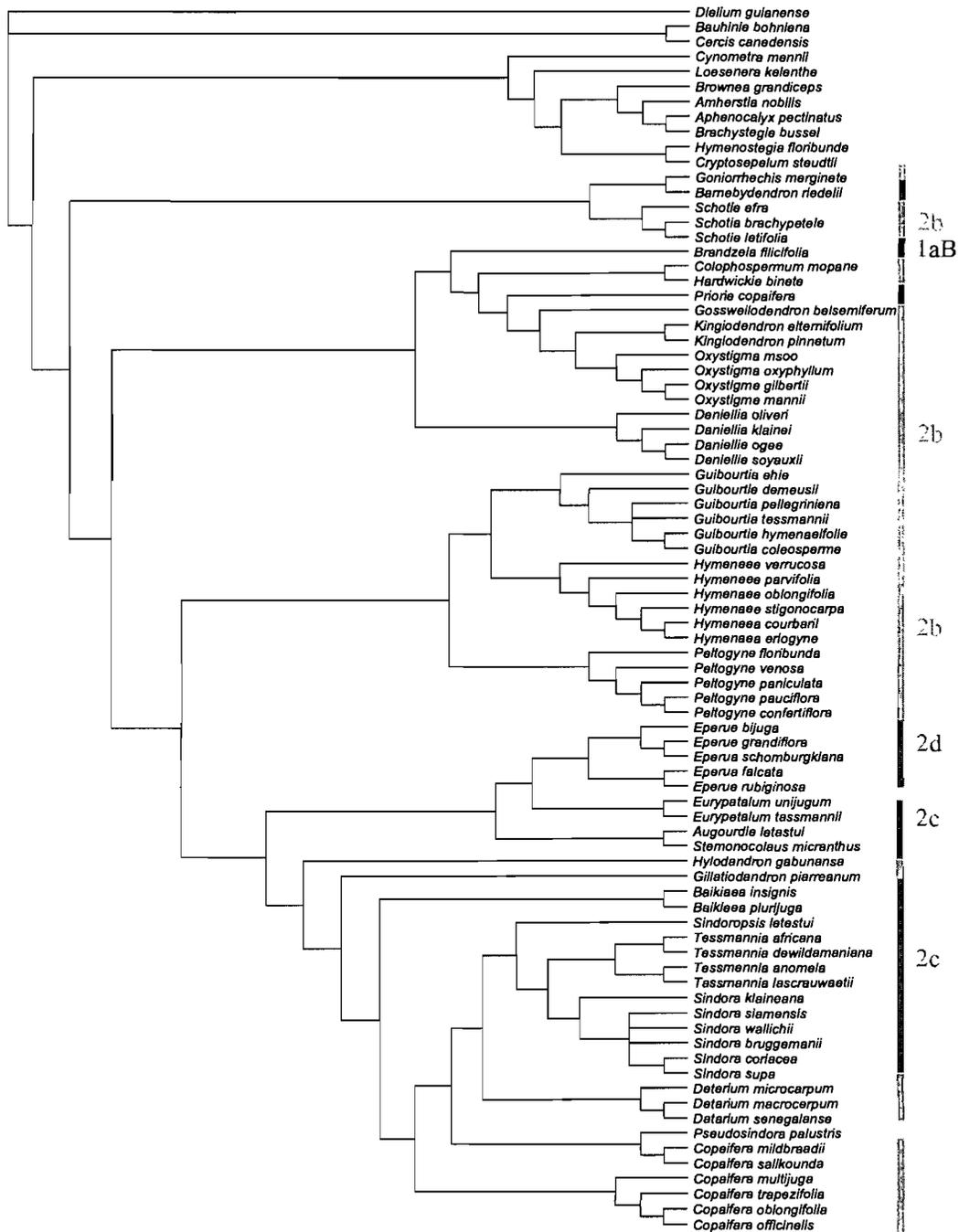
Les résultats obtenus par analyse cladistique des données morphologiques obtiennent des CI très faibles (sans pondérations successives). En revanche, les RI obtenus sont moyens. Le CI est un indice diminuant avec l'homoplasie mais il ne tient pas compte de l'information locale apportée par les caractères homoplastiques. Par exemple, dans une matrice de 22 taxa, un caractère binaire qui est dans son état dérivé dans deux taxa par convergence a un CI de 0,5. Et, dans la même matrice, un caractère binaire dans son état dérivé dans 11 taxa par convergence dans deux groupes différents (qui change donc deux fois dans l'arbre) présente le même CI de 0,5. Le RI en revanche permet de tenir compte du fait qu'un caractère peut être homoplastique sur l'ensemble de l'arbre mais représenter une synapomorphie pour un groupe donné. Les deux caractères précédemment cités auraient respectivement un RI de 0 et de 0,9. Les données morphologiques ont donc un grand degré d'homoplasie mais une information phylogénétique peut tout de même être retenue.

Sanderson et Donoghue (1989) ont montré que l'homoplasie tend à augmenter avec le nombre de taxa considéré. Reprenant ce résultat, Givnish et Sytsma (1997) sont partis de la supposition que les caractères morphologiques doivent être plus sujets aux convergences et aux problèmes d'homologie que les caractères moléculaires et aussi que la récurrence (ou parallélisme) doit augmenter avec le nombre de taxa dans un groupe donné. A travers

l'analyse des résultats obtenus par 104 études phylogénétiques basées sur la parcimonie, ils ont testé leurs hypothèses et ont obtenu plusieurs résultats. Ils montrent, comme Sanderson et Donoghue (1989), que l'homoplasie augmente avec le nombre de taxa inclus et ceci indépendamment du niveau taxonomique considéré. Ils constatent que le CI tend à être plus faible dans les analyses morphologiques que dans les analyses de séquences (même si la tendance ne paraît pas être significative). Ils reconnaissent toutefois que les analyses moléculaires sont souvent réalisées à des niveaux taxonomiques plus élevés et que la tendance pourrait être accentuée à un niveau égal. Parmi les 42 études morphologiques considérées par Givnish et Sytsma (1997), seulement trois dépassaient les 50 taxa (57, 65 et 68 taxa, la dernière étude avec un CI' de 0,32) avec une moyenne de 22 taxa environ. Quelques articles récents utilisant les caractères morphologiques (Jordan et Hill, 1999 ; Lee *et al.*, 2001 ; Thompson *et al.*, 2001 ; Wahlberg et Nylin, 2003 ; Malécot *et al.*, 2004 ; Mort *et al.*, 2004 ; Pelser *et al.*, 2004) ont réalisé des analyses sur moins de 60 taxa et en général plutôt sur 20 à 30 taxa. L'étude qui présentait le plus de taxa (59 espèces chez les Olacaceae, 80 caractères observés - Malécot *et al.*, 2004) obtenait un CI de 0,33 et un RI de 0,69. Les résultats semblent meilleurs que les nôtres pour le CI mais l'étude comportait moins de taxa et le RI est peu différent. L'étude que nous avons réalisée comporte donc comparativement un grand nombre de taxa (91 taxa), ce qui peut expliquer la faiblesse des indices de cohérence.

Sans détailler l'utilité de tous les caractères, on peut se faire une idée du degré d'homoplasie présenté par les différents caractères utilisés grâce au CI et au RI de chacun (liste des caractères). Mais les caractères les plus saillants des analyses sont présentés en fonction des groupes qu'ils définissent.

Les analyses combinées révèlent un bon degré de résolution et si les CI' sont un peu faibles (bien moins que ceux des analyses morphologiques seules), les RI ont des valeurs correctes. Les analyses cladistiques des données morphologiques seules et combinées tendent à différencier les mêmes grands clades que les analyses moléculaires (Figures 17 à 23) mais ne valident ni les groupes de Pettigrew et Watson (1977 ; Figure 24, Tableau 16), ni les groupes reconnus par les classifications traditionnelles que ce soient les groupes de Cowan et Polhill (1981 ; Figure 25, Tableau 1) ou ceux de Breteler (1995 ou Breteler et Wieringa, 1999 ; Figure 26, Tableau 1). L'analyse de Pettigrew et Watson (1977 - "cluster analysis") rencontre des



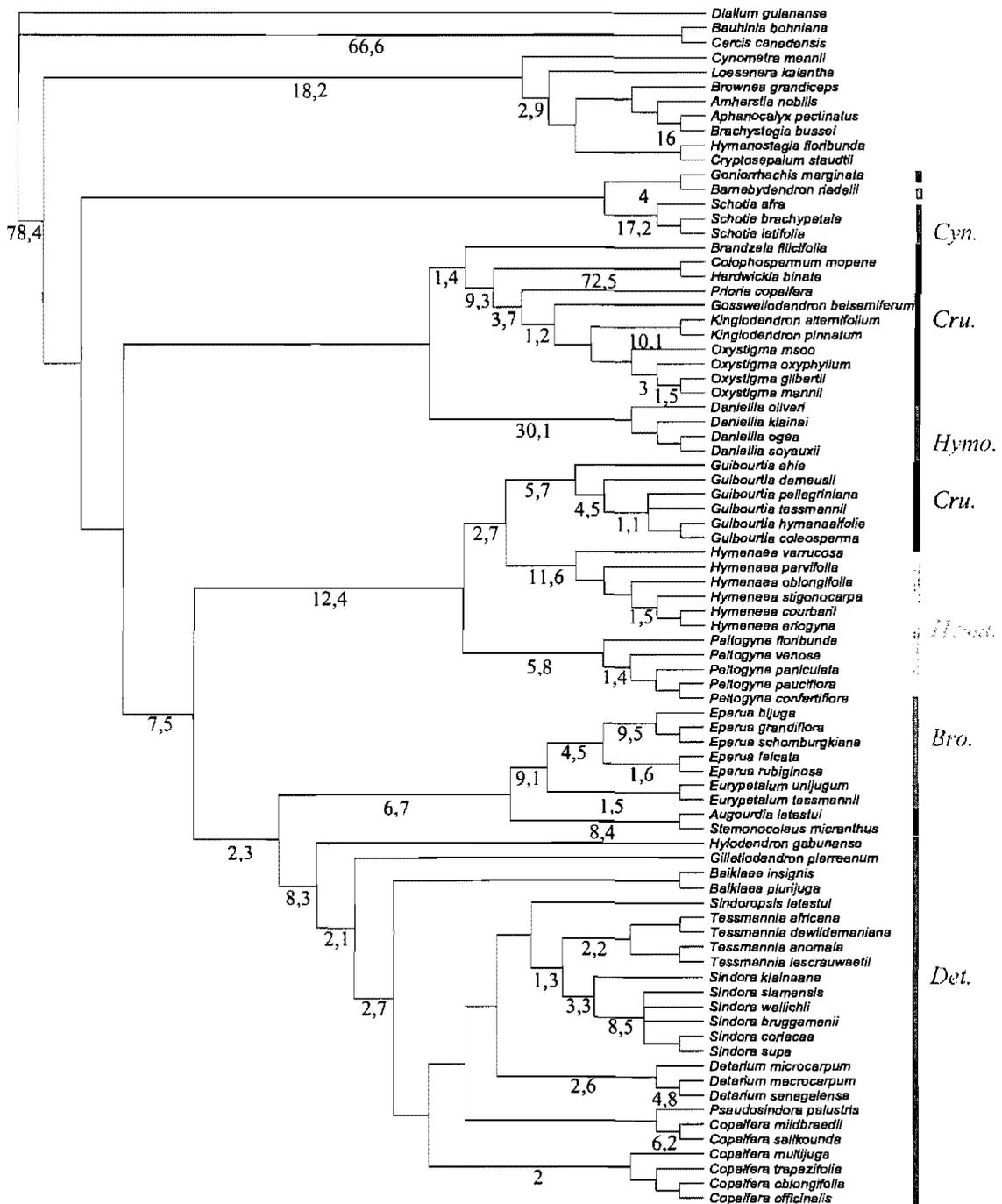
**Figure 24** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes formés par l'analyse de Pettigrew et Watson (1977) sont indiqués (Tableau 16).

<p><b>Groupe 1</b></p> <p>Leaves pinnate or bipinnate, leaflets usually (75%) alternate. Bracteoles absent or caducous, hardly ever enlarged to enclose flower bud. Flower commonly (60%) pentamerous. Stamens nearly always free. Ovary commonly (45%) sessile, always central. Fruits commonly (52%) indehiscent. Seeds commonly (56%) endospermic ; seeds without amyloids (excepting 4 genera in subgroup 1c).</p>	<p><b>Sous groupe 1a</b></p> <p>Leaves commonly (54%) bipinnate ; Flower pentamerous ; androecium (including staminodes) diplostemonous; anthers dorsifixed.</p>	<p><b>A</b></p> <p>Seeds endospermic (90%) ; ovules many (70%) ; leaves bipinnate (80%).</p>	<p>23 Caesalpinieae 2 Cassieae</p>
		<p><b>B</b></p> <p>Seeds non endospermic (90%) ; ovules few (95%) ; leaves pinnate (80%)</p>	<p>19 Caesalpinieae 2 Cassieae <b>3 Detarieae s. l.</b> (dont <i>Bathiaea</i>)</p>
	<p><b>Sous groupe 1b</b></p> <p>Leaves imparipinnate (rarely simple). Flower not pentamerous. Androecium variable (but rarely diplostemonous). Anthers nearly always basifixed</p>	<p><b>A</b></p> <p>Calyx closed before flowering, splitting irregularly ; 10 Stamens or more ; anther dehiscence longitudinal ; radicle inflexed</p>	<p>5 Swartzieae</p>
		<p><b>B</b></p> <p>Calyx otherwise ; less than 10 stamens ; anther dehiscence via apical pores or short slits; radicle straight or incurved</p>	<p>9 Cassieae</p>
	<p><b>Sous groupe 1c</b></p> <p>Heterogeneous ; genera and small groups of dubious affinities (corolla often absent)</p>		<p>4 Caesalpinieae 3 Cassieae 1 Cercideae Umtiza <b>11 Detarieae s. l.</b> (dont <i>Guibourtia</i>, <i>Neoapaloxylon</i>, <i>Colophospermum</i>, <i>Hardwickia</i>, <i>Copaiifera</i>, <i>Detarium</i>, <i>Gossweilerodendron</i>, <i>Oxystigma</i>, <i>Kingiodendron</i>, <i>Hylodendron</i>)</p>

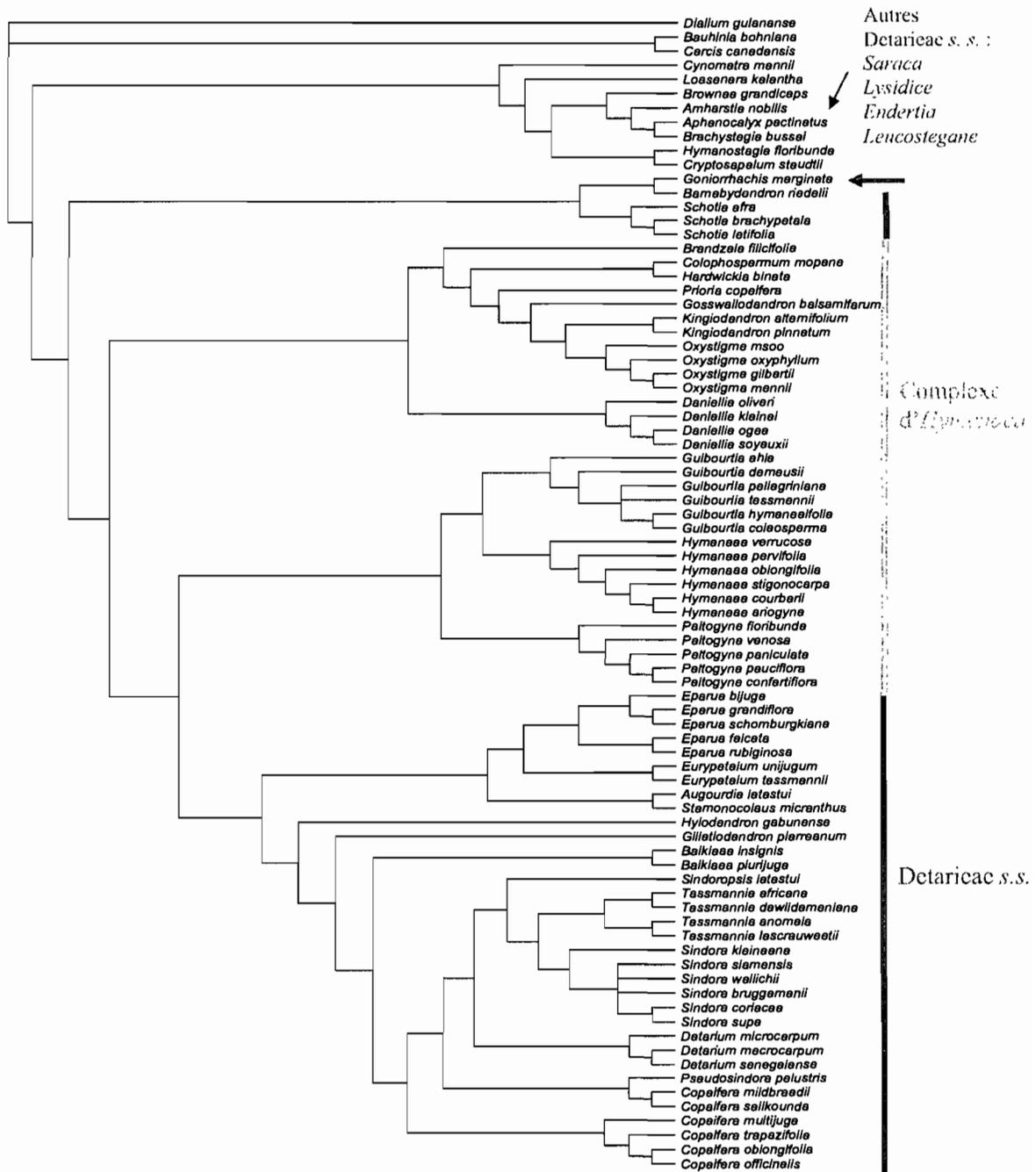
**Tableau 16** : Résultats de l'analyse des groupes ("cluster analysis") de Pettigrew et Watson (1977).

<p><b>Groupe 2</b></p> <p>Leaves nearly always pinnate (&gt;80%) ; Leaflets commonly (60%) opposite. Bracteoles often (40%) persistent, then frequently enlarged to enclose flower bud. Flower rarely (&lt;25%) pentamerous, slightly or (25%) very zygomorphic. Stamens often (35%) united. Ovary more or less stipitate and often (65%) asymmetrically attached. Fruit usually dehiscent (&gt;85%). Seeds usually (80%) non endospermic and usually (&gt;80%) amyloid positive.</p>	<p><b>Sous groupe 2a</b></p> <p>Heterogeneous ; genera and small groups of dubious affinities (flower usually pentamerous, seeds often endospermic, amyloid negative)</p>	<p>3 Caesalpinieae 2 Cassieae 3 Cercideae 1 Swartzieae <b>3 Detarieae s. l.</b> (dont une dans l'ancienne tribu Amherstieae)</p>
	<p><b>Sous groupe 2b</b></p> <p>Leaflets opposite or alternate ; staminodes nearly always absent ; ovary usually adnate excentric; ovules few or many.</p>	<p><b>13 Detarieae s. l.</b> (dont <i>Daniellia</i>, <i>Goniorrhachis</i>, <i>Hymenaea</i>, <i>Peltogyne</i>, <i>Schotia</i> et une de l'ancienne tribu Amherstieae)</p>
	<p><b>Sous groupe 2c</b></p> <p>Leaflets often (65%) alternate ; staminodes very rare ; ovary commonly (58%) free, ovules nearly always few.</p>	<p>1 Connaraceae 1 Caesalpinieae <b>30 Detarieae s. l.</b> (dont 14 de l'ancienne tribu Amherstieae, et <i>Augouardia</i>, <i>Baikiaea</i>, <i>Eurypetalum</i>, <i>Gilletiodendron</i>, <i>Prioria</i>, <i>Sindora</i>, <i>Sindoropsis</i>, <i>Stemonocoleus</i>, <i>Tessmannia</i>, <i>Barnebydendron</i>)</p>
	<p><b>Sous groupe 2d</b></p> <p>Leaflets usually opposite; staminodes nearly always present, ovary nearly always adnate excentric, ovules numerous</p>	<p><b>14 Detarieae s. l.</b> (dont 9 de l'ancienne tribu Amherstieae et <i>Eperua</i>)</p>

**Tableau 16** : Suite et fin.



**Figure 25 :** Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes de Cowan et Polhill (1981) sont indiqués. *Bro.* = *Brownea* ; *Cru.* = *Crudia* ; *Cyn.* = *Cynometra* ; *Det.* = *Detarium* ; *Hyma.* = *Hymenaea* ; *Hymo.* = *Hymenostegia*.

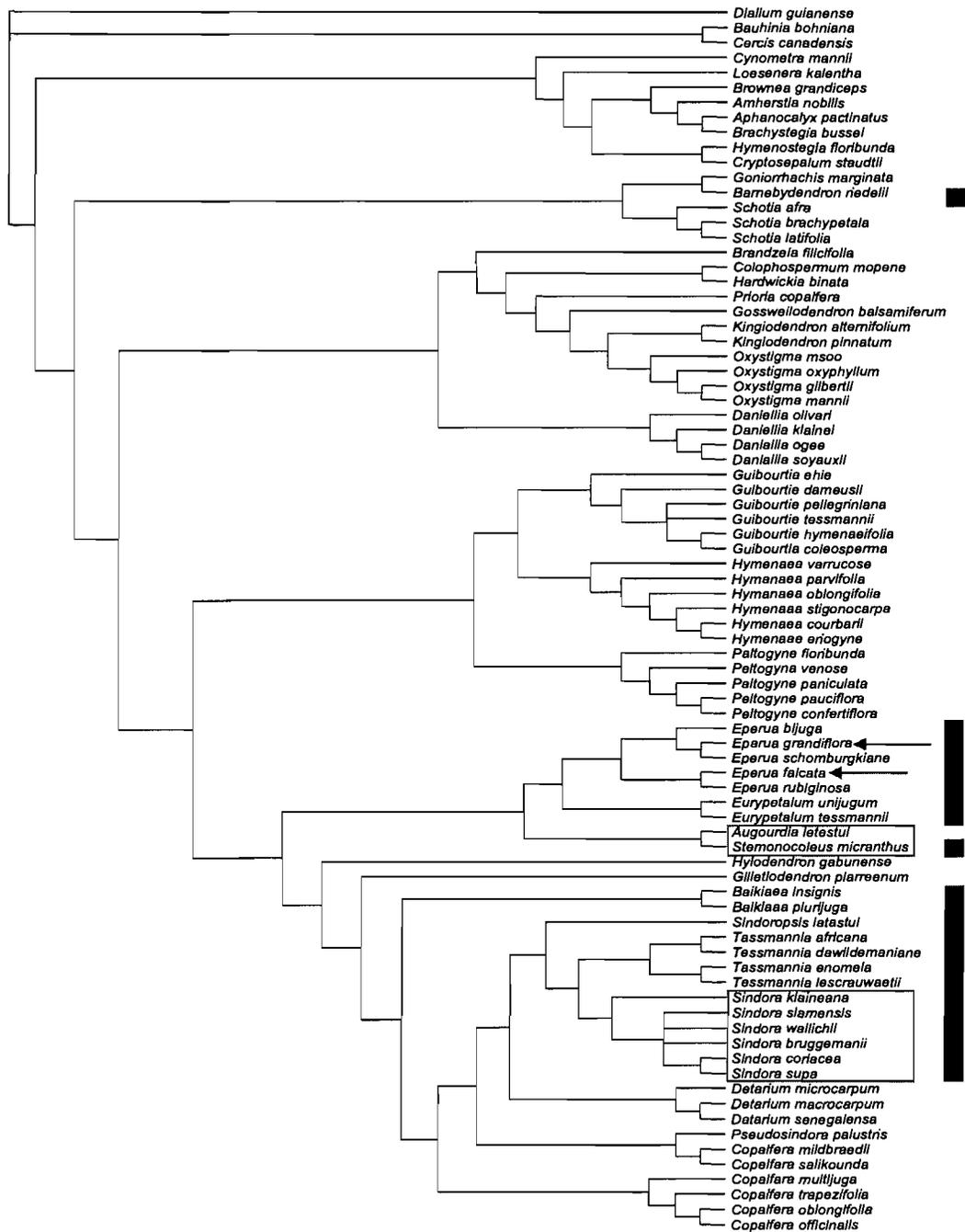


**Figure 26** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les groupes de Breteler (1995) sont indiqués (en vert, groupe de *Schotia*).

difficultés car elle est fondée sur des ressemblances globales et ne tient compte ni de l'homoplasie (importante chez les *Detarieae s. l.*), ni des simplésiomorphies.

### Concordance avec les classifications antérieures

Si on compare la classification de Cowan et Polhill (1981) et les résultats des phylogénies morphologiques et combinées on constate que la plupart des groupes de genres sont éclatés (Figure 25). La classification de Breteler (1995) ou Breteler et Wieringa (1999) rassemble un peu mieux les groupes mais reste peu satisfaisante (Figure 26). Le groupe *Detarium* avait été relativement bien identifié par Cowan et Polhill (1981): "Flowers distichous except *Pseudosindora*; Sepals subvalvate (very narrow overlap); bracteoles small; leaflets with a strong marginal nerve (except *Tessmannia*), usually glandular punctate at least when young (not in *Baikiaea* or *Goniorrhachis*), often with domatium like swellings on margins, subsessile or with untwisted to only slightly twisted petiolules". Les deux premiers caractères semblent les plus importants. Seul *Goniorrhachis* est à exclure de ce groupe. Il possède pourtant des fleurs insérées de façon distique sur le pédoncule de l'inflorescence mais en revanche, les sépales ne sont pas subvalvaires. Mis à part le groupe *Detarium*, les autres groupes sont vraiment très peu rassemblés. Par exemple, le groupe de *Brownea* dans lequel se trouvent *Eperua* et *Barnebydendron* (= *Phyllocarpus*) est défini par Cowan et Polhill (1981) de la façon suivante: "Bracteoles partly connate, sometimes tubular, or (*Eperua*, *Phyllocarpus*) free, or even zero (then bracts large involucrate); Stamens joined in a sheath (well developed if bracteoles free or zero); Flower showy, petaloid, spirally arranged". Dans ce groupe, *Eperua* et *Barnebydendron* sont les seuls à avoir de petites bractéoles jamais fusionnées et pas de bractées en involucre, tous les autres membres ont des bractéoles fusionnées sauf *Browneopsis* qui n'a pas de bractéoles mais qui est morphologiquement très proche de *Brownea* et qui possède des bractées en involucre. L'inclusion de *Eperua* et *Barnebydendron* dans le groupe *Brownea* se fait donc sur la base de la fusion de neuf étamines sur dix en une longue gaine. La fusion des neuf étamines abaxiales est un caractère homoplastique chez les *Detarieae s. l.*, elle apparaît chez différentes espèces à des degrés divers (la gaine étant plus ou moins longue). En fait, la soudure des étamines implique au moins cinq événements juste dans les *Detarieae* résinifères et les genres affins (Figure 27). De plus, dans le clade des *Amherstieae*, environ la moitié des genres présente cette particularité mais il est difficile d'évaluer le nombre de changements en raison du manque de résolution à l'intérieur de ce clade dans les analyses de

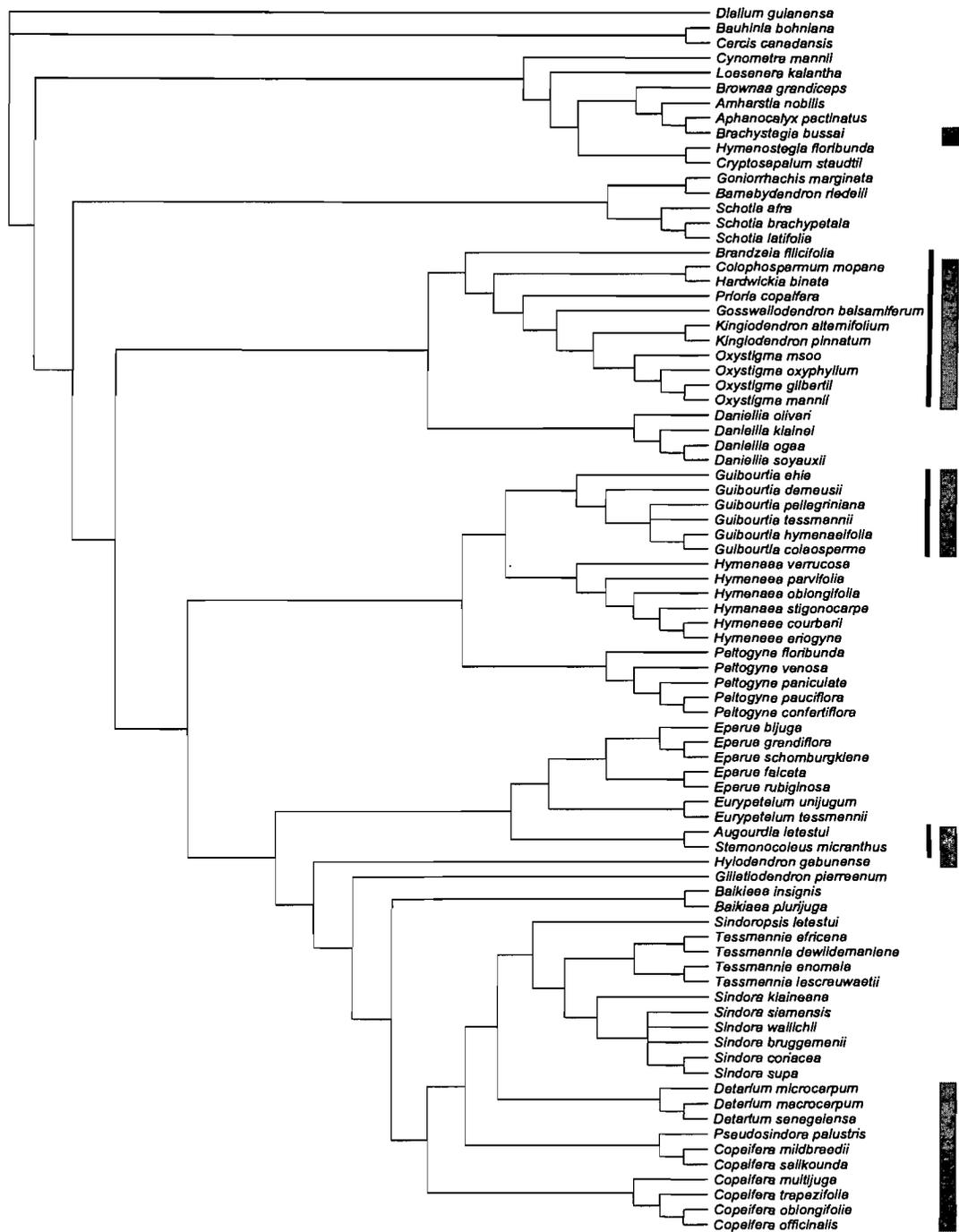


**Figure 27** : Consensus strict de 10 arbres ( $L=1707$  ;  $CI'=0,374$  ;  $RI=0,733$ ) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les barres vertes indiquent les espèces présentant des étamines soudées et les rectangles et flèches orange indiquent les espèces ayant subi une réduction des étamines fertiles.

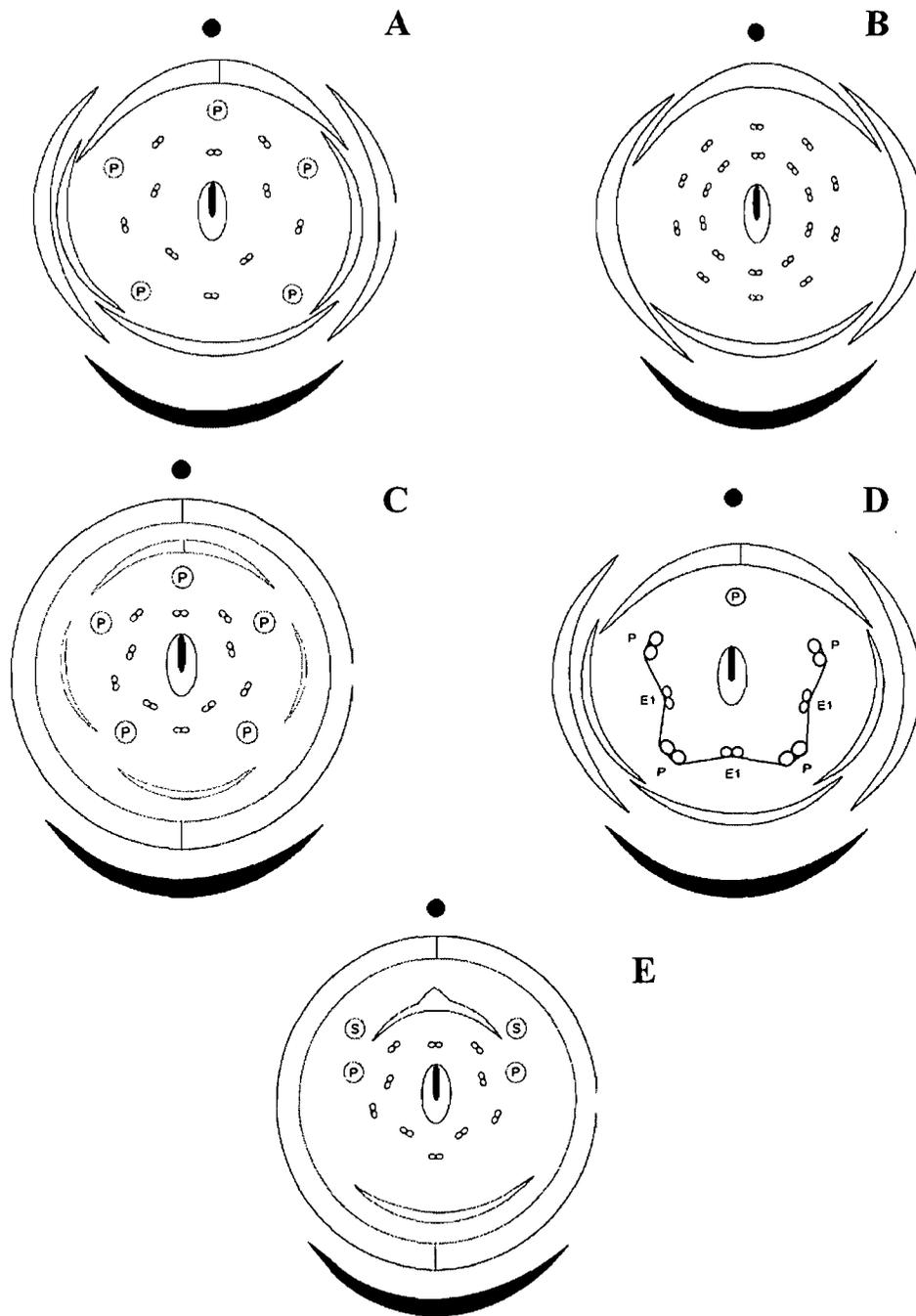
Bruneau *et al.* (2000 et 2001). D'autres caractères de l'androcée apparaissent aussi de façon répétée. La réduction du nombre d'étamines fertiles apparaît à quatre reprises dans les Detarieae résinifères (Figure 27) et certainement plus souvent dans les Amherstieae où on observe aussi fréquemment l'augmentation du nombre d'étamines fertiles alors que cela n'arrive que chez *Colophospermum* dans les Detarieae résinifères. Les caractères de l'androcée sont assez labiles et pas toujours très fiables surtout sur l'ensemble des Detarieae *s. l.* mais ils sont un peu plus utiles dans les Detarieae résinifères à un niveau plus fin.

Le groupe de *Cynometra* (contenant le genre *Schotia*) est défini par Cowan et Polhill (1981) par : "Petals five, subequal, or if occasionally reduced (*Schotia* in small part) then with large brightly coloured spreading eglandular sepals ; bracteoles generally small ; leaflets not glandular-punctate ; flowers in racemes or more or less pyramidal panicles". Le groupe n'est que faiblement défini, les petites bractéoles et la présence des cinq pétales étant probablement l'état ancestral. De plus toutes les espèces de *Schotia* ne possèdent pas forcément cinq pétales (certaines espèces ayant seulement trois pétales développés et deux vestigiaux). Les groupes d'*Hymenostegia* et d'*Hymenaea* sont définis par Cowan et Polhill (1981) de la manière suivante : "Petals zero to five, if five then very unequal and / or glandular-pustulate or sepals two outside – two concealed inside in bud ; bracteoles often well developed and imbricately enveloping young buds ; upper leaflets, at least, generally opposite, sometimes glandular-punctate ; flowers in subcorymbose or rarely elongate panicles". Le groupe d'*Hymenaea* est ensuite différencié par : "Leaflets bifoliolate, glandular punctuate ; petals and especially ovary generally glandular-pustulate ; fruits glandular-pustulate, pulpy indehiscent or if opening, not twisting and endocarp rather readily detaching". Et le groupe d'*Hymenostegia* est défini par le fait qu'il ne possède pas ces caractères et "fruit valves usually twisting, or large and more or less woody, or seeds arillate". Le groupe d'*Hymenostegia* est faiblement défini, les bractéoles sont souvent bien développées mais le caractère n'est ni nécessaire ni suffisant car d'autres taxa ont des bractéoles bien développées et certains taxa comme *Eurypetalum* (faisant partie du groupe *Hymenostegia*) ne possèdent pas de bractéoles bien développées. En ce qui concerne les autres caractères, la même chose se produit : aucun caractère définissant le groupe n'est réellement exclusif.

Le groupe de *Crudia* est défini par Cowan et Polhill (1981) de la manière suivante : "Petals 0 except *Bathiaea* (then leaflets alternate with marginal nerves, fruits samaroid ; Madagascar) ;



**Figure 28** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les rectangles rouges indiquent les espèces aux fleurs apétales et les traits violets indiquent les espèces du groupe de *Crudia* de Cowan et Polhill (1981).



**Figure 29** : Diagrammes floraux de A - *Crudia choussyana* ; B - *Colophospermum mopane* ; C - *Brachystegia glaucescens* ; D - *Saraca indica* ; E - *Aphanocalyx djumaensis*. Les P et S cerclés sur les diagrammes indiquent respectivement les pétales et les sépales qui sont initiés mais qui ne se développent pas. Les P et E1 sur le diagramme de *Saraca indica* indiquent l'identité des *primordia* donnant les étamines (P pour pétale et E1 pour étamine du premier verticille).

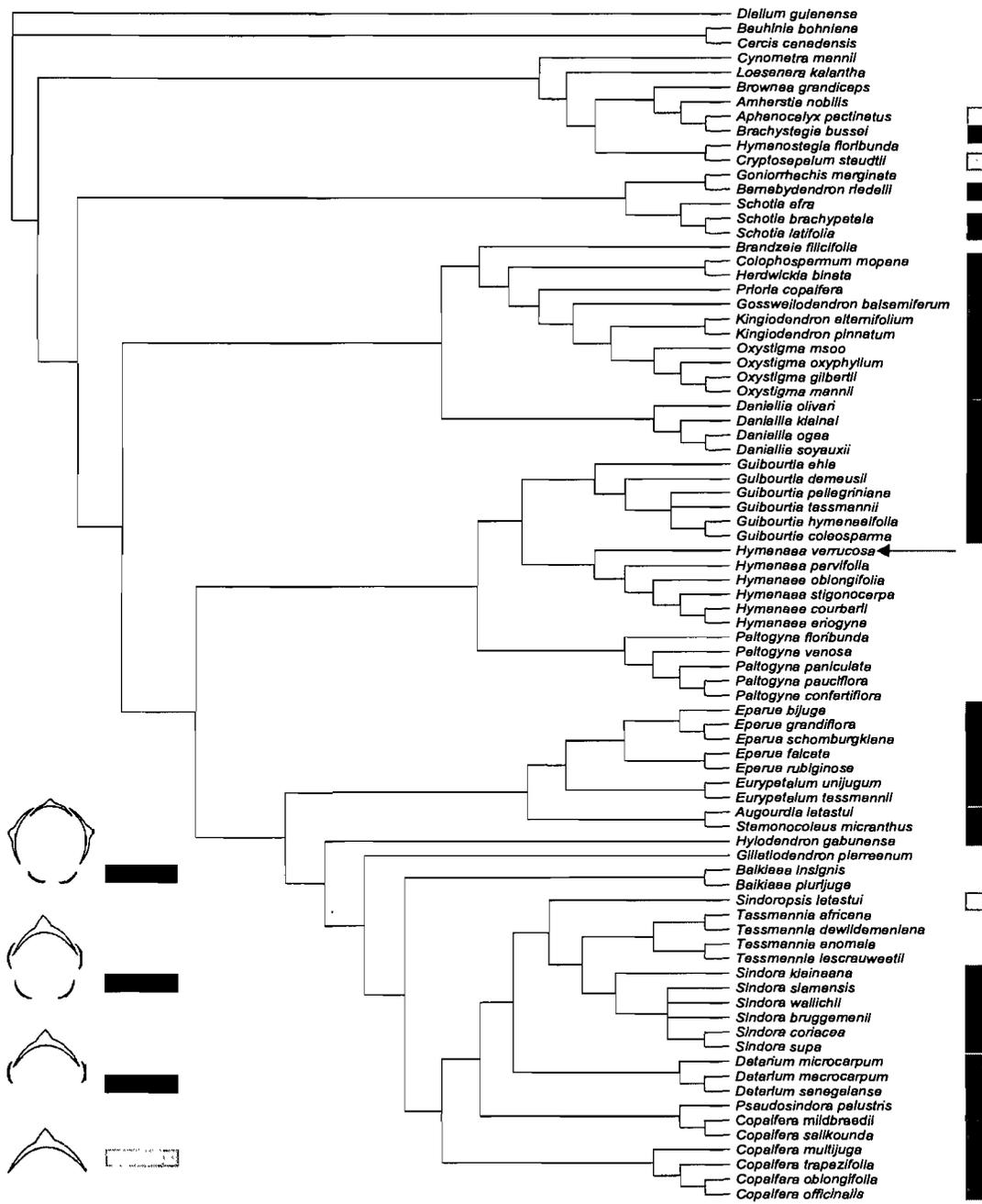
bracteoles small or 0 ; leaflets 1 to numerous, opposite or alternate, usually glandular-punctate except *Crudia*, *Bathiaea* and *Augouardia*". Le caractère principal semble être l'apétalie car les autres caractères cités sont fréquents à l'extérieur du groupe *Crudia*. Cependant dans les analyses morphologiques et combinées (comme dans les analyses moléculaires), la perte des pétales semble avoir eu lieu plusieurs fois au cours de l'évolution du groupe de façon indépendante (Figures 28). Ces résultats soulèvent des questions sur l'évolution du développement floral.

### Évolution de la morphologie florale

Malheureusement, peu d'études ontogénétiques ont été réalisées sur les espèces apétales du groupe *Crudia* en dehors de *Crudia* et *Colophospermum*. L'étude de l'ontogénie des fleurs apétales du genre *Crudia* a été réalisée par Tucker (2001a ; Figure 29A). Durant le développement de la fleur dans ce genre, des primordia se forment aux emplacements des pétales mais ne se développent pas. Comme chez d'autres légumineuses (mais pas toutes), le primordium du carpelle se forme en même temps que les primordia des pétales. En outre, les bractéoles sont peu développées. Krüger *et al.* (1999 ; Figure 29B) ont quant à eux, observé l'ontogénie florale de *Colophospermum*. Chez ce genre, les bractéoles sont développées et les pétales ne sont pas initiés ainsi que certains sépales, les étamines, en revanche sont plus nombreuses (20-25 au lieu de dix). En dehors du groupe *Crudia*, d'autres Detarieae *s. l.* apétales ont été étudiées du point de vue de l'ontogénie florale. Par exemple, chez *Brachystegia*, les pétales sont absents mais initiés (Tucker, 2000a ; Figure 29C). Chez *Saraca*, un phénomène un peu particulier se produit, les pétales sont initiés mais quatre d'entre eux se développent en tant qu'étamines et le cinquième ne se développe pas (Tucker, 2000b ; Figure 29D). Sans aller jusqu'à l'apétalie, la perte de pièces de la corolle est fréquente dans les Detarieae *s. l.* Les patrons les plus souvent observés correspondent plus ou moins à deux types :

- trois pétales sont développés (du côté adaxial) et les deux pétales abaxiaux sont réduits (soit plus petits soit vestigiaux) ;
- un seul pétale est développé (le pétale médian adaxial) et les quatre autres sont réduits (vestigiaux) ou disparaissent.

Dans le deuxième type, les quatre pétales qui ne se développent pas peuvent être tous vestigiaux ou tous absents mais il peut aussi arriver que les deux adaxiaux soient vestigiaux et



**Figure 30** : Consensus strict de 10 arbres (L=1707 ; CI'=0,374 ; RI=0,733) issus de l'analyse cladistique des caractères chloroplastiques et morphologiques combinés en pondérations successives (caractères morphologiques ayant un poids double de celui des caractères moléculaires). Les couleurs indiquent les différents types de corolle rencontrés chez les Detarieae s. l. (voir sur le côté gauche pour les correspondances). Le rouge indique l'absence de pétales et les espaces vides indiquent une corolle régulière à cinq pétales.

	<b>Type 1</b> <b>3 pétales développés</b>	<b>Type 2</b> <b>1 pétale développé</b>
Base des Detarieae <i>s. l.</i>	<i>Barnebydendron, Schotia*</i>	
Base des Detarieae résinifères	<i>Daniellia</i>	
Detarieae résinifères, Clade <i>Hymenaea</i>	<i>Hymenaea verrucosa</i>	
Detarieae résinifères, Clade <i>Eperua</i>		<i>Eperua, Eurypetalum</i>
Detarieae résinifères, Clade <i>Detarium</i>		<i>Sindoropsis, Sindora*</i>
Base du clade Amherstieae	<i>Lysidice, Hymenostegia*, Neochevalierodendron*, Humboldtia, Tamarindus*, Paloue, Amherstia*, Loesenera</i>	<i>Afzelia*, Intsia, Macrobium, Paramacrobium, Cryptosepalum, Paloue</i>
Clade Amerstieae, Clade Macrolobieae		<i>Berlinia, Anthonotha, Gilbertiodendron*, Aphanocalyx*, Tetraberlinia*, Bikinia, Julbernardia*, Icuria*</i>

**Tableau 17** : Répartition des deux types de corolle dans les Detarieae *s. l.* selon les groupes moléculaires obtenus par Bruneau *et al.* (2000 et 2001). Les astérisques indiquent les genres étudiés par Tucker (2000 a, b et c, 2001 a et b, 2002 a et b, 2003 ; au moins une espèce par genre).

les deux abaxiaux absents. Parmi les absents, certains peuvent être initiés mais non développés et d'autres peuvent ne pas être initiés. Par exemple, chez *Aphanocalyx*, un seul pétale est développé, les deux adaxiaux sont initiés mais ne se développent pas et les deux abaxiaux ne sont pas initiés (Tucker 2000a ; Figure 29E). Dans les Detarieae résinifères (Figure 30 et Tableau 17), le premier type se retrouve plutôt chez les genres dont les lignées se sont développées plus précocement (*Barnebydendron*, *Schotia*, *Daniellia*, et même certains individus d' *Hymenaea verrucosa* ; voir Lee et Langenheim, 1975) alors que le deuxième type se trouve plutôt dans les groupes apparus ultérieurement (*Eperua*, *Eurypetalum*, *Sindora*, *Sindoropsis*). Malgré le manque de résolution à l'intérieur du clade des Amherstieae dans les analyses de Bruneau *et al.* (2000 et 2001), le même phénomène semble se répéter. Alors que le premier type se retrouve fréquemment dans le clade des Macrolobieae (clade plus dérivé) qui ne contient pas le deuxième type, les autres taxa du clade Amherstieae présentent souvent le premier type et quelquefois le deuxième (Tableau 17). Ceci représente une tendance à la zygomorphie par la régression des pétales latéraux, les abaxiaux étant les plus labiles. Cette tendance s'observe de façon répétée dans les Detarieae résinifères, dans le clade Amherstieae et même à l'intérieur d'un genre (ex. : *Paloue* - Redden, 2003). La réversion vers l'actinomorphie de la corolle est fréquente ainsi que la perte totale des pétales. Chez les membres du clade Amherstieae, il semble que les pétales soient initiés, mais non développés. Chez les Detarieae résinifères, une seule espèce apétale (*Colophospermum mopane*) a été étudiée, il est donc difficile de généraliser mais au moins chez cette espèce, les pétales ne sont même pas initiés. Les Amherstieae présentent aussi une réduction du nombre de sépales de façon concomitante à l'expansion des bractéoles.

Cronk (2002) attribue le fait que des petits changements sur un seul gène peuvent provoquer des changements chaotiques (donc peu prédictibles) dans le phénotype à la non-linéarité des effets épigénétiques (au sens de Waddington, 1957 - i.e. patrons d'expression de gènes en fonction du contexte génétique). Donc de petits changements dans l'un des gènes impliqués dans la cascade non linéaire des gènes du développement floral pourraient provoquer un retard ou une avance d'expression de certains gènes (hétérochronie du développement) ou un déplacement spatial d'expression d'un gène (hétérotopie). Les patrons ontogénétiques chez les Detarieae *s. l.* font penser à un cas d'hétérochronie du développement ou de pedomorphose (apparition de caractères habituellement tardifs du développement à un état juvénile du développement). En effet, le développement des pétales semble parfois entrer en concurrence

avec le développement du carpelle et des étamines car ceux-ci se développent sans que le développement des pétales ne soit terminé (Tucker, 2000a).

	Verticille 1	Verticille 2	Verticille 3	Verticille 4
Classe A	+	+		
Classe B		+	+	
Classe C			+	+
Classe E		+	+	+
	Sépales	Pétales	Étamines	Carpelles

**Tableau 18** : Résultats organogénétiques de l'expression des gènes de classes A, B, C et E.

L'ontogénie florale se trouve sous la dépendance de nombreux gènes formant une cascade complexe. Les plus connus sont les facteurs de transcriptions de classes A, B, C, D et E (gènes ABC - Coen, 1991 ; Coen et Meyerowitz, 1991 ; Meyerowitz *et al.*, 1991, Irish et Kramer, 1998 ; gènes D - Colombo *et al.*, 1997 ; gènes E - Egea-Cortines et Davies, 2000). Ces gènes "cadastraux" déterminent l'identité des *primordia* qui se forment dans le méristème floral en régulant des gènes de "construction". Les gènes de classe D interviennent dans la spécification des ovules. Les gènes de classes A, B, C et E font partie de ce qui a été proposé comme le "floral quartet model" (Theißen et Saedler, 2001). Dans ce modèle, les gènes de classe E codent des protéines qui forment des complexes avec les protéines encodées par les gènes de classes A, B ou C. Ces complexes agissent comme facteurs de transcription en se liant à des éléments "cis-régulateurs" de gènes structuraux (voir Tableau 18). Les gènes de classes A, B, C et E ne réalisent qu'une partie de la cascade du développement et cette cascade doit être vue comme un réseau complexe plutôt qu'un enchaînement linéaire d'interactions. Ces gènes agissent eux-mêmes en interaction avec d'autres gènes dont quelques-uns ont été identifiés (chez *Arabidopsis thaliana* en particulier).

Le gène *SUPERMAN* (Sakai *et al.*, 1995) contrôle le développement cellulaire entre étamines et carpelles en commandant les gènes qui assurent l'activité B. Chez les mutants *superman*, le quatrième verticille est pourvu d'étamines et le nombre de carpelles est réduit en conséquence. Le gène *LEAFY* (Schultz et Haughn, 1991) est impliqué dans la transition du méristème végétatif au méristème floral. Les mutants *leafy* ne présentent que des organes ressemblants à des sépales, disposés en spirale comme les feuilles sur les tiges. Le gène *PERIANTHIA* (Chuang *et al.*, 1999) contrôle le nombre de pièces par verticille, pour les trois premiers

verticilles. Le gène *UNUSUAL FLORAL ORGAN* (*UFO* - Durfee *et al.*, 2003 ; Laufs *et al.*, 2003) appuie *PERIANTHIA* pour les deuxième et troisième verticilles et promeut le développement des pétales en dégradant un inhibiteur de la croissance des pétales. Le gène *PRESSED FLOWER* (*PRS* - Matsumoto et Okada, 2001) code pour une protéine qui a pour rôle de définir les régions latérales du méristème floral. Chez les mutants *prs*, les sépales latéraux sont souvent absents. Le gène *RABBIT EARS* (*RBE* - Takeda *et al.*, 2004) code pour une protéine qui promeut le développement des pétales. Chez les mutants *rbe*, les pétales sont souvent filamenteux ou absents. Le gène *PETAL LOSS* (*PTL* - Griffith *et al.*, 1999 ; Brewer *et al.*, 2004) limite la croissance des sépales en les empêchant de fusionner et promeut la croissance des *primordia* de pétales. Les mutants *ptl*, ont souvent des sépales fusionnés et des pétales absents. Enfin, le gène *CUP-SHAPED COTYLEDON* (*CUC* - Aida *et al.*, 1997) agit lui aussi sur les *primordia* des organes floraux adjacents (particulièrement les sépales) pour les empêcher de fusionner. Apparemment, les trois derniers (*RBE*, *PTL* et *CUC*) agiraient en synergie (Brewer *et al.*, 2004).

Plusieurs gènes ont été identifiés comme étant impliqués dans l'identité et la différenciation des pièces florales et donc dans l'établissement de la zygomorphie chez *Antirrhinum*. Le gène *DIVARICATA* (*DIV* - Almeida *et al.*, 1997 ; Galego et Almeida, 2002) code pour un facteur de transcription qui détermine l'identité des pétales ventraux. Chez les mutants *div*, les pétales ventraux ont une identité latérale. Le gène *RADIALIS* (*RAD* - Cubas, 2004) contrôle l'identité des pétales dorsaux. Les gènes *DIV* et *RAD* sont eux même sous le contrôle des gènes *CYCLOIDEA* (*CYC*) et *DICHOTOMA* (*DICH*) qui sont impliqués dans la détermination de l'identité des organes floraux dorsaux et ont donc un rôle important dans la formation de fleurs zygomorphes (Luo *et al.*, 1996 et 1999). Les mutants *cyc* ont des fleurs dont les organes ressemblent tous partiellement aux organes ventraux. De plus, ces mutants ont des fleurs avec plus de sépales, de pétales et d'étamines (six au lieu de cinq). Les mutants *dich* ont des pétales dorsaux avec une asymétrie interne réduite. Les doubles mutants *cyc : dich* ont des fleurs complètement actinomorphes avec des organes floraux supplémentaires, les pétales et les étamines sont tous identiques aux pièces ventrales des fleurs zygomorphes (phénotype sauvage).

Certains gènes semblent agir surtout sur l'initiation des pièces et d'autres sur leur développement ultérieur. Ceci semble confirmer l'idée de Tucker (2001b ; 2003) que les fleurs

apétales dont les pétales sont initiés mais ne se développent pas et les fleurs dont les pétales ne sont pas du tout initiés sont issues de patrons ontogénétiques devant être interprétés comme étant différents. Donc si toutes les Detarieae résinifères apétales sont dans le même cas que *Colophospermum* (pétales non initiés) et si toutes les Amherstieae apétales ont des pétales initiés mais non développés (ex : *Crudia*, *Brachystegia*) alors l'apétalie n'a pas la même signification dans les deux groupes. Tucker (2000d), en accord avec les hypothèses de Bateman et DiMichele (1994), invoque la suppression de gènes de régulation pour expliquer les changements de patrons floraux. Le mot suppression utilisé par Tucker (2000d) ne signifie pas grand chose. Il semble qu'elle entende par ce terme l'inactivité d'un gène qui peut résulter de plusieurs facteurs différents (modification, inhibition...). Certains gènes du développement peuvent être influencés dans leur expression par des gènes promoteurs ou des gènes inhibiteurs comme ils peuvent être inactivés par leurs propres mutations. On comprend donc qu'il existe plusieurs façons d'aboutir à l'absence d'expression d'un gène :

- Ce gène est inactif car une mutation le rend inefficace.
- Ce gène n'est pas activé en raison de l'absence de la protéine (ou des protéines) qui doit se fixer sur un domaine de cis-régulation et cette protéine est absente car le gène (ou les gènes s'il s'agit d'un hétéropolymère) est inefficace à cause de mutations.
- Ce gène est inactivé par un inhibiteur.

Donc plusieurs causes peuvent aboutir au même effet. Ceci pourrait être l'explication des patrons de développement similaires apparaissant de façon répétée au cours de l'évolution des Detarieae *s. l.* mais résultant peut-être de mécanismes génétiques différents. Ainsi, "l'homologie" structurale morphologique pourrait résulter d'une non homologie au niveau génétique.

La polyploïdisation peut aussi avoir complexifié le problème de l'ontogénie florale. En effet, le nombre chromosomique haploïde de base des légumineuses serait de sept avec un passage à la tétraploïdie ayant eu lieu très tôt dans l'évolution de la famille. La plupart des légumineuses ont donc un nombre chromosomique haploïde de  $n=14$ , avec de nombreux cas d'aneuploïdie ( $n=13, 12, 11...$ ) et quelques cas d'hexaploïdie. La duplication génique découlant de ce phénomène a souvent été associée avec une divergence de fonction et donc des nouveautés évolutives (Levin, 1983 ; Wendel, 2000). Il se pourrait que les nouvelles interactions créées entre les multiples gènes de régulation intervenant dans l'ontogénèse de la fleur soient responsables des variations observées particulièrement si les différentes copies d'un même

gène se mettent à diverger. Cette duplication génique semble en désaccord avec l'hypothèse de perte de gènes de régulation avancée par Tucker (2000d). Cependant, les polyploïdes tendent à perdre des chromosomes (aneuploïdie) et donc des gènes lors du phénomène appelé diploïdisation. Ainsi, les deux hypothèses ne sont-elles pas totalement en désaccord.

Malheureusement, les gènes impliqués dans le développement ne sont connus que chez quelques plantes modèles (*Arabidopsis*, *Antirrhinum*, *Petunia*, tomate, riz, maïs, tabac...) et il n'existe pas de gènes connus impliqués dans le développement des bractéoles, fréquemment associées avec le périanthe dans une fonction de protection chez les Detarieae *s. l.* Il est donc difficile de conclure en raison du manque de données ontogénétiques dans les Detarieae *s. l.* et aussi de la méconnaissance du réseau complexe d'interactions des gènes du développement, chez les plantes en général et chez les légumineuses en particulier. Le séquençage en cours du génome de *Medicago* et du soja (*Glycine*) et la recherche de gènes orthologues chez les Caesalpinioideae nous apporteront peut-être une meilleure compréhension des phénomènes impliqués dans le développement floral du groupe.

Quelques travaux ont tout de même porté sur les Leguminosae (en particulier chez les Papilionoideae). Des homologues du gène *LEAFY* ont été mis en évidence chez les Leguminosae (en particulier chez les Detarieae *s. l.* - Archambault et Bruneau, 2004). Ainsi deux copies de ce gène ont été découvertes dans la tribu des Detarieae *s. l.* dont une pourrait être un pseudogène. Des homologues du gène *CYC* ont ainsi été mis en évidence chez les Leguminosae (*LEGCYC* - Citerne *et al.*, 2003). Ces homologues présentent deux copies chez les Papilionoideae (*LEGCYC* I et II) et même trois copies chez certains groupes de cette sous-famille (*LEGCYC* IA, IB et II). Chez les Caesalpinioideae, une seule copie a été mise en évidence jusqu'à présent (chez *Ceratonia* et *Dialium*). Si ces gènes ont une fonction similaire au gène *CYC* alors ils sont sans doute impliqués pour déterminer l'orientation de la fleur et pour l'établissement de la zygomorphie en régulant l'expression d'autres gènes du développement dans la zone adaxiale ou abaxiale. La zygomorphie est un syndrome qui peut être établi de plusieurs manières : la modification de la symétrie interne d'un organe, la fusion de pièces florales ou la perte de certains organes (pétales ou étamines la plupart du temps). Chez *Antirrhinum* ou *Linaria*, la corolle subit les deux premiers phénomènes alors que l'androcée subit la perte d'une étamine. Chez les Papilionoideae, le patron le plus répandu pour la corolle implique la modification de la symétrie interne et la fusion sans perte de pièces

alors que chez les *Detarieae s. l.* la perte (ou la réduction) de pièces constitue la base de la zygomorphie pour la corolle. Dans les deux groupes, l'androcée devient monosymétrique par fusion des étamines mais à cela s'ajoute la perte de pièces pour les *Detarieae s. l.* uniquement. Un gène homologue de *CYC* ou *LEGCYC*, en interaction avec d'autres gènes, pourrait être impliqué dans l'établissement de la zygomorphie chez les *Detarieae s. l.* Parmi les gènes identifiés chez des plantes modèles comme étant impliqués dans l'ontogénie florale, le gène *PTL* pourrait avoir un homologue chez les *Detarieae s. l.* qui serait un bon candidat pour interagir avec *LEGCYC*.

L'évolution particulièrement complexe de la morphologie florale chez les *Detarieae s. l.* est sans doute à mettre en relation avec la diversité des pollinisateurs impliqués dans leur reproduction (voir Lewis *et al.*, 2000). Malheureusement, ces pollinisateurs ne sont pas connus pour toutes les espèces de cette tribu.

## Relations phylogénétiques

### ***Detarieae s. l.***

Ce groupe bien défini par toutes les analyses est très variable. Il est donc difficile de trouver des synapomorphies en particulier au niveau de la structure florale qui change beaucoup, peut-être en rapport avec la grande variabilité des pollinisateurs. Cependant, quelques caractères se sont révélés utiles.

Au niveau de la morphologie florale, le style est souvent enroulé ou courbé (rarement genouillé) vers le côté abaxial de la fleur alors que chez nos trois extra-groupes, le style était courbé vers le côté adaxial de la fleur. D'après les illustrations de diverses fleurs de *Caesalpinioideae* dans la première partie de "Advances in legume systematics" (Polhill et Raven, 1981), il semble que l'état le plus répandu soit celui rencontré dans nos extra-groupes. Seuls *Colophospermum* et *Hardwickia* sont difficiles à placer dans une des deux catégories car le style est court et trapu chez *Colophospermum* et semble plutôt droit, alors que chez *Hardwickia* il part dans une direction puis dans l'autre (en zigzag). Il semblerait aussi que la présence d'amyloïdes dans la graine constitue un caractère original apparu chez les *Detarieae s. l.*, mais ce caractère est absent dans le clade *Prioria*. L'insertion des stipules chez les *Detarieae s. l.* est intrapétiolaire. Toutefois, dans le clade *Hymenaea* et chez *Hardwickia*, les stipules sont insérées de façon latérale comme chez les extra-groupes. La présence de

perforations bordurées dans le bois est vraisemblablement apparue assez tôt chez les légumineuses, mais elle est absente dans les groupes les plus à la base de la famille comme les Cercideae et les Dialiineae *s. l.* d'où proviennent nos extra-groupes (Herendeen, 2000 ; Herendeen *et al.*, 2003b). En revanche, ce caractère est présent chez les Detarieae *s. l.*, mais aussi chez les Caesalpinieae, les Cassieae, les Mimosoideae et les Papilionoideae.

### **Clade Amherstieae**

Notre but n'étant pas l'étude des Amherstieae, l'échantillonnage ne permet pas de conclure à propos de ce groupe. Cependant, le clade semble défini par la présence de bractéoles persistantes (bien qu'elles puissent l'être dans plusieurs espèces de Detarieae *s. l.* et même d'autres légumineuses) et très volumineuses, enveloppant le bouton floral juste avant l'anthèse (caractère partagé par *Colophospermum*, *Hardwickia* et *Daniellia*). Ce caractère ne concerne pas *Cynometra mannii* qui ne se trouve pas dans le clade Amherstieae d'après l'analyse des caractères morphologiques (mais seulement dans l'analyse des données moléculaires et combinées). De plus, pour un grand nombre de genres inclus dans le clade des Amherstieae par Bruneau *et al.* (2000 et 2001), les bractéoles sont décrites dans la littérature comme n'étant pas volumineuses et n'enveloppant pas le bouton floral. Donc, ce clade tel que défini par les données moléculaires n'est pas bien soutenu par les caractères morphologiques, confirmant ainsi les difficultés rencontrées par les systématiciens dans les définitions des deux tribus (Tableau 15). Des travaux en morphologie et en ontogénie seraient donc encore nécessaires dans ce groupe.

### **Detarieae résinifères**

Le clade n'apparaît pas monophylétique selon la morphologie. Parfois, il s'agit d'un problème de résolution (dans les analyses des 76 ou 89 caractères en pondération égalitaire) d'autre fois le groupe est polyphylétique (dans les analyses des 76 caractères après pondérations successives). Dans les analyses des 89 caractères après pondérations successives, comme dans les analyses chloroplastiques, le clade *Prioria* se trouve à la base d'un clade contenant les Detarieae *s. s.* (autres Detarieae résinifères) et le clade des Amherstieae (non productrices de résines), ce qui rend le groupe des Detarieae résinifères est paraphylétique (en simplifiant sans tenir compte de *Cynometra mannii* et *Augouardia letestui*). Les analyses combinées résolvent le groupe comme étant tantôt monophylétique (dans les analyses moléculaires /

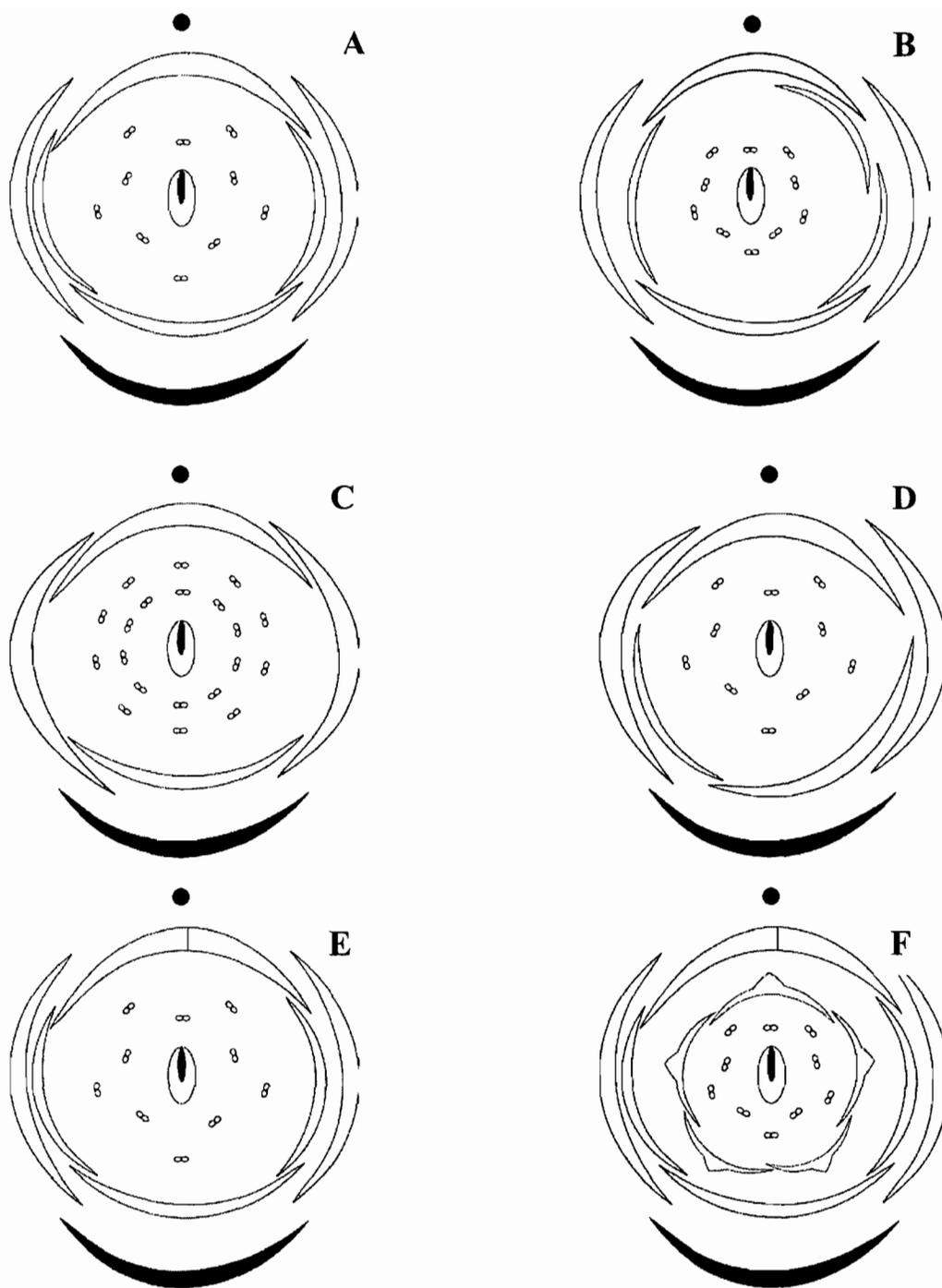
morphologiques excluant *Colophospermum* et *Hardwickia*, et dans les analyses chloroplastiques / morphologiques après pondérations successives), tantôt paraphylétique (dans les analyses moléculaires / morphologiques avec toutes les espèces disponibles, et dans les analyses chloroplastiques / morphologiques en pondérations égalitaires). Les soutiens sont en général mauvais quelle que soit l'hypothèse proposée. Il est difficile de déterminer si le groupe est mono- ou paraphylétique.

Si on admet que l'absence de citation de terpènes chez les membres du clade Amherstieae est réellement un reflet de leur inaptitude à produire des terpènes, que la capacité à produire des terpènes est apparue tôt chez les Leguminosae comme cela est suggéré par la présence de terpènes volatiles (sesqui- et monoterpènes) chez des espèces du genre *Bauhinia* et que les diterpènes des Detarieae *s. l.* sont homologues aux monoterpènes de *Bauhinia* (voir chapitre 1), alors les Amherstieae ont perdu cette capacité que les Detarieae résinifères soient monophylétiques ou pas.

#### **Clade *Prioria***

On peut considérer ce clade de deux façons différentes : le clade *Prioria* au sens strict qui est toujours soutenu (dans les analyses moléculaires, morphologiques et combinées) et contenant quatre genres (*Prioria*, *Gosswelierodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron*) et un clade *Prioria* au sens large contenant en plus le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* et parfois aussi le couple *Neopaloxylon* / *Brandzeia*.

Dans les analyses morphologiques, le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* ne fait pas toujours partie de ce clade *Prioria s. l.* Sans les caractères palynologiques et chimiques ajoutés grâce à la littérature, ces deux genres sont attirés par le clade *Hymenaea* en raison de leurs caractères végétatifs (feuilles bifoliolées à folioles asymétriques). Le couple *Neopaloxylon* / *Brandzeia* en revanche fait partie du clade *Prioria s. l.* sans conteste du point de vue de la morphologie (mais pas des données moléculaires). Dans les analyses combinées chloroplastiques / morphologiques, le clade *Prioria s. l.* contient toujours le couple *Colophospermum* / *Hardwickia*. Et, dans les analyses chloroplastiques / morphologiques après pondérations successives, il contient aussi le genre *Brandzeia*. Le genre *Daniellia* est alors lui-même le groupe frère du clade *Prioria s. l.* Dans les analyses combinées moléculaires /



**Figure 31** : Diagrammes floraux des genres du clade *Prioria s. l.* : A - *Gossweilerodendron* ; B - *Prioria*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* ; C - *Colophospermum* ; D - *Hardwickia* ; E - *Neoapaloxylon* ; F - *Brandzeia*.

morphologiques, le clade *Prioria s. l.* n'est pas résolu, le couple *Colophospermum / Hardwickia* se trouve à la base des *Detarieae s. l.*, rendant le clade *Prioria s. l.* paraphylétique.

#### **Clade *Prioria s. l.***

En ce qui concerne ce clade, le caractère le définissant le mieux est la présence d'un seul ovule dans l'ovaire. Quelques espèces de notre matrice possèdent toutefois aussi cette particularité : *Guibourtia arnoldiana* et *Cynometra mannii*. Ces deux espèces appartiennent à des genres possédant en général deux ovules. Une aile proximale est aussi fréquente même si elle n'est pas présente chez toutes les espèces du clade. Les genres *Hardwickia*, *Brandzeia*, *Neoapaloxylon*, *Gossweilerodendron* et quelques espèces des genres *Oxystigma* et *Kingiodendron* possèdent des fruits samaroides (seul le genre *Prioria* ne présente jamais ce caractère). La seule autre observation que nous ayons faite de ce caractère dans les *Detarieae s. l.* se trouve chez *Hylodendron*. Et les fleurs sont généralement apétales (Figures 31A-F).

Dans le clade *Prioria s. l.*, certains caractères sont partagés par le clade *Prioria s. s.* avec le couple *Colophospermum / Hardwickia* et d'autres par le clade *Prioria s. s.* avec le couple *Neoapaloxylon / Brandzeia*. *Colophospermum* et *Hardwickia* ont en commun avec le clade *Prioria s. s.* l'absence d'amyloïdes dans les graines au contraire de toutes les autres *Detarieae s. l.* De plus, *Colophospermum* comme les espèces du clade *Prioria s. s.* (état inconnu chez *Hardwickia*) ne possède pas de "Zwischenkörper" alors que cette structure a été décrite chez toutes les autres *Detarieae s. l.* observées ainsi que chez *Cercis* (l'état est inconnu chez *Bauhinia* et *Dialium* - Banks, 2003). *Neoapaloxylon* et *Brandzeia* (Figure 31E et F) ont en commun avec le clade *Prioria s. s.* un stigmatte atténué (sauf *Kingiodendron* qui a un stigmatte cratériforme). Ces deux genres sont assez distincts du clade *Prioria s. s.* par des folioles plus nombreuses et en général plus petites, des fleurs plus grandes et pour *Brandzeia* la présence de pétales.

#### **Clade *Prioria s. s.***

Ce clade est très homogène du point de vue de la morphologie générale. Toutes les espèces possèdent des feuilles multifoliolées avec un nombre limité de folioles et des petites fleurs apétales en racèmes denses. Le clade semble défini de façon plus rigoureuse par quelques caractères uniques. Les cotylédons restent enfermés dans la graine au moment de la germination. Chez les espèces du clade *Prioria s. s.*, la germination est, de plus, hypogée

contrairement à celle de toutes les autres Detarieae et de nos extra-groupes. D'après Gasson *et al.* (2003) les canaux axiaux (canaux sécréteurs) sont présents chez les espèces du clade *Prioria s. s.* et sont généralement arrangés de façon diffuse (sauf chez *Prioria* où il y a une organisation tangentielle).

Breteler (1999) a récemment révisé le genre *Prioria* dans lequel il inclut toutes les espèces du clade *Prioria s. s.* Certains des genres sont définis par des caractères peu contestables, par exemple, *Kingiodendron* qui a un stigmate cratéiforme et possède visiblement des fleurs unisexuées. *Gossweilerodendron* avec quatre sépales (Figure 31A) se distingue des trois autres genres du clade *Prioria* qui en ont tous cinq (Figure 31B). Par contre, il ne semble pas y avoir de caractère distinguant *Prioria* et *Oxystigma*, ce dernier offrant une certaine variabilité (fruit ailé ou non ; étamine pourvue d'une extension proximale du connectif ou non).

#### ***Colophospermum / Hardwickia***

Le couple présente plusieurs caractères communs : les feuilles sont bifoliolées (caractère partagé avec le clade *Hymenaea*, *Eurypetalum unijugum* et *Aphanocalyx cynometroides*), les folioles sont asymétriques à nervation primaire actinodrome (comme *Bauhinia*, *Cercis* et *Aphanocalyx*), le stigmate est pelté et le pollen est pantopore. D'autres caractères qui n'ont pu être ajoutés à la matrice pour des raisons pratiques sont aussi à signaler. Chez ces deux genres monospécifiques, les feuilles portent à leur extrémité une structure qui pourrait être une extension du rachis au delà de l'insertion des folioles (Herendeen, 2000). De plus, alors que la plupart des Detarieae *s. l.* ont un nombre haploïde de 12 (ou 11), *Colophospermum* et *Hardwickia* possèdent 17 chromosomes à l'état haploïde (Goldblatt, 1981 ; Breteler *et al.*, 1997). Le pollen présente une ornementation réticulée et non perforée (adaptation à la pollinisation par le vent - Banks et Klitgaard, 2000) et les graines possèdent des cotylédons ruminés. Ils ont aussi en commun des caractères de l'anatomie du bois (Breteler *et al.*, 1997 ; Banks et Gasson, 2000). Le bois est dépourvu de canaux axiaux (sécréteurs) habituellement présents dans le reste du clade *Prioria*.

Breteler *et al.* (1997) ont donc proposé l'unification de ces deux genres en raison de leurs nombreuses caractéristiques communes (Tableau 12). Les critiques de Léonard (1999) sur ce changement taxonomique portent sur des caractères auxquels il attribue une importance générique et qui séparent ces deux genres. Le premier de ces caractères est le nombre de

sépales qui est de quatre chez *Colophospermum* et de cinq chez *Hardwickia*. Le deuxième caractère est la structure du calice qui serait alterne chez *Colophospermum* et imbriquée chez *Hardwickia*. Le troisième caractère séparant les deux genres est le nombre d'étamines : chez les Detarieae s. l. un androcée de dix étamines) est le cas le plus fréquent comme chez *Hardwickia*, alors que *Colophospermum* en possède un nombre plus important (20 à 25). Le quatrième caractère est la présence d'un disque chez *Colophospermum* alors qu'*Hardwickia* n'en a pas. Le cinquième caractère est la surface des anthères qui est lisse chez *Colophospermum* et verruqueuse chez *Hardwickia*. Ensuite, le fruit d'*Hardwickia binata* est symétrique à déhiscence apicale alors que celui de *Colophospermum mopane* est réniforme à déhiscence latérale. Enfin, la graine de *C. mopane* est réniforme à radicule latérale, ailée, couverte de vésicules résinifères et présente un aspect mucilagineux après trempage alors que chez *H. binata*, la graine est triangulaire, à radicule terminale, sans aile, ni vésicule, ni mucilage. Nous avons interprété un peu différemment de Léonard (1999) les caractères floraux. En effet, Krüger *et al.* (1999) a suggéré, après une étude ontogénétique du genre *Colophospermum*, que les deux pièces stériles latérales ne seraient pas des sépales mais les bractéoles. L'examen du diagramme floral (Figure 31C) confirme que la position de ces deux pièces concorde mieux avec cette hypothèse. L'examen du diagramme floral d'*Hardwickia* (Figure 31D) suggère que la même chose est valable pour *Hardwickia*. Les deux genres semblent donc avoir respectivement deux et trois sépales seulement, les sépales latéraux contigus aux grandes bractéoles ayant disparus. Conformément aux hypothèses de Tucker (2000d et 2001b) reprenant celles de Bateman et DiMichele (1994) cette perte des sépales (après celle des pétales) aurait été suivie d'une autre innovation chez *Colophospermum* qui possède un androcée dont le nombre de pièces s'est vu multiplié par deux environ. D'après les résultats phylogénétiques, l'unification des deux genres est possible (monophylétisme du groupe) mais reste surtout une question de rang (les deux genres étant monospécifiques).

Le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* est une fois de plus problématique car certains caractères morphologiques tendent à le rapprocher du clade *Hymenaea* (dans les analyses des 76 caractères) alors que d'autres l'assimilent au clade *Prioria* (dans les analyses des 89 caractères). Au niveau moléculaire le même phénomène se produit, les caractères chloroplastiques assimilent le couple au clade *Prioria* alors que les caractères des ITS sont plus complexes et les rapprochent en général du genre *Daniellia* (mais voir chapitre 1). Ce couple a justement un nombre chromosomique plus important ( $n=17$  donc  $2n=34$ ) que les

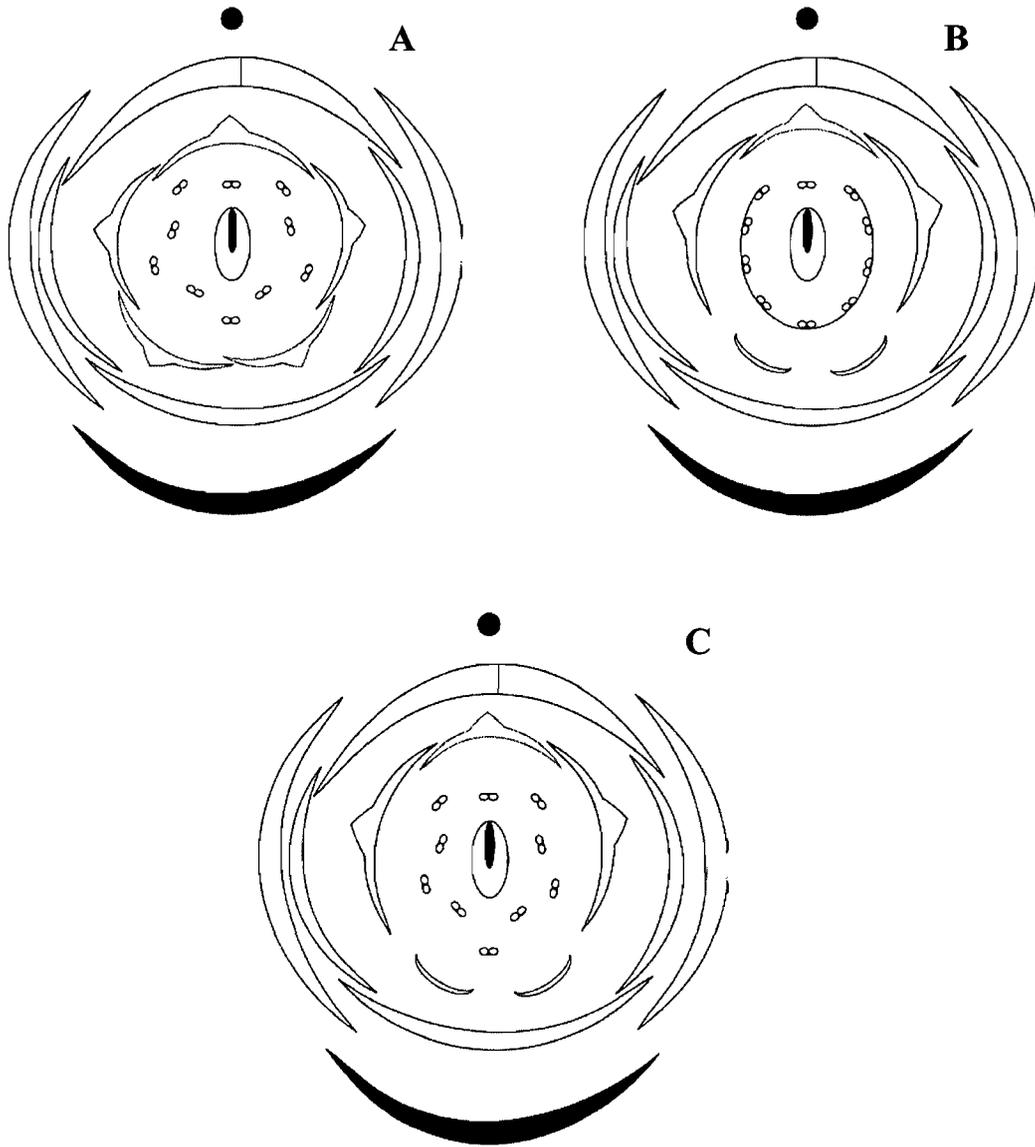
autres Detarieae *s. l.* ( $n=11$  ou  $12$  donc  $2n=22$  ou  $24$ ). Donc ce couple pourrait être considéré comme d'origine triploïde pour la lignée des Detarieae *s. l.* et même comme hexaploïde par rapport au nombre chromosomique de base des Leguminosae ( $n=7$  donc  $2n=14$ ) inféré par Goldblatt (1981). Les changements de place de ce couple dans les analyses phylogénétiques peuvent être dus à l'accélération évolutive parfois observée chez les polyploïdes (Levin, 1983 ; Wendel, 2000) ou à un phénomène d'hybridation impliquant la lignée du clade *Prioria* comme lignée maternelle et une autre lignée difficile à identifier.

Le même problème pourrait se poser pour *Brandzeia* (et sans doute *Neoapaloxylon*) qui partage un certain nombre de caractères morphologiques avec le clade *Prioria* mais qui du point de vue des caractères moléculaires reste proche du genre *Daniellia*.

Une hypothèse à tester serait la possibilité que la lignée du clade *Prioria* se soit hybridée plusieurs fois et que de ces hybridations soient nées deux lignées. La première lignée (*Colophospermum* / *Hardwickia*) aurait la lignée du clade *Prioria* comme lignée maternelle et aurait subi un évènement de polyploïdisation. La lignée du genre *Daniellia*, du clade *Hymenaea* ou du clade des Detarieae *s. s.* serait la lignée paternelle. La deuxième lignée (*Neoapaloxylon* / *Brandzeia*) aurait un ancêtre du genre *Daniellia* comme lignée maternelle et n'aurait pas subi d'évènement de polyploïdisation.

#### **Clade des Detarieae *s. s.***

La délimitation du clade des Detarieae *s. s.* est problématique. Dans les analyses morphologiques, il comprend *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia* en plus des genres précédemment inclus dans ce clade lors des analyses moléculaires (dont *Daniellia* et sans *Augouardia*). Le clade possède peu de caractères propres, le seul qui ne soit pas homoplastique est la présence de pores saillants sur le pollen. Mais dans les analyses combinées, il exclu *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Schotia* et tantôt il inclut *Daniellia* et *Brandzeia*, tantôt il les exclut. Dans les analyses chloroplastiques / morphologiques après pondérations successives, les deux genres sont plus proches du clade *Prioria*. Mais dans les analyses combinées en pondération égalitaire, le genre *Brandzeia* est le groupe frère du genre *Daniellia* et les deux genres se trouvent à la base du clade Detarieae *s. s.* Le clade des Detarieae *s. s.* présente une grande variabilité morphologique (Figures 32 à 35).



**Figure 32** : Diagrammes floraux de A - *Goniorrhachis marginata* et *Schotia afra* ; B - *Barnebydendron riedellii* et *Daniellia* ; C - *Schotia brachypetala* et *S. latifolia*.

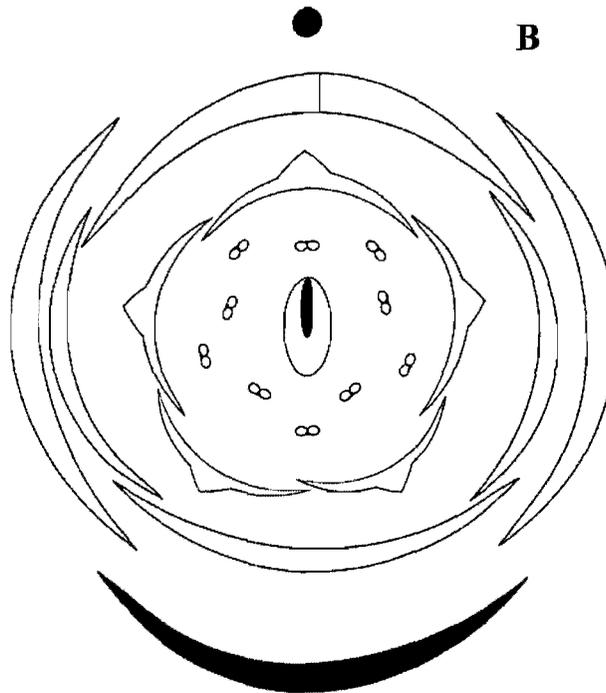
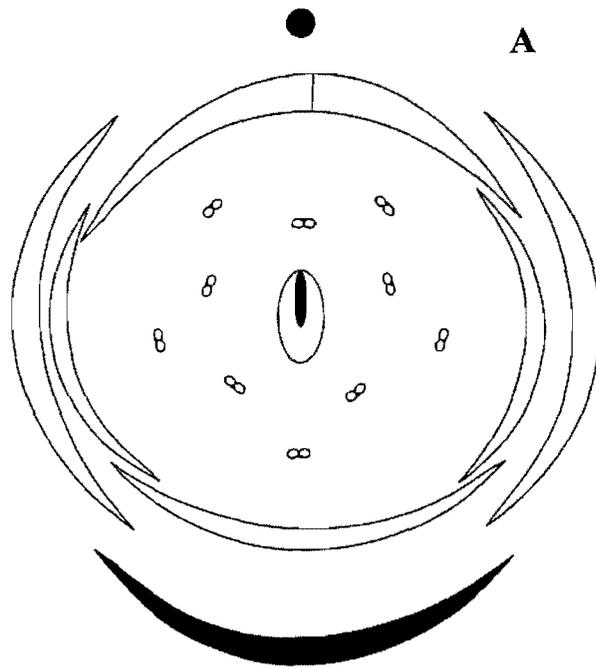
### **Clade *Hymenaea***

Les espèces du clade *Hymenaea* possèdent des fleurs plus ou moins régulières, soit à cinq pétales comme chez *Hymenaea* et *Peltogyne* (Figure 33B), soit sans pétale comme chez *Guibourtia* (Figure 33A). Les caractères qui définissent le mieux ce clade sont des caractères végétatifs, comme par exemple des feuilles bifoliolées (caractère partagé par *Colophospermum*, *Hardwickia*, *Eurypetalum unijugum* et *Aphanocalyx cynometroides*). Les folioles sont asymétriques (souvent falciformes) avec une nervation pennée dont la nervure primaire est proche du bord distal de la foliole (caractère partagé avec *Goniorrhachis*, *Cryptosepalum*, *Hymenostegia* et *Cynometra*). L'insertion des stipules est latérale au lieu d'être intrapétiolaire (caractère commun avec les extra-groupes et *Hardwickia*). Ce dernier caractère pourrait d'ailleurs ne pas s'appliquer à *Peltogyne confertiflora* (Herendeen, com. perso. mais cela reste à vérifier car les stipules étaient absents sur les échantillons observés).

Le genre *Guibourtia* est le mieux défini. Ses fleurs sont apétales, la marge de ses sépales recouverts est étroite et amincie faisant suite à une sorte de repli et son ovaire possède deux ovules seulement (sauf *Guibourtia arnoldiana* à un seul ovule). De plus, le bois des espèces du genre *Guibourtia* possède des canaux sécréteurs d'origine traumatique (voir aussi *Aphanocalyx* et *Brachystegia*). Le genre *Hymenaea* présente la particularité d'avoir des fruits à endocarpe charnu et le stipe de l'ovaire est soudé au bord adaxial de l'hypanthium. Les genres *Hymenaea* et *Guibourtia* semblent aussi avoir en commun des glandes cratériformes sur la face inférieure du limbe des folioles dans sa partie proximale. Enfin, le genre *Peltogyne* ne semble pas posséder d'attributs propres mais plutôt présenter les caractères dans leur état ancestral pour le clade *Hymenaea*.

### **Clade *Eperua***

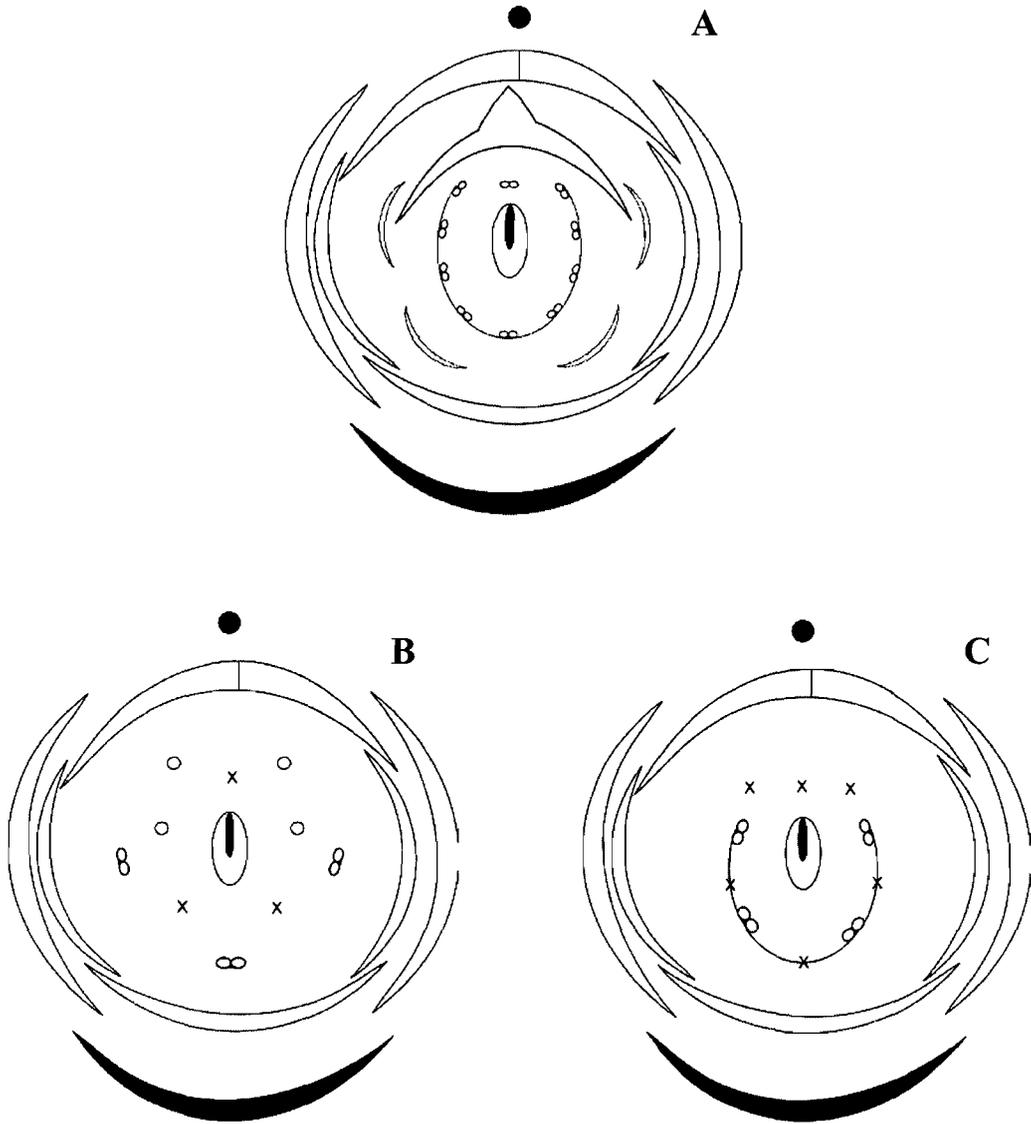
Selon les analyses moléculaires et combinées, le couple *Augouardia* / *Stemonocoleus* est groupe frère du couple *Eperua*/*Eurypetalum*. Mais d'après les caractères morphologiques, les genres *Augouardia* et *Stemonocoleus* ne font pas partie de ce clade. Leur position n'est toutefois pas clairement établie. Il est difficile de placer ces deux genres très individualisés qui ont peu de caractères morphologiques partagés de façon exclusive avec d'autres genres. Les deux genres possèdent des fleurs apétales avec une réduction du nombre d'étamines fertiles mais avec des patrons différents. Chez *Augouardia*, les étamines sont libres et les trois



**Figure 33** : Diagrammes floraux des genres du clade *Hymenaea*. A - *Guibourtia* ; B - *Hymenaea* et *Peltogyne*.

étamines fertiles sont sur le verticille extérieur du côté abaxial alors que les quatre staminodes sont du côté adaxial (Figure 34B). Chez *Stemonocoleus*, les étamines sont soudées et forment une gaine. Les quatre étamines fertiles se trouvent du côté abaxial aussi (comme chez *Augouardia*) mais ce ne sont apparemment pas les mêmes étamines qui sont conservées (Figure 34C). Dans les Detarieae résinifères, la réduction du nombre d'étamines fertiles apparaît chez le genre *Sindora* et quelques espèces du genre *Eperua*. Chez *Sindora*, les deux étamines fertiles se trouvent plutôt du côté adaxial et sont issues du même verticille (antipétale), les autres étamines sont réduites à des staminodes. Chez *Eperua*, les étamines d'un des deux verticilles sont stériles. Les patrons observés chez *Augouardia* / *Stemonocoleus* (étamines stériles du côté adaxial) sont donc plus semblables entre eux qu'avec les patrons observés chez les autres Detarieae résinifères.

En revanche, les genres *Eperua* et *Eurypetalum* sont sans ambiguïté très proches phylogénétiquement. Les deux genres ont des fleurs exactement de même structure (Figure 34A). La corolle est composée d'un pétale extrêmement développé et de quatre pétales vestigiaux. Une seule autre espèce présente le même patron au niveau de la corolle, *Sindora klaineana*, mais le seul pétale développé est plus petit que chez *Eperua* et *Eurypetalum*. Les dix étamines sont souvent fertiles sauf chez quelques espèces du genre *Eperua* où une étamine sur deux environ devient stérile (formant un verticille de staminodes). Les neuf pièces de l'androcée du côté abaxial s'unissent en une gaine. Malgré leurs affinités, les deux genres ont souvent été classés dans des groupes différents (Pettigrew et Watson, 1977 ; Cowan et Polhill, 1981). Leurs distributions géographiques très différentes ont sans doute contribué à masquer leurs ressemblances. Breteler (non publié) a entamé une révision de ces deux genres dans l'intention première de les réunir dans un seul genre mais, pour l'instant, il pense garder les deux genres séparés (Wieringa, com. perso.). En effet, plusieurs caractères permettent de distinguer le genre *Eperua* du genre *Eurypetalum*. Certains de ces caractères sont juste des différences quantitatives. La gaine provenant de la soudure des neuf étamines abaxiales est bien plus longue chez *Eperua* que chez *Eurypetalum* et les fleurs d'*Eperua* sont aussi beaucoup plus grandes. Mais les deux genres se distinguent aussi par d'autres caractères. Le genre *Eurypetalum* présente toujours deux ovules par ovaire alors que le genre *Eperua* possède souvent de nombreux ovules par ovaire (sauf *Eperua grandiflora* qui a seulement deux ovules lui aussi). Le genre *Eurypetalum* présente une nervation secondaire brochidodrome alors que *Eperua* possède en général une nervure intramarginale. Les folioles

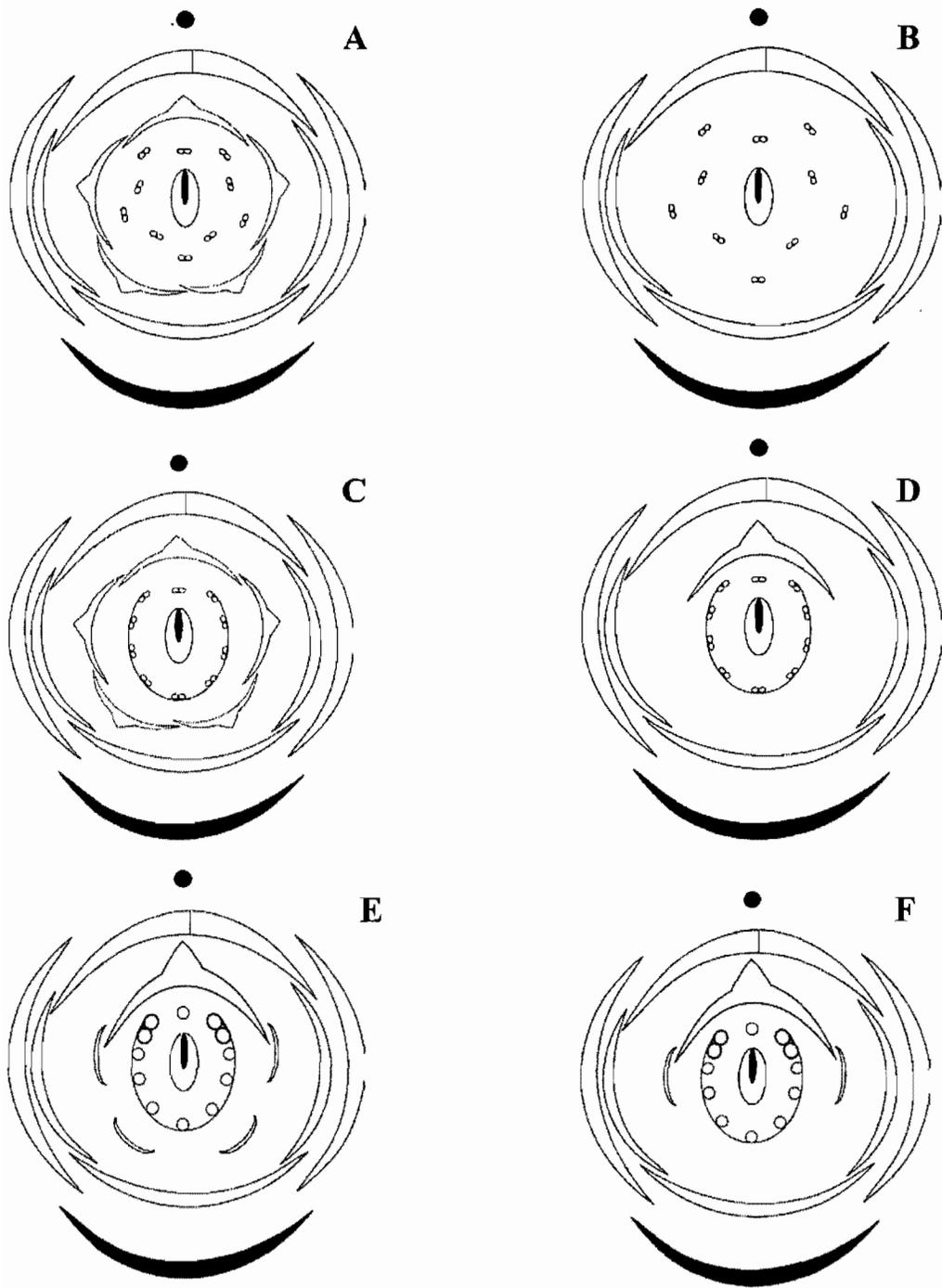


**Figure 34 :** Diagrammes floraux du clade *Eperua*. A - *Eperua* et *Eurypetalum* ; B - *Augouardia letestui* ; C - *Stemonocoleus micranthus*. Les croix représentent les emplacements supposés des étamines manquantes et les cercles indiquent les staminodes.

sont mucronées chez *Eperua* alors que ce n'est pas le cas d'*Eurypetalum*. Enfin, *Eperua* ne présente pas de torsion des pétioles contrairement à *Eurypetalum* ainsi qu'à la plupart des *Detarieae s. s.* Le genre *Eperua* semble toutefois plus variable que le genre *Eurypetalum* et il nous manque trop d'espèces dans ces genres pour que les conclusions soient définitives sur la valeur de ces caractères (seulement cinq espèces sur 14 observées pour *Eperua* ; et deux sur trois pour *Eurypetalum*).

### **Clade *Detarium***

Le clade *Detarium* est de loin le plus variable parmi les clades les plus solidement soutenus (clades *Prioria*, *Hymenaea*, *Eperua*). Les fleurs peuvent être simples, plus ou moins régulières et apétales (Figure 35B) chez *Detarium*, *Copaifera*, *Pseudosindora* et *Hylo dendron*. Certains genres, comme *Gilletiodendron*, *Baikiaea* et *Tessmannia*, peuvent présenter des fleurs plus ou moins régulières à cinq pétales (dans les deux derniers genres les neuf étamines abaxiales sont soudées ; respectivement Figures 35A et C). Les fleurs peuvent aussi être zygomorphes à un seul pétale et aux neuf étamines abaxiales soudées (les dix étant fertiles) chez *Sindoropsis letestui* (Figure 35D). Mais les fleurs les plus complexes sont les fleurs zygomorphes du genre *Sindora*. Chez ce genre, en effet, les fleurs possèdent un seul pétale développé (mais pas très grand) et deux ou quatre pétales vestigiaux (deux chez les *Sindora* asiatiques, Figure 35F, et quatre chez l'espèce africaine *S. klaineana*, Figure 35E). L'androcée forme une gaine résultant de la fusion des neuf parties abaxiales et seulement deux étamines sont fertiles, les autres sont réduites à des staminodes. Malgré tout, quelques caractères sont utiles pour rassembler les membres du clade *Detarium*. Les fleurs sont insérées de façon distique sur le pédoncule de l'inflorescence (caractère apparu vraisemblablement de façon indépendante chez le genre *Goniorrhachis*). La seule exception du clade est le genre *Pseudosindora*, parfois inclus dans le genre *Copaifera*, qui semble présenter une insertion spiralée des fleurs. Ceci nécessiterait cependant une vérification, car l'échantillon d'herbier de *Pseudosindora* qui a été observé était en mauvais état. Les sépales ont été décrits dans la littérature comme étant subvalvaires. En fait, la marge de recouvrement entre deux sépales est très étroite et amincie sur le sépale recouvert, faisant suite à une sorte de repli qui permet au sépale recouvrant de s'imbriquer dedans (caractère présent aussi chez *Guibourtia*). Le bois présente, chez la plupart des espèces du clade, des canaux axiaux organisés de façon



**Figure 35** : Diagrammes floraux du clade *Detarium*. A - *Gilletiodendron pierreanum* ; B - *Hylodendron gabunense*, *Detarium*, *Copaifera*, *Pseudosindora* ; C - *Baikiaea*, *Tessmannia* ; D - *Sindoropsis letestui* ; E - *Sindora klaineana* ; F - *Sindora* asiatiques.

tangentielle (caractère partagé avec *Cryptosepalum*, *Brandzeia*, *Eperua* et *Daniellia* ainsi que *Prioria*). Les seuls genres du clade qui ne soient pas concernés sont *Gilletiodendron*, *Hylodendron* et *Baikiaea* qui sont d'ailleurs les genres les plus à la base du clade dans les analyses combinées chloroplastiques / morphologiques. Chez *Sindora*, *Copaifera*, *Pseudosindora*, *Sindoropsis* mais aussi *Hylodendron*, le pollen présente un caractère très original : la présence de ponts d'exine surmontant les pores du grain de pollen.

Malgré la grande variété de patrons floraux (voir début du paragraphe et diagrammes de la Figure 35) quelques genres ont des fleurs similaires. Des fleurs apétales à dix étamines libres caractérisent les genres *Hylodendron*, *Pseudosindora*, *Detarium* et *Copaifera*. Des fleurs à cinq pétales développés et neuf étamines soudées formant une gaine (une étamine étant libre) sont présentes chez les genres *Tessmannia* et *Baikiaea*. Pourtant ces genres possédant des patrons identiques présentent toujours des différences significatives. Le genre *Hylodendron* se distingue des autres genres apétales par ses nombreux ovules (les autres genres possèdent seulement deux ovules). Le genre *Detarium* a des anthères carrées et non rectangulaires. Les folioles des espèces du genre *Copaifera* présentent un mucron à leur apex. Le genre *Pseudosindora* est semblable au genre *Copaifera* mais ne possède pas de mucron et l'insertion de ses fleurs serait spiralée. Le genre *Baikiaea* présente de grands pétales blancs et des stipules soudées par paire. Le genre *Tessmannia* a des fleurs à la corolle moins développée et souvent colorée, les stipules ne sont pas soudées et il est le seul genre du clade à ne pas posséder de nervure marginale sur les folioles.

Les relations intergénériques sont toujours problématiques dans toutes les analyses, elles changent souvent selon les analyses et sont peu ou pas soutenues. Le groupe pourrait avoir subi une radiation rapide.

## **Conclusion**

Les analyses morphologiques se sont révélées beaucoup plus en accord avec les résultats moléculaires que ne le laissaient prévoir les classifications traditionnelles (Cowan et Polhill, 1981 ; Breteler, 1995 ; Breteler et Wieringa, 1999) ou l'analyse de Pettigrew et Watson (1977). Malgré une homoplasie importante, certains caractères se révèlent très utiles pour l'établissement d'hypothèses phylogénétiques. Les caractères de la corolle, comme le nombre

Sous tribu des Detariinae	Groupe de <i>Daniellia</i>	<i>Daniellia</i> <i>Brandzeia</i> <i>Neoapaloxylon</i>
	Groupe de <i>Prioria</i>	<i>Prioria</i> <i>Gossweilerodendron</i> <i>Oxystigma</i> <i>Kingiodendron</i> <i>Colophospermum</i> <i>Hardwickia</i>
	Groupe de <i>Hymenaea</i>	<i>Hymenaea</i> <i>Peltogyne</i> <i>Guibourtia</i>
	Groupe d' <i>Eperua</i>	<i>Eperua</i> <i>Eurypetalum</i> <i>Augouardia</i> <i>Stemonocoleus</i>
	Groupe de <i>Detarium</i>	<i>Detarium</i> <i>Copaifera</i> <i>Pseudosindora</i> <i>Sindoropsis</i> <i>Sindora</i> <i>Tessmannia</i> <i>Baikiaea</i> <i>Hylodendron</i> <i>Gilletiodendron</i>
Sous tribu des Amherstiinae	non détaillée	non détaillée
Genres non classés		<i>Schotia</i> <i>Goniorrhachis</i> <i>Barnebydendron</i>

**Tableau 19 :** Classification de la tribu des Detarieae *s. l.* basée sur les relations phylogénétiques suggérées par la combinaison des données moléculaires et morphologiques.

de pétales et leurs différenciation (caractères 52, 53, 54) sont peut-être utiles entre genres proches mais difficiles à utiliser sur l'ensemble de la tribu des Detarieae en raison de passages multiples vers un même patron et en particulier vers l'apétalie. Certains caractères végétatifs ont été utiles comme la présence de feuilles bifoliolées et les caractères décrivant l'asymétrie des feuilles (caractère 6 en particulier). La nervation semble aussi donner de bons caractères (caractères 23, 24, 25, 27). Quelques caractères qui avaient déjà été reconnus comme ayant une utilité taxonomique se sont révélés effectivement utiles. Ces caractères portaient sur l'inflorescence, les bractéoles et les sépales (caractères 32, 36, 48). Les caractères de l'ovaire sont particulièrement intéressants (caractères 70, 72, 74, 75) et les quelques caractères du fruit et de la graine (issus de la littérature) qui ont été suffisamment constant au niveau des genres pour être utilisés ont aussi donné des résultats (caractères 77, 87, 88, 89). D'autres caractères de l'ovaire, du fruit et de la graine seraient à rechercher. Les caractères du pollen et de l'anatomie du bois sont aussi très utiles (caractères 1, 78, 79, 80, 82). Les caractères des plantules pour lesquels Léonard (1957 et 1994) a manifesté un grand intérêt et qui lui ont permis d'améliorer la classification se sont aussi révélés intéressants (caractères 83, 84, 85).

Bien que certaines régions de la phylogénie des Detarieae *s. l.* soient encore mal résolues, la classification pourrait être modifiée de façon à tenir compte des groupements reconnus par les analyses phylogénétiques (Tableau 19). Dans les groupes proposés, certains seront probablement définitifs (sous tribu des Amherstiinae, groupe *Hymenaea*, groupe *Detarium*) mais d'autres risquent de subir des modifications : la sous tribu des Detariinae pourrait exclure le groupe de *Prioria*, le groupe de *Prioria* pourrait lui même être scindé en deux groupes (*Prioria* et *Hardwickia*) en raison de la possibilité d'une origine hybride des genres *Colophospermum* et *Hardwickia*. Le même problème se pose pour les genres *Neoapaloxylon* et *Brandzeia*. Le groupe *Eperua* semble bien inclure *Augouardia* et *Stemonocoleus* mais pourrait être restreint aux genres *Eperua* et *Eurypetalum*. La révision du genre *Hardwickia* incluant *Colophospermum* semble une question de rang car les deux genres sont très proches mais sont monospécifiques. La révision du genre *Prioria* devrait encore être testée mais semble aussi une question de rang car les genres *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* paraissent monophylétiques. Des travaux phylogénétiques (moléculaires et morphologiques) portant spécifiquement sur ces genres de façon exhaustive permettraient de prendre une décision finale.

### **CHAPITRE 3 : HISTOIRE BIOGÉOGRAPHIQUE DES DETARIEAE RÉSINIFÈRES**

## Introduction

La biogéographie historique s'intéresse aux événements qui ont participé à la mise en place des patrons de distribution des espèces actuelles et à la succession de ces événements (géologiques, climatiques...). Les premières méthodes en biogéographie historique ont posé un certain nombre de principes importants dans ce domaine :

- 1) L'hypothèse phylogénétique est la base de toute hypothèse en biogéographie historique (Hennig, 1966).
- 2) La comparaison de différents groupes d'organismes permet de dégager des patrons généraux (Croizat *et al.*, 1974).
- 3) La vicariance est le mécanisme responsable de ces patrons généraux. La dispersion ajoute des éléments qui tendent à masquer les patrons de vicariance (Croizat *et al.*, 1974).

La reconnaissance des patrons généraux passe par l'établissement de patrons individuels. Les étiquettes correspondant aux nom des taxa sur un arbre évolutif sont remplacées par les nom des aires dans lesquelles ces taxa apparaissent, on obtient ainsi des arbres d'aires individuels ("Taxon-Area Cladograms", TAC). Pour établir des cladogrammes d'aires généraux ("General Area Cladograms", GAC) à partir des TACs, des problèmes peuvent être rencontrés lorsque :

- un taxon a une large répartition (celui-ci apparaît alors dans plusieurs aires),
- une distribution est redondante (deux taxa apparaissent dans la même aire),
- une aire est manquante (sur un patron individuel, il n'y a aucun représentant dans une aire donnée alors qu'elle est représentée dans un autre patron individuel).

Ces situations apparaissent lorsque l'histoire du groupe d'organismes n'est pas le reflet exact de l'histoire du milieu, ce qui veut dire qu'il n'y a pas de stricte correspondance entre événements de vicariance et événements de spéciation. Ces écarts de correspondance arrivent lorsque :

- un événement de vicariance ne donne pas lieu à une spéciation (taxon à large répartition),
- une spéciation n'est pas liée à un événement de vicariance, c'est à dire une spéciation sympatrique (aire redondante).

De plus les extinctions ou un échantillonnage lacunaire (aires manquantes et obscurcissement des duplications d'un patron) et les dispersions (aires redondantes) peuvent encore complexifier les patrons de distribution.

Il existe plusieurs façons de traiter ces problèmes, les auteurs ont considéré trois approches qui correspondent à trois hypothèses de travail.

L'hypothèse A0 ("Assumption 0") est la plus restrictive (Zandee et Roos, 1987). Les larges répartitions sont considérées comme des synapomorphies, ce qui conduit donc à considérer le monophylétisme des aires possédant le même taxon. Les aires manquantes sont considérées comme une absence primitive du groupe considéré. Pour les aires redondantes, les deux présences sont considérées comme valides. L'hypothèse A0 considère donc la vicariance *a priori* et la dispersion ou l'extinction *a posteriori*.

L'hypothèse A1 est moins restrictive (Nelson et Platnick, 1981). Les larges répartitions sont traitées de manière à prendre en compte le monophylétisme aussi bien que le paraphylétisme des aires concernées. Les aires manquantes sont considérées comme non-informatives dans ce cadre et aucune hypothèse (absence primitive du groupe versus absence secondaire, c'est à dire extinction) n'est privilégiée. Pour les aires redondantes (comme dans l'hypothèse A0), les deux présences sont considérées comme valides. L'hypothèse A1 considère donc la vicariance et l'extinction *a priori* et la dispersion *a posteriori*.

L'hypothèse A2 prend en compte le plus de possibilités (Nelson et Platnick, 1981). Pour les larges répartitions, les apparitions d'une même espèce dans des aires différentes sont considérées alternativement, ce qui permet à ces aires de "flotter" dans l'arbre et ainsi le monophylétisme, le paraphylétisme ou le polyphylétisme des aires concernées peuvent être autorisés. Les aires manquantes (comme dans l'hypothèse A1) sont considérées comme non-informatives dans ce cadre et aucune hypothèse (absence primitive du groupe versus absence secondaire, c'est à dire extinction) n'est privilégiée. Pour les aires redondantes, les apparitions d'espèces différentes dans une même aire sont considérées alternativement. L'hypothèse A2 considère *a priori* la vicariance, l'extinction et la dispersion.

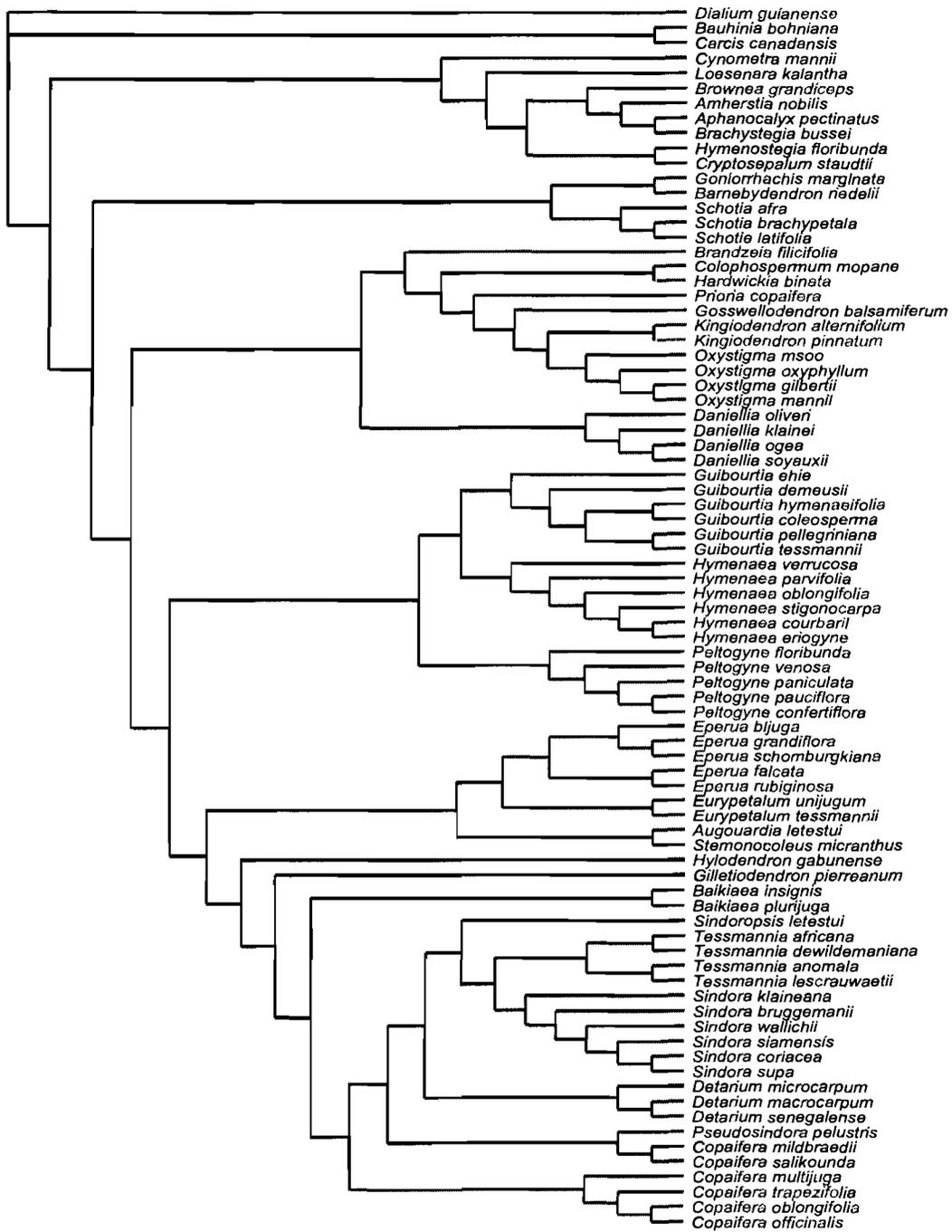
De nombreuses méthodes ont été décrites afin de reconstruire des GAC selon les trois hypothèses de travail décrites ci-dessus : l'analyse des composantes (Nelson et Platnick, 1981) ; l'analyse en parcimonie de Brooks (BPA - Brooks, 1990) ; l'analyse de l'information

relationnelle de trois aires (Three Area Statements=TAS - Nelson et Ladiges, 1991). Un certain nombre de méthodes ont aussi été décrites en marge du cadre théorique déterminé plus haut : les aires ancestrales (Bremer, 1992) ; l'analyse en parcimonie de l'endémicité (PAE - Rosen, 1988)... Le choix de méthodes ne manque pas mais un grand nombre de ces méthodes sont de simples procédures dont la réalité biologique n'est pas toujours évidente (Page, 1994a). Cette critique de Page (1994a) s'accompagne d'une description de sa méthode des arbres réconciliés. Cette méthode est très séduisante car elle attribue un coût à une hypothèse en fonction des événements biologiques impliqués, vicariance, duplications et extinctions (avec un coût zéro pour la vicariance). L'hypothèse à conserver parmi toutes les solutions possibles est celle qui minimise ces coûts. La réconciliation ne prend pas en compte la dispersion (son coût est infini en quelque sorte). La réconciliation peut être considérée comme le précurseur d'un ensemble de méthodes qualifiées d'événementielles ("event based") par opposition aux méthodes basées sur les patrons ("pattern based"). Les défenseurs des méthodes événementielles reprennent les arguments de Page (1994a) sur l'importance des hypothèses biologiques explicites (processus) par rapport aux patrons (Ronquist, 1997 et 1998; Sanmartin et Ronquist, 2002). Depuis les premiers travaux et logiciels de Page (1993 et 1994a), de nouvelles approches ont été publiées qui permettent d'inclure la dispersion dans leurs reconstructions (Page, 1994b ; Ronquist, 1997 ; Charleston, 1998 ; Ronquist, 2002a).

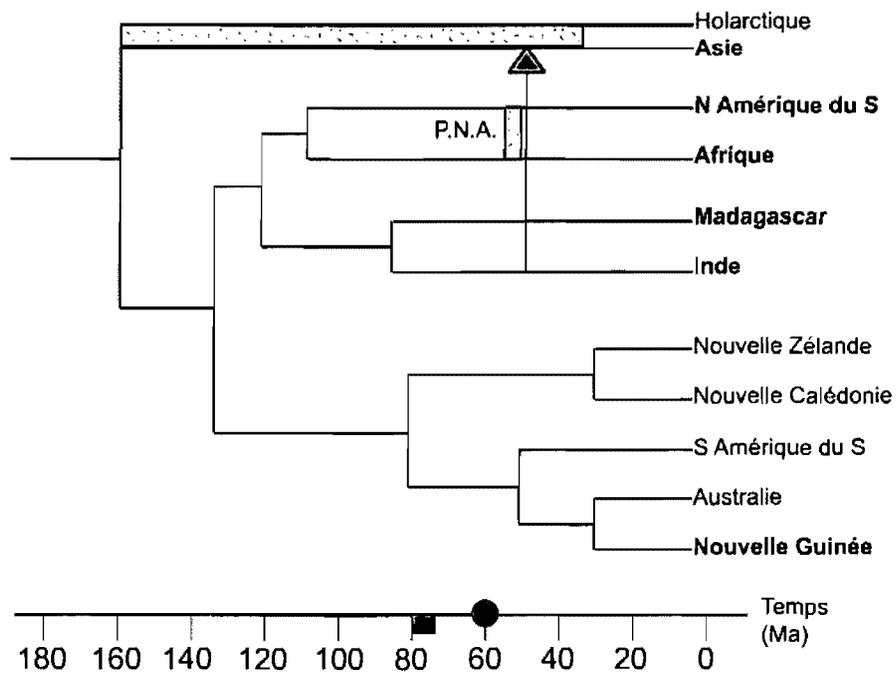
Les quatre types d'événements considérés par les méthodes événementielles sont donc :

- la vicariance - une spéciation suite à une fragmentation d'aire ;
- la duplication - une spéciation sympatrique ;
- l'extinction d'une espèce ;
- la dispersion - passage d'une barrière.

Dans un souci de travailler de façon objective ces méthodes peuvent permettre de reconstruire l'histoire biogéographique complexe des Detarieae résinifères telle qu'elle peut être perçue par le biais des phylogénies qui ont été produites (Figure 36). Pour mieux comprendre cette histoire biogéographique il paraît nécessaire de la situer dans son contexte géologique. La fragmentation du supercontinent Gondwana fait partie des événements géologique qui ont pu influencer la distribution des organismes actuels sous réserve que leur lignée ait été présente à ce moment. Mais d'autres événements comme la disponibilité du pont Nord Atlantique, ou la collision de la plaque indienne avec le continent asiatique et la collision de la plaque africaine



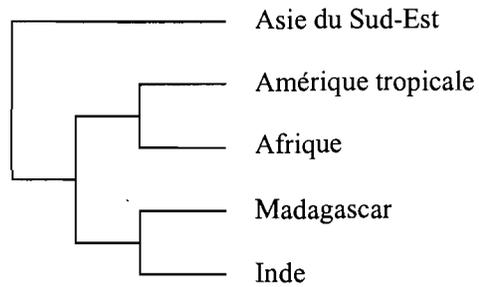
**Figure 36 :** Relations phylogénétiques des Detarieae résinifères inférées par les données combinées chloroplastiques / morphologiques (1 arbre sur 10 ; voir chapitre 2). Les couleurs indiquent la distribution géographique des unités terminales : mauve = Afrique ; vert = Amérique tropicale ; rouge = Asie du Sud-Est ; orange = Inde ; rose = Madagascar ; bleu = Holarctique.



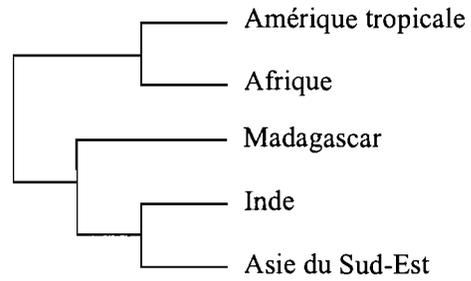
**Figure 37** : Cladogramme d'aires géologiques représentant les relations entre les terres de l'hémisphère sud basé sur différentes études paléogéographiques (voir introduction générale ; modifiée d'après Sanmartin et Ronquist, 2004). Les aires en gras sont celles concernées par la distribution des Detarieae résinifère. Le point gris sur l'échelle représente le premier bois fossile présentant des vaisseaux à perforations bordurées. Le rectangle gris sur l'échelle indique l'âge des Leguminosae selon les datations moléculaires. La flèche indique la collision de l'Inde et de l'Asie. P.N.A. = Pont Nord Atlantique. Sanmartin *et al.* (2001) ont déterminé que la région Holarctique pouvait être considérée dans son ensemble pour la biogéographie. L'Asie du Sud-Est et la région Holarctique ont toujours été reliées. La séparation est uniquement climatique, depuis -35 Ma en raison d'un refroidissement.

avec la plaque européenne ont certainement pu jouer un rôle dans la distribution de ces organismes. La succession des événements géologiques depuis la fragmentation de Gondwana à nos jours a été présentée en introduction générale (voir aussi Figure 37).

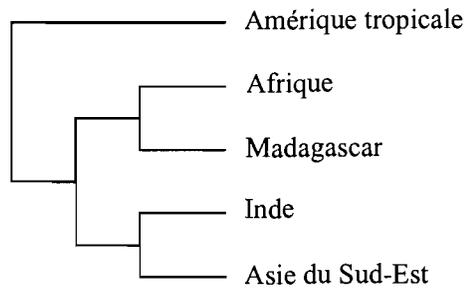
Selon l'âge du groupe, différents événements géologiques doivent être considérés qui correspondent à différents cladogrammes d'aires générales (GAC). Considérant l'hypothèse de Gondwana (et sa séparation de la Laurasia) comme moteur unique de la distribution des espèces, plusieurs prédictions peuvent être faites sur la reconstruction du GAC et la séquence des divergences entre organismes d'une même lignée (Figure 38A) Une variante de cette hypothèse associe la fragmentation gondwanienne et la migration de l'Inde servant de radeau à une grande quantité d'organismes vers l'Asie (Figure 38B). De nombreuses hypothèses sont bien sûr envisageables. Comme alternative à la fragmentation de Gondwana et sans inclure de phénomènes de dispersion, l'hypothèse boréotropicale et le pont Nord Atlantique (PNA) peuvent servir de cadre à un autre scénario. Dans l'hypothèse boréotropicale stricte, un groupe se trouvant dans l'hémisphère Nord subirait une première disjonction (Amérique du Nord – Eurasie) lorsque le PNA ne serait plus accessible. Lors du refroidissement climatique, la migration vers le sud entraînerait les taxa d'Amérique du Nord vers l'Amérique du Sud et d'Eurasie vers l'Afrique d'un côté et l'Asie de l'autre (deuxième disjonction). Ensuite, Madagascar serait colonisée à partir de l'Afrique et l'Inde depuis l'Asie quand cette dernière entrerait en collision avec la première (Davis *et al.*, 2002 ; Figure 38C). Dans une quatrième hypothèse, sachant que l'Asie a pu être en relation avec l'Afrique par la péninsule arabique, la divergence Asie - Afrique pourrait être plus récente que la divergence Amérique - Afrique causée soit par la migration par le PNA soit par la fragmentation gondwanienne (Figure 38D). Le dernier scénario ne permet pas de discriminer l'hypothèse gondwanienne de la boréotropicale pour la disjonction Afrique / Amérique (si la colonisation de l'Asie se fait par l'Arabie). En revanche, la reconstruction d'un GAC associée à la datation devrait pouvoir le faire. La dispersion peut toujours expliquer tous les GACs possibles. Cependant si tous les âges des divergences entre deux mêmes continents concordent avec un événement géologique soupçonné d'être impliqué alors un événement de vicariance sera fortement soutenu. Pour cette raison, des analyses de datations moléculaires seront réalisées sur les *Detarieae* résinifères.



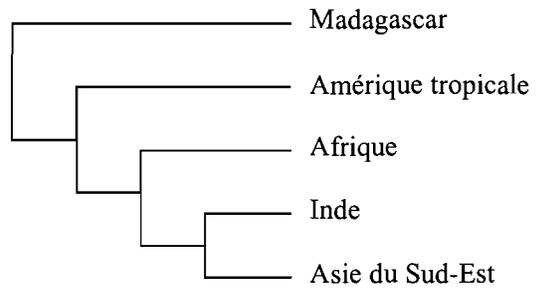
**A - Gondwana**



**B - Gondwana + Radeau Indien**



**C - Boréotropicale**



**D - Afro – asiatique**

(La séparation de Madagascar, de l'Amérique tropicale et de l'Afrique est "Gondwanienne" mais des passages postérieurs à ces fragmentations ont eu lieu)

**Figure 38 :** Relations des aires attendues dans le cas de différentes hypothèses biogéographiques.

## **Matériel et Méthodes**

### Cladogrammes d'aires

#### **Relations phylogénétiques choisies pour la reconstruction des cladogrammes d'aires**

Les relations phylogénétiques proposées par les analyses combinées chloroplastiques et morphologiques ou moléculaires et morphologiques ont été utilisées comme base. Mais dans ce dernier cas, le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* se trouve soit à la base comme dans l'arbre le plus parcimonieux, soit comme groupe frère du clade *Prioria s. s.* Ce dernier groupement est obtenu de façon artificielle mais se justifie dans le cas où ce couple serait d'origine hybride. En effet, sa parenté chloroplastique avec le clade *Prioria s. s.* ne fait aucun doute et sa position à la base de toutes les *Detarieae s. l.* est certainement due à un biais causé par son origine hybride. Placer ce couple en groupe frère de sa lignée maternelle semble un moindre mal par rapport à un placement biaisé.

#### **Délimitations des aires**

Les aires ont été délimitées de façon à correspondre à des masses continentales persistantes selon les reconstructions paléogéographiques (voir introduction et Sanmartin et Ronquist, 2004). Les archipels et îles volcaniques seront rattachés à des aires plus larges. Certaines aires peuvent malgré tout avoir une origine composite mais seront traitées comme une unité en raison d'affinités biogéographiques.

- 1- Afrique : La région concernée par rapport à la présence des *Detarieae* résinifères exclut la partie Nord du continent en raison de sa sécheresse.
- 2- Madagascar : Les Seychelles et l'île Maurice seront considérées de façon conjointe à Madagascar elle-même.
- 3- Inde
- 4- Nouvelle Guinée : La seule espèce de Nouvelle Guinée n'a pu être échantillonnée mais est attribuée au genre *Kingiodendron* dont les autres espèces se trouvent en Inde, dans les Philippines, les îles Fidji et Salomon. Cette dernière est d'ailleurs considérée comme faisant partie de la même aire

biogéographique que la Nouvelle Guinée (Raven et Axelrod, 1972 ; Muona, 1991).

- 5- Nord de l'Amérique du Sud : Cette aire comprend la partie nord de l'Amérique du Sud à l'est des Andes. L'Amérique centrale et les Caraïbes seront incluses dans cette aire car les seules espèces échantillonnées apparaissant dans ces zones sont aussi présentes sur la partie du continent définie précédemment.
- 6- Asie du Sud-Est : Cette aire comprend l'Asie tropicale continentale (incluant la péninsule malaisienne et le Sud de la Chine) mais aussi les Philippines, Sumatra et Bornéo.
- 7- Pacifique du Sud-Ouest : Cette aire comprend les archipels mélanésiens formés après la collision des plaques Pacifique et australienne à l'Oligocène (Fidji, Samoa, Tonga et Vanuatu). Elle comprend aussi Hawaii, mais pas la Nouvelle Zélande ni la Nouvelle Calédonie. Malheureusement, la seule espèce des *Detarieae* résinifères apparaissant dans cette aire (à Fidji et appartenant au genre *Kingiodendron*) n'est pas représentée.
- 8- Holarctique : Cette aire comprend l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie tempérée. Elle ne concerne que le genre *Cercis*.

Donc sur ces sept aires dans lesquelles les *Detarieae* résinifères sont présentes, seulement cinq seront effectivement représentées par nos données.

### **Méthodes de reconstruction**

Les méthodes basées sur les événements ont été préférées aux méthodes basées sur les patrons. Une recherche exhaustive a été faite sur l'ensemble de la phylogénie concernée avec le logiciel TreeFitter 1.3 (Ronquist, 2002b). L'algorithme Lower Bound a été utilisé. L'option de traitement des espèces à large répartition était "recent". Cette option considère les taxa à large répartition comme étant le résultat d'une dispersion. L'option "recent" n'est pas comparable aux hypothèses de travail A0, A1 ou A2. Cette option va défavoriser les solutions correspondant à l'hypothèse A0 (monophylétisme des aires d'un taxa à large répartition) mais ne retiendra pas la totalité des solutions correspondant à l'hypothèse A2. Elle a été préférée aux options "ancient" ou "free". L'option "ancient" considère les taxa à large répartition

comme étant le résultat d'une vicariance n'ayant pas entraîné la spéciation. L'option "free" considère les taxa à large répartition comme plusieurs unités terminales, chacune apparaissant dans une seule des aires et elle permet chaque combinaison d'événements possible. Utilisant des données empiriques, Sanmartin *et al.* (2001) ont montré que l'option "recent" favorise les événements de vicariance vers les nœuds ancestraux de la phylogénie. Cette option serait donc plus puissante pour reconstruire des distributions contraintes par la phylogénie. Les coûts par défaut ont été utilisés (vicariance : 0,01 ; duplication : 0,01 ; extinction : 1 ; dispersion : 2). Ces coûts sont ceux que Ronquist (2002a ; voir aussi Sanmartin et Ronquist, 2004) a retenu comme étant assez performants dans des conditions très variables. La vicariance et la duplication ont un coût faible car ces deux événements génèrent des distributions contraintes par la phylogénie contrairement à la dispersion et l'extinction. La vicariance et la duplication n'ont pas un coût nul pour les minimiser tout de même.

Les analyses permettent d'obtenir les arbres d'aires les plus parcimonieux. Chaque arbre d'aire (obtenu par analyse ou hypothèse biogéographique quelconque) peut être mis en adéquation avec un arbre d'organisme. Cette adéquation attribue un coût à l'hypothèse biogéographique représentée par l'arbre d'aire et reconstruit les événements nécessaires pour mettre en adéquation le cladogramme d'organismes et le cladogramme d'aire.

Pour chaque analyse d'adéquation, mille permutations des unités terminales sur les arbres d'organismes sont effectuées et les arbres permutés sont mis en adéquation avec l'arbre d'aire. Ainsi nous testons si le coût de l'hypothèse et les fréquences d'événements qui y sont associés sont significativement différents de ce que l'on obtiendrait au hasard. Lorsque le coût de l'hypothèse observé est supérieur aux coûts obtenus pour les données aléatoires dans moins de 5 % des permutations, le coût observé est significativement inférieur à ce que l'on attendrait au hasard. Dans ce cas, il existe une structure dans notre arbre d'organismes imposée par l'hypothèse biogéographique testée. Donc, les spéciations sont corrélées aux événements séparant nos aires, c'est à dire qu'il y a une structure vicariante. Lorsque la fréquence observée d'un événement inféré est inférieure ou égale aux fréquences obtenues pour les données aléatoires dans moins de 5 % des permutations, cet événement est significativement plus fréquent qu'au hasard. À l'inverse, quand la fréquence observée d'un événement inféré est supérieure ou égale aux fréquences obtenues pour les données aléatoires dans moins de 5 % des permutations, cet événement est significativement moins fréquent qu'au hasard.

De même, mille permutations des unités terminales sur les arbres d'aires ont été effectuées pour vérifier que les arbres d'aires reconstruits par analyses étaient significativement plus parcimonieux que des arbres d'aires générés au hasard. Le seuil de 5 % a été utilisé là encore.

Une deuxième recherche a été effectuée sur deux clades seulement (*Prioria s. s.* et *Detarium*) qui avaient les plus larges répartitions. Les mêmes conditions ont été utilisées.

L'adéquation entre les différentes phylogénies et différentes hypothèses biogéographiques (voir Figure 38) a été testée. Les mêmes options ont été utilisées.

Le logiciel DIVA 1.1 (Ronquist, 1997) a été utilisé pour reconstruire l'histoire biogéographique du groupe. Les limites imposées à la recherche ont été placées très hautes pour autoriser un maximum de possibilités. La limite supérieure du coût de reconstruction ("bound") était à 250. La limite du nombre maximum d'aires incluses dans l'aire ancestrale ("maxarea") était de quinze. Le maximum de reconstructions alternatives conservées ("hold") a été placé à 1000.

Pour les analyses avec TreeFitter, les extra-groupes ne sont pas pris en compte et pour les analyses avec DIVA, ils sont inclus dans l'analyse mais la reconstruction à la racine est souvent incertaine donc elle n'est pas figurée.

## Estimation des âges des divergences

### **Relations phylogénétiques choisies pour les datations de divergences**

Les relations phylogénétiques proposées par les analyses combinées chloroplastiques et morphologiques ou moléculaires et morphologiques ont été utilisées. Mais dans ce dernier cas, comme pour les reconstructions de GAC, le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* est soit à la base comme dans l'arbre le plus parcimonieux ou en groupe frère du clade *Prioria s. s.* Les extra-groupes sont inclus dans l'analyse. Les longueurs de branches sont calculées grâce aux caractères moléculaires uniquement (les caractères morphologiques en sont exclus) avec l'option d'optimisation ACCTRAN (qui favorise les mutations sur les branches les plus internes de l'arbre).

### Fossiles et contraintes

La calibration des analyses de datation a été effectuée majoritairement grâce à six fossiles (Tableau 20). Un grand nombre de fossiles de Detarieae *s. l.* connus ont été écartés soit en raison d'une identification ou d'une datation incertaine soit en raison de la redondance de l'information apportée. Seul le fossile le plus vieux d'un groupe est informatif, il donne un âge minimal pour le groupe. Les fossiles ayant été attribués à un genre sont relativement faciles à utiliser, leur placement sur un nœud de l'arbre est assez aisé. Cependant, les datations sont plus fiables si un point proche de la racine est fixé. De plus, toutes nos contraintes sont des âges minimaux mais ne sont pas des points fixes alors que les analyses de datation requièrent au moins un point fixe sur les branches internes de l'arbre.

Le premier bois fossile présentant des perforations bordurées ("vestured pits") est âgé de -60 Ma (Crawley, 1988). Ce type de perforation est presque exclusif aux Leguminosae.

Seules quelques Polygalaceae présentent aussi ce type de perforations. Mais parmi les tribus les plus basales des Leguminosae (Cercideae et Cassieae) ce caractère est absent. D'un autre côté, les travaux de Wikström *et al.* (2001) suggèrent que la famille des Leguminosae serait âgée de 74 à 79 Ma. Dans les analyses de datation effectuées, la racine de l'arbre a donc été alternativement fixée à 60 ou à 80 Ma en estimant que l'âge du groupe doit probablement se trouver dans cet intervalle.

Fossiles	Références	Âges (Ma)
<i>Aulacoxylon sparnacense</i>	De Franceschi et De Ploëg, 2003	50 min
<i>Hymenaea mexicana</i>	Poinar et Brown, 2002	22 min
<i>Hopeoxylon eosiamensis</i>	Prakash, 1981	10 min
<i>Kingiodendron prepinnatum</i>	Awasthi et Prakash, 1986	10 min
<i>Copaifera copaiferoides</i>	Fessler-Vrolant, 1977	23 min
Premiers bois à perforations bordurées	Crawley, 1988	60

**Tableau 20** : Fossiles utilisés comme contraintes pour les analyses de datations (min = âge minimum).

Les fossiles donnent un âge de la séparation entre la lignée à laquelle ils sont attribués et leur groupe frère (Annexe 16 ). Ainsi, les premiers bois à perforations bordurées donnent un âge à la séparation entre les *Detarieae s. l.* et les *Cercideae* qui ne possèdent pas ce caractère. *Aulacoxylon sparnacense* donne un âge minimum pour la séparation du genre *Daniellia*, auquel il est attribué, et son groupe frère. *Hymenaea mexicana* donne un âge minimum pour la séparation du genre *Hymenaea* et de son groupe frère *Guibourtia*. *Hopeoxylon eosiamensis*, qui ressemble aux *Sindora* asiatiques, donne un âge minimum à la séparation des *Sindora* asiatiques et de *Sindora klaineana*. *Kingiodendron prepinnatum* donne un âge minimum à la séparation entre les genres *Kingiodendron* et *Oxystigma*. Enfin, *Copaifera copaiferoides* donne un âge minimum pour la différenciation des premiers *Copaifera*.

### **Méthodes**

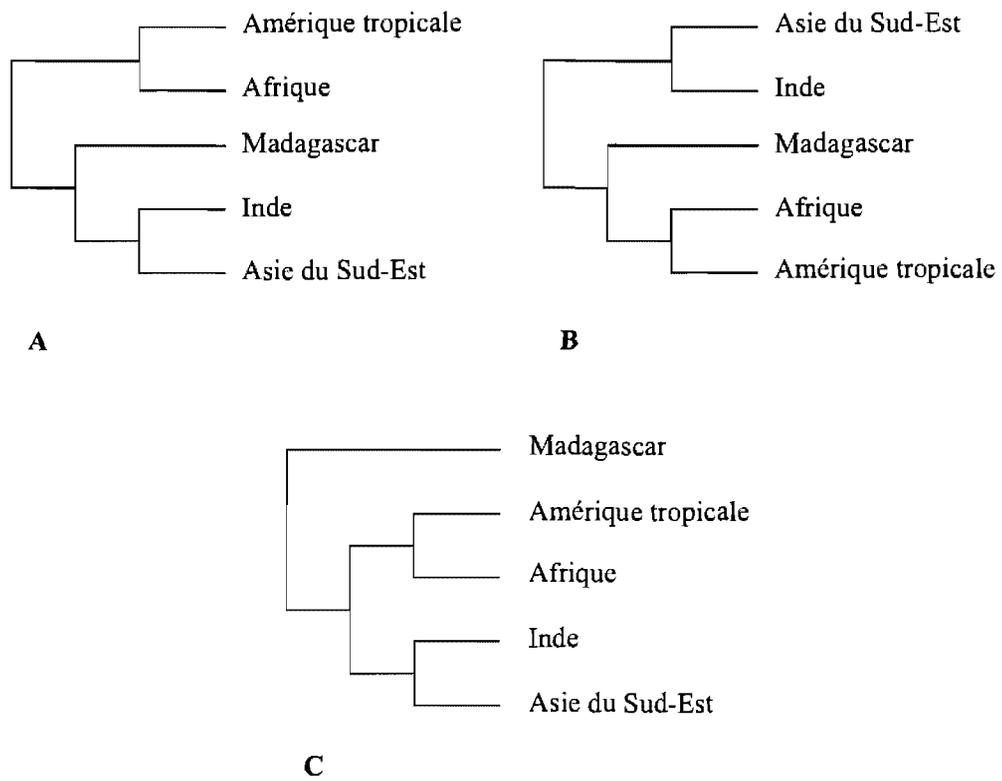
L'hétérogénéité des taux de substitution a été testée grâce à PAUP (Likelihood ratio test - Felsenstein, 1988) pour déterminer si l'utilisation d'une horloge moléculaire était possible sur nos données. Ce test détermine si l'hétérogénéité des taux de substitution entre les lignées est significative. La différence des scores de vraisemblance entre des arbres obtenus avec ou sans contrainte d'une horloge moléculaire est multipliée par deux et comparée à une distribution de  $\chi^2$ . Pour un arbre complètement résolu, le nombre de degrés de liberté est  $N - 2$  (où  $N$  est le nombre d'unités terminales) ce qui correspond au nombre de branches internes de l'arbre (Sanderson et Doyle, 2001). Ce test appliqué sur nos différents jeux de données a révélé une hétérogénéité importante des taux de substitution entre les lignées ( $p < 0,001$ ). Nous avons donc choisi d'utiliser une méthode qui tient compte de ce genre de variations. Deux méthodes permettent de réaliser des datations en autorisant les variations de taux de substitution selon les lignées, il s'agit du NPRS (Non Parametric Rate Smoothing) et du PL (Penalized Likelihood) décrits par Sanderson (respectivement 1997 et 2002a). Les deux méthodes utilisent une fonction régulant ("smoothing") la rapidité des changements de taux entre lignées voisines. Le NPRS est non paramétrique alors que le PL est une méthode semi paramétrique où la contribution relative du modèle paramétrique et de la fonction qui pénalise les changements importants entre lignées voisines est déterminée par un paramètre de "régulation" ("smoothing parameter"). Le logiciel r8s 1.7 (Sanderson, 2003) a été utilisé pour réaliser des analyses de datation en utilisant ces deux méthodes. Pour vérifier qu'une solution optimale a vraiment été atteinte, l'option checkgradient a été utilisée et la solution a été

perturbée dix fois suivant un facteur de 0,05. Pour les analyses utilisant la méthode NPRS l'algorithme powell (seul disponible pour cette méthode) a été sélectionné. Pour les analyses utilisant la méthode PL, le paramètre de "régulation" ("smoothing parameter") est calculé par une méthode de validations croisées ("cross validation"). Les branches terminales sont alternativement enlevées et les paramètres du modèle sont alors estimés pour prédire le nombre de substitutions sur la branche enlevée. Le paramètre de "régulation" qui donne les meilleures performances de prédiction est alors choisi. Cette procédure donne différentes valeurs selon le jeu de données (il varie de  $10^3$  pour les données chloroplastiques seules à  $10^7$  pour l'ensemble des données moléculaires combinées) et ces valeurs sont utilisées dans la recherche par PL avec l'algorithme "Truncated Newton" (TN, seul algorithme disponible pour cette méthode avec des validations croisées).

## Résultats

### Analyses des événements biogéographiques

La recherche du cladogramme d'aires le plus parcimonieux par TreeFitter donne les mêmes topologies quelles que soient les données ayant servies à établir l'arbre phylogénétique (chloroplastiques /morphologiques ou moléculaires /morphologiques) et quelle que soit la position du couple *Colophospermum* / *Hardwickia*. Les résultats obtenus avec les arbres moléculaires / morphologiques étant semblables, seuls les résultats obtenus avec l'arbre dans lequel le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* se trouve en groupe frère du clade *Prioria* s. s. seront présentés. Les trois arbres issus de ces recherches varient seulement par la position de Madagascar (Figure 39) et l'une des topologies (Figure 39A) correspond à celle attendue dans le cas d'une origine Gondwanienne où l'Asie a été colonisée par des organismes ayant utilisé l'Inde comme radeau (Figure 38B). Le coût associé à ces arbres est de 26,69 calculé sur l'arbre chloroplastique / morphologique et 17,45 calculé sur l'arbre moléculaire / morphologique. Parmi les événements associés (Tableau 21) le nombre de duplications est particulièrement important surtout en Afrique. Les permutations révèlent que seules les duplications en Afrique, en Amérique tropicale et en Asie du Sud-Est ont une fréquence significativement plus importante qu'elle ne serait attendue. Les duplications antérieures à la séparation de l'Afrique et l'Amérique tropicale sont en revanche significativement moins



**Figure 39** : Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) les plus parcimonieux selon la recherche d'adéquation avec la totalité des Detarieae résinifères.

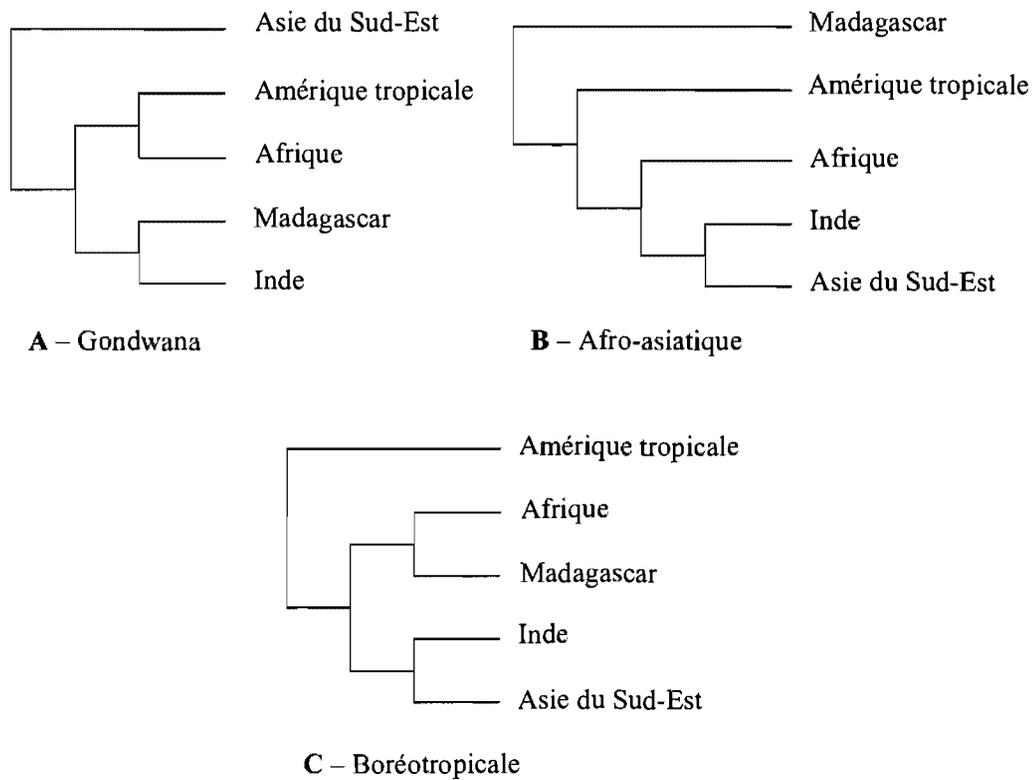
	Chloroplastique / morphologique		Moléculaire / morphologique	
	Fréquence	Probabilité	Fréquence	Probabilité
<b>Extinction</b>	<b>6</b>		<b>3</b>	
Amérique	1	B *	0	-
Afrique	5	B *	3	B *
<b>Duplication</b>	<b>64</b>		<b>40</b>	
Amérique	16	H **	7	H **
Asie	4	H **	4	H **
Afrique	35	H **	23	H *
Afrique - Amérique	9	B **	6	B **
<b>Vicariance</b>	<b>5</b>		<b>5</b>	
Afrique / Amérique	4	B **	4	B *
Asie / Inde	1	ns	1	ns
<b>Dispersion</b>	<b>10</b>		<b>7</b>	
Afrique > Inde	0-1	ns	0-1	ns
Afrique > Amérique	4	ns	1	ns
Afrique > Asie	3	ns	1	ns
Afrique > Inde - Asie	1	ns	1	ns
Afrique - Amérique > Inde	0-1	ns	0-1	ns
Afrique - Amérique > Madagascar	1	ns	0-1	ns
Afrique > Madagascar	0	-	0-1	ns
Amérique > Afrique	0	-	2	ns

**Tableau 21** : Événements associés aux trois Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) obtenus par recherche d'adéquation avec la totalité des Detarieae. H = événement significativement plus fréquent qu'au hasard sur les trois GACs et B = événement significativement moins fréquent qu'au hasard sur les trois GACs. ns= non significatif au seuil 5%, \* significatif au seuil 10%, \*\* significatif au seuil 5%.

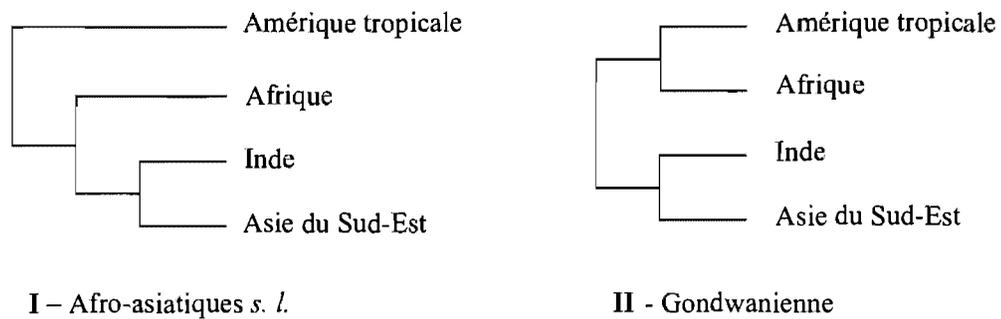
fréquentes que ce que l'on attendrait au hasard. Aucun des événements de vicariance n'est plus fréquent qu'au hasard, ils sont parfois moins fréquents ou de même fréquence qu'au hasard. Les extinctions tendent à être moins fréquentes qu'attendu mais de façon non significative. Quant aux dispersions, elles sont souvent équivalentes à l'attente et tendent parfois à être plus fréquentes mais de façon non significative.

Les ajustements avec des hypothèses alternatives (Figure 40) ont révélé des coûts allant de 28,67 à 30,64 (pour les relations chloroplastiques / morphologiques) et de 19,44 à 20,45 (pour les relations moléculaires / morphologiques). Les hypothèses alternatives ayant les coûts les plus faibles sont l'hypothèse Gondwanienne et l'hypothèse afro-asiatique (Tableau 22). Seul les coûts des GACs les plus parcimonieux sont significativement plus faibles par rapport à des cladogrammes d'aires générés au hasard. Cependant, toutes les hypothèses alternatives testées présentent un coût significativement inférieur à ce qui serait attendu par adéquation avec des phylogénies permutées.

Les événements nécessaires pour expliquer les scénarii alternatifs sont similaires à ceux des hypothèses les plus parcimonieuses en général. Les duplications sont les événements les plus fréquents et de façon plus souvent significative que les autres événements. Les événements de vicariance ou d'extinction sont les moins fréquents. Les événements étant les plus significativement différents de l'attente dans les hypothèses ayant des coûts plus élevés sont en général parmi ceux qui sont significativement différents de l'attente dans les hypothèses les plus parcimonieuses. En général, les événements nécessaires pour expliquer les hypothèses ayant un coût plus élevé avaient une fréquence assez proche de ce qui serait attendu au hasard. L'exception étant l'hypothèse boréotropicale ajustée sur la topologie moléculaire / morphologique qui nécessite une duplication de moins que les hypothèses les plus parcimonieuses, une vicariance de plus, le même nombre de dispersions mais deux fois plus d'extinctions. Les événements d'extinction, de duplication et de vicariance nécessaires pour expliquer cette hypothèse étaient plus souvent significatifs que ceux des hypothèses les plus parcimonieuses. De plus, les événements de dispersion étaient moins fréquents que ce qui serait attendu au hasard. Les hypothèses ayant les moins bons scores présentaient les mêmes événements considérés comme les plus significatifs dans les GACs les plus parcimonieux. Mais les événements nécessaires pour les expliquer présentaient de moins bonnes



**Figure 40** : Hypothèses biogéographiques alternatives testées.



**Figure 41** : Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) issus des recherches d'adéquation avec deux clades seulement.

	CM	A	B	C	MM	A	B	C
<b>Extinction</b>	6	6	4	0	3	3	3	6
a	1	1						
b	5	5	2		3	3	1	3
d			1				1	1
bde			1				1	
bc								1
bcde								1
<b>Duplication</b>	64	64	62	63	40	40	35	39
a	16	16	16	16	7	7	7	7
e	4	4	4	4	4	4	4	4
b	35	35	40	43	23	23	26	25
ab	9	9			6	6		
bde			1					
abde			1				2	
bc								1
abcde								2
<b>Vicariance</b>	5	4	5	1	5	4	5	6
a-b	4	4			4	4		
e-d	1		1	1	1		1	1
b-de			2				2	
a-bde			2				2	
b-c								1
bc-de								2
a-bcde								2
<b>Dispersion</b>	10	11	12	15	7	8	8	7
b>d	0 à 1	0 à 2		1	0 à 1	0 à 2		
b>a	4	4	7	8 à 9	1	1	3	3
b>e	3	3 à 4	3	3	1	1 à 2	1	1
b>ed	1			1	1			
ab>d	0 à 1	0-1			0 à 1	0 à 1		
ab>c	1	1			0 à 1	0 à 1		
e>d		0-1				0 à 1		
d>e		0-1				0 à 1		
a>b				0-1	2	2	3	3
b>c			1	1	0 à 1	0 à 1	1	
c>abde			1					
p1	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
p2	0,04-0,044	0,173	0,082	0,317	0,045-0,046	0,174	0,175	0,280
Coût	26,69	28,68	28,67	30,6	17,45	19,44	19,44	20,45

**Tableau 22** : Événements associés aux hypothèses Gondwana (Figure 40A), Afro-asiatique (Figure 40B), Boréotropicale (Figure 40C). CM=recherche chloroplastique / morphologique. MM= recherche moléculaire / morphologique. Bleu foncé = événements significativement plus fréquent qu'au hasard au seuil 5%. Bleu clair = événements significativement plus fréquent qu'au hasard au seuil 10%. Orange foncé = événement significativement moins fréquent qu'au hasard au seuil 5%. Orange clair = événement significativement moins fréquent qu'au hasard au seuil 10%. p1 = probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre des espèces et p2 = probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre d'aire. a=Amérique. b=Afrique. c=Madagascar. d=Inde. e=Asie

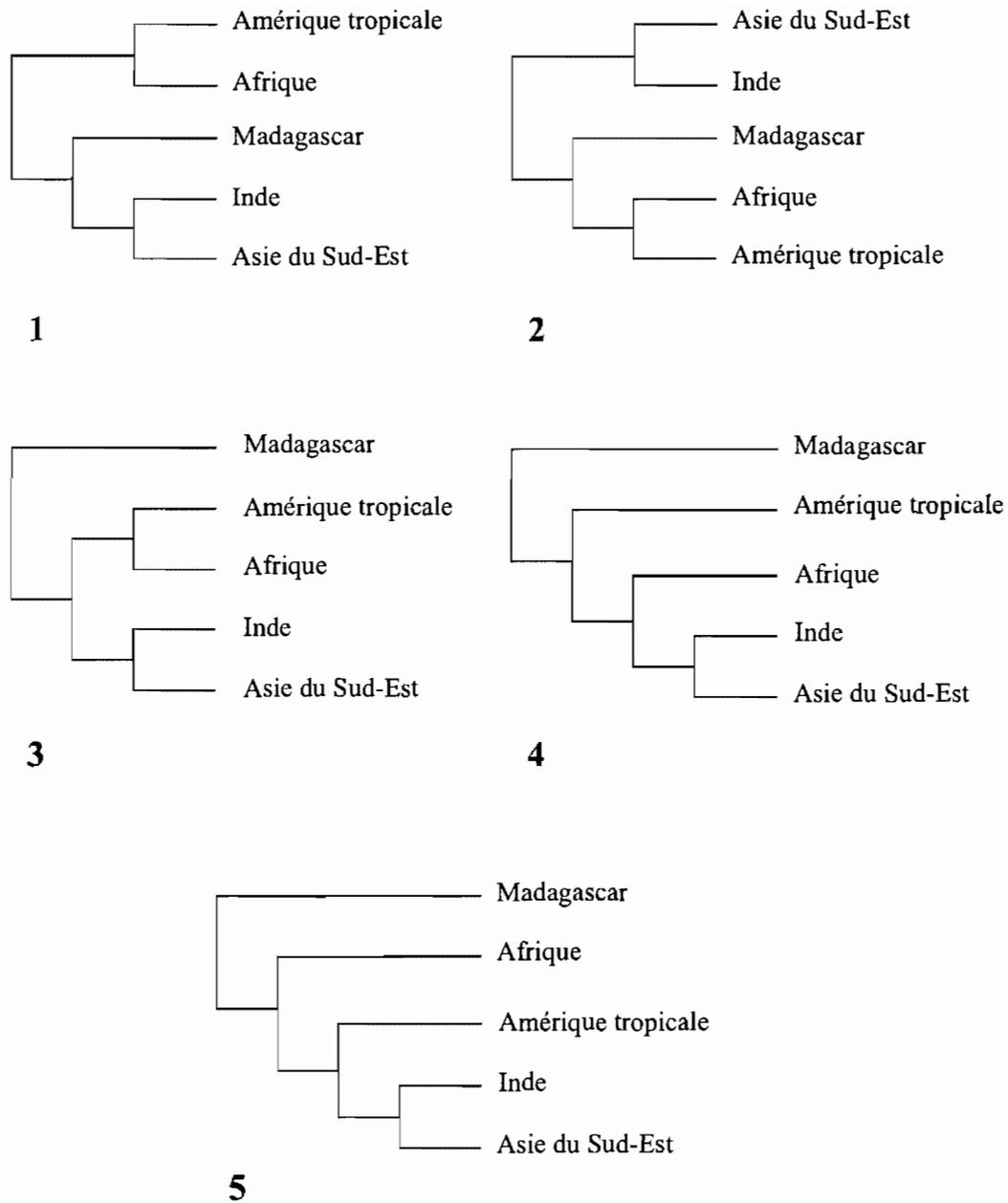
	Chloroplastique / morphologique						Moléculaire / morphologique		
	I	P/I	D/I	II	P/II	D/II	I	P/I	D/I
<b>Extinction</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Afrique	1	1		1		1			
<b>Duplication</b>	<b>23</b>	<b>4</b>	<b>19</b>	<b>23</b>	<b>4</b>	<b>19</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>11</b>
Afrique - Amérique				1		1			
Afrique	15	3	12	15	4	11	11	4	7
Afrique - Inde - Asie	1	1							
Amérique	3 **		3 **	3 **		3 **			
Asie	4 *		4 *	4 *		4 *	4 *		4
<b>Vicariance</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>0</b>
Amérique / Afrique - Inde - Asie	1	1					1	1	
Afrique / Inde - Asie	1	1					1	1	
Inde / Asie	1	1		1	1		1	1	
Afrique / Amérique				2	1	1			
<b>Dispersion</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>2</b>
Afrique > Amérique	1		1				1		1
Afrique > Asie	2		2	2		2	1		1
Afrique > Inde - Asie				1	1				
<b>p1</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,005</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,009</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,005</b>	<b>0,002</b>
<b>Coût</b>	<b>7,26</b>			<b>7,26</b>			<b>4,18</b>		

**Tableau 23** : Événements associés aux Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) issus des recherches sur deux clades seulement. Pour chaque GAC (I et II voir Figure 41), les événements sont calculés par rapport à l'adéquation avec les deux clades puis alternativement avec chacun des deux clades (*Prioria s. s.* = P ou *Detarium* = D). \* événement significativement plus fréquents qu'au hasard au seuil 10% et \*\* événement significativement plus fréquents qu'au hasard au seuil 5%. p1= probabilité obtenue par permutation des unités terminales dans l'arbre des espèces.

significations. Toutes ces hypothèses présentaient un coût significativement inférieur à ce qui serait attendu au hasard.

Les analyses basées sur deux clades seulement ne peuvent discriminer les hypothèses gondwaniennes (purement vicariante ou s'ajoutant au radeau indien) entre elles ou les deux autres hypothèses (afro-asiatique et boréotropicale = afro-asiatiques *s. l.*) entre elles. En effet, ces paires d'hypothèses se distinguent les unes des autres par la position de Madagascar qui est absente dans les distributions des deux clades concernés. Les recherches basées sur deux clades seulement (*Prioria* et *Detarium*) de l'arbre chloroplastique et morphologique soutiennent les scénarios Gondwanien et afro-asiatique *s. l.* de façon équivalente (Figures 41A et B). Les recherches basées sur deux clades seulement (*Prioria* et *Detarium*) de l'arbre moléculaire et morphologique soutiennent les scénarios afro-asiatiques *s. l.* uniquement (Figure 41B). Peu d'événements sont significativement différents de l'attente. Les événements impliqués sont surtout des duplications, seuls événements plus fréquents qu'au hasard (surtout en Amérique et en Asie), et les événements les moins souvent impliqués étant les extinctions. Les deux clades se distinguent par le fait que la distribution du clade *Prioria* est expliquée majoritairement par la vicariance (quelle que soit l'hypothèse) et celle du clade *Detarium* est majoritairement expliquée par la dispersion (Tableau 23).

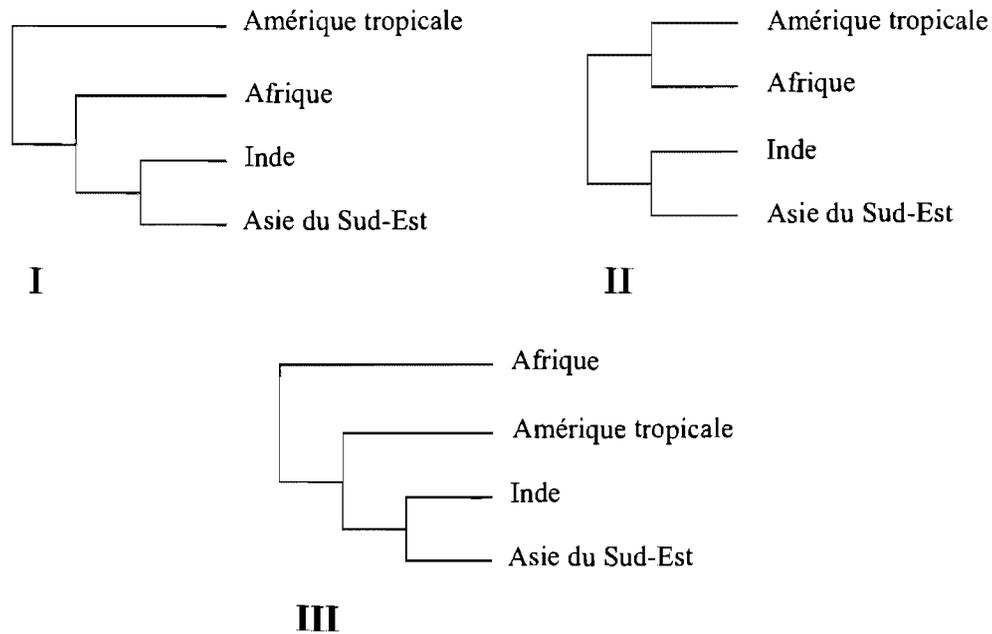
La dispersion est reconnue pour générer des distributions qui ne sont pas contraintes par la phylogénie et serait peu fréquente. La vicariance, en revanche, serait le phénomène privilégié pour expliquer les distributions disjointes. Il semble donc logique d'attribuer au premier événement un coût élevé et au second le coût le moins élevé. L'attribution d'un coût aux deux autres événements (duplication et extinction) paraît plus subjective. L'effet de la variation des coûts de ces deux événements a été observé sur nos données avec les différents jeux de données : sur les phylogénies du groupe en entier (Figure 42 et Tableau 24) ou de deux clades seulement (Figure 43 et Tableau 25). Les résultats obtenus avec les phylogénies du groupe en entier sont identiques à ceux obtenus avec les deux clades seulement. Ils révèlent que la diminution du coût des extinctions a plus d'effet que l'augmentation du coût de la duplication. D'autre part, cette diminution du coût des extinctions provoque l'augmentation des événements d'extinction et de vicariance inférés alors que les événements de dispersion diminuent. Conjointement à ces variations des topologies différentes peuvent être proposées. Ces topologies sont, dans le cas des phylogénies moléculaires / morphologiques, contraires à



**Figure 42 :** Topologies obtenues pour les Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) après changement de coûts (recherche effectuée sur la totalité des Detarieae résinifères).

Coût Extinction	Coût Duplication	Chloroplastique / morphologique					Moléculaire / morphologique				
		Topo.	Ex.	Du.	Vi.	Di.	Topo.	Ex.	Du.	Vi.	Di.
1	0,01	1-2-3	6	64	5	10	1-2-3	3	40	5	7
1	0,2	1-2-3	6	64	5	10	1-2-3	3	40	5	7
0,5	0,01	1-2-3	14	65	8	6	2	13	43	6	2
0,5	0,2	1-2-3	14	65	8	6	2	16	39	6	1
0,25	0,01	4	42	65	14	0	5	27	43	9	0
0,25	0,2	4	42	65	14	0	5	27	43	9	0

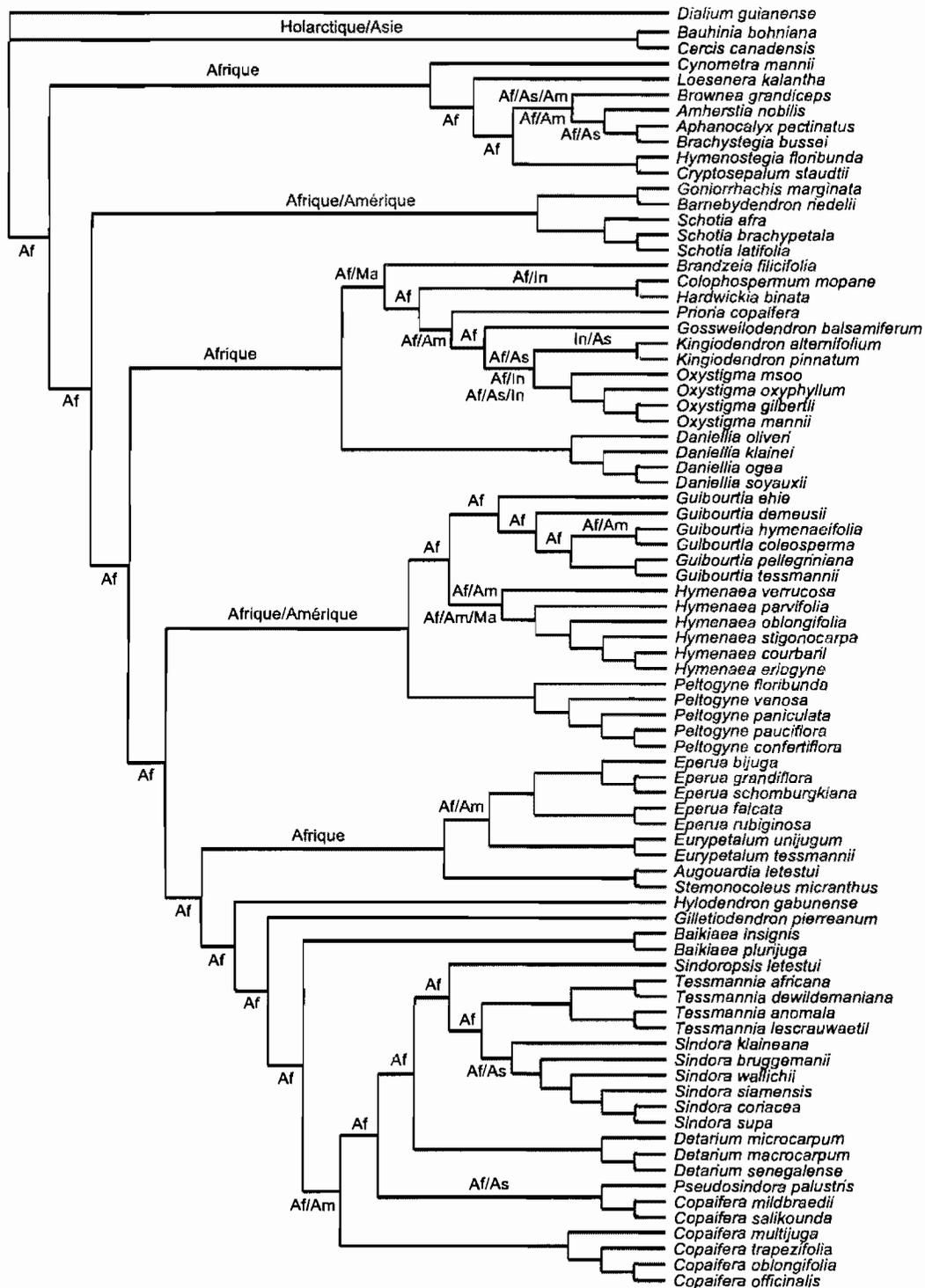
**Tableau 24** : Résultats des recherches d'adéquation obtenus après changement des coûts de duplication et d'extinction pour la totalité du groupe (phylogénies obtenues par analyse des données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques). Pour chaque recherche, la topologie obtenue (Topo.) est indiquée (voir Figure 42) ainsi que les différents types d'événements (Ex. = extinction ; Du. = duplication ; Vi. = vicariance ; Di. = dispersion).



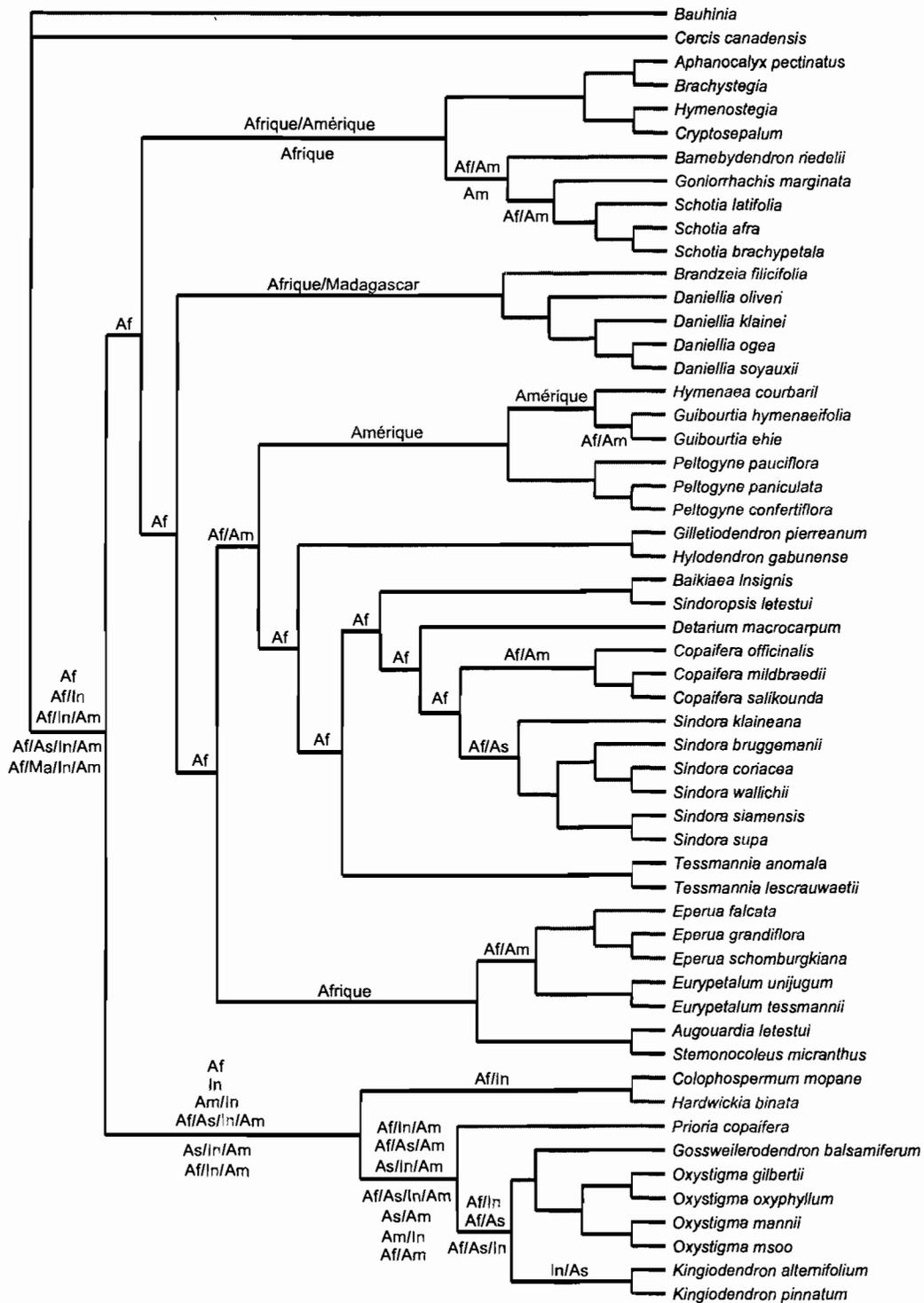
**Figure 43** : Topologies obtenues pour les Cladogrammes d'Aires Généraux (GACs) après changement de coûts (recherche effectuée sur deux clades seulement).

Coût Extinction	Coût Duplication	Chloroplastique / morphologique					Moléculaire / morphologique				
		Topo.	Ex.	Du.	Vi.	Di.	Topo.	Ex.	Du.	Vi.	Di.
1	0,01	I-II	1	23	3	3	I	0	15	3	2
1	0,2	I-II	1	23	3	3	I	0	15	3	2
0,5	0,01	I	8	23	6	0	I	0	15	3	2
0,5	0,2	I	8	23	6	0	I	0	15	3	2
0,25	0,01	I	8	23	6	0	I-III	9	15	5	0
0,25	0,2	I	8	23	6	0	I	9	15	5	0

**Tableau 25** : Résultats des recherches d'adéquation obtenus après changement des coûts de duplication et d'extinction pour seulement deux clades (phylogénies obtenues par analyse des données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques). Pour chaque recherche, la topologie obtenue (Topo.) est indiquée (voir Figure 43) ainsi que les différents types d'événements (Ex. = extinction ; Du. = duplication ; Vi. = vicariance ; Di. = dispersion).



**Figure 44** : Reconstruction par analyse de dispersion / vicariance sur un des arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées chloroplastiques / morphologiques.



**Figure 45 :** Reconstruction par analyse de dispersion / vicariance sur un des arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées moléculaires / morphologiques.

l'intuition. En effet, les topologies 5 et III (Figures 42 et 43) impliquent des relations entre Amérique et Inde - Asie alors que dans nos phylogénies, il n'y a jamais de groupe frère américain pour un groupe indo-asiatique.

Les analyses de dispersion / vicariance (DIVA) utilisant les relations chloroplastiques / morphologiques impliquent 16 dispersions depuis l'Afrique vers les autres aires (Figure 44). Ces mêmes analyses utilisant les relations moléculaires / morphologiques impliquent 12 dispersions généralement depuis l'Afrique vers les autres aires, mais la reconstruction au niveau du clade *Prioria s. l.* est assez incertaine (Figure 45).

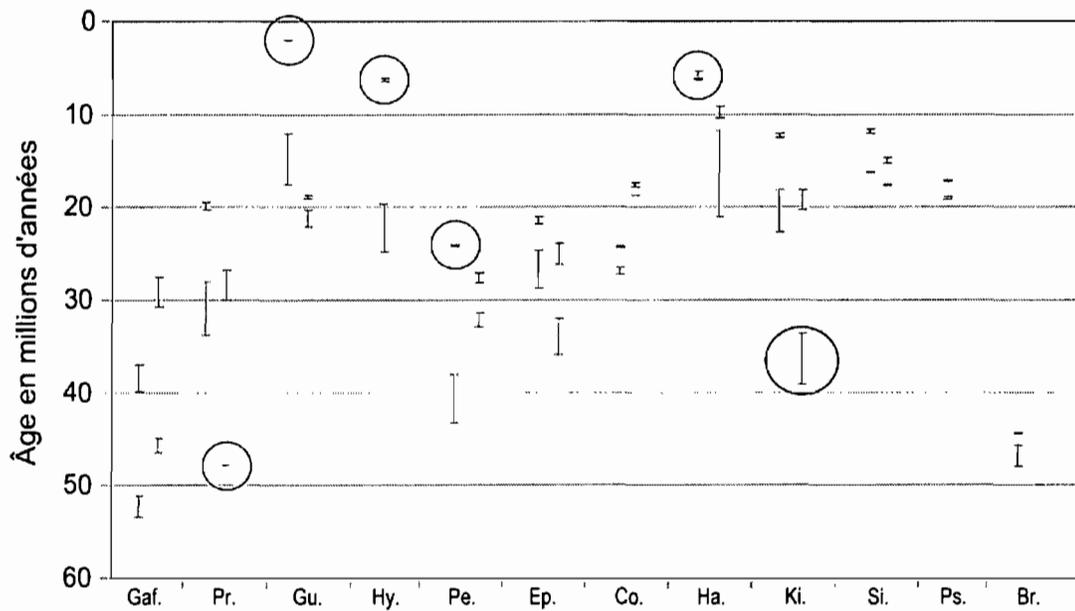
### Datations

Les âges obtenus par analyse des données moléculaires sont semblables quelle que soit la position du couple *Colophospermum / Hardwickia* bien que les âges concernant ce couple (âge de la lignée et âge de leur spéciation) soient différents.

Globalement, il existe peu de différences entre les valeurs qui résultent des analyses dans lesquelles la racine est fixée à 60 Ma et celles dans lesquelles la racine est fixée à 80 Ma (Figure 46 ; Tableau 26). Les différences de valeurs qui résultent d'analyses dont la méthode ou le jeu de données sont différents peuvent être plus ou moins importantes selon le nœud daté.

Les plus grandes différences concernent :

- L'âge de la divergence entre les genres affins américains et africains (*Barnebydendron*, *Goniorrhachis* et *Schotia*) varie beaucoup selon la méthode utilisée.
- Dans le clade *Hymenaea*, de grandes différences existent entre les âges des divergences calculés par le PL grâce aux données chloroplastiques seules et les trois autres calculs. Les différences concernent l'âge de la divergence entre *Peltogyne* et les autres genres, puis l'âge de la divergence entre *Hymenaea verrucosa* (africain) et les *Hymenaea* américains et, enfin, l'âge de la divergence entre *Guibourtia hymenaeifolia* (américain) et les *Guibourtia* africains.



**Figure 46** : Âges calculés par les méthodes NPRS (rouge) et PL (bleu) pour les nœuds correspondants à des disjonctions (voir Tableau 26) en utilisant les données chloroplastiques / morphologiques ou moléculaires / morphologiques. Gaf.=Genres affins ; Pr.=*Prioria* ; Gu. = *Guibourtia* ; Hy. = *Hymenaea* ; Pe. = *Peltogyne* ; Ep. = *Eperua* ; Co. = *Copaifera* ; Ha. = *Hardwickia* ; Ki. = *Kingiodendron* ; Si. = *Sindora* ; Ps. = *Pseudosindora* ; Br. = *Brandzeia*. Les âges encerclés sont discutés dans le texte.

	Chloroplastique		Moléculaire	
	NPRS	PL	NPRS	PL
<b>Afrique/Amérique</b>				
Genres affins <i>Barne. /Gonio.</i>	51,2-53,4	37,1-39,8	46,5-45	27,6-30,7
<i>Prioria</i>	33,8-28	19,5-20,2	47,9-47,9	26,8-30,1
<i>Guibourtia</i>	17,5-12	1,9-2	22-20,3	18,7-19
<i>Hymenaea</i>	24,8-19,7	6,1-6,3	>25,6-23,7	>22-22
<i>Peltogyne</i>	43,3-38,1	24-24,3	33-31,4	27,2-28,2
<i>Eperua</i>	28,7-24,7	21,1-21,8	36-32	23,9-26,2
<i>Copaifera</i>	27,3-26,5	24,2-24,3	18,7-18,7	17,4-17,8
<b>Afrique/Asie</b>				
<i>Hardwickia</i>	6,3-5,3	6,1-6,2	21-11,7	9,2-10,3
<i>Kingiodendron</i>	22,7-18,2	12-12,5	39,1-33,7	18,2-20,3
<i>Sindora</i>	16,1-16,3	11,6-12	17,6-17,6	14,6-15,2
<i>Pseudosindora</i>	18,9-19,2	17-17,3		
<b>Afrique/Madagascar</b>				
<i>Brandzeia</i>	48-45,7	44,3-44,5	50	50

**Tableau 26** : Estimations des âges des disjonctions des Detarieae résinifères (en Ma) à partir des données chloroplastiques et moléculaires en utilisant deux méthodes, NPRS et PL. *Barne.* = *Barneydendron*. *Gonio.* = *Goniorrhachis*.

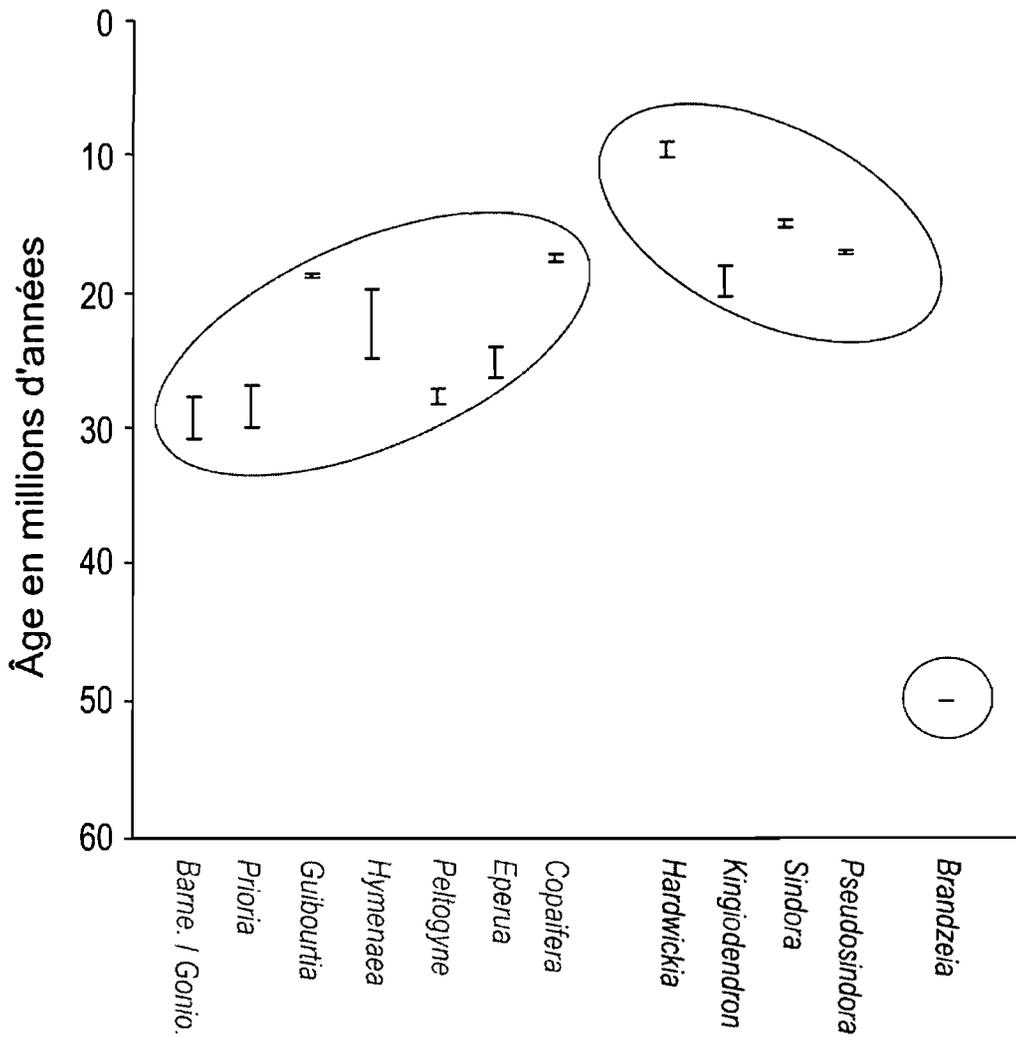


Figure 47 : Âges retenus pour les différentes divergences entre l'Afrique et l'Amérique en vert, l'Afrique et l'Asie (Inde comprise) en rouge et entre l'Afrique et Madagascar en bleu.

- L'âge de la divergence entre *Colophospermum* (africain) et *Hardwickia* (indien), calculé grâce aux données chloroplastiques seules (quelle que soit la méthode) est plus jeune que ce qui est suggéré par les données moléculaires totales (surtout pour le NPRS).
- Pour la divergence du genre *Prioria* (américain) et du genre *Kingiodendron* (indo-asiatique) d'avec leurs groupes frères respectifs, les âges calculés par le NPRS avec les données moléculaires totales sont très différents (plus vieux) des âges suggérés par les autres calculs.

Si on accepte le PL comme la méthode la plus efficace (tel que suggéré par Sanderson, 2002a), et si on accorde une plus grande confiance aux âges calculés avec un maximum de données, alors les âges calculés par la méthode PL utilisant les données moléculaires totales doivent être considérées comme plus fiables. Malheureusement, en raison de l'échantillonnage quelques groupes ne peuvent être datés par les données moléculaires totales. Les âges calculés par la méthode PL avec les données chloroplastiques seules seront donc retenus sauf pour *Hymenaea*. Dans les genres *Hymenaea* et *Guibourtia*, comme un phénomène un peu particulier semble poser des problèmes à la méthode du PL, les âges calculés par NPRS sont utilisés. La figure précédente peut donc se simplifier (Figure 47).

Les âges des divergences entre le continent africain et le continent américain s'échelonnent entre -17 et -31 Ma. Et les âges des divergences entre l'Afrique et l'Inde ou l'Asie se situent entre -9 et -20 Ma. La divergence entre Afrique et Madagascar devrait se situer autour de -50 Ma.

Si le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* est issu d'une hybridation, la divergence entre les chloroplastes du couple et ceux de leur lignée maternelle (celle du clade *Prioria*) devrait donner un âge approximatif de l'événement. La lignée de *Colophospermum* / *Hardwickia*, et donc l'événement d'hybridation, serait apparue il y a environ -31 Ma (datation par PL avec les données chloroplastiques seules).

## Discussion

### Reconstruction biogéographique événementielle

#### Adéquation

Les méthodes d'adéquation sont encore peu utilisées en biogéographie (Sanmartin *et al.*, 2001 ; Sanmartin et Ronquist, 2004). En revanche, quelques études les ont utilisées pour des études de co-évolution (Desdevises *et al.*, 2002 ; Krasnov et Shenbrot, 2002 ; Ricklefs *et al.*, 2004). Ceci n'apporte que peu de réflexions encore sur les performances de ces méthodes bien que Sanmartin *et al.* (2001) aient déjà signalé que les méthodes d'adéquation étaient peu efficaces pour des groupes dans lesquels l'histoire biogéographique est réticulée. Dans ces cas, ces auteurs recommandent plutôt l'analyse de dispersion / vicariance.

Dans les trois arbres issus des recherches d'adéquation, la position de Madagascar varie en raison de sa faible représentation en taxa endémiques dans les arbres phylogénétiques utilisés. En effet, un seul taxa endémique (*Brandzeia filicifolia*) représente cette aire dans nos données et un taxon à large répartition (*Hymenaea verrucosa* : en Afrique, à Madagascar, à l'île Maurice et aux Seychelles) se trouve dans cette aire mais il est interprété comme étant non informatif à cause de l'option "recent". Le seul scénario biogéographique connu pouvant correspondre aux GACs les plus parcimonieux est l'hypothèse de la fragmentation de Gondwana avec un accès à l'Asie par le radeau Indien. Ce scénario est assez peu intuitif car tous les taxa ou groupes asiatiques ont un groupe frère africain alors qu'on attendrait parfois un groupe frère américain ou afro-américain dans le cadre de l'hypothèse Gondwanienne avec un accès à l'Asie par le radeau indien. Les GACs issus de la recherche d'adéquation présentent des scores significativement inférieurs aux cladogrammes d'aires générés au hasard, ils sont donc significativement plus parcimonieux que les autres hypothèses. Mais parmi les hypothèses biogéographiques alternatives testées, toutes présentent un coût significativement inférieur à ce qui serait attendu avec des phylogénies permutées. Donc, quel que soit le scénario biogéographique connu testé, TreeFitter reconnaît une structure vicariante. Les analyses utilisant seulement les deux clades retiennent les hypothèses gondwaniennes et afro-asiatiques *s. l.* avec une préférence pour les hypothèses afro-asiatiques *s. l.* ce qui est un peu plus intuitif que les analyses réalisées avec la totalité du groupe. En règle générale, les

résultats des analyses d'adéquation ne sont apparemment pas très discriminants vis à vis des différentes hypothèses biogéographiques.

Les événements mis en évidence par ces analyses comme étant les plus significatifs sont les duplications récentes en Amérique et en Asie. Alors que les duplications anciennes, antérieures à la séparation Amérique / Afrique, sont moins fréquentes qu'au hasard. Ceci suppose que les disjonctions ont souvent été suivies d'une radiation. En effet, plusieurs groupes (*Sindora*, *Copaifera*, *Hymenaea*, *Peltogyne*, *Eperua*, *Kingiodendron*) ont subi une diversification en Asie ou en Amérique après leur séparation de leurs groupes frères africains. Les autres événements ont des fréquences non-significatives, ce qui donne peu de poids aux hypothèses testées.

L'hypothèse boréotropicale testée par les données moléculaires / morphologiques s'interprète par des événements d'extinction, de duplication (anciennes et récentes sauf en Afrique) et de vicariance significativement plus fréquents qu'au hasard alors que les événements de dispersion sont moins fréquents qu'au hasard. Donc ce scénario est principalement un scénario de vicariance et est bien soutenu au niveau des événements impliqués dans sa mise en place mais pas très parcimonieux.

Bien que les clades *Prioria* et *Detarium* présentent le même patron intuitif, les reconstructions par le logiciel TreeFitter interprètent les répartitions des deux clades de façon différentes, le premier principalement par la vicariance et le second par la dispersion. Pensant que l'absence de l'Inde dans le deuxième clade pouvait être une source de confusion, le taxon fossile indien *Hopeoxylon eosiamensis* a été ajouté à la base du clade des *Sindora* asiatiques dans une autre analyse. Un résultat identique à celui obtenu précédemment indique que le problème réside dans une autre particularité du clade *Detarium*. La duplication, plus importante dans le clade *Detarium*, a donc été suspectée comme le facteur responsable de ce phénomène. En effet, en cas de duplication ancienne, c'est à dire antérieure à une disjonction (ce qui est traduit par des taxa tous de la même aire mais non monophylétiques), l'interprétation de la disjonction peut être alternativement une vicariance suivie d'extinction, ou une dispersion. La duplication importante qui a été subie par les *Detarieae* résinifères est peut-être à l'origine du décalage existant entre les GACs reconstruits avec la totalité du groupe et ceux réalisés à partir des deux clades seulement.

Suite aux résultats obtenus par les analyses avec changements de coûts, il semble que le coût relatif de l'extinction par rapport à la dispersion soit déterminant dans l'interprétation des disjonction en terme de dispersion ou de vicariance / extinction. Le choix des coûts de la dispersion et de l'extinction est donc particulièrement important mais la façon de les choisir reste délicate. Si le coût de l'extinction est choisi trop bas, la dispersion est exclue car son coût est trop élevé par rapport à celui de l'extinction (comme dans la réconciliation de Page, 1994a). Si le coût de l'extinction est trop élevé, la dispersion explique un grand nombre de disjonctions et la vicariance est très peu retenue comme explication.

D'autres programmes basés sur les événements ont été décrits (TreeMap - Page, 1994b ; Parafit - Legendre *et al.*, 2002). Malheureusement, les essais sur TreeMap se sont révélés peu concluants car le logiciel semblait dépassé par nos données. Il est possible que TreeMap rencontre des problèmes quand le nombre d'unités terminales opérationnelles (UTO) est beaucoup plus important dans un des deux arbres à mettre en adéquation. Par exemple, dans notre cas, les clades *Prioria s. s.* ou *Detarium* ont au moins deux fois plus d'UTO que l'arbre d'aire. Le logiciel semblait bien fonctionner quand le nombre d'UTO était comparable dans les deux arbres, ce qui est le cas dans les études de coévolution.

#### **Analyses de dispersion / vicariance**

Les analyses de dispersion / vicariance (DIVA) à partir des relations phylogénétiques suggérées par les données chloroplastiques / morphologiques proposent l'Afrique comme aire ancestrale des *Detarieae s. l.* avec des dispersions vers l'Amérique, Madagascar, l'Inde et l'Asie. La reconstruction par analyse de dispersion /vicariance d'après les relations moléculaires / morphologiques est légèrement différente. Premièrement, selon ces analyses, l'aire ancestrale du clade *Hymenaea* serait l'Amérique mais ceci est probablement dû au faible échantillonnage dans les genres *Hymenaea* et *Guibourtia*, en particulier les espèces africaines de ces genres sont manquantes ou peu représentées par rapport à leur importance.

Deuxièmement, l'aire ancestrale du clade *Prioria* regrouperait tout ou une grande partie des aires de répartition des différents taxa du clade. Les événements donnant lieux aux disjonctions présentes dans ce clade devraient donc être le résultat de vicariances. Cependant, le logiciel DIVA indique 12 dispersions, ce qui impliquerait que toutes les disjonctions, y compris celles du clade *Prioria*, seraient issues de dispersions. Il pourrait peut-être s'agir

d'une anomalie due au logiciel. Pour ces raisons, la reconstruction faite à partir des relations phylogénétiques proposées par les données chloroplastiques / morphologiques semble plus fiable.

## Datations

### **Méthodologie**

La calibration représente l'un des points sensibles des analyses de datation moléculaire (Sanderson, 1998 ; Wikström *et al.*, 2001 ; Thorne et Kishino, 2002 ; Yang et Yoder, 2003 ; Rutschmann *et al.*, 2004). D'un point de vue analytique, les points de calibrations devraient être le plus proche possible des points à dater (Wikström *et al.*, 2001 ; Rutschmann *et al.*, 2004). De plus, selon les conseils du manuel d'utilisation de r8s (Sanderson, 2002b), une contrainte devrait être imposée à proximité de la racine : contraintes maximale et minimale ou mieux encore un âge fixe. La répartition de contraintes minimum dans différents clades de l'arbre et la fixation de la racine de 60 à 80 Ma a permis de réaliser les calculs de datation sans problèmes. La variation des âges calculés résultant de la fixation alternative de la racine est faible (moins de 10 Ma pour le NPRS et moins de 6 Ma pour le PL).

La différence de vitesse d'évolution selon les gènes est un phénomène reconnu mais peu compris (Goremykin *et al.*, 1996 ; Sanderson et Doyle, 2001). Les datations utilisant des données combinées issues de différents gènes permettent de compenser les phénomènes inhabituels pouvant impliquer l'une des régions de l'ADN utilisées (Qiu *et al.*, 1999 ; Wikström *et al.*, 2001). Les datations issues des longueurs de branches calculées grâce aux données combinées chloroplastiques et nucléaires seraient donc plus fiables que celles utilisant les données chloroplastiques seules. De plus, les différences de taux de substitution entre les branches d'un arbre sont connues sous le terme d'effet des lignées ("lineage effects" - Britten, 1986 ; Gillespie, 1991). Les méthodes NPRS et PL sont plus performantes que les méthodes supposant une horloge moléculaire car elles prennent en compte ce phénomène en se basant sur l'autocorrélation (Sanderson, 2002a). La principale critique formulée à l'encontre du NPRS concerne sa tendance à autoriser des variations de taux très grandes, surestimant donc les données (Sanderson, 2002a). Ainsi, la méthode PL serait plus fiable que le NPRS.

Selon nos observations, le NPRS pourrait donner de meilleures estimations dans certains cas particuliers où des branches longues précèdent des branches très courtes (voir aussi Doyle *et al.*, 2004). C'est ce qui se passe en particulier pour les âges obtenus dans le clade *Hymenaea* à partir des données chloroplastiques seules. Le même phénomène a été observé dans le clade des *Copaijera* américains (résultats non détaillés). Dans un cas encore plus extrême où une très longue branche précède une branche très courte, le manque d'autocorrélation pourrait poser un problème aux deux méthodes (Sanderson, 2002a ; Sanderson *et al.*, 2004). C'est probablement ce qui se passe pour l'estimation de l'âge de la spéciation *Colophospermum mopane* / *Hardwickia binata* calculé à partir des données chloroplastiques seules. Une faible autocorrélation est habituellement attendue lors de changements portant sur le temps de génération ou les mécanismes de réparations de l'ADN ou lors de modifications de la pression sélective (Sanderson *et al.*, 2004). L'hybridation peut aussi provoquer une accélération de la vitesse d'évolution car la duplication génique impliquée par ce genre d'événement peut entraîner une divergence de fonction et donc des nouveautés évolutives (Levin, 1983 ; Wendel, 2000).

Les erreurs concernant les relations phylogénétiques ont aussi un impact sur les âges calculés à partir des données moléculaires (Sanderson et Doyle, 2001 ; Smith et Peterson, 2002 ; Sanderson *et al.*, 2004). Ainsi les différences entre les topologies inférées respectivement par les données chloroplastiques / morphologiques et moléculaires / morphologiques engendrent forcément des différences de datations sans qu'il soit possible de choisir entre les deux topologies. Les âges suggérés par les deux topologies sont tout de même assez proches, les plus grandes différences sont observées pour les âges à l'intérieur du clade *Prioria* calculés avec le NPRS pour les deux topologies. Ceci est peut-être dû au fait que le clade *Prioria* se trouve soit comme groupe frère du clade des *Detarieae s. s.*, occupant de ce fait une position interne pour les *Detarieae s. l.* (topologie chloroplastique / morphologique), soit à la base des *Detarieae s. l.* (topologie moléculaire / morphologique). Le NPRS semble plus sensible que le PL à ces changements.

Il semble logique de se fier davantage aux âges calculés par le PL à partir des données combinées chloroplastiques et nucléaires excepté pour les groupes absents dans ce jeu de données. Pour la spéciation ayant donné *Pseudosindora palustris* (asiatique), l'âge calculé par la méthode PL avec les données chloroplastiques sera utilisé. Dans les genres *Hymenaea* et

*Guibourtia* les branches terminales courtes semblent poser des problèmes à la méthode du PL, les âges calculés par NPRS avec les données chloroplastiques seront donc utilisés.

Le but de ces calculs de datation est de comparer les âges des disjonctions afin de déterminer s'il existe une congruence entre les différents groupes pour un type de disjonction donnée et, le cas échéant, de relier ces disjonctions à des événements géologiques connus. Pour soutenir l'hypothèse qu'un événement géologique a déterminé la distribution actuelle d'un groupe, il faut démontrer une congruence entre les histoires géologique et biologique en terme de patron et d'âges. Il doit donc exister une correspondance entre la séquence des événements géologiques et celle des événements cladogénétiques mais aussi entre les âges de ces deux types d'événements. Les événements géologiques qui influencent les distributions biologiques incluent la fragmentation (cadre de la vicariance classique) ou l'expansion d'une lignée en raison de l'élimination temporaire d'une barrière, suivie de l'émergence d'une nouvelle barrière produisant des groupes frères vicariants comme dans le concept récent de géodispersion (Lieberman, 1997 et 2000).

### **Relations entre l'Amérique tropicale et l'Afrique**

Les disjonctions Afrique / Amérique s'échelonnent entre -31 et -17 Ma, ce qui est une période assez longue. La fragmentation de Gondwana entre ces deux continents correspondant à la vicariance classique est complètement exclue en raison de son âge compris entre -110 et -95 Ma. Ceci est prévisible en raison de la contrainte posée à la racine de l'arbre phylogénétique mais aussi de la position des disjonctions intragénériques ou entre genres proches.

Dans le cadre d'une hypothèse de géodispersion, le pont Nord Atlantique a souvent été évoqué en biogéographie pour expliquer des disjonctions végétales. Les études de groupes tempérés ou mixtes ont en général cité plus souvent les passages de hautes latitudes (Lavin et Luckow, 1993 ; Suh *et al.*, 1993 ; Wen, 1999 ; Lavin *et al.*, 2000 ; Renner *et al.*, 2000 ; Xiang *et al.*, 2000) que les études d'espèces tropicales (Azuma *et al.*, 2001 ; Chanderbali *et al.*, 2001 ; Renner et Meyer, 2001 ; Renner *et al.*, 2001 ; Malcomber, 2002 ; Davis *et al.*, 2002 et 2004). Mais ces études ne sont pas toujours accompagnées des datations nécessaires pour tester ces hypothèses. L'accessibilité du pont Nord Atlantique n'est pas très bien établie. Différents auteurs s'accordent à considérer qu'il n'y a pas eu de passage direct après l'Éocène moyen entre -40 et -50 Ma (McKenna, 1983 ; Tiffney 1985a et b ; Sanmartin *et al.*, 2001 ; Tiffney et

Manchester, 2001 ; Jaramillo, 2002 ; Davis *et al.*, 2004 ; Gottschling, 2004). Cependant certains pensent qu'un passage a subsisté par sauts successifs d'île en île (Tiffney et Manchester, 2001 ; Jaramillo, 2002 ; Davis *et al.*, 2004) mais son utilisation par des espèces tropicales est difficile à concevoir après le refroidissement du climat débutant vers -35 Ma (Wolfe, 1987 ; Axelrod, 1992). L'interprétation d'âges de disjonction similaires dans d'autres groupes est très variable. Par exemple, Davis *et al.* (2004) distinguent six groupes dans les Malpighiaceae. Le groupe un présente des disjonctions Afrique / Amérique âgées de -60 Ma ce qui rend l'hypothèse du PNA possible. Les groupes deux à quatre présentent des disjonctions des mêmes aires de -34 à -31 Ma. Ces âges semblent difficilement concorder avec l'hypothèse du PNA mais les fossiles présents en Europe et en Amérique du Nord tendent à la soutenir. Les groupes cinq à six présentent les mêmes disjonctions mais beaucoup plus jeunes (21 à 17 Ma). Les auteurs n'émettent pas de jugements définitifs mais admettent la dispersion ou la migration par le PNA comme hypothèses équiprobables. Le PNA n'est pas écarté en raison d'une possibilité de passage lors du réchauffement qui s'est produit au cours du Miocène. D'autre part, des disjonctions Afrique / Amérique sensiblement du même âge que celles rencontrées chez les Detarieae ont été interprétées comme le résultat de dispersions sur une longue distance (Platyrrhiniens, 26 Ma - Schrago et Russo, 2003 ; *Symphonia*, 17 à 18 Ma - Dick *et al.*, 2003 ; Vochysiaceae, 28 Ma - Sytsma *et al.*, 2004). Et des articles récents discutent l'importance de la dispersion pour la biogéographie (voir Renner, 2004a ; de Queiroz, 2005).

La situation des Detarieae résinifères du point de vue paléontologique dans l'hémisphère Nord ne permet pas de confirmer avec certitude un passage par le pont Nord Atlantique. En effet, les Detarieae résinifères sont représentées dans l'hémisphère Nord par deux fossiles. Du bois et de l'ambre de l'Éocène inférieur en France ont été attribués à *Daniellia* (De Franceschi et De Ploëg, 2003), et des folioles datant de l'Éocène en Amérique du Nord ont été décrites comme appartenant au genre *Caesalpinia* (Brown, 1956) mais seraient similaires à celles du genre *Gilletiodendron* (Herendeen *et al.*, 1992). Malheureusement, l'article proposant le changement de détermination (Herendeen *et al.*, 1992) n'est pas accompagné de comparaisons étendues avec d'autres Detarieae *s. l.* qui seraient nécessaires pour identifier ce fossile avec certitude. Le genre *Daniellia* est actuellement uniquement africain et pour cette raison, la présence de ce genre en Europe ne donne d'indications que sur le climat de la France à l'Éocène inférieur et les possibilités de passage entre l'Europe et l'Afrique. Quant aux folioles américaines, sans

une identification rigoureuse elles sont peu informatives. Des pollens semblables à ceux de *Maniltoa*, *Elizabetha* et *Peltogyne* découverts au Texas (Elsik, 1968 ; Muller, 1981) ne peuvent être très utiles en raison de l'ambiguïté de leur identification. Des fossiles attribués au genre *Crudia* appartenant au clade des Amherstieae ont été découverts dans des couches datant de l'Éocène moyen en Amérique du Nord (Herendeen et Dilcher, 1990). Cependant, une étude phylogénétique approfondie serait nécessaire pour explorer les causes (géodispersion ou dispersion) de l'établissement des disjonctions dans ce groupe.

Le refroidissement progressif depuis -35 Ma, rend le PNA peu probable comme voie de migration à part peut-être pour les genres *Goniorrhachis*, *Barnebydendron* et *Prioria* si les âges du PL devaient être remis en question. En effet, les âges de divergence de ces genres calculés par le NPRS pourraient éventuellement correspondre à une telle migration. La colonisation de l'Amérique peut être considérée comme issue de dispersions sur de longues distances à moins que les fluctuations du climat aient été d'amplitude suffisante pour rendre cette voie accessible de nouveau (Axelrod, 1992). Le refroidissement ayant été amorcé à la fin de l'Éocène n'a pas été continu et des périodes plus chaudes ont succédé aux périodes de refroidissement. De toutes ces périodes de réchauffement, c'est le milieu du Miocène qui a connu les températures les plus élevées depuis la fin de l'Éocène. Davis *et al.* (2004) évoquent ce réchauffement pour expliquer des événements de géodispersion postérieur à l'Éocène. Mais, selon Oleinik et Marinovich (2001), ce réchauffement de 5 à 8°C entre -14,5 et -17 Ma correspond à une translation de latitude de 18 à 20 degrés de latitude. Le PNA aurait donc eu un climat tempéré chaud ce qui n'est peut-être pas suffisant pour ces espèces. En l'absence de données fossiles pour ces espèces au Miocène et sous ces latitudes, il est difficile d'appuyer une hypothèse de géodispersion par le pont Nord Atlantique pour ce groupe.

Les aires ancestrales telles qu'elles ont été reconstruites par DIVA (relations chloroplastiques / morphologiques) indiquent un sens de dispersion de l'Afrique vers l'Amérique probable. Lee et Langenheim (1975) avaient déjà proposé un scénario de colonisation par dispersion sur une longue distance de l'Afrique vers l'Amérique.

Renner (2004a) a exploré les différents moyens d'expliquer la disjonction entre l'Afrique et l'Amérique par la traversée de l'Atlantique. Le transport par des oiseaux semble difficile à concevoir. Ce moyen proposé par Iltis (1967) pour la dispersion de graines sur la base de la présence disjointe d'espèces sœurs de canards semble contredit par le fait qu'il n'existe pas de

voies de migration avienne actuelles, à part peut-être pour une espèce d'aigrette insectivore, et que les oiseaux marins ne se nourrissent pratiquement pas de graines ou de fruits. De plus, les oiseaux terrestres frugivores défèquent très fréquemment. Donc un oiseau frugivore emporté par la tempête ne retiendrait vraisemblablement pas de graines à la fin de la traversée de l'Atlantique. Il reste donc la possibilité de graines collées aux pattes ou aux plumes d'oiseaux marins mais il faut alors que les plantes soient présentes dans les milieux fréquentés par ceux-ci et qu'elles aient les adaptations morphologiques nécessaires (graines collantes ou à crochets - Carlquist, 1981) ce qui n'est pas le cas des Detarieae. Toutefois, des oiseaux terrestres, et donc sans doute des graines, ont occasionnellement atteint des îles du milieu de l'Atlantique (oiseaux endémiques de Tristan da Cunha - Sibley et Monroe, 1990).

Les vents traversant l'Atlantique sont peu nombreux. Un vent saisonnier soufflant d'ouest en est sur les côtes de l'Amérique du Sud traverse parfois l'Atlantique et quelquefois des tempêtes soufflant dans l'autre sens ramènent des poussières du Sahara jusqu'en Amérique du Sud. Ces vents ne sont pas continus et ne peuvent probablement pas véhiculer des graines aussi grosses que celles des Detarieae résinifères à part peut-être celles contenues dans des gousses samaroïdes (telles que certaines espèces du clade *Prioria s. l.* ou *Brandzeia* et *Neoapaloxylon*).

Les courants marins sont privilégiés par Renner (2004a) comme moyen de transport à travers l'océan Atlantique. Trois courants majeurs traversent l'Atlantique : le courant Nord Équatorial (d'est en ouest), le contre-courant Nord Équatorial (d'ouest en est) et le courant équatorial Sud (d'est en ouest). Les deux courants circulant d'est en ouest semblent plus favorables que celui circulant d'ouest en est car les premiers naissent à partir de deltas fluviaux en Afrique alors que le dernier naît au large des côtes Sud américaines. Les deux ceintures où les vents et les courants sont simultanément favorables pour une traversée d'est en ouest se situent respectivement entre 5°N et 10°S (du delta du Congo à Maranhão au Brésil) et entre 10° et 30°N (du nord du delta du fleuve Sénégal jusqu'au nord du Brésil et aux Guyanes - Houle, 1999). La mesure dans laquelle les fluctuations de profondeur de l'Atlantique durant le Tertiaire ont pu réduire la distance à parcourir et fournir des îles facilitant la traversée reste sujette à controverse. Houle (1998) estime la distance entre les deux continents à 1900 km pour -30 Ma et 100 km de plus pour la distance de "navigation" (distance à parcourir en suivant un courant marin). Houle (1998) suppose donc un voyage de deux semaines pour

traverser l'Atlantique. Des études sur les fonds marins de l'Atlantique (Parrish, 1993 ; Kastens *et al.*, 1998 ; Morley, 2000) ont montré que la crête du Rio Grande (à la hauteur de Rio de Janeiro) et la dorsale de Walvis (à la hauteur de Cape Town) ont pu être émergées vers l'Oligocène et que la zone de fracture de Vema (perpendiculaire à la dorsale Atlantique, à la hauteur de Trinidad) a été émergé au moins 3 à 4 Ma auparavant. La crête océanique de la Sierra Leone est aussi citée par Schrago et Russo (2003). Des îles volcaniques ont aussi pu faciliter le trajet. Les Rochers St Pierre et St Paul, l'île de l'Ascension, Sao Tome et Principe, l'archipel de Fernando de Noronha mais aussi Sainte Hélène, Tristan da Cunha et l'île de Gough bien que trop jeunes indiquent des points chauds qui ont pu former des îles dans cette zone, mais leur déplacement rend difficile l'évaluation de la position de ces îles.

La dispersion par les courants marins semble plausible. Les propagules (fruits, graines ou boutures) ont pu flotter ou être associées à des ensembles flottants. De tels ensembles ont déjà été observés (voir Houle, 1998), dont l'un mesurant 60 m x 23 m avec des arbres mesurant jusqu'à 15 m. Malheureusement ces "îlots flottants" n'ont jamais été observés loin au large des côtes africaines ou américaines. La capacité à flotter des fruits de certaines *Detarieae* résinifères joue en faveur de l'hypothèse de la dispersion sur une longue distance par voie de mer. En effet, des fruits d'*Hymenaea* ont été retrouvés sur les côtes de Floride (Gunn, 1968) à plus de 600 km par mer de la plus proche station de ce genre (Cuba). Selon Lee et Langenheim (1975) les graines avaient conservé leur pouvoir germinatif.

### **Relations entre Asie tropicale et Afrique**

Les disjonctions entre l'Asie et l'Afrique sont en général âgées de -14 à -20 Ma pour le groupe un avec toutefois une séparation plus récente comprise entre -9 à -10 Ma pour le groupe deux contenant un seul couple : *Colophospermum* (africain) / *Hardwickia* (indien). Les hypothèses de vicariance classique telle que la fragmentation de Gondwana, même en impliquant le radeau indien sont beaucoup trop anciennes. En effet, la fragmentation de l'Inde (avec Madagascar) par rapport à l'Afrique a eu lieu il y a 121 Ma.

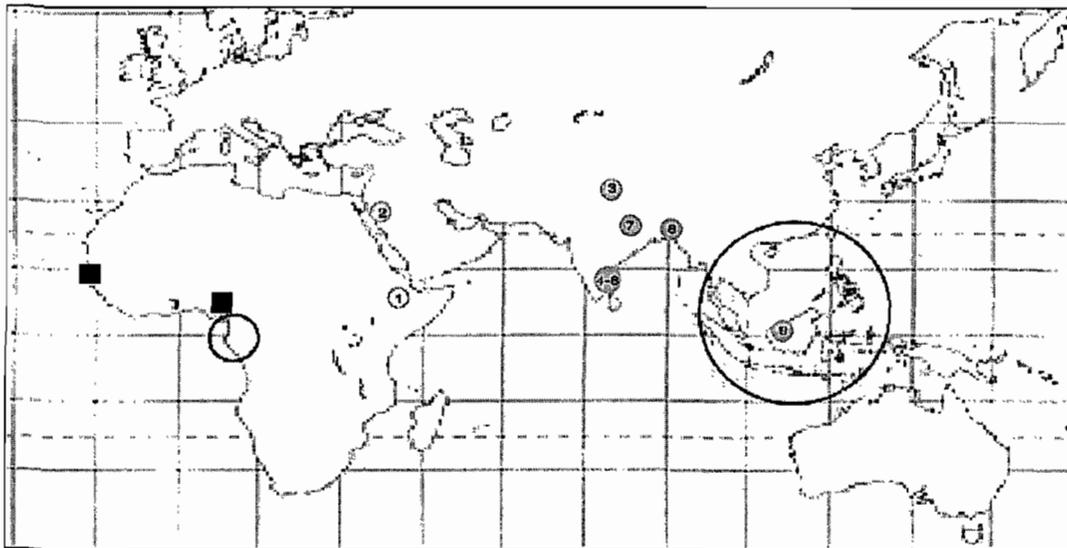
Les âges du groupe un correspondent très bien à l'hypothèse de géodispersion avec un passage par l'Arabie. En effet, la fermeture de la mer de Téthys permettant un passage pratiquement continu entre l'Afrique et l'Arabie vers la plaque eurasiatique est âgé d'environ -20 Ma (Dercourt *et al.*, 1986) et l'aridification de l'Arabie qui aurait interrompu cette voie de

migration serait âgé de -14 à -15 Ma (faune fossile - Thomas, 1979 ; dépôts d'évaporation - Rögl, 1998).

L'âge de la divergence du groupe deux est postérieur à l'âge de l'aridification de l'Arabie. Cependant, ces genres sont actuellement adaptés à des milieux beaucoup plus secs. *Colophospermum mopane* forme des peuplements parfois presque purs dans le sud de l'Afrique dans des zones de faibles précipitations réparties sur six mois de l'année seulement avec une moyenne annuelle de 450 à 710 mm de pluie. *Hardwickia binata* croît dans les forêts tropicales sèches décidues où les précipitations sont de l'ordre de 900 à 1500 mm de pluie de moyenne annuelle et où les sols sont superficiels. Les genres *Sindora*, *Kingiodendron* et *Pseudosindora* sont généralement dans des zones où les précipitations sont généralement plus élevées et parfois même préfèrent les bords de rivières.

Il n'existe pas de fossiles connus attribués aux genres *Hardwickia* (Inde) et *Pseudosindora* (Indonésie). Le seul fossile connu attribué au genre indo - asiatique *Kingiodendron* (*K. prepinnatum* - Awasthi et Prakash, 1986) a été découvert au nord-est de l'Inde et daterait du Mio - Pliocène. Ce fossile n'apporte donc pas d'éléments très nouveaux sur la biogéographie de ce genre. Le cas de *Sindora* en revanche est très intéressant car de nombreux fossiles et pollens attribués à ce genre sont connus et s'étalent de l'Afrique de l'ouest (au nord de l'aire actuelle de son espèce africaine *S. klaineana*) jusqu'à Bornéo, avec des spécimens en Éthiopie, en Arabie Saoudite et dans diverses régions de l'Inde (Figure 48). La distribution des localités où ces fossiles ont été découverts évoque un milieu littoral et fluvio - lacustre au climat chaud et humide (Dercourt *et al.*, 1993) qui correspond bien à ce que l'on connaît de l'écologie de ce genre actuellement.

L'hypothèse de la dispersion peut toujours expliquer la présence en Inde et en Asie de ces plantes dont les plus proches parents se trouvent en Afrique. L'hypothèse de la dispersion à travers l'océan Indien a surtout été utilisée pour expliquer des disjonctions impliquant l'Afrique, Madagascar et les Seychelles (voire aussi l'île Maurice, la Réunion et Socotra -



**Figure 48** : Carte de répartition des fossiles du genre *Sindora* (d'après Privé-Gill *et al.*, 1999). Les cercles rouges indiquent la répartition actuelle du genre, les cercles verts indiquent les bois fossiles et les carrés bleus indiquent des pollens fossiles. 1 - *Hopeoxylon aethiopicum* ; 2 - *H. indicum* ; 3 - *H. eosiamensis* ; 4 - *H. arcotense* ; 5 - *H. indicum* ; 6 - *H. speciosum* ; 7 - *H. speciosum* ; 8 - *H. assamicum* ; 9 - *H. sindoroides* (voir Tableau 5).

Raxworthy *et al.*, 2002 ; Naguy *et al.*, 2003 ; Vences *et al.*, 2003 ; Yoder *et al.*, 2003 ; Sytsma *et al.*, 2004 ; Vence, 2004). Cependant, Renner *et al.* (2001) et Renner (2004b) l'utilisent pour expliquer la répartition des Melastomataceae. De multiples échanges entre l'Asie, l'Inde, Madagascar et l'Afrique auraient eu lieu, pour ce groupe, au cours du Miocène de l'Afrique vers la région indo – asiatique et inversement parfois en passant par Madagascar. Divers exemples impliquent aussi une origine asiatique ou australasienne pour des taxa malgaches ou des Mascareignes (*Acacia* - Bell et Evans, 1978 ; rongeurs - Jansa *et al.*, 1999 ; dodo - Shapiro *et al.*, 2002 ; Bulbul et Zosterops - Warren, 2003). Les affinités asiatiques des taxa malgaches ont souvent été soulignées (fougères, 2,2% -Rakotondrainibe *et al.*, 1996 ; Papilionoideae, 2% - Labat, 1996 ; chauves-souris, trois genres sur 17 - Eger et Mitchell, 1996 ; avifaune - Benson, 1960 ; Dorst, 1972).

Bien que certains oiseaux aient visiblement traversé les vastes étendues d'eau entre Madagascar et l'Asie (Madagascar - Inde : 3 800 km), les objections évoquées pour la traversée de l'Atlantique par ce même moyen restent valables (voir plus haut).

Les vents et les courants marins sont étroitement liés dans le nord de l'Océan Indien qui est dominé par le phénomène des moussons. Durant l'été septentrional, la mousson de sud-ouest est caractérisée par des vents de sud-ouest traversant la mer d'Oman. Ces vents sont couplés avec le courant somalien qui peut atteindre des vitesses de  $3,5 \text{ ms}^{-1}$  pendant le plus fort de la mousson du sud-ouest (juin à septembre). Inversement, durant l'hiver septentrional, la mousson de nord-est est caractérisée par des vents de nord-est. Le courant somalien diminue et disparaît au plus fort de la mousson de nord-est (décembre à février). Le courant Sud Équatorial se dirige toujours vers l'ouest à une latitude d'environ  $8^{\circ}\text{S}$ . Le contre-courant Sud Équatorial se dirige toujours vers l'est et se trouve légèrement au sud de l'équateur. Le courant Nord Équatorial est dépendant du régime de la mousson. D'avril à octobre, durant la mousson de sud-ouest ce courant se dirige vers l'est. Alors que de novembre à mars, durant la mousson de nord-est, il se dirige vers l'ouest. Les échanges entre l'Australasie et Madagascar ou l'Afrique semblent possibles grâce aux courant et contre-courant Sud Équatoriaux alors qu'ils pourraient se faire de l'Afrique et Madagascar vers l'Inde pendant la mousson de sud-ouest et dans le sens inverse pendant la mousson de nord-est. La mousson de sud-ouest est aussi favorable aux déplacements de propagules le long de la côte nord de l'Océan Indien. La présence d'îles volcaniques dans l'Océan Indien a pu favoriser ces déplacements. Les îles

satellites de Madagascar (les Mascareignes, les Comores, etc.), les Seychelles, les îles Chagos, les Maldives et les Laquedives. Ces îles indiquent la présence du plateau des Seychelles (ou plateau des Mascareignes) dont les Seychelles ne représentent qu'une toute petite partie et la dorsale Laquedives – Chagos. Les variations du niveau de la mer ont probablement découvert certaines parties de ces deux éléments créant des voies de dispersion privilégiées. Toutefois, l'hypothèse de la dispersion pour expliquer la présence indo-asiatique des *Detarieae* résinifères est beaucoup plus spéculative que le passage par l'Arabie, bien que les courants qui balaient la côte nord de l'Océan Indien aient pu faciliter les migrations de certaines espèces.

### **Relations entre Madagascar et l'Afrique**

Il existe deux disjonctions impliquant Madagascar et toutes deux révèlent une affinité africaine. La première n'a pas été datée et concerne l'espèce *Hymenaea verrucosa* qui occupe une aire allant de la côte est de l'Afrique (Mozambique, Kenya et Tanzanie) aux Seychelles en incluant Madagascar et l'île Maurice. Cette distribution disjointe doit s'être mise en place récemment compte tenu du fait que cette distribution disjointe n'a pas été accompagnée d'une spéciation même si une variation morphologique existe. En effet, les individus africains sont toujours à trois pétales développés et deux vestigiaux alors que les individus de Madagascar et de l'île Maurice peuvent soit avoir le même patron soit posséder cinq pétales développés qui est le patron rencontré chez les autres espèces du genre *Hymenaea*. Nous n'avons pas observé d'individus des Seychelles et Lee et Langenheim (1975) ne donnent pas d'indications sur le patron rencontré dans cette aire. Ces variations n'ont pas empêché les systématiciens de ne reconnaître qu'une seule espèce (Lee et Langenheim, 1975). Nous ne discuterons pas la présence à Madagascar d'*Hymenaea courbaril* qui a été introduite par l'Homme. La deuxième disjonction concerne le genre *Brandzeia*. En fait cette disjonction implique vraisemblablement d'un côté les genres malgaches *Brandzeia* et *Neoapaloxylon*, qui sont groupes frères dans les analyses de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*, et le genre africain *Daniellia*, qui est le plus proche parent de *Brandzeia* dans les analyses moléculaires / morphologiques. Leur affinité avec le clade *Prioria* suggérée par les analyses combinées chloroplastiques / morphologiques (en tout cas pour *Brandzeia*) peut être considérée comme le résultat soit d'une convergence morphologique soit d'une hybridation impliquant le clade *Prioria* ayant des représentants africains et le genre *Daniellia*. La divergence entre les genres *Brandzeia* et *Daniellia* semble

assez ancienne, vers -50 Ma. Cependant, elle est encore postérieure à la fragmentation de Gondwana, car l’Afrique et le bloc indo-malgache se sont séparés il y a 121 Ma.

Malgré l’affinité orientale que peuvent avoir la faune et la flore malgache, celle-ci est certainement moindre par rapport à l’affinité africaine. Pour reprendre un exemple précédemment cité, Labat (1996) a reconnu 2% d’espèces malgaches de Papilionoideae d’affinité orientale et 15 % d’affinité africaine (au niveau des genres cela se chiffre à 3 et 19 % respectivement). D’autres groupes malgaches d’origine manifestement africaine ont fait l’objet d’études de datation et révèlent des colonisations récentes (Warren, 2003 et Warren *et al.*, 2003 – oiseaux plus récent que -10 Ma) ou moins récentes, mais postérieures à la fragmentation de Gondwana et parfois proches de celle calculée pour *Brandzeia* (Lémuriens, -40 Ma - Martin, 1993 ; Purvis, 1995 ; insectivores, entre -53 et -37 Ma - Eisenberg, 1981 ; Douady *et al.*, 2002 ; viverridés, -35 Ma - Wayne *et al.*, 1989 ; euthériens, -40 Ma - MacPhee, 1994).

Le canal de Mozambique est caractérisé par un courant allant du nord au sud. Les vents soufflent de l’est (Alizés) durant la saison humide et du nord-ouest en saison sèche. Les vents de nord-ouest pourraient être favorables à la dispersion de fruits samaroïdes comme ceux rencontrés chez les genres *Neoapaloxylon* et *Brandzeia*. Quant à *Hymenaea verrucosa* les fruits pourraient être véhiculés par les courants marins (voir plus haut pour les courants de l’Océan Indien). La présence de terres émergées sur la zone de fracture de Davie (McCall, 1997) entre -45 Ma et -26 Ma pourrait aussi avoir joué un rôle de relais pour la migration de l’Afrique à Madagascar. L’âge d’émergence de ces terres, correspond approximativement à l’âge de divergence du genre *Brandzeia* et de son plus proche parent africain.

#### **Considérations sur le couple *Colophospermum* / *Hardwickia***

Un autre événement qui a été daté en même temps que les disjonctions est la séparation de la lignée chloroplastique du couple *Colophospermum* / *Hardwickia* par rapport au clade *Prioria* *s. s.* Cette divergence est âgée d’environ 31 Ma. Parmi les candidats à la paternité de ce couple il y a *Daniellia* (-50 Ma) en fonction des séquences ITS, *Guibourtia* (-22 Ma) en fonction de la morphologie. Le genre *Guibourtia* est beaucoup trop jeune, mais un taxon de la lignée du clade *Hymenaea* pourrait convenir au niveau des âges car cette lignée est apparue entre -40 et -

43 Ma auparavant et a subi une diversification donnant naissance aux trois genres le composant il y a -27 à -28 Ma.

## Conclusion

À la lumière des informations apportées par les datations, les méthodes d'adéquation (Treefitter) ne semblent pas très informatives. Plusieurs problèmes peuvent être mis en cause. En particulier, la duplication semble une source d'erreur non négligeable et agit principalement sur les analyses faites à partir de la totalité du groupe. Le choix des coûts attribués aux différents événements est aussi problématique.

Donoghue et Moore (2003) ont critiqué l'absence d'intégration du facteur temps dans les méthodes basées sur les patrons. La même critique peut s'appliquer à la méthode d'adéquation intégrée dans TreeFitter. Les méthodes n'intégrant pas la datation, sont susceptibles d'accepter des hypothèses par pseudocongruence (deux groupes dont les patrons sont identiques mais dont les âges des disjonctions sont différents).

En revanche, les analyses de dispersion / vicariance et de datations apportent des éléments intéressants sur la biogéographie historique des *Detarieae* résinifères. Tout d'abord, l'Afrique semble avoir eu un rôle central dans la diversification des *Detarieae* résinifères. La diversité des espèces africaines de ce groupe et leur présence à la base de divers clades importants pouvaient le laisser prévoir. Ensuite, les âges estimés de la présence des *Detarieae* résinifères sur les autres continents permettent une comparaison avec les âges de certains événements géologiques.

Les datations semblent favoriser une hypothèse de dispersions sur de longues distances répétées entre -17 et -31 Ma du continent africain vers le continent américain. Ces dispersions ont probablement bénéficié de courants marins favorables entre les deux continents. Elles ont peut-être été facilitées par une distance un peu moins importante à l'époque qu'actuellement en raison de l'écartement des deux continents qui n'était pas aussi important mais aussi en raison des changements eustatiques. Enfin, des îles ont pu servir de relais à la traversée. Cette hypothèse peut être privilégiée en raison de la capacité à flotter des fruits de certaines espèces actuelles du groupe.

La dispersion a visiblement été le mécanisme de disjonction de Madagascar par rapport à l'Afrique. La dispersion, probablement récente, d'*Hymenaea verrucosa* peut être due aux courants marins encore une fois. Cependant, une étude plus poussée au niveau intraspécifique serait nécessaire pour élucider l'âge et l'intensité des échanges entre Madagascar et l'Afrique pour cette espèce. La présence des genres *Brandzeia* et *Neoapaloxylon* à Madagascar est peut-être le résultat d'un seul événement de dispersion bien que cela demande confirmation. La lignée de *Brandzeia* a probablement atteint Madagascar assez anciennement (-50 Ma). Le vecteur de cette dispersion a peut-être été le vent, hypothèse favorisée par les fruits samaroïdes de *Brandzeia* (et de *Neoapaloxylon*).

La présence de Detarieae résinifères en Inde et en Asie pourrait être le résultat d'une géodispersion utilisant le passage par l'Arabie entre le moment où la plaque africaine est entrée en collision avec la plaque eurasiennne (-20 Ma environ) et le moment où ce passage a été interrompu par l'aridification (entre -14 et 15 Ma). Ces âges correspondent bien aux divergences entre les taxa ou groupes asiatiques et leurs groupes frères africains. Seul le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* présente un âge de divergence plus récent, peut-être en raison de leur capacité à résister à des conditions plus sèches que les autres espèces concernées.

Les résultats obtenus semblent favoriser la dispersion comme mécanisme principal dans l'établissement des patrons de répartition des Detarieae résinifères. L'importance de ce mécanisme a aussi été souligné récemment par de nombreux travaux (Schrage et Russo, 2003 ; Dick *et al.*, 2003 ; Sytsma *et al.*, 2004 ; Renner, 2004a ; de Queiroz, 2005).

## **CONCLUSION GÉNÉRALE**

## Utilité des différentes régions de l'ADN

L'intron du *trnL* et l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* ont tous deux les mêmes avantages et les mêmes inconvénients. Ils ont permis de différencier les grands clades au sein des Detarieae *s. l.* mais ils ne sont pas assez variables pour résoudre les relations entre genres proches ou à l'intérieur des genres. Une autre critique applicable à toutes les régions chloroplastiques concerne l'héritabilité monoparentale des chloroplastes et de leur génome, qui ne permet pas de détecter certains phénomènes comme l'hybridation.

Les séquences des ITS ont peut-être permis de détecter un événement d'hybridation dans la formation de la lignée du couple *Colophospermum / Hardwickia*. Malheureusement, d'autres hybridations ont pu passer inaperçues en raison du phénomène d'évolution concertée qui homogénéise les différentes copies des ITS et des gènes ribosomiaux. Dans le cas où toutes les copies deviennent semblables à celles de la lignée maternelle, il n'y aura pas de conflit avec les séquences chloroplastiques et l'hybridation ne sera pas détectée. Une homogénéisation des copies chez un hybride vers les copies d'un seul des deux parents a déjà été observée chez *Gossypium* (Wendel *et al.*, 1995). De plus, les ITS présentent certaines particularités pouvant se révéler problématiques au niveau de l'analyse phylogénétique : la présence de copies non fonctionnelles, la variation du taux de G-C et la simplicité cryptique. Des copies non fonctionnelles des ITS ont déjà été détectées dans différents groupes (Buckler *et al.*, 1997 ; Gernandt *et al.*, 2001 ; Hartman *et al.*, 2001 ; Mayol et Rosselò, 2001 ; Razafimandimbison *et al.*, 2004) et peuvent être à l'origine d'erreurs dans l'inférence phylogénétique lorsque les séquences non fonctionnelles et fonctionnelles sont utilisées sans discrimination. Les critères pour distinguer les séquences non fonctionnelles tels que le taux de G-C sont parfois difficiles à utiliser. Le critère le plus efficace semble être la quantité de substitution dans le 5.8S. Ce critère n'est peut-être pas suffisant pour identifier des séquences qui sont non fonctionnelles depuis peu de temps. Mais l'inclusion de séquences non fonctionnelles récentes ne devrait pas poser de gros problèmes en phylogénie. En effet, une étude portant sur des séquences fonctionnelles et non fonctionnelles a montré que les deux types de copies formaient des clades correspondant aux individus séquencés (Razafimandimbison *et al.*, 2004).

Il est peu probable que les séquences de *Colophospermum / Hardwickia* et *Daniellia* soient non fonctionnelles en raison de leur faible taux de mutation dans le 5.8S. Toutefois, si leur

faible taux de G-C devait effectivement être le signe que ces séquences soient non fonctionnelles, l'inclusion de celles-ci dans une analyse phylogénétique ne devrait probablement pas poser de problèmes. Des études portant sur les ARN pourraient peut-être permettre de déterminer si ces copies sont effectivement transcrites (et donc fonctionnelles). La différence de taux de G-C observée chez ces séquences pourrait être directement responsable de biais dans l'analyse phylogénétique comme cela a déjà été signalé (Lockhart *et al.*, 1994 ; Phillips et Penny, 2003). Certaines méthodes ont donc été décrites pour remédier à ce problème mais leur utilisation dans le cas des *Detarieae s. l.* n'a pas totalement résolu le problème du couple *Colophospermum / Hardwickia*. Il se pourrait donc que le taux de G-C plus faible dans ces genres par rapport aux autres *Detarieae s. l.* ne soit pas seul en cause dans la différence de placement du couple *Colophospermum / Hardwickia* par rapport au genre *Daniellia*.

La simplicité cryptique résulte de la répétition de motifs par glissement suivie en général par des mutations qui masquent ces répétitions (Tautz *et al.*, 1986 ; Albà *et al.*, 2002). Ce phénomène peut causer des problèmes d'inférence phylogénétique. Un grand nombre de nos séquences présentaient une simplicité cryptique importante. Les séquences de l'intron du *trnL* présentaient une grande simplicité cryptique mais les répétitions de motifs étaient principalement localisées dans l'insertion caractéristique des *Detarieae s. l.* qui avait été retirée de l'analyse en raison des difficultés d'alignement probablement dues justement à la simplicité cryptique. En revanche, dans les séquences des ITS, ces répétitions sont réparties sur l'ensemble des ITS1 et 2 (mais pas dans le 5.8S). Les taxa (*Sindoropsis letestui*, *Copaifera officinalis*, *Guibourtia ehie*, *Gossweilerodendron balsamiferum*) dont les séquences des ITS présentaient une simplicité cryptique élevée seraient susceptibles de causer quelques problèmes dans l'analyse. En revanche, les séquences de *Colophospermum mopane*, *Hardwickia binata*, et des espèces du genre *Daniellia* présentaient les indices de simplicité cryptique les plus faibles du groupe.

## **Monophylétisme des *Detarieae* résinifères**

La production de résines est un caractère complexe en raison de sa nature composite. En effet, la résine est un mélange de terpènes volatiles et non-volatiles. Chez les *Detarieae* résinifères,

la fraction volatile est représentée par les sesquiterpènes et la fraction non-volatile par les diterpènes (voir Introduction générale). Dans la famille des Leguminosae, les seules espèces qui produisent des résines se trouvent dans la tribu des Detarieae *s. l.* Dans les analyses phylogénétiques réalisées, les Detarieae résinifères sont soit monophylétiques, soit paraphylétiques. Lorsque les Detarieae résinifères sont paraphylétiques, elles se scindent en deux groupes : *Prioria s. l.* (comprenant *Colophospermum* et *Hardwickia*) et Detarieae *s. l.* (incluant *Daniellia* et *Brandzeia*). En dehors de la production de résines, il n'existe pas de synapomorphie pour ce groupe. De plus, concernant ce caractère, de nombreuses réversions semblent avoir eu lieu dans le groupe. Le monophylétisme du groupe n'est donc pas bien établi. La présence, dans le genre *Bauhinia*, de terpènes volatiles (sesqui- et monoterpènes) pourrait suggérer que l'acquisition de la capacité à produire des terpènes ait pu apparaître de façon assez précoce chez les Caesalpinioideae. Les terpènes ont l'avantage de protéger des attaques fongiques ou de phytophages mais cette production a un coût, celui de la production de ces molécules qui se fait au détriment de la croissance de la plante. Les plantes vivant dans des lieux peu infestés, ou compensant les attaques par une croissance vigoureuse ou ayant un autre moyen de défense (autres composés secondaires, association avec des fourmis...) peuvent cesser de produire des terpènes par relâchement de la pression sélective sur ce caractère. Pour déterminer si les terpène synthases des espèces résinifères des Detarieae *s. l.* (et même des Caesalpinioideae) ont la même origine, il serait intéressant de travailler au niveau génétique sur cette problématique. En effet, il existe un décalage important entre chémotype (terpènes produits) et génotype (gènes impliqués dans la production des terpènes) car deux gènes ayant une forte similarité peuvent produire des terpènes différents alors que deux gènes ayant une faible similarité peuvent produire des terpènes identiques. De plus, un seul gène peut être impliqué dans la production d'un grand nombre ou d'un petit nombre de terpènes.

## **Relations phylogénétiques et classification**

Les données moléculaires et morphologiques se sont révélées plutôt en accord. Elles soutenaient les mêmes grands clades en général même si certaines régions de la phylogénie des Detarieae *s. l.* sont encore incertaines. Une classification provisoire peut toutefois être établie en fonction des relations phylogénétiques obtenues (voir Tableau 27).

<b>Tribu des Detarieae s. l.</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- style courbé vers le côté abaxial de la fleur</li> <li>- présence d'amyloïdes dans la graine</li> <li>- insertion des stipules intrapétiole</li> </ul>
<b>I- Sous tribu des Detariinae</b>	- production de diterpènes bicycliques
<b>1- Groupe de <i>Daniellia</i></b> <i>Daniellia, Brandzeia, Neoapaloxylon.</i>	- caractères moléculaires seulement
<b>2- Groupe de <i>Prioria</i></b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- un seul ovule dans l'ovaire</li> <li>- absence d'amyloïdes dans les graines</li> <li>- absence de "Zwischenkörper"</li> </ul>
<b>a- Sous-groupe de <i>Prioria</i></b> <i>Prioria, Gossweilerodendron, Oxystigma, Kingiodendron.</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- cotylédons restant enfermés dans la graine</li> <li>- germination hypogée</li> <li>- canaux axiaux arrangés de façon diffuse</li> <li>- stigmate non papilleux souvent atténué</li> </ul>
<b>b- Sous-groupe de <i>Hardwickia</i></b> <i>Colophospermum, Hardwickia.</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- feuilles bifoliolées</li> <li>- folioles asymétriques</li> <li>- nervation primaire actinodrome</li> <li>- stigmate pelté</li> <li>- pollen pantopore.</li> <li>- extension du rachis</li> <li>- 17 chromosomes à l'état haploïde</li> <li>- pollen à ornementation réticulée</li> </ul>
<b>3- Groupe de <i>Hymenaea</i></b> <i>Hymenaea, Peltogyne, Guibourtia.</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- feuilles bifoliolées</li> <li>- folioles asymétriques</li> <li>- nervure primaire proche du bord distal de la foliole</li> <li>- insertion des stipules latérale</li> </ul>
<b>4- Groupe d' <i>Eperua</i></b>	- caractères moléculaires seulement
<b>a- Sous-groupe d' <i>Eperua</i></b> <i>Eperua, Eurypetalum.</i>	- un seul pétale extrêmement développé et quatre pétales vestigiaux
<b>b- Sous-groupe de <i>Stemonocoleus</i></b> <i>Augouardia, Stemonocoleus.</i>	- réduction du nombre d'étamines fertiles
<b>5- Groupe de <i>Detarium</i></b> <i>Detarium, Copaifera, Pseudosindora, Sindoropsis, Sindora, Tessmannia, Baikiaea, Hylodendron, Gilletiodendron</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- fleurs insérées de façon distique sur le pédoncule de l'inflorescence</li> <li>- sépales subvalvaires</li> <li>- canaux axiaux organisés de façon tangentielle</li> </ul>
<b>II- Sous tribu des Amherstiinae</b> Non détaillée	- bractéoles persistantes et très volumineuses, enveloppant le bouton floral
<b>Non classés</b> <i>Schotia, Goniorrhachis, Barnebydendron</i>	

**Tableau 27 :** Classification de la tribu des Detarieae s. l. basée sur les relations phylogénétiques suggérées par la combinaison des données moléculaires et morphologiques.

Dans les groupes proposés, certains seront probablement définitifs (sous tribu des Amherstiinae, groupe *Hymenaea*, groupe *Detarium*) mais d'autres risquent de subir des modifications. La sous tribu des Detariinae n'est pas très solide et pourrait exclure le groupe de *Prioria*, le groupe de *Prioria* pourrait lui-même être scindé en deux groupes (*Prioria* et *Hardwickia*) en raison de la possibilité d'une origine hybride des genres *Colophospermum* et *Hardwickia*. Le même problème se pose pour les genres *Neoapaloxylon* et *Brandzeia*. Le groupe *Eperua* semble bien inclure *Augouardia* et *Stemonocoleus* mais pourrait être restreint aux genres *Eperua* et *Eurypetalum*. La révision du genre *Hardwickia* incluant *Colophospermum* semble une question de rang. La révision du genre *Prioria* devrait encore être testée mais semble aussi une question de rang, car les genres *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* et *Kingiodendron* paraissent monophylétiques. Le monophylétisme du genre *Oxystigma* est remis en question par les données chloroplastiques seules mais cela pourrait être le résultat d'un manque d'information à ce niveau. Des travaux moléculaires portant spécifiquement sur ces genres de façon exhaustive permettraient de prendre une décision finale.

En règle générale, les genres se sont révélés assez bien définis. Le genre *Copaifera* pourrait éventuellement être remis en question car les *Copaifera* africains et américains ne forment pas toujours un clade selon les données chloroplastiques. Les données morphologiques ainsi que les données nucléaires soutiennent le genre comme étant monophylétique mais un échantillonnage plus complet des *Copaifera* américains pour les données nucléaires serait nécessaire. Le genre *Guibourtia* est, lui aussi, bien soutenu par la morphologie mais pas par les données moléculaires, en particulier *G. ehie* semble se détacher des autres espèces du genre. Les séquences nucléaires de cette espèce présentaient une simplicité cryptique importante mais cela n'explique pas sa mise à l'écart par les données chloroplastiques.

## **Évolution morphologique**

L'évolution florale des Detarieae *s. l.* en général et des Detarieae résinifères en particulier s'est révélée complexe. La diversité des pollinisateurs impliqués dans la reproduction de ces groupes (Lewis *et al.*, 2000) pourrait être mis en relation avec cette complexité. Malheureusement, ces pollinisateurs ne sont pas toujours connus. La pression de sélection

exercée sur les traits de la morphologie florale est donc difficile à évaluer actuellement. Des investigations sur les pollinisateurs nous apporterait beaucoup dans ce domaine.

La perte de pièces de la corolle est fréquente dans les Detarieae *s. l.* Les patrons les plus souvent observés en dehors de l'apétalie correspondent plus ou moins à deux types :

- les trois pétales adaxiaux sont développés et les deux pétales abaxiaux sont réduits ;
- le pétale médian adaxial est développé et les quatre autres sont réduits ou disparaissent.

Dans les Detarieae résinifères le premier type se retrouve plutôt chez les genres dont les lignées se sont développées plus anciennement alors que le deuxième type se trouve plutôt dans les groupes apparus récemment. Ceci représente une tendance à la zygomorphie par la régression des pétales latéraux, les abaxiaux étant les plus labiles. Cette tendance s'observe de façon répétée dans les Detarieae résinifères, dans le clade Amherstieae et même à l'intérieur d'un genre (ex. : *Paloue* - Redden et Herendeen, 2003). La réversion vers l'actinomorphie de la corolle est fréquente ainsi que la perte totale des pétales. Chez les membres du clade Amherstieae, il semble que les pétales soient initiés mais non développés. Chez les Detarieae résinifères, une seule espèce apétale (*Colophospermum mopane*) a été étudiée, il est donc difficile de généraliser mais au moins chez cette espèce, les pétales ne sont pas initiés. Étant donné que certains gènes semblent agir surtout sur l'initiation des pièces et d'autres sur leur développement ultérieur ceci semble confirmer l'idée de Tucker (2001b et 2003) que les fleurs apétales dont les pétales sont initiés mais ne se développent pas et les fleurs dont les pétales ne sont pas du tout initiés sont différentes. Si toutes les Detarieae résinifères apétales sont dans le même cas que *Colophospermum* (pétales non initiés), et si toutes les Amherstieae apétales ont des pétales initiés mais non développés (ex : *Crudia*, *Brachystegia*) alors l'apétalie n'a pas la même signification dans les deux groupes.

Des patrons de développement similaires apparaissant de façon répétée au cours de l'évolution des Detarieae *s. l.* pourraient résulter de mécanismes génétiques différents. Ainsi, "l'homologie" structurale morphologique ne correspondrait pas à une homologie au niveau génétique. La polyploïdisation peut aussi avoir complexifié le problème de l'ontogénie florale. En effet, le nombre chromosomique haploïde de base des légumineuses serait de sept avec un passage à la tétraploïdie ayant eu lieu très tôt dans l'évolution de la famille. La duplication génique découlant de ce phénomène a souvent été associée avec des divergences de fonctions

et donc des nouveautés évolutives (Levin, 1983 ; Wendel, 2000). Il se pourrait que les nouvelles interactions créées entre les multiples gènes de régulation intervenant dans l'ontogenèse de la fleur soient responsables de variations dans l'ontogénie florale. Le séquençage en cours du génome de *Medicago* (et du soja) et la recherche de gènes orthologues chez les Caesalpinioideae nous apporteront peut-être une meilleure compréhension des phénomènes impliqués dans le développement floral du groupe.

## Hybridation

Deux groupes ont été soupçonnés d'avoir une origine hybride. Le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* présente plusieurs caractéristiques pouvant être interprétées comme le résultat d'une hybridation. Tout d'abord, les séquences des ITS du couple suggèrent une relation avec le genre *Daniellia* alors que les régions chloroplastiques suggèrent un lien avec le clade *Prioria s. s.* Ensuite, certains caractères morphologiques du couple suggèrent une affinité avec le genre *Guibourtia* et d'autres avec le clade *Prioria s. s.* De plus, ce couple présente une évolution apparemment plus rapide que les autres groupes (présence d'une longue branche). Enfin, ce couple possède un nombre de chromosomes à l'état haploïde de 17 contrairement aux autres Detarieae *s. l.* qui en ont 11 ou 12. Ce couple est donc fortement suspecté d'allopolypléidie. La formation d'un polypléide est souvent suivie de pertes ou de fusions de chromosomes qui masquent le niveau exact de pléidie (Otto et Whitton, 2000). La lignée de *Colophospermum* et *Hardwickia* pourrait être triploïde ou tétraploïde. L'état triploïde est considéré comme un état transitoire car stérile (Otto et Whitton, 2000) en raison des problèmes d'appariement rencontrés au moment de la méiose. Cependant, le nombre de chromosomes des Detarieae *s. l.* est déjà considéré comme étant le résultat d'un dédoublement chromosomique (nombre de base haploïde de sept dans les Leguminosae). Dans ce cas, les Detarieae sont déjà des tétraploïdes ayant subi des événements d'aneuploïdisation. Si la structure du génome a été conservée malgré les pertes chromosomiques, alors le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* pourrait bénéficier d'une structure génomique d'hexaploïde, ce qui est considéré comme plus stable. La lignée pourrait aussi être tétraploïde mais ayant subi de nombreux événements d'aneuploïdisation ou de fusion de chromosome. Des études sur la structure des génomes de *Colophospermum* et de *Hardwickia* seraient nécessaires.

La lignée maternelle pourrait être celle du clade *Prioria s. s.* selon les données chloroplastiques et certains caractères morphologiques. La lignée paternelle pourrait être celle du genre *Daniellia* tel que suggéré par les séquences ITS. Il pourrait aussi s'agir de la lignée du genre *Guibourtia* tel que suggéré par la morphologie végétative bien que cela puisse résulter d'une convergence. Le genre *Guibourtia* semble être trop jeune pour être lui-même la lignée paternelle, mais la lignée du clade *Hymenaea* pourrait être une bonne candidate.

Les genres *Neoapaloxyton* et *Brandzeia* seraient proches du genre *Daniellia* selon les données moléculaires (chloroplastiques et ITS) mais plutôt proches du clade *Prioria s. s.* selon la morphologie. Ceci pourrait être l'indice d'une origine hybride pour ces deux genres. Les ITS, en raison de leur évolution concertée, sont susceptibles de ne pas retenir les deux types de copies des différents parents en cas d'hybridation. Donc ils ne sont peut-être pas aussi informatifs que les autres régions nucléaires dans ce genre de situation. Le couple *Neoapaloxyton / Brandzeia* pourrait être issu d'une hybridation entre la lignée du clade *Prioria s. s.* et celle du genre *Daniellia* (lignée maternelle). Les présomptions sont toutefois moins fortes que pour le couple *Colophospermum / Hardwickia*. Des analyses portant sur des régions nucléaires ne subissant pas d'évolution concertée seraient nécessaires pour écarter la possibilité de convergence morphologique entre le couple *Neoapaloxyton / Brandzeia* et le clade *Prioria s. s.* Par exemple, des études sur le gène *waxy* dont les essais de séquençage se sont révélés prometteurs, sur des gènes du développement floral ou encore sur des gènes de terpène synthases seraient intéressantes.

## Biogéographie

L'Afrique semble avoir eu un rôle central dans la diversification des Detarieae résinifères. La diversité des espèces africaines de ce groupe et leur présence à la base de divers clades importants pouvaient le laisser prévoir.

Les datations semblent favoriser une hypothèse de dispersions sur de longues distances répétées entre -17 et -31 Ma du continent africain vers le continent américain. Ces dispersions ont probablement bénéficié de courants marins favorables entre les deux continents. Elles ont peut-être été facilitées par une distance un peu moins importante à l'époque qu'actuellement en raison de l'écartement des deux continents qui n'était pas à aussi grand mais aussi en raison des changements eustatiques. Enfin, des îles ont pu servir de relais à la traversée. Cette

hypothèse peut être privilégiée en raison de la capacité à flotter des fruits de certaines espèces actuelles du groupe.

La dispersion a visiblement été le mécanisme de disjonction de Madagascar par rapport à l'Afrique. La dispersion, probablement récente, d'*Hymenaea verrucosa* peut être due aux courants marins encore une fois mais une étude plus poussée au niveau intraspécifique serait nécessaire pour élucider l'âge et l'intensité des échanges entre Madagascar et l'Afrique (ainsi qu'avec les Seychelles et l'île Maurice) pour cette espèce. En effet, cette espèce présente aussi une variation florale intéressante. Les fleurs d'*Hymenaea verrucosa* présentent soit cinq pétales bien développés comme les autres espèces du genre (Madagascar et île Maurice), soit trois pétales développés et deux réduits (dans toute son aire de répartition y compris Madagascar et l'île Maurice).

La présence des genres *Brandzeia* et *Neoapaloxylon* à Madagascar est peut-être le résultat d'un seul événement de dispersion bien que cela demande confirmation. La lignée de *Brandzeia* a probablement atteint Madagascar assez anciennement (-50 Ma). Le vecteur de cette dispersion a peut-être été le vent, hypothèse favorisée par les fruits samaroides de *Brandzeia* (et de *Neoapaloxylon*).

La présence de Detarieae résinifères en Inde et en Asie pourrait être le résultat d'une géodispersion utilisant le passage par l'Arabie entre le moment où la plaque africaine est entrée en collision avec la plaque eurasiennne (-20 Ma environ) et le moment où ce passage a été interrompu par l'aridification (entre -14 et 15 Ma). Ces âges correspondent bien aux divergences entre les taxa ou groupes asiatiques et leurs groupes frères africains. Seul le couple *Colophospermum* / *Hardwickia* présente un âge de divergence plus récent, peut-être en raison de leur capacité à résister à des conditions plus sèches que les autres espèces concernées. Les fossiles de *Sindora* semblent particulièrement bien illustrer ce passage.

Les différents événements de dispersions ou de géodispersions en Amérique ou en Asie ont souvent été suivis d'une diversification importante (*Copaifera*, *Peltogyne*, *Hymenaea*, *Eperua*, *Sindora*, *Kingiodendron*). Parallèlement, les genres africains, plus nombreux, possèdent souvent moins de cinq espèces (*Eurypetalum*, *Gossweilerodendron*, *Augouardia*, *Stemonocoleus*, *Colophospermum*, *Baikiaea*, *Hyloedendron*, *Sindoropsis*, *Detarium*, *Schotia*).

L'aridification de l'Afrique, particulièrement importante au cours du Néogène (Miocène et Pliocène - Raven et Axelrod, 1974) est peut-être responsable d'une faible diversification ou d'un fort taux d'extinction expliquant ce patron.

Les résultats obtenus semblent favoriser la dispersion comme mécanisme principal dans l'établissement des patrons de répartition des *Detarieae* résinifères. L'importance de ce mécanisme a aussi été souligné récemment par de nombreux travaux (Schrage et Russo, 2003 ; Dick *et al.*, 2003 ; Sytsma *et al.*, 2004 ; Renner, 2004a ; de Queiroz, 2005).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADEGOKE O.S., JAN DU CHENE R.E., AGUMANA A.E. et AJAYI P.O. (1978). Palynology and age of the Kerri-Kerri formation, Nigeria. *Revista Española de Micropaleontología*, 10: 267-283.
- AIDA M., ISHIDA T., FUKAKI H., FUJISAWA H. et TASAKA M. (1997). Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the *cup-shaped cotyledon* mutant. *Plant Cell*, 9: 841-857.
- ALBÀ M.M., LASKOWSKI R.A. et HANCOCK J.M. (2002). Detecting cryptically simple protein sequences using the simple algorithm. *Bioinformatics*, 18(5): 672-678.
- ALLEN O.N. et KULLMANN-ALLEN E. (1981). The Leguminosae: a source book of characteristics, uses, and nodulation. Madison, University of Wisconsin Press.
- ALMEIDA J., ROCHETA M. et GALEGO L. (1997). Genetic control of flower shape in *Antirrhinum majus*. *Development*, 124: 1387-1392.
- ÁLVAREZ I. et WENDEL J.F. (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 417-434.
- ANDERSON K.B. (1997). The nature and fate of natural resins in the geosphere. VII. A radiocarbon (C14) age scale for description of immature natural resins: an invitation to scientific debate. *Organic Geochemistry*, 25: 251-253.
- ARCHAMBAULT A. et BRUNEAU A. (2004). Phylogenetic utility of the *LEAFY/FLORICAULA* gene in the Caesalpinioideae (Leguminosae): gene duplication and a novel insertion. *Systematic Botany*, 29(3): 609-626.
- AUBRÉVILLE A. (1968). Les Césalpinioïdées de la flore Camerouno-Congolaise, considerations taxinomiques, chorologiques, écologiques, historiques et évolutives. *Adansonia, série 2*, 8: 147-175.
- AUBRÉVILLE A. (1970). Légumineuses-Césalpinioïdées. AUBRÉVILLE A. et LEROY J.-F. Flore du Cameroun. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle. 9: 1-333.
- AVISE J.C. (1994). Molecular markers, natural history and evolution. New-York, Chapman & Hall.
- AWASTHI N. (1977). Revision of *Hopeoxylon indicum* Navale and *Shoreoxylon speciosum* Navale from the Cuddalore Series near Pondicherry. *The Palaeobotanist*, 24: 102-107.
- AWASTHI N. et PRAKASH U. (1986). Fossil wood of *Kingiodendron* and *Bauhinia* from the Namsang beds of Deomali, Arunachal Pradesh. *The Palaeobotanist*, 35(2): 178-183.
- AXELROD D.I. (1992). Climatic pulses, a major factor in legume evolution. HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. Advances in Legume Systematics: Part 4. Kew, Royal Botanic Gardens: 259-280.
- AZUMA H., GARCÍA-FRANCO J.G., RICO-GRAY V. et THIEN L.B. (2001). Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: the biogeography of tropical and temperate disjunction. *American Journal of Botany*, 88(12): 2275-2285.

- BACK K.W. et CHAPPELL J. (1996). Identifying functional domains within terpene cyclases using a domain-swapping strategy. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 93: 6841-6845.
- BAILEY C.D., CARR T.G., HARRIS S.A. et HUGHES C.E. (2003). Characterization of angiosperm nrDNA polymorphism, paralogy, and pseudogenes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 435-455.
- BAILLON H. (1870). Histoire des plantes. Paris.
- BAKER E.G. (1926). The Leguminosae of tropical Africa. Ghert, Erasmus Press.
- BAKER R.H., YU X. et DESALLE R. (1998). Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3): 427-436.
- BAKER W.J., ASMUSSEN C.B., BARROW S.C., DRANSFIELD J. et HEDDERSON T.A. (1999). A phylogenetic study of the palm family (Palmae) based on the chloroplast DNA sequences from *trnL-trnF* region. *Plant Systematics and Evolution*, 219: 111-126.
- BAKKER F.T., CULHAM A., GOMEZ-MARTINEZ R., CARVALHO J., COMPTON J., DAWTREY R. et GIBBY M. (2000). Patterns of nucleotide substitution in angiosperm cpDNA *trnL* (UAA)-*trnF*(GAA) regions. *Molecular Biology and Evolution*, 17(8): 1146-1155.
- BALDWIN B.G. (1992). Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an exemple from the Compositae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1: 3-16.
- BALDWIN B.G., SANDERSON M.J., PORTER J.M., WOJCIECHOWSKI M.F., CAMPBELL C.S. et DONOGHUE M.J. (1995). The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 247-277.
- BANKS H. et GASSON P.E. (2000). Pollen morphology and wood anatomy of the *Crudia* group (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 134: 19-59.
- BANKS H. et KLITGAARD B.B. (2000). Palynological contribution to the systematics of Detarioid legumes (Leguminosae: Caesalpinioideae). HERENDEEN P. et BRUNEAU A. *Advances in Legumes Systematics: Part 9*. Kew, Royal Botanic Gardens: 79-106.
- BANKS H. (2003). Structure of pollen apertures in the Detarieae *sensu stricto* (Leguminosae: Caesalpinioideae), with particular reference to underlying structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany*, 92: 425-435.
- BANKS H., KLITGAARD B.B., LEWIS G.P., CRANE P.R. et BRUNEAU A. (2003). Pollen and the systematic of tribes Caesalpinieae and Cassieae (Caesalpinioideae: Leguminosae). KLITGAARD B.B. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 10*. Kew, Royal Botanic Gardens: 95-122.
- BARETTA-KUIPERS T. (1981). Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. POLHILL R.M. et RAVEN P.H. *Advances in Legume Systematics: Part 2*. Kew, Royal Botanic Gardens: 677-705.

- BARRETT M., DONOGHUE M.J. et SOBER E. (1991). Against consensus. *Systematic Zoology*, 40: 486-493.
- BARRIEL V. (1994). Phylogénies moléculaires et insertions - délétions de nucléotides. *Comptes Rendu de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la vie*, 317: 693-701.
- BATEMAN R.M. et DIMICHELE W.A. (1994). Saltational evolution of form in vascular plants: a NeoGoldschmidtian synthesis. INGRAM D.S. et HUDSON A. Form and shape in plants and fungi. London, Linnean Society of London: 61-100.
- BAYER R.J. et STARR J.R. (1998). Tribal phylogeny of the Asteraceae based on two non-coding chloroplast sequences, the *trnL* intron and the *trnL/trnF* intergenetic spacer. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85: 242-256.
- BELL E.A. et EVANS C.S. (1978). Biochemical evidence of a former link between Australia and the Mascarene Islands. *Nature*, 273: 295-296.
- BENSON C.W. (1960). Les origines de l'avifaune de l'archipel des Comores. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar. Série A*, 14: 173-204.
- BENTHAM G. (1840). IV Contributions toward a flora of South America - Enumeration of plants collected by Mr. Schomburgk in British Guiana. *Hooker's Journal of Botany and Kew Gardens Miscellany*, 2: 38-146.
- BENTHAM G. et HOOKER J.D. (1865). Genera Plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata definita. London, Lovell Reeve & Co., Williams & Norgate.
- BLEEKER W. et HURKA H. (2001). Introgressive hybridization in *Rorippa* (Brassicaceae): gene flow and its consequences in natural and anthropogenic habitats. *Molecular Ecology*, 10(8): 2013-2022.
- BLEEKER W., WEBER-SPARENBERG C. et HURKA H. (2002). Chloroplast DNA variation and biogeography in the genus *Rorippa* Scop. (Brassicaceae). *Plant Biology*, 4(1): 104-111.
- BOHLMAN J., STEELE C.L. et CROTEAU R. (1997). Monoterpene synthases from grand fir (*Abies grandis*): cDNA isolation, characterization, and functional expression of myrcene synthase, (-) (4S) - limonene synthase, and (-) - (1S,5S) - pinene synthase. *Journal of Biological Chemistry*, 272: 21784-21792.
- BOHLMAN J., MEYER-GAUEN G. et CROTEAU R. (1998). Plant terpenoid synthases: molecular biology and phylogenetic analysis. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 95: 4126-4133.
- BOUREAU E. (1949). Étude paleoxyzologique du Sahara (VI) - Sur une forme nouvelle de *Sterculioxylon* (*Nicolia*) *aegyptiacum* (Unger) Krausel, des couches post-Éocènes du Tibesti. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 2ème série.*, 21(6): 776-787.
- BREMER K. (1988). The limits of amino acids sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803.
- BREMER K. (1992). Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, 4: 436-445.
- BREMER K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.

- BREMER K. et GUSTAFSSON M.H.G. (1997). East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94: 9188-9190.
- BRENAN J.P.M. (1967). Leguminosae subfamily Caesalpinioideae. MILNE-REDHEAD E. et POLHILL R.M. Flora of Tropical East Africa. London, Crown Agents.
- BRETELER F.J. (1995). The boundary between Amherstieae and Detarieae (Caesalpinioideae). CRISP M.D. et DOYLE J.J. *Advances in Legume Systematics: Part 7*. Kew, Royal Botanic Gardens: 53-61.
- BRETELER F.J., FERGUSON I.K., GASSON P.E. et WELLE B.J.H.T. (1997). *Colophospermum* reduced to *Hardwickia* (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Adansonia série 3*, 19(2): 279-291.
- BRETELER F.J. (1999). A revision of *Prioria*, including *Gosswellerodendron*, *Kingiodendron*, *Oxystigma*, and *Pterygopodium* (Leguminosae-Caesalpinioideae-Detarieae) with emphasis on Africa. *Wageningen Agricultural Papers*, 99(3): 1-61.
- BRETELER F.J. et WIERINGA J.J. (1999). Generic delimitation in Caesalpinioideae. XVI International Botanical Congress. St-Louis, Missouri.
- BREWER P.B., HOWLES P.A., DORIAN K., GRIFFITH M.E., ISHIDA T., KAPLAN-LEVY R.N., KILINC A. et SMYTH D.R. (2004). *PETAL LOSS*, a trihelix transcription factor gene, regulates perianth architecture in the *Arabidopsis* flower. *Development*, 131: 4035-4045.
- BRITTEN R.J. (1986). Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science*, 231: 1393-1398.
- BROOKS D.R. (1990). Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39(1): 14-30.
- BROUAT C., GIELLY L., McKEY D. (2001). Phylogenetic relationships in the genus *Leonardoxa* (Leguminosae : Caesalpinioideae) inferred from chloroplast *trnL* intron and *trnL-F* intergenic spacer sequences. *American Journal of Botany*, 88(1): 143-149.
- BROWN R.W. (1956). New items in Cretaceous and Tertiary floras of the western United States. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 46: 106-108.
- BRUNEAU A., BRETELER F.J., WIERINGA J.J., GERVAIS G.Y.F. et FOREST F. (2000). Phylogenetic relationships in tribes Macrolobieae and Detarieae as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. HERENDEEN P. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 9*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- BRUNEAU A., FOREST F., HERENDEEN P., KLITGAARD B.B. et LEWIS G.P. (2001). Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from the chloroplast *trnL* intron sequences. *Systematic Botany*, 26(3): 487-514.
- BRUNEAU A., FAUBERT E.-A., FOUGÈRE-DANEZAN M., NATTIER R., LEWIS G.P. et HERENDEEN P.S. (2004). Patterns and rates of diversification in subfamily Caesalpinioideae (Leguminosae). Botany 2004. Salt Lake City, Utah, USA.
- BUCKLER E.S. et HOLTSFORD T.P. (1996). *Zea* systematics - Ribosomal ITS evidence. *Molecular Biology and Evolution*, 13(4): 612-622.

- BUCKLER E.S.I., IPPOLITO A. et HOLTSFORD T.P. (1997). The evolution of ribosomal DNA: divergent paralogues and phylogenetic implications. *Genetics*, 145: 821-832.
- BURKART A. (1952). Les leguminosas argentinas. 2ème ed. Buenos Aires, Acme Agency S.R.L.
- CARLQUIST S. (1981). Chance dispersal. *American Scientist*, 69: 509-516.
- CARPENTER J.M. (1988). Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4: 291-296.
- CEVALLOS-FERRIZ S.R.S. et BARAJAS-MORALES J. (1994). Fossil woods from the El Cien formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal*, 15(3): 229-245.
- CHANDERBALI A.S., VAN DER WERFF H. et RENNER S.S. (2001). Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88: 104-134.
- CHAPPILL J.A. (1995). Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit hypothesis. CRISP M.D. et DOYLE J.J. *Advances in Legume Systematics: Part 7*. Kew, Royal Botanic Gardens: 1-9.
- CHARLESTON M.A. (1998). Jungles a new solution to the host/parasite phylogeny reconciliation problem. *Mathematical Biosciences*, 149: 191-223.
- CHUANG C.-F., RUNNING M.P., WILLIAMS R.W. et MEYEROWITZ E.M. (1999). The *PERIANTHIA* gene encodes a bZIP protein involved in the determination of floral organ number in *Arabidopsis thaliana*. *Genes and Development*, 13: 334-344.
- CITERNE H.L., LUO D., PENNINGTON R.T., COEN E. et CRONK Q.C.B. (2003). A phylogenomic investigation of *CYCLOIDEA*-like TCP genes in the Leguminosae. *Plant Physiology*, 131: 1042-1053.
- COEN E.S. (1991). The role of homeotic genes in flower development and evolution. *Annual Reviews in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 241-279.
- COEN E.S. et MEYEROWITZ E.M. (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling floral development. *Nature*, 353: 31-37.
- COLEMAN A.W. (2002). Comparison of Eudorina / Pleodorina ITS sequences of isolates from nature with those from experimental hybrids. *American Journal of Botany*, 89(9): 1523-1530.
- COLOMBO L., VAN TUNEN A.J., DONS H.J.M. et ANGENENT G.C. (1997). Molecular control of flower development in *Petunia hybrida*. *Advances in Botanical Research*, 26: 229-250.
- COMBES P. (1907). Contribution à l'étude de la flore Éocène. Sur un bois fossile nouveau appartenant à l'étage Sparnacien (*Aulacoxylon sparnacense*). *Bulletin de la Société Géologique de France. Série 4.*, 7: 28-29.
- COMPTON J.A., CULHAM A. et JURY S. (1998). Reclassification of *Actaea* to include *Cimicifuga* and *Souliea* (Ranunculaceae): phylogeny inferred from morphology, nrDNA ITS, and cpDNA *trnL-F* sequence variation. *Taxon*, 47: 593-634.
- COWAN R.S. (1975). A Monograph of the genus *Eperua* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Smithsonian Contribution to Botany*, 28: 1-45.

- COWAN R.S. et POLHILL R.M. (1981). Detarieae DC. (1957). POLHILL R.M. et RAVEN P.H. *Advances in Legume Systematics: Part 1*. Kew, Royal Botanic Gardens: 117-134.
- COX C.B. (2000). Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95(4): 509-516.
- CRAWLEY M. (1988). Palaeocene wood from the Republic of Mali. *Bulletin of the British Museum Natural History. Geology.*, 44: 3-14.
- CREPET W.L. et TAYLOR D.W. (1985). The diversification of the Leguminosae: first fossil evidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. *Science*, 228(1087-1089).
- CREPET W.L. et TAYLOR D.W. (1986). Primitive mimosoid flowers from the Paleocene-Eocene and their systematic and evolutionary implications. *American Journal of Botany*, 73: 548-563.
- CREPET W.L. et HERENDEEN P.S. (1992). Papilionoid flowers from the early Eocene of southeastern North America. HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. *Advances in Legume Systematics: Part 4*. Kew, Royal Botanic Gardens: 43-55.
- CROIZAT L., NELSON G. et ROSEN D.E. (1974). Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23: 256-287.
- CRONK Q.C.B. (2002). Perspectives and paradigms in plant evo-devo. CRONK Q.C.B., BATEMAN R.M. et HAWKINS J.A. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London, Taylor & Francis: 1-14.
- CUBAS P. (2004). Floral zygomorphy, the recurring evolution of a successful trait. *Bioessays*, 26(11): 1175-1184.
- CUIF J.-P. et DAUPHIN Y. (2003). Les étapes de la découverte des rapports entre la terre et la vie. Une introduction à la paléontologie. Paris, Éditions Scientifiques GB.
- CUNNINGHAM C.W. (1997). Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Molecular Biology and Evolution*, 14(7): 733-740.
- DALLAS-WANG Q., JIANG G. et SLADEK F.M. (1998). Avoiding false positives in colony PCR. *BioTechniques*, 24: 580-582.
- DARWIN C. (1859). *On the origin of species by means of selection or the preservation of favoured races on the struggle of life*. London.
- DAVIS C.C., BELL C.D., MATHEWS S. et DONOGHUE M.J. (2002). Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 99(10): 6833-6837.
- DAVIS C.C., FRITSCH P.W., BELL C.D. et MATHEWS S. (2004). High-latitude tertiary migrations of an exclusively tropical clade: evidence from Malpighiaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 107-121.
- DE FRANCESCHI D. et DE PLÖEG G. (2003). Origine de l'ambre des faciès Sparnaciens (Éocène inférieur) du bassin de Paris: le bois de l'arbre producteur. *Geodiversitas*, 25(4): 633-647.
- DE QUEIROZ A. (2005). The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(2): 68-73.

- DE WIT H.D.C. (1954). Spicilegium Malaianum II. *Webbia*, 9: 455-464.
- DERCOURT J., ZONENSHAIN L.P., RICOU L.E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L., GRANDJACQUET C., SBORTSHIKOV I.M., GEYSSANT J., LEPVRIER C., PECHERSKY D.H., BOULIN J., SIBUET J.-C., SAVOSTIN L.A., SOROKHTIN O., WESTPHAL M., BAZHENOV M.L., LAUER J.P., BIJU-DUVAL B., LE PICHON X. et MONIN A.S. (1986). Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. *Tectonophysics*, 123: 241-315.
- DERCOURT J., RICOU L.E. et VRIELYNCK B. (1993). Atlas Tethys paleoenvironmental maps. Explanatory notes. Paris, Gauthiers-Villars.
- DESDEVISES Y., MORAND S., JOUSSON O. et LEGENDRE P. (2002). Coevolution between *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution*, 56(12): 2459-2471.
- DICK C.W., ABDUL-SALIM K. et BERMINGHAM E. (2003). Molecular systematic analysis reveals cryptic tertiary diversification of a widespread tropical rain forest tree. *American Naturalist*, 162(6): 691-703.
- DONOGHUE M.J. et MOORE B.R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 261-270.
- DORST J. (1972). The evolution and affinities of the birds of Madagascar. BATTISTINI R. et RICHARD-VINDARD G. Biogeography and Ecology of Madagascar. The Hague, W. Junk B.V: 615-627.
- DOUADY C.J., CATZEFLIS F., KAO D.J., SPRINGER M.S. et STANHOPE M.J. (2002). Molecular evidence for the monophyly of Tenrecidae (Mammalia) and the timing of the colonization of Madagascar by Malagasy tenrecs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22(3): 357-363.
- DOUZERY E.J.P., PRIDGEON A.M., KORES P., LINDER H.P., KURZWEIL H. et CHASE M.W. (1999). Molecular phylogenetics of *Diseae* (Orchidaceae): a contribution from nuclear ribosomal ITS sequences. *American Journal of Botany*, 86(6): 887-899.
- DOYLE J.A., SAUQUET H., SCHARASCHKIN T. et LE THOMAS A. (2004). Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Myristicaceae (Magnoliiales). *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 55-67.
- DOYLE J.J. et DOYLE J.L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19: 11-15.
- DOYLE J.J. (1993). DNA, phylogeny, and the flowering of plant systematics. *Biosciences*, 43: 380-388.
- DOYLE J.J., DOYLE J.L., BALLENGER J.A., DICKSON E.E., KAJITA T. et OHASHI H. (1997). A Phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany*, 84: 541-554.
- DOYLE J.J., DOYLE J.L., BROWN A.H.D. et PFEIL B.E. (2000). Confirmation of shared and divergent genomes in the *Glycine tabacina* polyploid complex (Leguminosae) using histone H3-D sequences. *Systematic Botany*, 25(3): 437-448.

- DU PUY D.J., LABAT J.-N., RABEVOHITRA R., VILLIERS J.-F., BOSSER J. et MOAT J. (2002). The Leguminosae of Madagascar. Kew, Royal Botanic Gardens.
- DUARTE-ALMEIDA J.M., NEGRI G. et SALATINO A. (2004). Volatile oils in the leaves of *Bauhinia* (Fabaceae Caesalpinioideae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 32: 747-753.
- DUBCOVSKY J. et DVOŘÁK J. (1995). Ribosomal RNA multigene loci: nomads of the Triticeae genomes. *Genetics*, 140: 1367-1377.
- DUCKE A. (1935). As especies Brasileiras de jatahy, jutahy ou jatobá (genero *Hymenaea* L., Leguminosae Caesalpinaceae). *Ann. Acad. Brasil Sci.*, 7: 203-211.
- DUCKE A. (1938). Notes on the purpleheart woods of brasilian Amazonia. *Tropical Woods*, 54: 1-7.
- DUKE J.A. (1980). Handbook of Legume of World Economic Importance. New York, Plenum.
- DUPÉRON-LAUDOUENEIX M. (1991). Les flores ligneuses mésozoïques et cénozoïques d'Afrique nord-équatoriale (Tchad et Cameroun). Thèse de Doctorat. Paris. Université Pierre et Marie Curie (Paris 6). 299 pp.
- DURFEE T., ROE J.L., SESSIONS R.A., INOUE C., SERIKAWA K., FELDMANN K.A., WEIGEL D. et ZAMBRYSKI P.C. (2003). The F-box containing protein *UFO* and *AGAMOUS* participate in antagonistic pathways governing early petal development in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 100: 8571-8576.
- DWYER J.D. (1951). The central American, West Indian, and South American species of *Copaifera* (Caesalpinaceae). *Brittonia*, 7(3): 143-172.
- DWYER J.D. (1954). Rapport entre stipe et coupe réceptaculaire dans la classification des Amherstieae. Proceedings of the VIII International Botanical Congress. Paris.
- DWYER J.D. (1958). The New World species of *Cynometra*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 45: 303-345.
- EASTWOOD A., CRONK Q.C.B., VOGEL J.C., HEMP A. et GIBBY M. (2004). Comparison of molecular and morphological data on St Helena: *Elaphoglossum*. *Plant Systematics and Evolution*, 245(1-2): 93-106.
- EGEA-CORTINES M. et DAVIES B. (2000). Beyond the ABCs: ternary complex formation in the control of floral organ identity. *Trends in Plant Science*, 5: 471-476.
- EGER J.L. et MITCHELL L. (1996). Biogeography of the bats of madagascar. Biogéographie de Madagascar. Paris, ORSTOM éditions.
- ELSIK W.C. (1968). Palynology of a Paleocene Rockdale lignite Milam County, Texas. II. Morphology and taxonomy (end). *Pollen et Spores*, 10: 599-664.
- ERIKSSON T. (1999). AutoDecay 4.0.2. Stockholm. Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences.
- FARRIS J.S., KÄLLERSJÖ M., KLUGE A.G. et BULT C. (1995). Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology*, 44: 570-572.

- FARRIS J.S., ALBERT V.A., KÄLLERSJÖ M., LIPSCOMB D. et KLUGE A.G. (1996). Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, 12: 99-124.
- FASBENDER M.V. (1959). Pollen grain morphology and its taxonomic significance in the Amherstieae, Cynometreae and Sclerolobieae (Caesalpinioideae) with special reference to american genera. *Lloydia*, 22(2): 107-162.
- FELSENSTEIN J. (1978). Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology*, 27: 401-410.
- FELSENSTEIN J. (1988). Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Annual Review of Genetics*, 22: 521-565.
- FERGUSON I.K. et BANKS H. (1995). Pollen morphology of the *Cynometra* group (Detarieae: Caesalpinioideae: Leguminosae) in Africa. 2ème Symposium de Palynologie africaine. Tervuren (Belgique), CIFEG.
- FESSLER-VROLANT C. (1977). Sur la présence d'un nouveau bois fossile de légumineuse dans l'Oligocène de la Tunisie septentrionale. *Actes du 102ème Congrès National des Sociétés Savantes de Limoges. Sciences.*, 1: 143-160.
- FOUGÈRE-DANEZAN M., MAUMONT S. et BRUNEAU A. (2003). Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae inferred from molecular data and preliminary results for a biogeographic hypothesis. KLITGAARD B.B. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 10*. Kew, Royal Botanic Gardens: 161-180.
- FREITAS DA SILVA M. (1976). Revisão taxonômica do gênero *Peltogyne* Vog. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Acta Amazonica*, 6(1S): 1-61.
- GALEGO L. et ALMEIDA J. (2002). Role of *DIVARICATA* in the control of dorsoventral asymmetry in *Antirrhinum* flowers. *Genes and Development*, 16: 880-891.
- GASSON P., TRAFFORD C. et MATTHEWS B. (2003). Wood anatomy of Caesalpinioideae. KLITGAARD B.B. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 10*. Kew, Royal Botanic Gardens: 63-93.
- GAUNT M.W. et MILES M.A. (2002). An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks. *Molecular Biology and Evolution*, 19(5): 748-761.
- GENTRY A.H. (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 557-593.
- GERNANDT D.S., LISTON A. et PINERO D. (2001). Variation in the nr DNA ITS of *Pinus* subsection *cembroides*: implications for molecular systematic studies of pine species complexes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(3): 449-467.
- GERVAIS G.Y.F. et BRUNEAU A. (2002). Phylogenetic analysis of a polyphyletic African genus of Caesalpinioideae (Leguminosae): *Monopetalanthus* Harms. *Plant Systematics and Evolution*, 235: 19-34.
- GIELLY L. et TABERLET P. (1994). The use of chloroplast DNA to resolve plant phylogenies: noncoding versus *rbcl* sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 11(5): 769-777.

- GIELLY L. et TABERLET P. (1996). A phylogeny of the European gentians inferred from chloroplast *trnL* (UAA) intron sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 120: 57-75.
- GIELLY L., YUAN Y.-M., KÜPPER P. et TABERLET P. (1996). Phylogenetic use of noncoding regions in the genus *Gentiana* L.: chloroplast *trnL* (UAA) intron versus nuclear ribosomal internal transcribed spacer sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5: 460-466.
- GILLESPIE J.H., (1991). The causes of molecular evolution. New York, Oxford University Press.
- GIRAUD B. et LEJAL-NICOL A. (1989). *Cassinum dongolense* n. sp. bois fossile de Caesalpiniaceae du Nubien du Soudan septentrional. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 59: 37-50.
- GIVNISH T.J. et SYTSMA K.J. (1997). Homoplasy in molecular vs. morphological data: the likelihood of correct phylogenetic inference. GIVNISH T.J. et SYTSMA K.J. Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge UK, Cambridge University Press.
- GOERTZEN L.R., CANNONE J.J., GUTELL R.R. et JANSEN R.K. (2003). ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phlogeny of the Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 216-234.
- GOLDBLATT P. (1981). Cytology and the phylogeny of Leguminosae. POLHILL R.M. et RAVEN P.M. Advances in Legume Sytematics: Part 2. Kew, Royal Botanic Gardens.
- GOLDBLATT P., SAVOLAINEN V., PORTEOUS O., SOSTARIC I., POWELL M., REEVES G., MANNING J.C., BARACLOUGH T.G. et CHASE M.W. (2002). Radiation in the Cape flora and the phylogeny of peacock irises *Moraea* (Iridaceae) based on four plastid DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(2): 341-360.
- GOREMYKIN V., BOBROVA J., PAHNKE A., TROITSKY A., ANTONOV A. et W. M. (1996). Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbcl* data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Molecular Biology and Evolution*, 13: 383-396.
- GOTTSCHLING M., DIANE N., HILGER H.H. et WEIGEND M. (2004). Testing hypotheses on disjunctions present in the primarily woody Boraginales: Ehretiaceae, Cordiaceae, and Heliotropiaceae inferred from ITS1 sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 123-135.
- GRAHAM A. (1985). Studies in neotropical paleobotany. IV. The Eocene communities of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 504-534.
- GRAHAM A. (1989). Studies in neotropical paleobotany. VII. The Lower Miocene communities of Panama - The La Boca formation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 50-66.
- GRIFFITH M.E., DA SILVA CONCEIÇÃO A. et SMYTH D.R. (1999). *PETAL LOSS* gene regulates initiation and orientation of second whorl organs in the *Arabidopsis* flower. *Development*, 126: 5635-5644.

- GUNN C.R. (1968). Stranded seeds and fruits from the southeastern shore of Florida. *Garden Journal*, 18: 43-54.
- GUNN C.R. (1991). Fruits and seeds of genera in subfamily Caesalpinioideae (Fabaceae). *Technical Bulletin*, 1755: 1-408.
- GUTIÉRREZ LARENA B., FUERTES AGUILAR J. et NIETO FELINER G. (2002). Glacial induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology*, 11(10): 1965-1974.
- HANCOCK J.M., WORTHEY E.A. et SANTIBÁÑEZ KOREF M.F. (2001). A role for selection in regulating the evolutionary emergence of disease-causing and other coding CAG repeats in humans and mice. *Molecular Biology and Evolution*, 18(6): 1014-1023.
- HARMS H. (1915). Caesalpinioideae. ENGLER A. et DRUDE O. Die Vegetation der Erde. Leipzig, Engelmann, W.
- HARTMAN S., NASON J.D. et BHATTACHARYA D. (2001). Extensive ribosomal DNA genic variation in the columnar cactus *Lophocereus*. *Journal of Molecular Evolution*, 53: 124-134.
- HEER O. (1859). Die tertiäre Flora der Schweiz. Flora Tertiaria Helvetiae. Winterthur.
- HEGNAUER R. (1994). Chemotaxonomie der Pflanzen: eine Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzentoffe. Basel, Birkhäuser Verlag.
- HENNIG W. (1966). Phylogenetic systematics. Urbana.
- HERENDEEN P.S. (1990). Fossil history of the Leguminosae from the Eocene of southeastern North America. Thèse de Doctorat. Bloomington. Indiana University. pp.
- HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. (1990). Reproductive and vegetative evidence for the occurrence of *Crudia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) in the Eocene of southeastern North America. *Botanical Gazette*, 151(3): 402-413.
- HERENDEEN P.S. (1992). The fossil history of the Leguminosae from the Eocene of southeastern North America. HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. Advances in Legume Systematics: Part 4. Kew, Royal Botanic Gardens: 85-160.
- HERENDEEN P.S. et CRANE P.R. (1992). Early caesalpinoid fruits from the Palaeogene of southern England. HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. Advances in Legume Systematics: Part 4. Kew, Royal Botanic Gardens: 57-68.
- HERENDEEN P.S., CREPET W.L. et DILCHER D.L. (1992). The fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and biogeographic implications. HERENDEEN P.S. et DILCHER D.L. Advances in Legume Systematics: Part 4. Kew, Royal Botanic Gardens: 303-316.
- HERENDEEN P.S. (2000). Structural evolution in the Caesalpinioideae (Leguminosae). HERENDEEN P.S. et BRUNEAU A. Advances in Legume Systematics: Part 9. Kew, Royal Botanic Gardens: 45-64.
- HERENDEEN P.S., BRUNEAU, A. et LEWIS, G.P. (2003b). Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. KLITGAARD B.B. et BRUNEAU A. Advances in Legume Systematics: Part 10. Kew, Royal Botanic Gardens: 37-62.

- HERENDEEN P.S., LEWIS G.P. et BRUNEAU A. (2003a). Floral morphology in caesalpinoid legumes: testing the monophyly of the "Umtiza clade". *International Journal of Plant Sciences*, 164(5 Suppl.): 393-407.
- HERSHKOVITZ M.A. et LEWIS L.A. (1996). Deep-level diagnostic value of the rDNA-ITS region. *Molecular Biology and Evolution*, 13(9): 1276-1295.
- HERSHKOVITZ M.A., ZIMMER E.A. et HAHN W.J. (1999). Ribosomal DNA sequences and angiosperm systematics. HOLLINGSWORTH P.M., BATEMAN R.M. et GORNALL R.J. *Molecular systematics and plant evolution*. London, Taylor & Francis.
- HEYWOOD V.H. (1971). The Leguminosae: A systematic purview. HARBORNE J.B., BOULTER D. et TURNER B.L. *Chemotaxonomy of Leguminosae*. London, Academic Press: 1-29.
- HIGGINS D.G. et SHARP P.M. (1989). Fast and sensitive multiple sequence alignments on a microcomputer. *Computer Application in the Biosciences*, 5: 151-153.
- HIGGINS D.G., BLEASBY A.J. et FLOCKS R. (1992). CLUSTAL V: improved software for the multiple sequence alignment. *Computer Application in the Biosciences*, 8: 189-191.
- HILLIS D.M. (1987). Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology Systematics*, 18: 23-42.
- HOULE A. (1998). Floating islands: a mode of long-distance dispersal for small and medium-sized terrestrial vertebrates. *Diversity and Distributions*, 4: 201-216.
- HOULE A. (1999). The origin of platyrrhines: an evaluation of the antarctic scenario and the floating island model. *American Journal of the Physical Anthropology*, 109: 541-559.
- HUCHON D. et DOUZERY E.J.P. (2001). From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20(2): 238-251.
- HUEBER F.M. et LANGENHEIM J.H. (1986). Dominican amber tree had African ancestors. *Geotimes*, 31: 8-10.
- HUELSENBECK J.P., RONQUIST F., NIELSEN R. et BOLLBACK J.P. (2001). Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science*, 294: 2310-2314.
- HUTCHINSON J. (1964). *The Genera of Flowering Plants*. Oxford, Oxford University Press.
- ILTIS H.H. (1967). Studies in the Capparidaceae. XI. *Cleome afrospinosa*, a tropical african endemic with neotropical affinities. *American Journal of Botany*, 54: 953-962.
- IRISH V.F. et KRAMER E.M. (1998). Genetic and molecular analysis of angiosperm flower development. *Advances in Botanical Research*, 28: 197-230.
- ITURRALDE-VINENT M.A. et MACPHEE R.D.E. (1996). Age and paleogeographic origin of Dominican amber. *Science*, 273: 1850-1852.
- JANSA S.A., GOODMAN S.M. et TUCKER P.K. (1999). Molecular phylogeny and biogeography of the native rodents of Madagascar (Muridae: Nesomyinae): a test of the single-origin hypothesis. *Cladistics*, 15: 253-270.

- JARAMILLO C.A. (2002). Response of tropical vegetation to Paleogene warming. *Paleobiology*, 28: 222-243.
- JORDAN G.J. et HILL R.S. (1999). The phylogenetic affinities of *Nothofagus* (Nothofagaceae) leaf fossils based on combined molecular and morphological data. *International Journal of Plant Sciences*, 160(6): 1177-1188.
- KAJITA T., OHASHI H., TATEISHI Y., BAILEY C.D. et DOYLE J.J. (2001). *rbcL* and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. *Systematic Botany*, 26(3): 515-536.
- KÄSS E. et WINK M. (1996). Molecular evolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on *rbcL* sequences. *Biochemical Systematics and Ecology*, 24: 365-378.
- KASTENS K., BONATTI E., CARESS D., CARRARA G., DAUTEUIL O., FRUEHGREEN G., TARTAROTTI P. et LIGI M. (1998). The vema transverse ridge (Central Atlantic). *Marine Geophysical Research*, 20: 533-556.
- KELCHNER S.A. (2000). The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87: 482-498.
- KLUGE A.G. (1989). A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology*, 38(1): 7-25.
- KLUGE A.G. et WOLF A.J. (1993). Cladistics: what's in a word. *Cladistics*, 9: 183-199.
- KNAAP-VAN MEEUWEN M.S. (1970). A revision of four genera of the tribe Leguminosae-Caesalpinioideae-Cynometreae in Indomalaysia and the Pacific. *Blumea*, XVIII(1): 1-52.
- KOOIMAN P. (1960). On the occurrence of amyloids in plant seeds. *Acta Botanica Neerlandica*, 9: 208-219.
- KRAMER K. (1974). Die tertiären Hölzer Südost-Asiens (unter Ausschluss der Dipterocarpaceae). *Palaeontographica. Abteilung B*, 144(3/6): 45-181.
- KRASNOV B.R. et SHENBROT G.I. (2002). Coevolutionary events in history of association of jerboas (Rodentia: Dipodidae) and their flea parasites. *Israel Journal of Zoology*, 48: 331-350.
- KRÜGER H., TIEDT L.R. et WESSELS D.C.J. (1999). Floral development in the legume tree *Colophospermum mopane*, Caesalpinioideae: Detarieae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 131: 223-233.
- LABAT J.-N. (1996). Biogéographie, endémisme et origine des Leguminosae-Papilionoideae de Madagascar. Biogéographie de Madagascar. Paris, ORSTOM éditions.
- LAJIDE L., ESCOUBAS P. et MIZUTANI J. (1995). Termite antifeedant activity in *Detarium microcarpum*. *Phytochemistry*, 40(4): 1101-1104.
- LALITHA C. et PRAKASH U. (1980). Fossil wood of *Sindora* from the Tertiary of Assam with a critical analysis of the anatomically allied forms. *Geophytology*, 10: 174-187.
- LANGENHEIM J.H. (1966). Botanical source of amber from Chiapas, Mexico. *Ciencia*, 24: 201-210.

- LANGENHEIM J.H. (1973). Leguminous resin-producing trees in Africa and South America. MEGGERS B.J., AYENSU E.S. et DUCKWORTH W.D. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Washington D.C.: 89-104.
- LANGENHEIM J.H. et LEE Y.-T. (1974). Reinstatement of the genus *Hymenaea* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in Africa. *Brittonia*, 26: 3-21.
- LANGENHEIM J.H. (1981). Terpenoids in the Leguminosae. POLHILL R.M. et RAVEN P.H. Advances in Legume Systematics: Part 2, Kew: Royal Botanic Gardens: 627-656.
- LANGENHEIM J.H. (2003). Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. Portland, Timber Press.
- LAUFS P., COEN E., KRONENBERGER J., TRAAS J. et DOONAN J. (2003). Separable roles of *UFO* during floral development revealed by conditional restoration of gene function. *Development*, 130: 785-796.
- LAVIN M. et LUCKOW M. (1993). Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany*, 80: 1-14.
- LAVIN M. (1998). Origin, diversity, and biogeography of neotropical Fabaceae. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 68: 131-145.
- LAVIN M., THULIN M., LABAT J.-N. et PENNINGTON R.T. (2000). Africa, the odd man out: molecular biogeography of Dalbergioid legumes (Fabaceae) suggest otherwise. *Systematic Botany*, 25(3): 449-467.
- LAWVER L.A., GAHAGAN L.M. et COFFIN M.F. (1992). The development of paleoseaways around Antarctica. The Antarctic paleoenvironment: A perspective on global change. *American Geophysical Union Antarctic Research Series*, 56: 7-30.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP (1999). Manual of Leaf Architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington D.C., Smithsonian Institution.
- LEE B.-Y., LEVIN G.A. et DOWNIE S.R. (2001). Relationships within the spiny-fruited umbellifers (Scandiceae subtribes Daucineae and Torilidinae) as assessed by phylogenetic analysis of morphological characters. *Systematic Botany*, 26(3): 622-642.
- LEE M.S.Y. (1999). Molecular clock calibrations in metazoan divergence dates. *Journal of Molecular Evolution*, 49: 385-391.
- LEE Y.-T. et LANGENHEIM J.H. (1975). Systematics of the genus *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *University of California Publications in Botany*, 69: 1-109.
- LEGENDRE P., DESDEVISES Y. et BAZIN E. (2002). A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology*, 51(2): 217-234.
- LEMOIGNE Y., BEAUCHAMP J. et SAMUEL E. (1974). Étude paléobotanique des dépôts volcaniques d'âge tertiaire des bordures est et ouest du système des rifts éthiopiens. *Geobios*, 7: 267-288.
- LÉONARD J. (1949). Notulae systematicae. IV. (Caesalpinaceae-Amherstieae africanae americanaeque). *Bulletin du Jardin Botanique de Bruxelles*, 19: 383-408.

- LÉONARD J. (1950). Étude botanique des copaliers du Congo belge. *Publications de l'I.N.É.A.C. Série Scientifique*, 45: 1-158.
- LÉONARD J. (1951). Notulae systematicae. XI. *Cynometra* et les genres voisins en Afrique tropicale. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique*, 21: 373-450.
- LÉONARD J. (1957). Genera des *Cynometreae* et des *Amherstieae* africaines (Leguminosae-Caesalpinoideae). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Classe des Sciences*, 30(2): 1-314.
- LÉONARD J. (1994). Nouveaux apports de la blastogénie à la délimitation générique des Caesalpiniaceae africaines (*Detarieae* et *Amherstieae*). *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique*, 63: 357-395.
- LÉONARD J. (1999). *Colophospermum* n'est pas synonyme d'*Hardwickia* (Caesalpiniaceae). Conclusion d'une méthode objective de travail. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique*, 67: 21-43.
- LEVIN D.A. (1983). Polyploidy and novelty in flowering plants. *American Naturalist*, 122: 1-25.
- LEWIS G.P., SIMPSON B.B. et NEFF J.L. (2000). Process in understanding the reproductive biology of the Caesalpinoideae (Leguminosae). HERENDEEN P.S. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 9*. Kew, Royal Botanic Gardens: 65-78.
- LEWIS G.P., SCHRIRE B., MACKINDER B., LOCK M. (2005). *Legumes of the world*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- LIEBERMAN B.S. (1997). Early Cambrian paleogeography and tectonic history: a biogeographic approach. *Geology*, 25: 1039-1042.
- LIEBERMAN B.S. (2000). Paleobiogeography: using fossils to study global change, plate tectonics, and evolution. New York, Kluwer.
- LIEBHERR J.K. (1991). Phylogeny and revision of the *Anchonemus* clade: the genera *Tetraleucus*, *Anchonemus*, *Sericoda* and *Elliptoleus* (Coleoptera: Carabidae: Platynini). *Bulletin of American Museum of Natural History of Science*, 39: 175-176.
- LIEDE S. et TAUBER A. (2000). *Sarcostemma* R.Br. (Apocynaceae - Asclepiadoideae) - a controversial generic circumscription reconsidered: evidence from *trnL-F* spacers. *Plant Systematics and Evolution*, 225(1-4): 133-140.
- LIU J.-S. et SCHARDL C.L. (1994). A conserved sequence in internal transcribed spacer 1 of plant nuclear rRNA genes. *Plant Molecular Biology*, 26: 775-778.
- LOCKHART P.J., STEEL M.A., HENDY M.D. et PENNY D. (1994). Recovering evolutionary trees under a more realistic model of sequence evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 11(4): 605-612.
- LUCKOW M.P. et BRUNEAU A. (1997). Circularity and independence in phylogenetic tests of ecological hypotheses. *Cladistics*, 13: 145-151.
- LUCKOW M.P., WHITE J. et BRUNEAU A. (2000). Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. HERENDEEN P.S. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 9*. Kew, Royal Botanic Gardens: 165-180.

- LUO D., CARPENTER R., VINCENT C., COPSEY L. et COEN E. (1996). Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*, 383: 794-799.
- LUO D., CARPENTER R., COPSEY L., VINCENT C., CLARK J. et COEN E. (1999). Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*, 99: 367-376.
- MAI J.C. et COLEMAN A.W. (1997). The Internal Transcribed Spacer 2 exhibits a common secondary structure in green algae and flowering plants. *Journal of Molecular Evolution*, 44: 258-271.
- MALCOMBER S.T. (2002). Phylogeny of *Gaertnera* Lam. (Rubiaceae) based on multiple DNA markers: evidence of a rapid radiation in a widespread, morphologically diverse genus. *Evolution*, 56: 42-57.
- MALÉCOT V., NICKRENT D.L., BASS P., VAN DEN OEVER L. et LOBREAU-CALLEN D. (2004). A morphological cladistic analysis of Olacaceae. *Systematic Botany*, 29(3): 569-586.
- MANOS P.S., DOYLE J.J. et NIXON K.C. (1999). Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3): 333-349.
- MARCHUNK D., DRUMM M., SAULINO A. et COLLINS F.S. (1990). Construction of T vector, a rapid and general system for direct cloning of unmodified PCR products. *Nucleic Acids Research*, 19: 1154.
- MARTIN A.P. et PALUMBI S.R. (1993). Body size, metabolic rate, generation time, and molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 90: 4087-4091.
- MARTINEZ M. (1960). Una especie de *Peltogyne* en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 31: 123-131.
- MASON-GAMER R.J., WEIL C.F. et KELLOGG E.A. (1998). Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility. *Molecular Biology and Evolution*, 15(12): 1658-1673.
- MATSUMOTO N. et OKADA K. (2001). A homeobox gene, *PRESSED FLOWER* regulates lateral axis-dependent development of *Arabidopsis* flowers. *Genes and Development*, 15: 3355-3364.
- MAYOL M. et ROSSELLÒ J.A. (2001). Why nuclear ribosomal DNA spacers (ITS) tell different stories in *Quercus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19(2): 167-176.
- MCCALL R.A. (1997). Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 264: 663-665.
- MCDADE L.A. et MOODY M.L. (1999). Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from non-coding *trnL-trnF* chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany*, 86: 70-80.
- MCKENNA M.C. (1983). Cenozoic paleogeography of North Atlantic land bridges. BOTT M.H.P., SAXOV S., TALWANI M. et THIEDE J. Structure and development of the Greenland-Scotland bridge: new concepts and methods. New York, Plenum: 351-395.

- MCLOUGHLIN S. (2001). The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany*, 49: 271-300.
- MÉDUS J. (1975). Palynologie de sédiments tertiaires du Sénégal méridional. *Pollen et Spores*, 17(4): 545-601.
- MELCHIOR H. (1964). A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, Gebrüder Borntraeger Berlin.
- METROPOLIS N., ROSENBLUTH A., ROSENBLUTH R., TELLER A. et TELLER E. (1953). Equation of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemical Physics*, 21: 1087-1092.
- MEYEROWITZ E.M., BOWMAN J.L., BROCKMAN L.L., DREWS G.N., JACK T., SIEBURTH L.E. et WEIGEL D. (1991). A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 1S: 157-167.
- MICKEVICH M.F. et FARRIS J.S. (1981). The implication of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology*, 30(3): 351-370.
- MOLVRAY M., KORES P.J. et CHASE M.W. (1999). Phylogenetic relationships within *Korthalsella* (Viscaceae) based on nuclear ITS and plastid *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany*, 86: 249-260.
- MORLEY R.J. (2000). Origin and evolution of tropical rain forests. New York, Wiley.
- MORT M.E., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., FRANCISCO-ORTEGA J. et SANTOS-GUERRA A. (2002). Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany*, 27(2): 271-288.
- MORT M.E., CRAWFORD D.J. et FAIRFIELD K.N. (2004). Phylogeny and character evolution in California *Coreopsis* (Asteraceae): insights from morphology and from sequences of the nuclear and plastid genomes. *Systematic Botany*, 29(3): 781-789.
- MULLER J. (1981). Fossil pollen records of extant Angiosperms. *The Botanical Review*, 47(1): 1-140.
- MÜLLER-STOLL W.R. et MÄDEL E. (1967). Die fossilen Leguminosen-Hölzer. Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer Arten. *Palaeontographica, Abteilung B*, 119: 95-174.
- MUONA J. (1991). The Eucnemidae of South-East Asia and the Western-Pacific: a biogeographic study. *Australian Journal of Botany*, 4: 165-182.
- NAGY Z.T., JOGER U., WINK M., GLAW F. et VENCES M. (2003). Multiple colonizations of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: 2613-2621.
- NAVALE G.K.B. (1963). Some silicified dipterocarpaceous woods from Tertiary beds of the Cuddalore series near Pondicherry, India. *The Palaeobotanist*, 11: 66-81.
- NELSON G. (1979). Cladistics analysis and synthesis: principles and definitions with a historical note on Adanson's "Famille des Plantes" (1763-1764). *Systematic Zoology*, 28: 1-21.

- NELSON G. et PLATNICK N.I. (1981). Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. New York, Columbia University Press.
- NELSON G. et LADIGES P.Y. (1991). Standard assumptions for biogeographic analysis. *Australian Journal of Botany*, 4: 41-58.
- NIXON K.C. et DAVIS J.I. (1991). Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics*, 7: 233-241.
- OLEINIK A.E. et MARINCOVICH L. (2001). Biogeographic and stable isotope evidence for middle Miocene warming in the high-latitude North Pacific. Geological Society of America, Annual Meeting. Boston.
- OLMSTEAD R.G. et PALMER J.D. (1994). Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany*, 81: 1205-1224.
- OTTO S.P. et WHITTON J. (2000). Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 34: 401-437.
- PAGE R.D.M. (1993). COMPONENT user's manual. Release 2.0. London, Natural History Museum.
- PAGE R.D.M. (1994a). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, 43(1): 58-77.
- PAGE R.D.M. (1994b). Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, 10: 155-173.
- PAGE R.D.M. et HOLMES E.C. (1998). Molecular evolution, a phylogenetic approach. Oxford, Blackwell Science.
- PARRISH J.T. (1993). The paleogeography of the opening South Atlantic. GEORGE W. et LAVOCAT R. The Africa-South America connection. Oxford, Clarendon: 8-41.
- PELSER P.B., VAN DEN HOF K., GRAVENDEEL B. et VAN DER MEIJDEN R. (2004). The systematic value of morphological characters in *Senecio* sect. *Jacobaea* (Asteraceae) as compared to DNA sequences. *Systematic Botany*, 29(3): 790-805.
- PENNINGTON R.T., KLITGAARD B.B., IRELAND H. et LAVIN M. (2000). New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. HERENDEEN P.S. et BRUNEAU A. Advances in Legume Systematics: Part 9. Kew, Royal Botanic Gardens: 233-248.
- PENNINGTON R.T., LAVIN M., IRELAND H., KLITGAARD B.B., PRESTON J. et HU J.-M. (2001). Phylogenetics of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast intron *trnL*. *Systematic Botany*, 26: 537-556.
- PETTIGREW C.J. et WATSON L. (1977). On the classification of Caesalpinioideae. *Taxon*, 26(1): 57-64.
- PHILLIPS M.J. et PENNY D. (2003). The root of the mammalian tree inferred from whole mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 171-185.
- PLATNICK N.I., GRISWOLD C.E. et CODDINGTON J.A. (1991). On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics*, 7: 337-343.

- POINAR G.O.Jr. et BROWN A.E. (2002). *Hymenaea mexicana* sp. nov. (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139: 125-132.
- POINAR G.O.Jr. (1992). *Life in amber*. Stanford, Stanford University Press.
- POINAR G.O.Jr. (1991). *Hymenaea protera* sp. n. (Leguminosae. Caesalpinioideae) from Dominican amber has African affinities. *Experientia*, 47: 1075-1082.
- POINAR H.N., CANO R.J. et POINAR G.O.Jr. (1993). DNA from an extinct plant. *Nature*, 363: 677.
- POINAR H.N., MELZER R.R. et POINAR G.O.Jr. (1996). Ultrastructure of 30-40 million year old leaflets from Dominican amber (*Hymenaea protera*, Fabaceae: Angiospermae). *Experientia*, 52: 387-390.
- POLHILL R.M. et RAVEN P.H. (1981). *Advances in Legume Systematics: Part 1*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- POLHILL R.M., RAVEN P.H. et STIRTON C.H. (1981). Evolution and systematics of the Leguminosae. POLHILL R.M. et RAVEN P.H. *Advances in Legume Systematics: Part 1*. Kew, Royal Botanic Gardens: 1-26.
- POLHILL R.M. (1994). Complete synopsis of Legume genera. BISBY F.A., BUCKINGHAM J. et HARBORNE J.B. *Phytochemical dictionary of the Leguminosae. I. plants and their constituents*. London, Chapman and Hall: xlix-liv.
- POTGIETER K. et ALBERT V.A. (2001). Phylogenetic relationships within Apocynaceae s. l. based on *trnL* intron and *trnL-F* spacer sequences and propagule characters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88(4): 523-549.
- POTTER D., LUBY J.J. et HARRISSON R.E. (2000). Phylogenetic relationships among species of *Fragaria* (Rosaceae) inferred from non-coding nuclear and chloroplast DNA sequences. *Systematic Botany*, 25: 337-348.
- PRAKASH U. (1981). Further occurrence of fossil woods from the Lower Siwalik beds of Uttar Pradesh, India. *The Palaeobotanist*, 28/29: 374-388.
- PRAKASH U., MISHRA V.P. et SRIVASTAVA G.P.S. (1987). Fossil wood resembling *Sindora* from the Tertiary of Palamau District, Bihar. *Records of the Geological Survey of India*, 118(2): 69-73.
- PRIVÉ-GILL C., THOMAS H. et LEBRET P. (1999). Fossil wood of *Sindora* (Leguminosae, Caesalpinioideae) from the Oligo-Miocene of Saudi Arabia: paleobiogeographical considerations. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 107: 191-199.
- PURVIS A. (1995). A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London. Series B.*, 348: 405-421.
- QIU Y.L., LEE J.H., BERNASCONI-QUADRONI F., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ZANIS M., ZIMMER E.A., CHEN Z.D., SAVOLAINEN V. et CHASE M.W. (1999). The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, 402: 404-407.
- RABINOWITZ P.D., COFFIN M.F. et FALVEY D. (1983). The separation of Madagascar and Africa. *Science*, 220: 67-69.

- RAKOTONDRAINIBE F., BADRE F. et STEFANOVIC S. (1996). Étude floristique et phytogéographique des Pteridophytes des îles du sud-ouest de l'océan indien. Biogéographie de Madagascar. Paris, ORSTOM éditions.
- RAVEN P.H. et AXELROD D.I. (1972). Plate tectonics and australasian paleobiogeography. *Science*, 176: 1379-1386.
- RAVEN P.H. et AXELROD D.I. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3): 539-673.
- RAVEN P.H. et POLHILL R.M. (1981). Biogeography of the Leguminosae. POLHILL R.M. et RAVEN P.H. *Advances in Legume Systematics: Part 1*. Kew, Royal Botanical Garden: 27-34.
- RAXWORTHY C.J., FORSTNER M.R.J. et NUSSBAUM R.A. (2002). Chamelcon radiation by oceanic dispersal. *Nature*, 415: 784-787.
- RAZAFIMANDIMBISON S.G., KELLOGG E.A. et BREMER B. (2004). Recent origin and phylogenetic utility of divergent ITS putative pseudogenes: a case study from Naucleaeae (Rubiaceae). *Systematic Biology*, 53(2): 177-192.
- REDDEN K.M. et HERENDEEN P.S. (2003). Morphology, diversity, and phylogeny of *Paloue*, *Elizabetha*, and related caesalpinoid legumes from northeastern South America. Botany 2003. Mobile.
- REITER E., TREADWELL E., CEDERSTROM E., REICHARDT P.B. et CLAUSEN T.P. (2003). Diterpenes from *Colophospermum mopane*: "missing links" in the biogenesis of 9,13-epoxyabdanes. *Journal of Natural Products*, 66: 30-33.
- RENNER S.S., FOREMAN D.B. et MURRAY D. (2000). Timing transantarctic disjunctions in the Atherospermataceae (Laurales): evidence from coding and noncoding chloroplast sequences. *Systematic Biology*, 49: 579-591.
- RENNER S.S., CLAUSING G. et MEYER K. (2001). Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany*, 88(7): 1290-1300.
- RENNER S.S. et MEYER K. (2001). Melastomeae come full circle: biogeographic reconstruction and molecular clock dating. *Evolution*, 55(7): 1315-1324.
- RENNER S.S. (2004a). Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 23-33.
- RENNER S.S. (2004b). Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London. Series B.*, 359: 1485-1494.
- RICE P.C. (1987). Amber: The golden gem of the ages. New York, Kosciusko foundation.
- RICKLEFS R.E., FALLON S.M. et BERMINGHAM E. (2004). Evolutionary relationships, cospeciation, and host switching in avian malaria parasites. *Systematic Biology*, 53(1): 111-119.
- RIESEBERG L.H. et SOLTIS D.E. (1991). Phylogenetic consequences of cytoplasmic gene flow in plants. *Evolution Trends in Plants*, 5(1): 65-84.

- RIESEBERG L.H. et WENDEL J.F. (1993). Introgression and its consequences in plants. HARRISON R. Hybrid zones and the evolutionary process. Oxford, Oxford University Press: 70-109.
- ROALSON E.H., COLUMBUS J.T. et FRIAR E.A. (2001). Phylogenetic relationships in Cariceae (Cyperaceae) based on ITS (nrDNA) and *trnT-L-F* (cpDNA) region sequences: assessment of subgeneric and selectional relationships in *Carex* with emphasis on section *Acrocystis*. *Systematic Botany*, 26: 318-341.
- RÖGL F. (1998). Paleogeographic considerations for mediterranean and paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 99a: 279-310.
- RONQUIST F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1): 195-203.
- RONQUIST F. (1998). Three-dimensional cost matrix optimization and maximum cospeciation. *Cladistics*, 14: 167-172.
- RONQUIST F. (2002a). Parsimony analysis of coevolving species associations. PAGE R.D.M. Tangled trees: phylogeny, cospeciation and coevolution. Chicago, University of Chicago Press: 22-64.
- RONQUIST F. (2002b). TreeFitter 1.0. Uppsala. Uppsala University, Department of Systematic Zoology.
- RONQUIST F. et HUELSENBECK J.P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12): 1572-1574.
- ROSEN D.E. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. MYERS A.A. et GILLER P.S. Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. London and New York, Chapman & Hall: 437-481.
- ROVA J.H.E., DELPRETE P.G., ANDERSSON L. et ALBERT V.A. (2002). A *trnL-F* cpDNA sequence study of the Condamineae-Rondeletieae-Sipaneeae complex with implications on the phylogeny of the Rubiaceae. *American Journal of Botany*, 89(1): 145-159.
- RUTSCHMANN F., ERIKSSON T., SCHÖNENBERGER J. et CONTI E. (2004). Did Crypteroniaceae really disperse out of India? Molecular dating evidence from *rbcL*, *ndhF*, and *rpl16* intron sequences. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 69-83.
- SAKAI H., MEDRANO L.J. et MEYEROWITZ E.M. (1995). Role of *SUPERMAN* in maintaining *Arabidopsis* floral whorls boundaries. *Nature*, 378: 199-203.
- SALARD-CHEBOLDAEFF M. (1978). Sur la palynoflore maestrichtienne et tertiaire du bassin sédimentaire littoral du Cameroun. *Pollen et Spores*, 20: 215-260.
- SAMBROOK J., FRITSCH E.F. et MANIATIS T. (1989). Molecular cloning: a laboratory manual. New York, Cold Spring Harbor Laboratory.
- SAMUEL R., BACHMAIR A., JOBST J. et EHRENDORFER F. (1998). ITS sequences from nuclear rDNA suggest phylogenetic relationships between Euro-Mediterranean, East Asiatic and North American taxa of *Quercus* (Fagaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 211: 129-139.

- SANDERSON M.J. et DONOGHUE M.J. (1989). Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution*, 43: 1781-1795.
- SANDERSON M.J. (1997). A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology and Evolution*, 14(12): 1218-1231.
- SANDERSON M.J. (1998). Estimating rate and time in molecular phylogenies: beyond the molecular clock ? SOLTIS D.E., SOLTIS P.S. et DOYLE J.J. Molecular systematics of plants II. DNA sequencing: 242-264.
- SANDERSON M.J. et DOYLE J.A. (2001). Sources of error and confidence intervals in estimating the age of angiosperms from *rbcL* and 18S rDNA data. *American Journal of Botany*, 88(8): 1499-1516.
- SANDERSON M.J. (2002a). Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution*, 19(1): 101-109.
- SANDERSON M.J. (2002b). r8s, version 1.50 - User's manual. Davis, University of California - Section of evolution and ecology: 1-28
- SANDERSON M.J. (2003). r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*, 19(2): 301-302.
- SANDERSON M.J., THORNE J.L., WIKSTRÖM N. et BREMER K. (2004). Molecular evidence on plant divergence times. *American Journal of Botany*, 91(10): 1656-1665.
- SANMARTÍN I., ENGHOFF H. et RONQUIST F. (2001). Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 345-390.
- SANMARTÍN I. et RONQUIST F. (2002). New solutions to old problems: widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography. *Animal Biodiversity and Conservation*, 25(2): 75-93.
- SANMARTÍN I. et RONQUIST F. (2004). Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53(2): 216-243.
- SCHILLING E.E., LINDER C.R., NOYES R.D. et RIESEBERG L.H. (1998). Phylogenetic relationships in *Helianthus* (Asteraceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequence data. *Systematic Botany*, 23: 177-187.
- SCHLEE D. (1990). Das Bernstein-Kabinett. *Suttgarter Beiträge zur Naturkunde. Series C.*, 28: 1-100.
- SCHNEIDER H., RUSSELL S.J., COX C.J., BAKKER F., HENDERSON S., RUMSEY F., BARRETT J., GIBBY M. et VOGEL J.C. (2004). Chloroplast phylogeny of asplenioid ferns based on *rbcL* and *trnL-F* spacer sequences (Polypodiidae, aspleniaceae) and its implications for biogeography. *Systematic Botany*, 29(2): 260-274.
- SCHRAGO C.G. et RUSSO C.A.M. (2003). Timing the origin of New World monkeys. *Molecular Biology and Evolution*, 20(10): 1620-1625.
- SCHRANK E. (1987). Biostratigraphic importance of microfloras from the late Cretaceous clastic series of north western Sudan. *Cretaceous Research*, 8: 29-42.

- SCHRANK E. (1990). Palynology of the clastic Cretaceous sediments between Dongola and Wadi Muqaddam, northern Sudan. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen. Abteilung A.*, 120(149-168).
- SCHULTZ E.A. et HAUGHN G.W. (1991). *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 3: 771-781.
- SCOTese C.R., GAHAGAN L.M. et LARSON R.L. (1988). Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. *Tectonophysics*, 155: 27-48.
- SHAPIRO B., SIBTHORPE D., RAMBAUT A., AUSTIN J., WRAGG G.M., BININDA-EMONDS O.R.P., LEE P.L.M. et COOPER A. (2002). Flight of the dodo. *Science*, 295: 1683.
- SHAW J. et SMALL R.L. (2004). Addressing the "Hardest puzzle in American pomology": phylogeny of *Prunus* sect. *Prunocerasus* (Rosaceae) based on seven noncoding chloroplast DNA regions. *American Journal of Botany*, 91(6): 985-996.
- SHEAHAN M.C. et CHASE M.W. (2000). Phylogenetic relationships within Zygophyllaceae based on the DNA sequences on three plastid regions, with special emphasis on Zygophylloideae. *Systematic Botany*, 25: 371-384.
- SHEPHERD M. et HENRY R. (2002). Identification of *Pinus elliotii* var. *elliotii* X *P. caribaea* var. *hondurensis* hybrids using the chloroplast *trnL-F* intergenic spacer. *Silvae Genetica*, 51(5-6): 273-277.
- SIBLEY C.G. et MONROE B.L.J. (1990). Distribution and taxonomy of birds of the world. New Haven, Yale University Press.
- SIMMONS M.P. et OCHOTERENA H. (2000). Gaps as characters in sequence - based phylogenetic analyses. *Systematic Biology*, 49(2): 369-381.
- SMITH A.B. et K.J. P. (2002). Dating the time of origin of major clades: molecular clocks and the fossil record. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, 30: 65-88.
- SOLTIS D.E. et SOLTIS P.S. (1998). Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. SOLTIS P.S., SOLTIS D.E. et DOYLE J.J. Molecular Systematics of Plants. New York, Chapman and Hall. 2 DNA Sequencing: 1-42.
- SORENSEN M.D. (1999). TreeRot 2. Boston. Boston University.
- SPRINGER M.S., WESTERMAN M., KAVANAGH J., BURK A., WOODBURNE M.O., KAO D.J. et KRAJEWSKI C. (1998). The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 265: 2381-2386.
- STEEL M.A., LOCKHART P.J. et PENNY D. (1993). Confidence in evolutionary trees from biological sequence data. *Nature*, 364: 440-442.
- STOREY M., MAHONEY J.J., SAUNDERS A.D., DUNCAN R.A., KELLEY S.P. et COFFIN M.F. (1995). Timing of hot-spot related volcanism and the breakup of Madagascar and India. *Science*, 267: 852-855.
- STRONG E.E. et LIPSCOMB D. (1999). Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15: 363-371.

- SUH Y., THIEN L.B., REEVE H.E. et ZIMMER E.A. (1993). Molecular evolution and phylogenetic implications of internal transcribed spacer sequences of ribosomal DNA in Winteraceae. *American Journal of Botany*, 80: 1042-1055.
- SUN Y., SKINNER D.Z., LIANG G.H. et HULBERT S.H. (1994). Phylogenetic analysis of *Sorghum* and related taxa using internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, 89: 26-32.
- SWOFFORD D.L. (1998). PAUP\*-Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) 4.0. Sunderland, MA. Sinauer Associates.
- SYMINGTON C.F. (1944). *Pseudosindora palustris*. *Proceedings of the Linnean Society*, 155: 285-288.
- SYTSMA K.J., LITT A., ZJHRA M.L., PIRES J.C., NEPOKROEFF M., CONTI E., WALKER J. et WILSON P.G. (2004). Clades, clocks, and continents: Historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4S): 85-105.
- TABERLET P., GIELLY L., PAUTOU G. et BOUVET J. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17: 1105-1109.
- TAKEDA S., MATSUMOTO N. et OKADA K. (2004). *RABBIT EARS*, encoding a *SUPERMAN*-like zinc finger protein, regulates petal development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 131: 425-434.
- TAUBERT P. (1894). Leguminosae. ENGLER A. et PRANTL K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Engelmann, W. 3: 70-384.
- TAUTZ D., TRICK M. et DOVER G.A. (1986). Cryptic simplicity in DNA is a major source of genetic variation. *Nature*, 322: 652-656.
- THEIS N. et LERDAU M. (2003). The evolution of function in plant secondary metabolites. *International Journal of Plant Sciences*, 164(3S): 93-102.
- THEIßEN G. et SAEDLER H. (2001). Floral quartets. *Nature*, 409: 469-471.
- THOMAS H. (1979). Le rôle de barrière écologique de la ceinture saharo-arabique au Miocène: arguments paléontologiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 4ème série*, 1C(2): 127-135.
- THOMPSON I.R., LADIGES P.Y. et ROSS J.H. (2001). Phylogenetic studies of the tribe Brongniartieae (Fabaceae) using nuclear DNA (ITS-1) and morphological data. *Systematic Botany*, 26(3): 557-570.
- THOMPSON J.D., GIBSON T.J., PLEWNIAC F., JEANMOUGIN F. et HIGGINS D.G. (1997). The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25: 4876-4882.
- THORNE J.L. et KISHINO H. (2002). Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology*, 51: 689-702.
- THORNE R.F. (1973). Floristic relationships between tropical Africa and tropical America. MEGGERS B.J., AYENSU E.S. et DUCKWORTH W.D. Tropical forest ecosystems in

- Africa and South America: a comparative review. Washington, D.C., Smithsonian Institution: 27-47.
- TIFFNEY B.H. (1985a). The Eocene North Atlantic land bridge: its importance in the tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66: 243-273.
- TIFFNEY B.H. (1985b). Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66: 73-94.
- TIFFNEY B.H. et MANCHESTER S.R. (2001). The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the northern hemisphere tertiary. *International Journal of Plant Sciences*, 162(6S): 3-17.
- TUCKER S.C. et DOUGLAS A.W. (1994). Ontogenetic evidence and phylogenetic relationships among basal taxa of legumes. FERGUSON I.K. et TUCKER S.C. *Advances in Legume Systematics: Part 6*. Kew, Royal Botanic Gardens: 11-32.
- TUCKER S.C. (1998). Floral ontogeny in legume genera *Petalostylis*, *Labichea* and *Dialium* (Caesalpinioideae: Cassieae) a series in floral reduction. *American Journal of Botany*, 85: 184-208.
- TUCKER S.C. (2000a). Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany*, 87(10): 1385-1407.
- TUCKER S.C. (2000b). Evolutionary loss of sepals and/or petals in Detarioid Legume taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany*, 87(5): 608-624.
- TUCKER S.C. (2000c). Floral development and homeosis in *Saraca* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Detarieae). *International Journal of Plant Sciences*, 161(4): 537-549.
- TUCKER S.C. (2000d). Organ loss in detarioid and other leguminous flowers, and the possibility of saltatory evolution. HERENDEEN P. et BRUNEAU A. *Advances in Legume Systematics: Part 9*. Kew, Royal Botanic Gardens: 107-120.
- TUCKER S.C. (2001a). Floral development in *Schotia* and *Cynometra* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Detarieae). *American Journal of Botany*, 88(7): 1164-1180.
- TUCKER S.C. (2001b). The ontogenetic basis for missing petal in *Crudia* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Detarieae). *International Journal of Plant Sciences*, 162(1): 83-89.
- TUCKER S.C. (2002a). Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). I. Radially symmetrical taxa lacking organ suppression. *American Journal of Botany*, 89(6): 875-887.
- TUCKER S.C. (2002b). Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). 2. Zygomorphic taxa with petal and stamen suppression. *American Journal of Botany*, 89(6): 888-907.
- TUCKER S.C. (2003). Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). III. Adaxially initiated whorls in *Julbernardia* and *Sindora*. *International Journal of Plant Sciences*, 164(2): 275-286.

- TURNER B.L. et FEARING O.S. (1959). Chromosome numbers in the Leguminosae II: African species, including phyletic interpretations. *American Journal of Botany*, 46: 49-57.
- VEEVERS J.J. (1991). Phanerozoic Australia in the changing configuration of Proto-Pangea through Gondwanaland and Pangea to the present dispersed continents. *Australian Systematic Botany*, 4: 1-11.
- VEEVERS J.J., POWELL C.M. et S.R. R. (1991). Review of sea floor spreading around Australia. I. Synthesis of the patterns of spread. *Australian Journal of Earth Sciences*, 38: 373-389.
- VENCES M., VIEITES D.R., GLAW F., BRINKMANN H., KOSUCH J., VEITH M. et MEYER A. (2003). Multiple overseas dispersal in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 270: 2435-2442.
- VENCES M. (2004). Origin of Madagascar's extant fauna: a perspective from amphibians, reptiles and other non-flying vertebrates. *Italian Journal of Zoology*, 2S: 217-228.
- VERDCOURT B. (1979). A Manual of New Guinea Legumes. *Botany Bulletin*, 11: 93-98.
- VOGEL S. (1968). Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. *Flora. Abteilung B*, 158: 562-602.
- VOGEL S. (1969a). Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. *Flora. Abteilung B*, 158: 185-222.
- VOGEL S. (1969b). Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. *Flora. Abteilung B*, 158: 289-323.
- WADDINGTON C.H. (1957). *The Strategy Of The Genes*. London, George Allen & Unwin.
- WAGSTAFF S.J. et WEGE J. (2002). Patterns of diversification in New Zealand Stylidiaceae. *American Journal of Botany*, 89(5): 865-874.
- WAHLBERG N. et NYLIN S. (2003). Morphology versus molecules: resolution of the positions of *Nymphalis*, *Polygonia*, and related genera (Lepidoptera: Nymphalidae). *Cladistics*, 19(3): 213-223.
- WALLEY A.M. et ROSS M.I. (1991). Preliminary reconstructions for the Cretaceous to Cenozoic of the New Zealand-New Caledonian region. Canberra, Bureau of Mineral Resources.
- WARREN B.H. (2003). Phylogeography and evolution of species-rich bird lineages of the western Indian Ocean islands. Thèse de doctorat. Norwich. University of East Anglia. 256 pp.
- WARREN B.H., BERMINGHAM E., BOWIE R.C.K., PRYS-JONES R.P. et THÉBAUD C. (2003). Molecular phylogeography reveals island colonization history and diversification of western Indian Ocean sunbirds (*Nectarinia*: Nectariniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 67-85.
- WATSON L. (1981). An automated system of generic descriptions for Caesalpinioideae, and its application to classification and key-making. POLHILL R.M. et RAVEN P.H. *Advances in Legume Systematics: Part 1*. Kew, Royal Botanic Gardens: 65-80.

- WATSON L. et DALLWITZ M.J. (1993 onwards). The genera of Leguminosae-Caesalpinioideae and Swartzieae: description, identification, and information retrieval.
- WEGENER A. (1915). Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Braunschweig, Vieweg.
- WEN J. (1999). Evolution of Eastern Asian and Eastern North American disjunct distributions in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 421-455.
- WENDEL J.F., SCHNABEL A. et SEELANAN T. (1995). Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 92: 280-284.
- WENDEL J.F. et DOYLE J.J. (1998). Phylogenetic incongruence: window into genome history and molecular evolution. SOLTIS D.E., SOLTIS P.S. et DOYLE J.J. *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*, Kluwer academic publishers: 265-296.
- WENDEL J.F. (2000). Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology*, 42: 225-249.
- WHITE T.J., BRUNS T., LEE S. et TAYLOR J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. INNIS M., GELFAUD D., SNINSKY J. et WHITE T. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. New York, Academic Press: 315-322.
- WHITTEN W.M., WILLIAMS N.H. et CHASE M.W. (2000). Subtribal and generic relationships of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: combined molecular evidence. *American Journal of Botany*, 87(12): 1842-1856.
- WIKSTRÖM N., SAVOLAINEN V. et CHASE M.W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 268: 2211-2220.
- WOJCIECHOWSKI M.F., LAVIN M. et SANDERSON M.J. (2004). A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany*, 91(11): 1846-1862.
- WOLFE J.A. (1975). Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 264-279.
- WOLFE J.A. (1987). Late Cretaceous-Cenozoic history of deciduousness and the terminal Cretaceous event. *Paleobiology*, 16: 215-226.
- WOODBURNE M.O. et CASE J.A. (1996). Dispersal, vicariance, and the late Cretaceous to early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution*, 3: 121-161.
- XIANG Q.-Y., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., MANCHESTER S.R. et CRAWFORD D.J. (2000). Timing the Eastern Asian-Eastern North American floristic disjunction: molecular clock corroborates paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(3): 462-472.
- YANG Z. et YODER A.D. (2003). Comparison of likelihood and bayesian methods for estimating divergence times using multiple gene loci and calibration points, with application to a radiation of cute-looking mouse lemur species. *Systematic Biology*, 52: 705-716.

- YODER A.D., BURNS M.M., ZEHR S., DELEFOSSE T., VERON G., GOODMAN S.M. et FLYNN J.J. (2003). Single origin of malagasy carnivora from an african ancestor. *Nature*, 421: 734-737.
- ZANDEE M. et ROOS M.C. (1987). Component compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.
- ZIMMER E.A., ROALSON E.H., SKOG L.E., BOGGAN J.K. et IDNURM A. (2002). Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA *trnL-F* and *trnE-T* spacer region sequences. *American Journal of Botany*, 89(2): 296-311.
- ZOMLEFER W.B., WILLIAMS N.H., WHITTEN W.M. et JUDD W.S. (2001). Generic circumscription and relationships in the tribe Melanthieae (Liliales, Melanthiaceae), with emphasis on *Zigadenus*: Evidence from ITS and L-*trn-F* sequence data. *American Journal of Botany*, 88(9): 1657-1669.
- ZUCKER M. (2003). Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nucleic Acids Research*, 31(13): 3406-3415.

## **ANNEXES**

### **Broyage mécanique**

- Dissoudre au bain Marie à 60°C 0,1 g de PVP dans 10 ml de CTAB.
- Sous la hotte, ajouter 20 µl de β-Mercaptoéthanol au CTAB juste avant de l'utiliser.
- Broyer 0,3 g de matériel sec dans un mortier avec 10 ml d'azote liquide.
- Mettre environ 8 ml du mélange CTAB-mercaptoéthanol dans le mortier, verser dans un tube Corning et rincer le mortier avec les 2 ml restant.
- Boucher les tubes et incuber au bain Marie à 60°C pendant au moins 35 min.

### **Stratification de l'extrait et précipitation de l'ADN**

- Sous la hotte, ajouter 10 ml de Chloroforme : Isoamyle (24:1).
- Sous la hotte, mélanger et dégazer plusieurs fois.
- Centrifuger 10 min à 3190 RPM.
- Transférer le surnageant dans un tube COREX de 30 ml en verre.
- Précipiter l'ADN avec de l'isopropanol glacé (15 ml).
- Placer pour une nuit au congélateur -20°C (minimum 1h30).

### **Dégradation des ARN**

- Centrifuger 15 min à 10 859 RPM.
- Sous la hotte, jeter la phase liquide en faisant attention que le culot ne se détache pas (Si le culot se détache mettre 5 ml d'éthanol 70% et centrifuger 10 min à 10 859 RPM).
- Rincer immédiatement 2 fois de suite le culot avec 5 ml d'éthanol 70% pour éliminer les sels.
- Laisser sécher le culot sous la hotte 1h et plus, jusqu'à ce que l'alcool se soit complètement évaporé.
- Solubiliser le culot dans 1 ml de tampon TE.
- Ajouter 10 µl de Rnase.
- Incuber 30 à 60 min au bain Marie à 37°C.

### **Précipitation et concentration de l'ADN**

- Ajouter 333 µl d'acétate d'ammonium et mélanger légèrement.
- Ajouter 2,5 ml d'éthanol 100% et mélanger.
- Laisser 30 min au congélateur à -20°C (si nécessaire le laisser toute la nuit).
- Centrifuger 10 min à 10 859 RPM.
- Sous la hotte, jeter la phase liquide en faisant attention que le culot ne se détache pas (Si le culot se détache mettre 5 ml d'Ethanol 70% et centrifuger 10 min à 10 859 RPM).
- Rincer immédiatement 2 fois de suite le culot avec 5ml d'éthanol 70% pour éliminer les sels.
- Laisser sécher le culot 1h sous la hotte et plus jusqu'à ce que l'alcool se soit complètement évaporé.
- Solubiliser le culot dans 500 µl de tampon TE et transférer le liquide dans un tube Eppendorf.
- Rincer deux fois le tube avec 250µl de tampon TE et les transférer dans l'Eppendorf (*facultatif*). En fonction de la quantité d'ADN, il peut être nécessaire d'utiliser moins de tampon TE (entre 200 et 1000 µl).

**Annexe 1 : Protocole d'extraction d'ADN modifié d'après Doyle et Doyle (1987).**

### Codage des indels<sup>1</sup>

Simmons et Ochoterena (2000) ont décrit deux façons de coder les indels. Le premier est le codage simple qui code chaque indel comme un caractère binaire (un indel ayant des termes<sup>2</sup> déterminés est présent ou absent). Ce codage correspond à celui décrit par Barriol (1994). Il est utilisé par les logiciels de codage automatique des indels (Barcode, Gapcoder...). Le deuxième est le codage complexe, où les indels sont codés par des caractères à états multiples. Simmons et Ochoterena (2000) donnent six règles pour réaliser ce codage :

Caractéristiques des indels	Règle de codage
Indels se chevauchant partiellement mais ne partageant aucun terme	1- Coder comme des caractères séparés
Indels se chevauchant et partageant un terme (3' ou 5')	2- Coder comme un seul caractère à états multiples non ordonnés (mais voir 3)
Un indel partage un terme 5' avec un autre indel et un terme 3' avec un troisième	3- Coder les trois indels comme un seul caractère à états multiples et utiliser une matrice de changements d'états symétrique (un pas pour passer d'un indel à un autre partageant un terme et deux pas pour passer d'un indel à un autre ne partageant aucun terme et un pas pour tous les autres changements)
Des indels ont des termes 5' et 3' différents mais un des indels est entièrement un sous ensemble d'un autre	4- Coder les indels comme un seul caractère à états multiples et utiliser une matrice de changements d'états asymétriques (deux pas pour passer d'un indel long à un indel court mais un pas pour le passage inverse)
Des indels ont des termes 5' et 3' différents et plusieurs indels dans différentes séquences sont entièrement un sous ensemble d'un autre	5- Coder les indels comme un seul caractère à états multiples et utiliser une matrice de changements d'états asymétrique (comme en 4, deux pas pour passer d'un indel sous ensemble à un autre indel sous ensemble)
Des indels ont des termes 5' et 3' différents et plusieurs indels dans une même séquence sont entièrement un sous ensemble d'un autre	6- Coder les indels comme un seul caractère à états multiples et utiliser une matrice de changements d'états asymétrique (comme en 4 et 5). Chaque indel sous ensemble est codé comme un état de caractère séparé dans la matrice de changements d'états et le nombre de pas entre un état de caractère et tous les autres états est déterminé et codé.

Nous verrons ici les implications biologiques et phylogénétiques des règles 2 et 4.

<sup>1</sup> Le mot indel est la contraction de insertion/délétion et est préféré au mot gap qui est plus restrictif au niveau du sens et qui est de plus un mot anglais.

<sup>2</sup> Le mot terme est utilisé dans le sens de limite mais qui semblait plus approprié que ce dernier.

**Annexe 2 :** Justification de l'utilisation du codage simple des indels au détriment du codage complexe.

Cas 1 (un terme en commun, application de la règle 2) :

Espèce A: ATAGTCGTAGCAGTACGGT

Espèce B: ATAGTCGTAG-----CGGT

Espèce C: ATAGT-----CGGT

Codage simple (2 caractères)

	a	b
A	0	0
B	0	1
C	1	?

Codage complexe

	c
A	0
B	1
C	2

Cas 2 (aucun des deux termes en commun, application de la règle 4) :

Espèce A: ATAGTCGTAGCAGTACGGT

Espèce B: ATAGTCGTA----TACGGT

Espèce C: ATAGT-----CGGT

Les codages sont identiques aux précédents

Codage simple (2 caractères)

	a	b
A	0	0
B	0	1
C	1	?

Codage complexe

	c
A	0
B	1
C	2

Matrice de changements d'états pour le codage complexe

Colonne vers ligne	0	1	2
0	-	1	1
1	1	-	1
2	1	2	-

Justification biologique (Simmons et Ochoterena, 2000) :

ATAGTCGTAGCAGTACGGT  $\longleftrightarrow$  ATAGTCGTA----TACGGT

ATAGTCGTAGCAGTACGGT  $\longleftrightarrow$  ATAGT-----CGGT

Ces relations correspondent toutes deux à une insertion dans un sens et une délétion dans l'autre.

ATAGTCGTA----TACGGT  $\longrightarrow$  ATAGT-----CGGT  
(une délétion)

ATAGT-----CGGT  $\longrightarrow$  ATAGTCGTA----TACGGT  
(deux insertions)

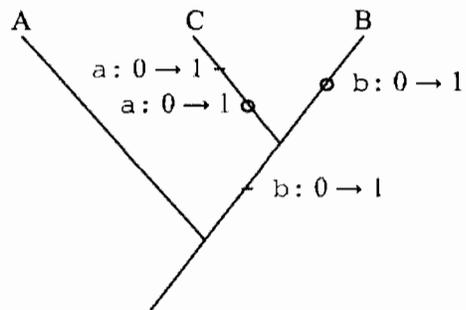
Annexe 2 : Suite.

Cas 1, codage simple :

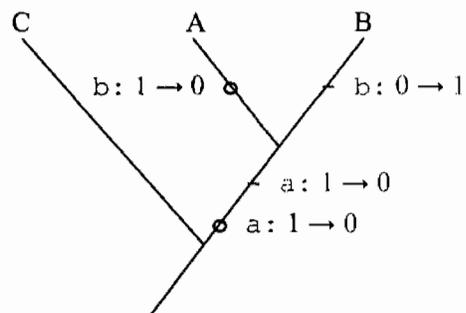
Optimisation 1 : -

Optimisation 2 : ○

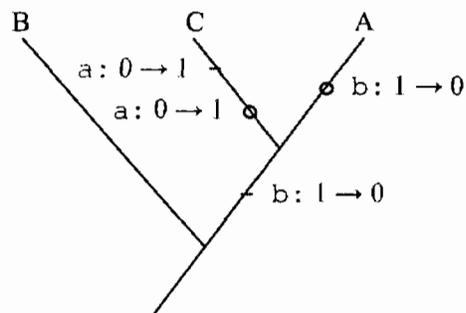
Hypothèse x



Hypothèse y



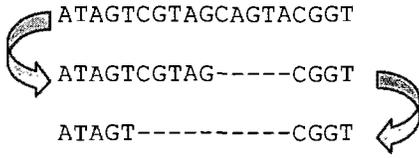
Hypothèse z



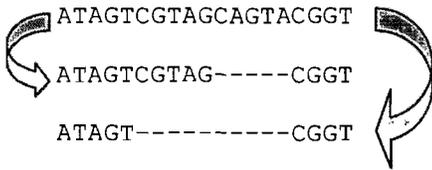
Annexe 2 : Suite.

**Implications biologiques du codage simple dans le cas 1**

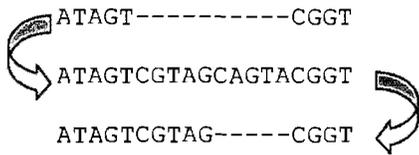
Hypothèse x ; Optimisation 1



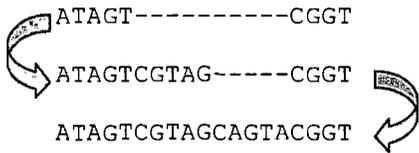
Hypothèse x ; Optimisation 2



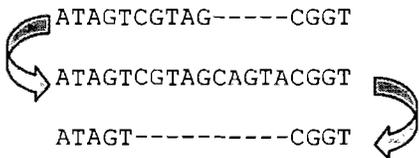
Hypothèse y ; Optimisation 1



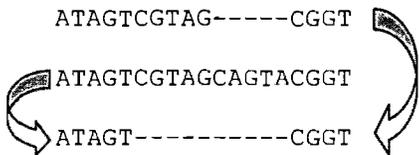
Hypothèse y ; Optimisation 2



Hypothèse z ; Optimisation 1



Hypothèse z ; Optimisation 2



**Annexe 2 : Suite.**

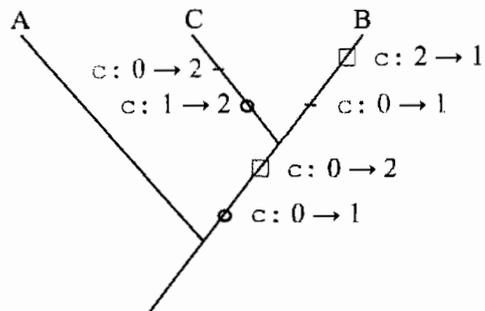
Cas 1, codage complexe :

Optimisation 1 : -

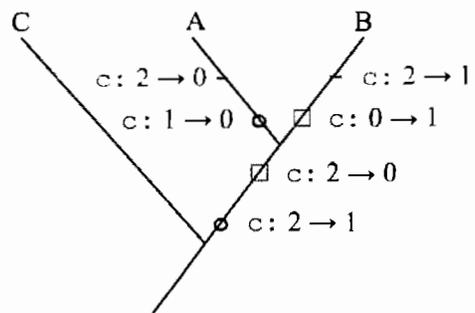
Optimisation 2 : ○

Optimisation 3 : □

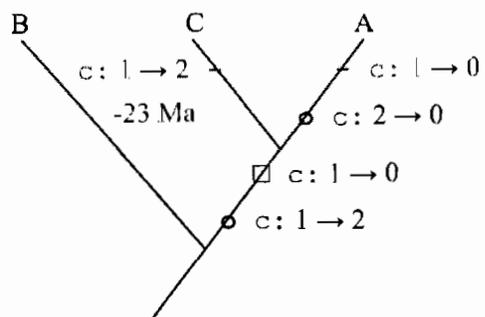
Hypothèse x



Hypothèse y



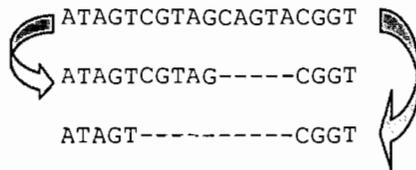
Hypothèse z



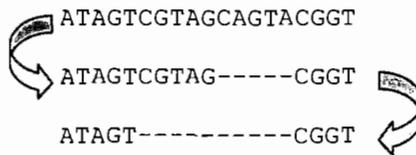
Annexe 2 : Suite.

**Implications biologiques du codage complexe dans le cas 1**

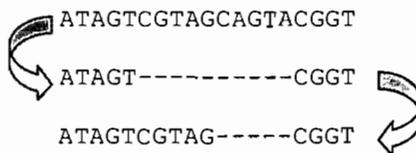
Hypothèse x ; Optimisation 1



Hypothèse x ; Optimisation 2

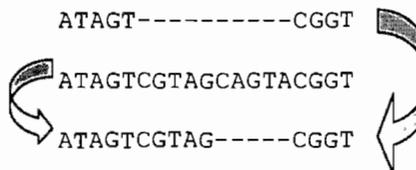


Hypothèse x ; Optimisation 3



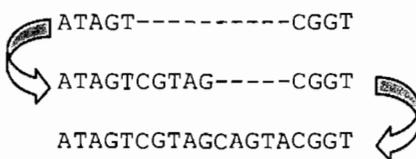
Cette solution est improbable biologiquement car elle implique le gain d'une insertion qui est exactement un morceau de celle qui a été perdue (CGTAG).

Hypothèse y ; Optimisation 1



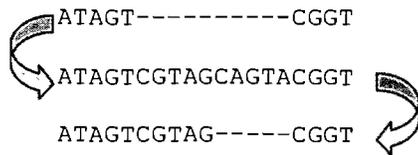
Cette solution est improbable biologiquement car elle implique des gains indépendants d'un même morceau d'insertion (CGTAG).

Hypothèse y ; Optimisation 2

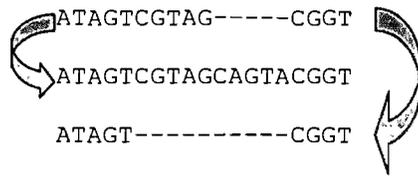


**Annexe 2 : Suite.**

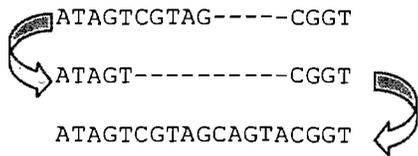
Hypothèse y ; Optimisation 3



Hypothèse z ; Optimisation 1

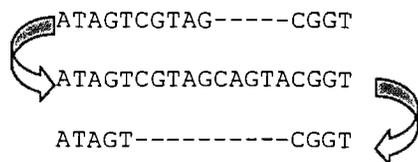


Hypothèse z ; Optimisation 2



Cette solution est improbable biologiquement car elle implique le gain d'une insertion qui comprend exactement un morceau de celle qui a été perdue (CGTAG).

Hypothèse z ; Optimisation 3



Cas 2, codage simple :

Dans ce cas comme dans le cas 1 les hypothèses, optimisations et implications biologiques sont les mêmes. Cela provient du fait que ce codage n'implique pas d'hypothèse d'homologie même si deux indels possèdent un des deux termes en commun.

Annexe 2 : Suite.

Cas 2, codage complexe :

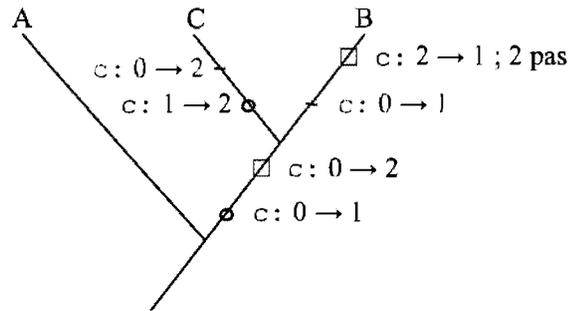
Ici même des scénarii moins parcimonieux sont détaillés pour la comparaison.

Optimisation 1 : -

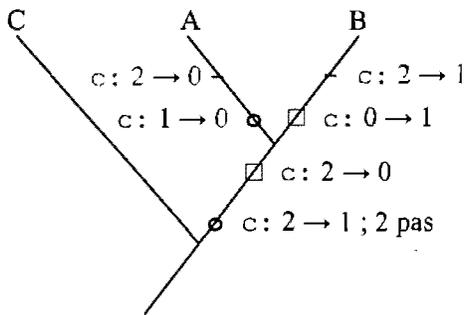
Optimisation 2 : ○

Optimisation 3 : □

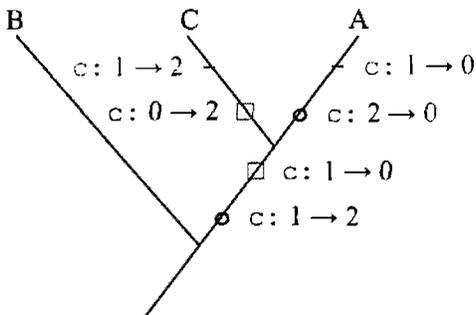
Hypothèse x



Hypothèse y



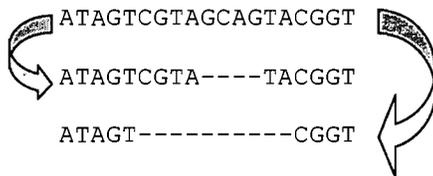
Hypothèse z



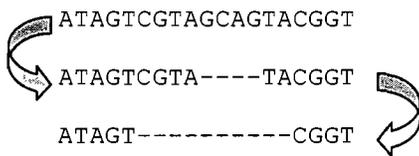
Annexe 2 : Suite.

Implications biologiques du codage complexe dans le cas 1

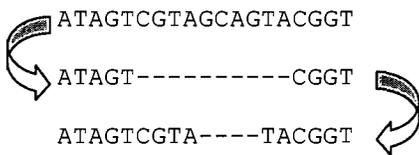
Hypothèse x ; Optimisation 1



Hypothèse x ; Optimisation 2

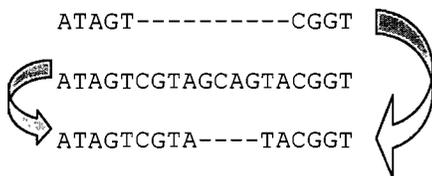


Hypothèse x ; Optimisation 3



Cette solution est improbable biologiquement car elle implique le gain d'une insertion qui est exactement un morceau de celle qui a été perdue (CGTAG). De fait elle est rejetée en raison de l'utilisation de la matrice de changements d'états qui impose un poids de 2 pour le deuxième évènement de cette série de transformation et la rend moins parcimonieuse que les deux autres solutions.

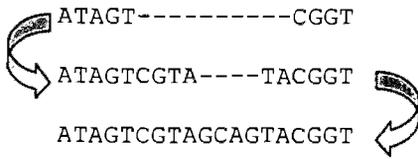
Hypothèse y ; Optimisation 1



Cette solution est improbable biologiquement car elle implique des gains indépendants d'un même morceau d'insertion (CGTAG). Pourtant cette solution n'est pas plus coûteuse dans la matrice de changements d'états.

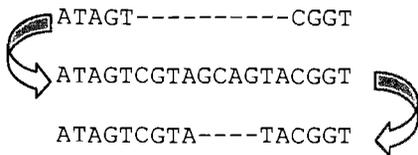
Annexe 2 : Suite.

Hypothèse y ; Optimisation 2

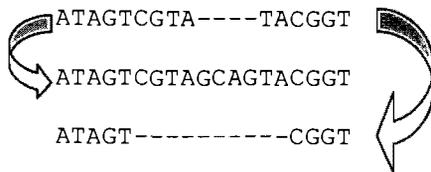


Cette solution est rejetée en raison de l'utilisation de la matrice de changements d'états qui impose un poids de 2 pour le premier évènement de cette série de transformation et la rend moins parcimonieuse que les deux autres solutions. Pourtant il ne semble pas exister de contrainte biologique rendant cette solution moins probable.

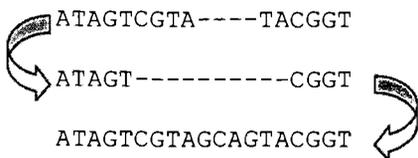
Hypothèse y ; Optimisation 3



Hypothèse z ; Optimisation 1

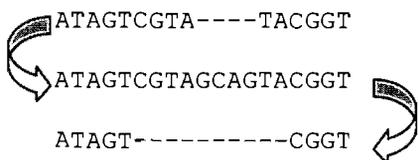


Hypothèse z ; Optimisation 2



Cette solution est improbable biologiquement car elle implique le gain d'une insertion qui comprend exactement un morceau de celle qui a été perdue (CGTAG). Pourtant cette solution n'est pas plus coûteuse dans la matrice de changements d'états.

Hypothèse z ; Optimisation 3



Annexe 2 : Suite.

### **Conclusion**

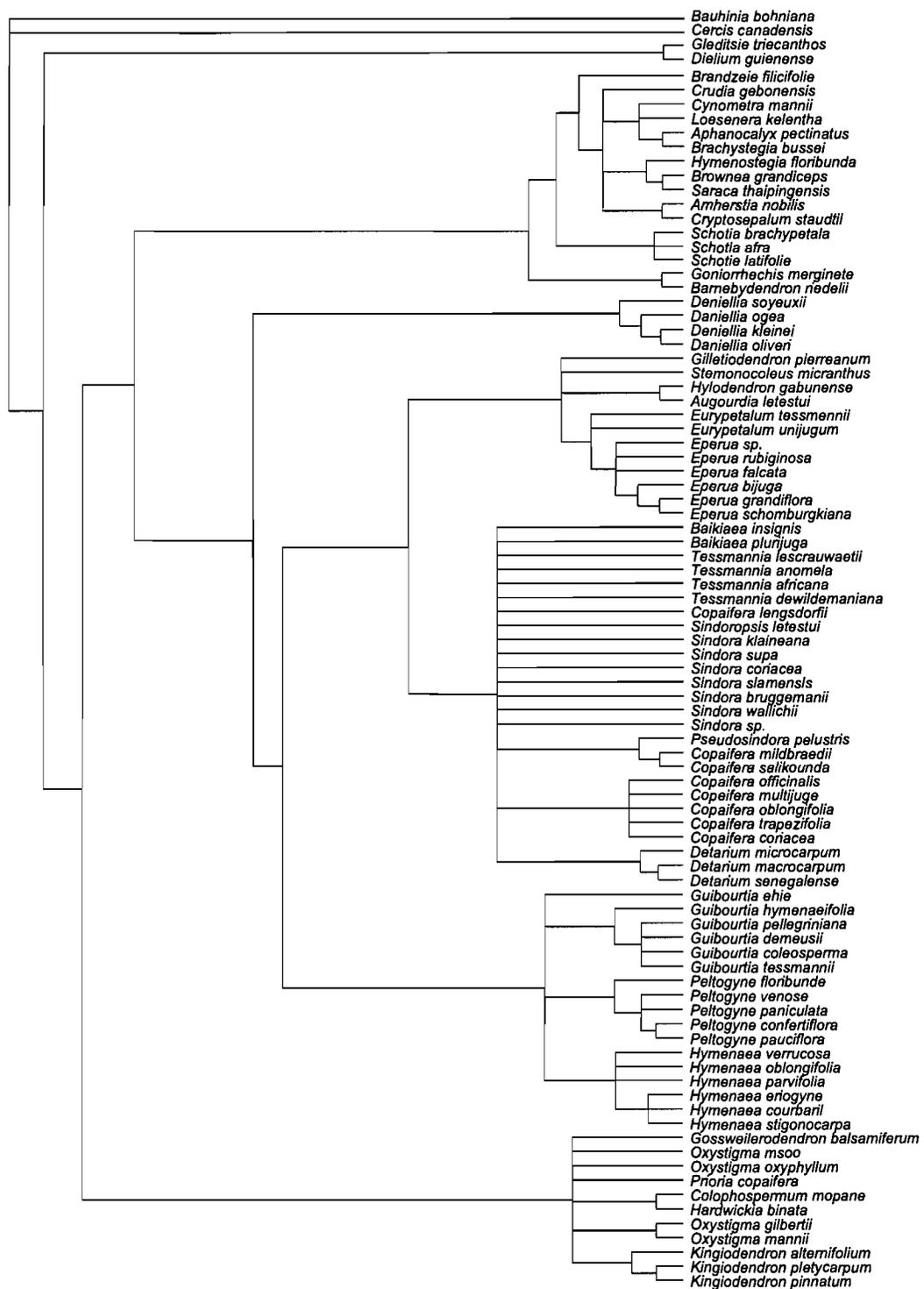
Le codage simple ne considère comme homologue que des indels dont les deux termes sont identiques. S'ils ont un terme en commun ou s'ils sont chevauchant sans terme commun, ils sont codés comme des caractères indépendants. Et de fait, on ne peut en général pas savoir si ce genre d'indels est le résultat d'événements indépendants ou successifs.

Le codage complexe présente un certain nombre d'inconvénients. Dans le cas d'indels ayant un terme en commun il existe des cas d'erreur de type II. Dans le cas d'indels chevauchant sans terme commun il existe des cas d'erreur de type II aussi bien que des cas d'erreur de type I.

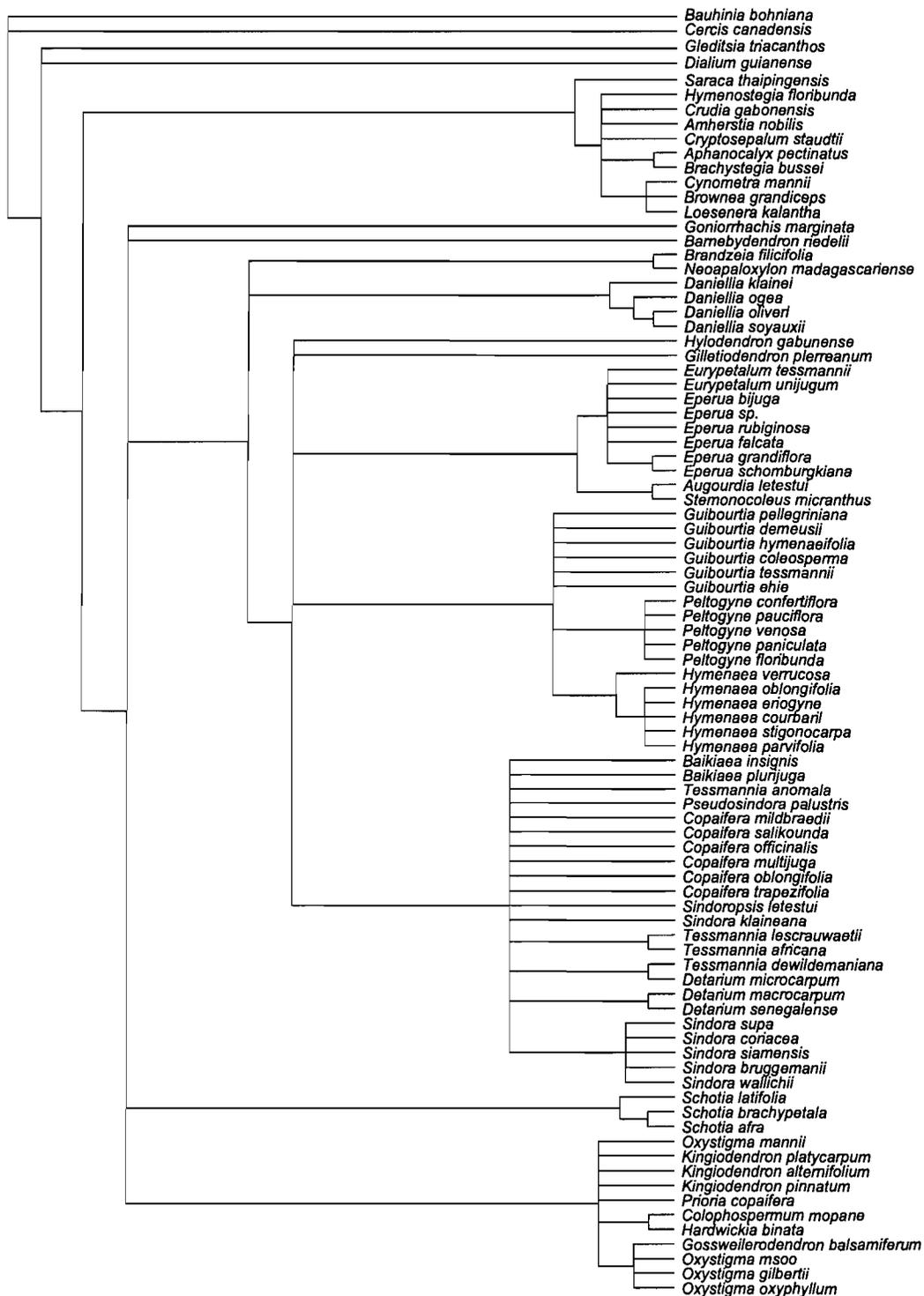
Le raisonnement utilisé est basé sur l'hypothèse biologique qu'une insertion de séquence déterminée à une place déterminée est un événement qui est peu susceptible d'arriver de façon indépendante dans deux lignées et aussi peu susceptible d'apparaître *de novo* après une perte. Pour l'instant aussi longtemps que ces hypothèses biologiques ne seront pas infirmées, il semble plus prudent de ne pas utiliser le codage complexe tel que présenté par Simmons et Ochoterena (2000).

Il me semble que dans le cas d'indels n'ayant aucun terme en commun aucune hypothèse d'homologie ne devrait être faite. D'autre part, dans le cas d'indels ayant un terme en commun on pourrait peut-être définir une autre méthode de codage complexe. Pour cela il faudrait au cas par cas déterminer l'état ancestral, identifier les transformations improbables et leur attribuer un poids plus important dans une matrice de changements d'états.

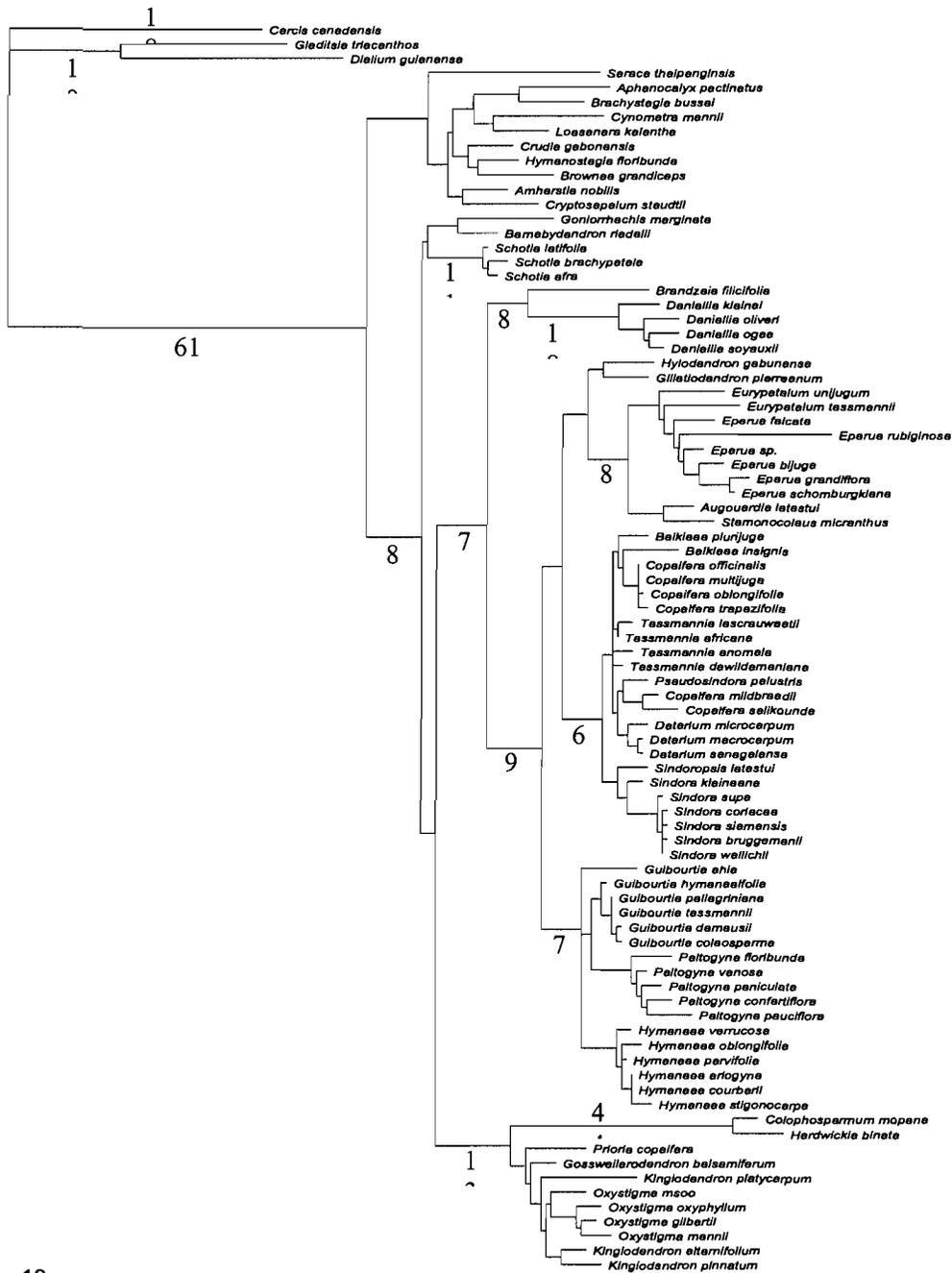
**Annexe 2** : Suite et fin.



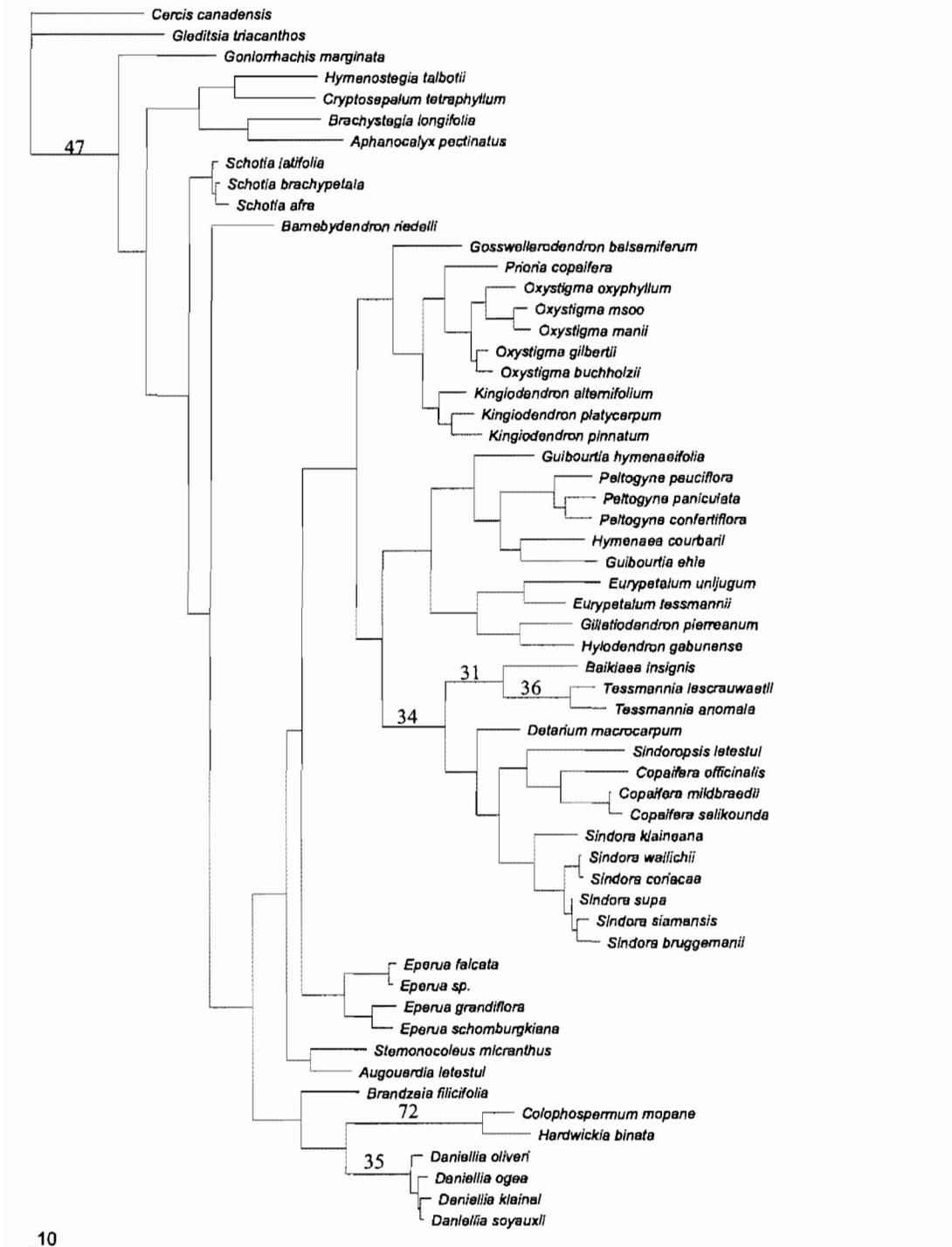
**Annexe 3** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données de l'intron du *trnL* (L=636 ; CI'=0,571 ; RI=0,832).



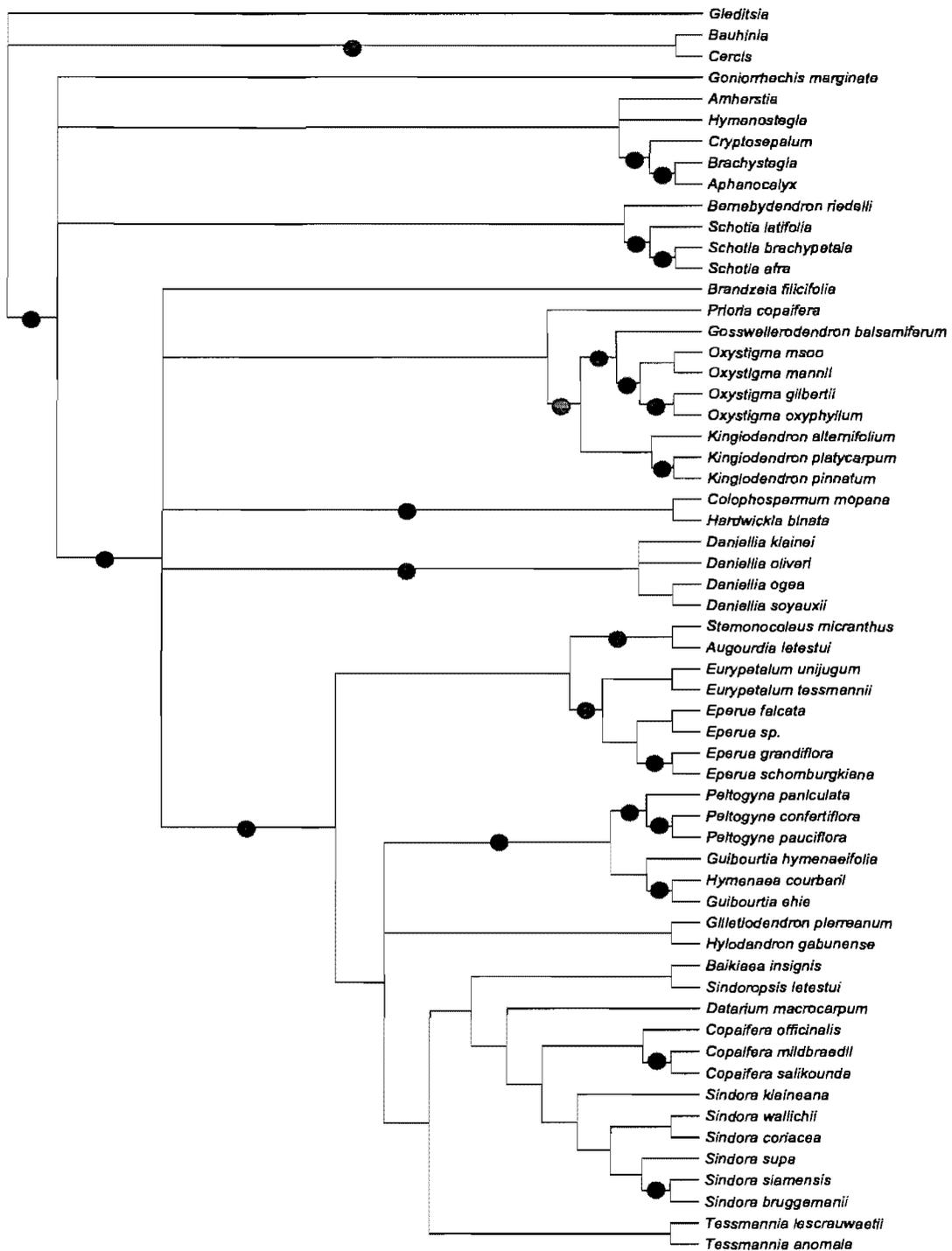
**Annexe 4** : Consensus strict de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* (L=569 ; CI'=0,546 ; RI=0,821).



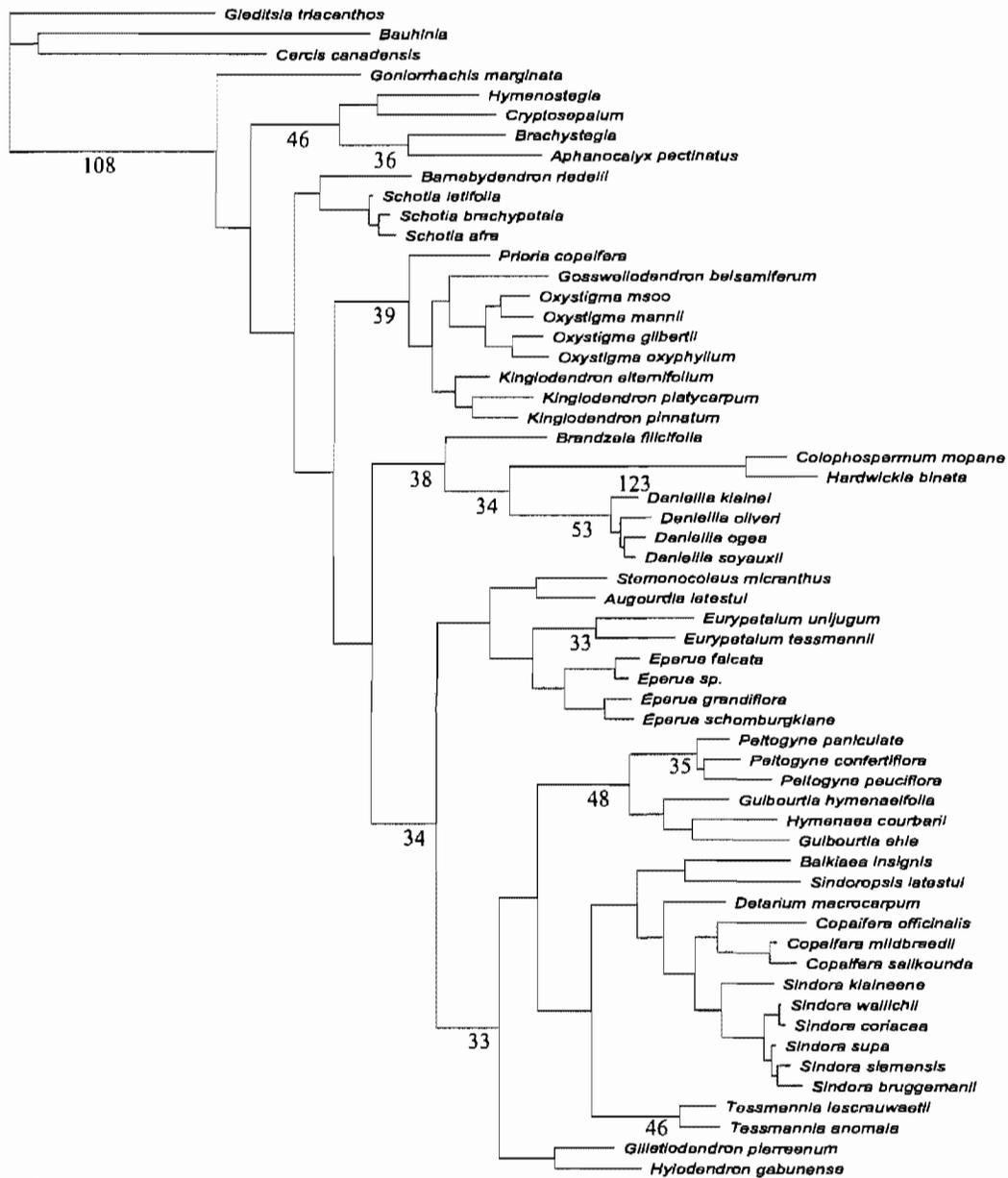
**Annexe 5 :** Un des 20 000 arbres les plus parcimonieux obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF* ( $L=1098$  ;  $CI'=0,533$  ;  $RI=0,808$ ). La longueur des branches est proportionnelle au nombre de changements sur la branche (quelquefois le nombre de changements est indiqué au-dessus ou au-dessous de la branche).



**Annexe 6 :** Un des deux arbres également parcimonieux par analyse des ITS (L=2285 ; CI'=0,346 ; RI=0,578). Les valeurs indiquées au-dessus des branches correspondent au nombre de changements sur la branche concernée.

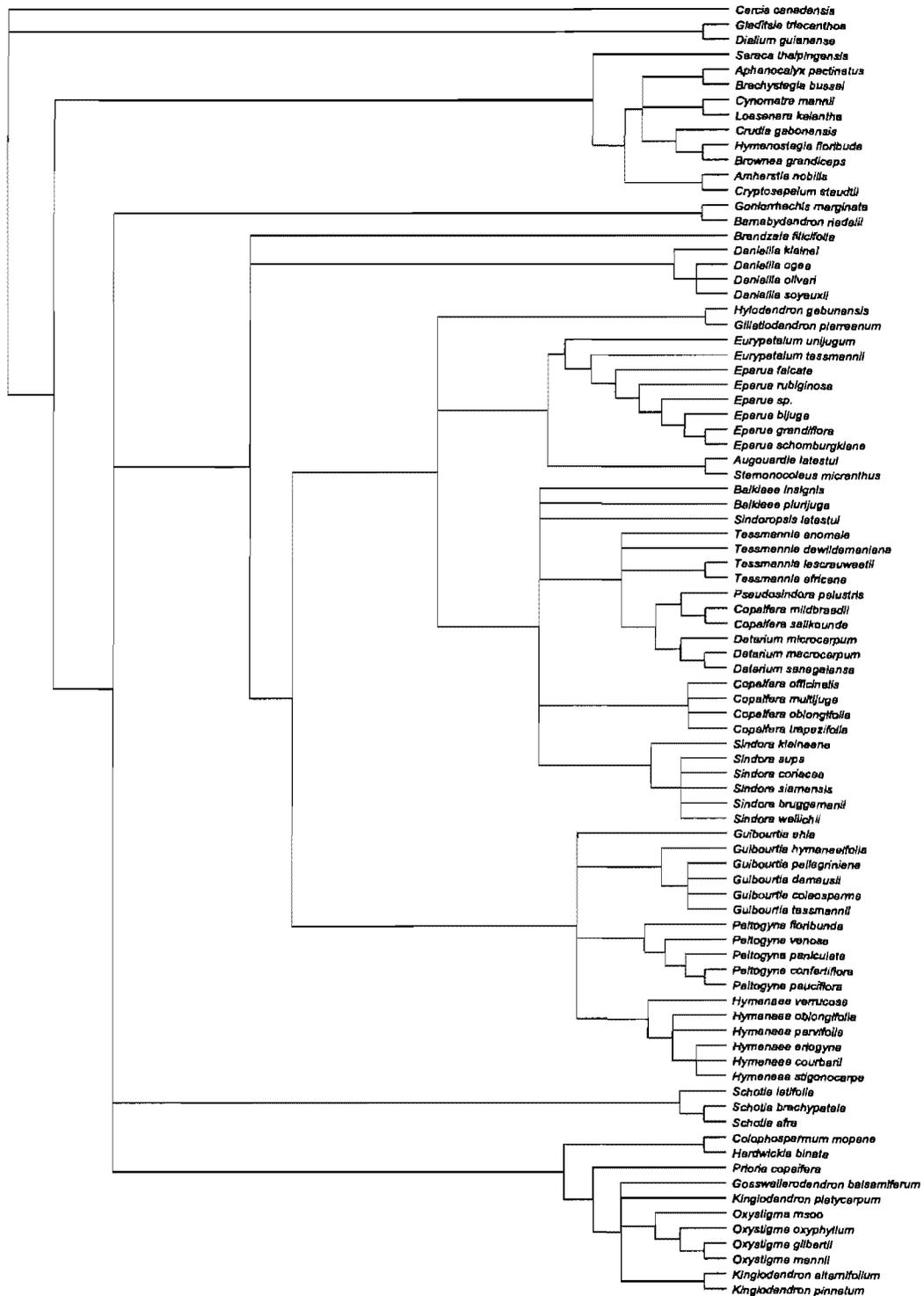


**Annexe 7 :** Consensus strict de six arbres issus de l'analyse combinée des données chloroplastiques et nucléaires (L=3244, CI'=0,392, RI=0,630). Les pastilles grises indiquent les nœuds soutenus par les données chloroplastiques et nucléaires tels que désignés par TreeRot.

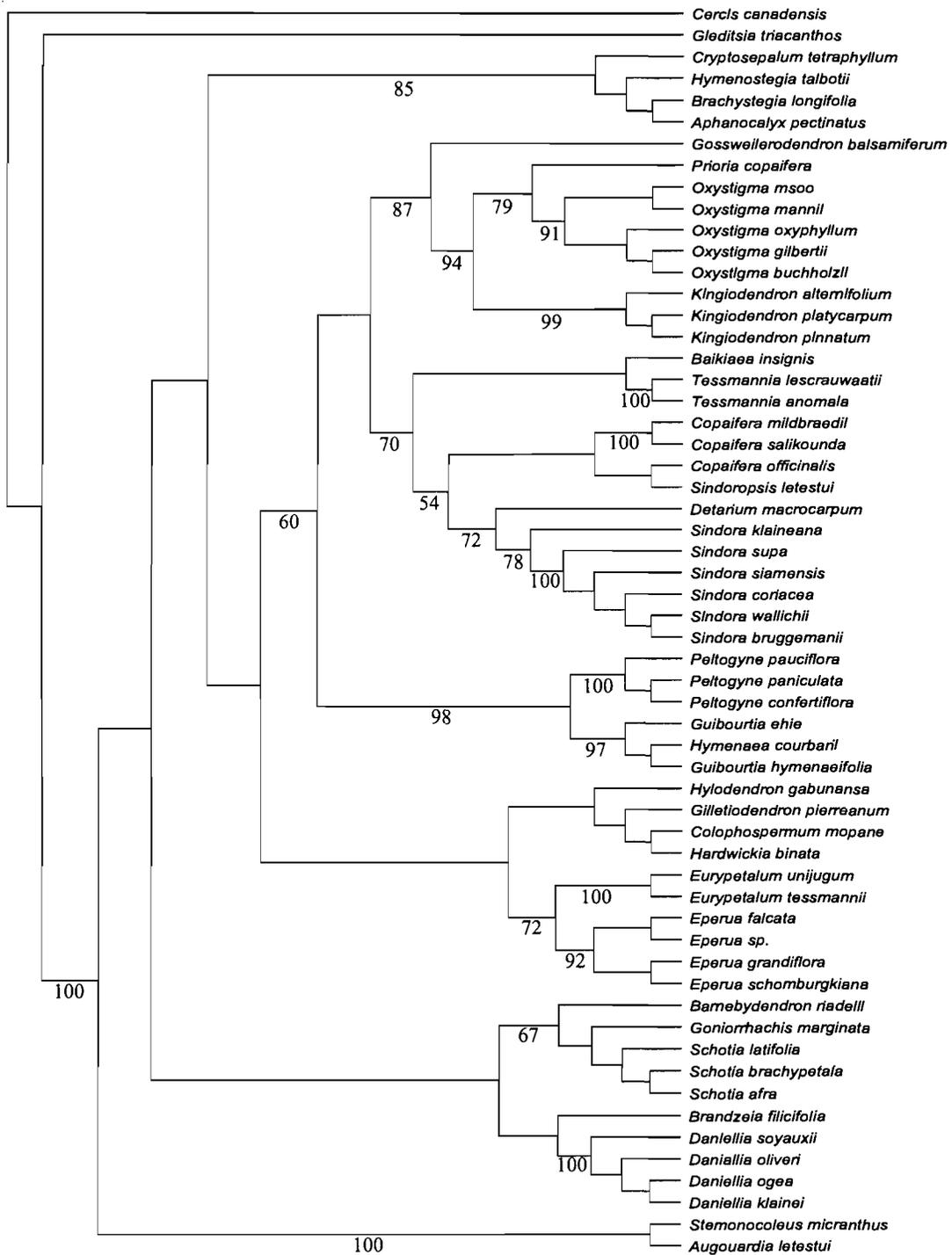


\_10

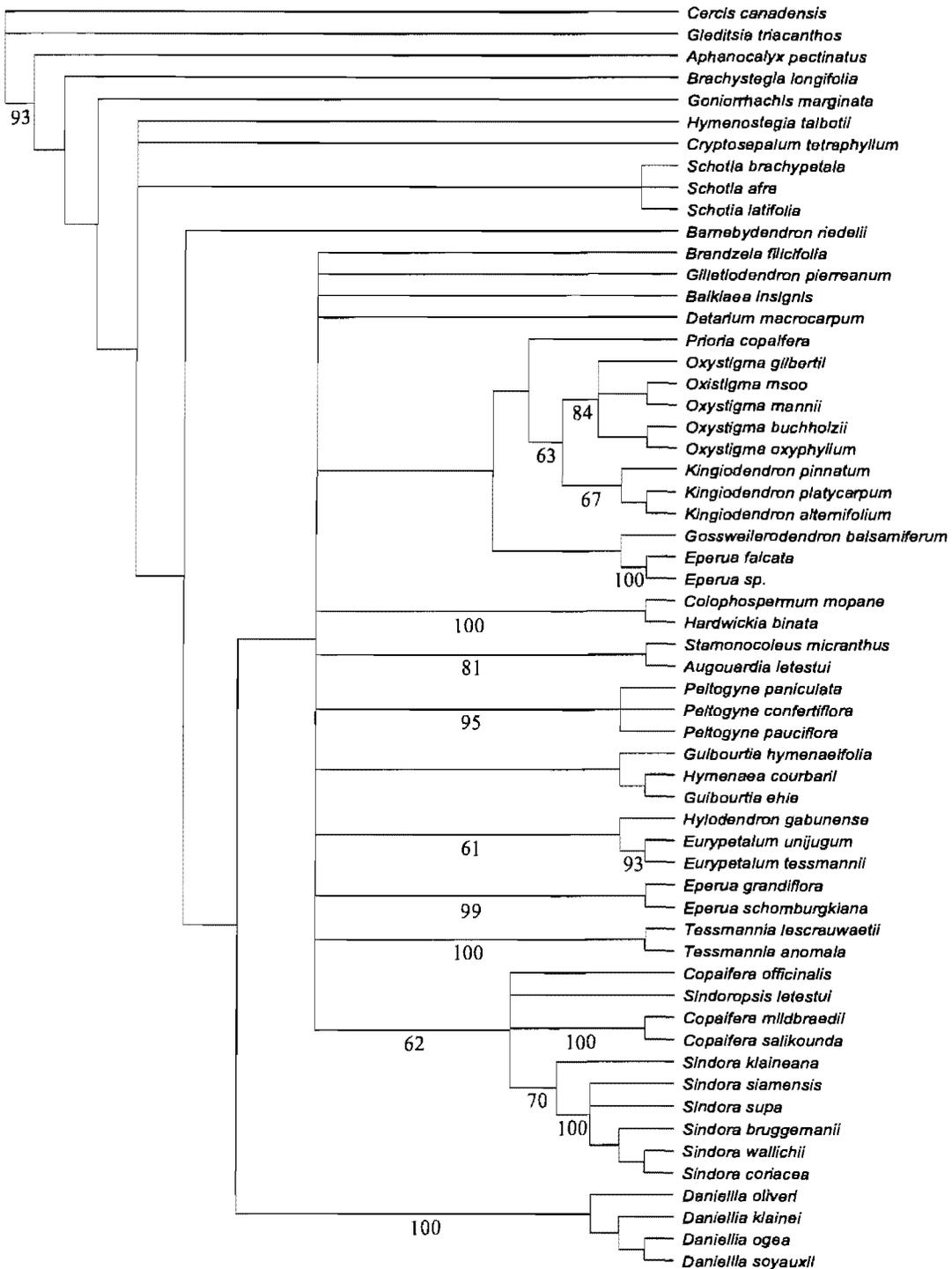
**Annexe 8 :** Un des six arbres les plus parcimonieux obtenus par analyse des données moléculaires combinées. La longueur des branches est proportionnelle au nombre de changements sur la branche (quelquefois le nombre de changements est indiqué au dessus ou au dessous de la branche).



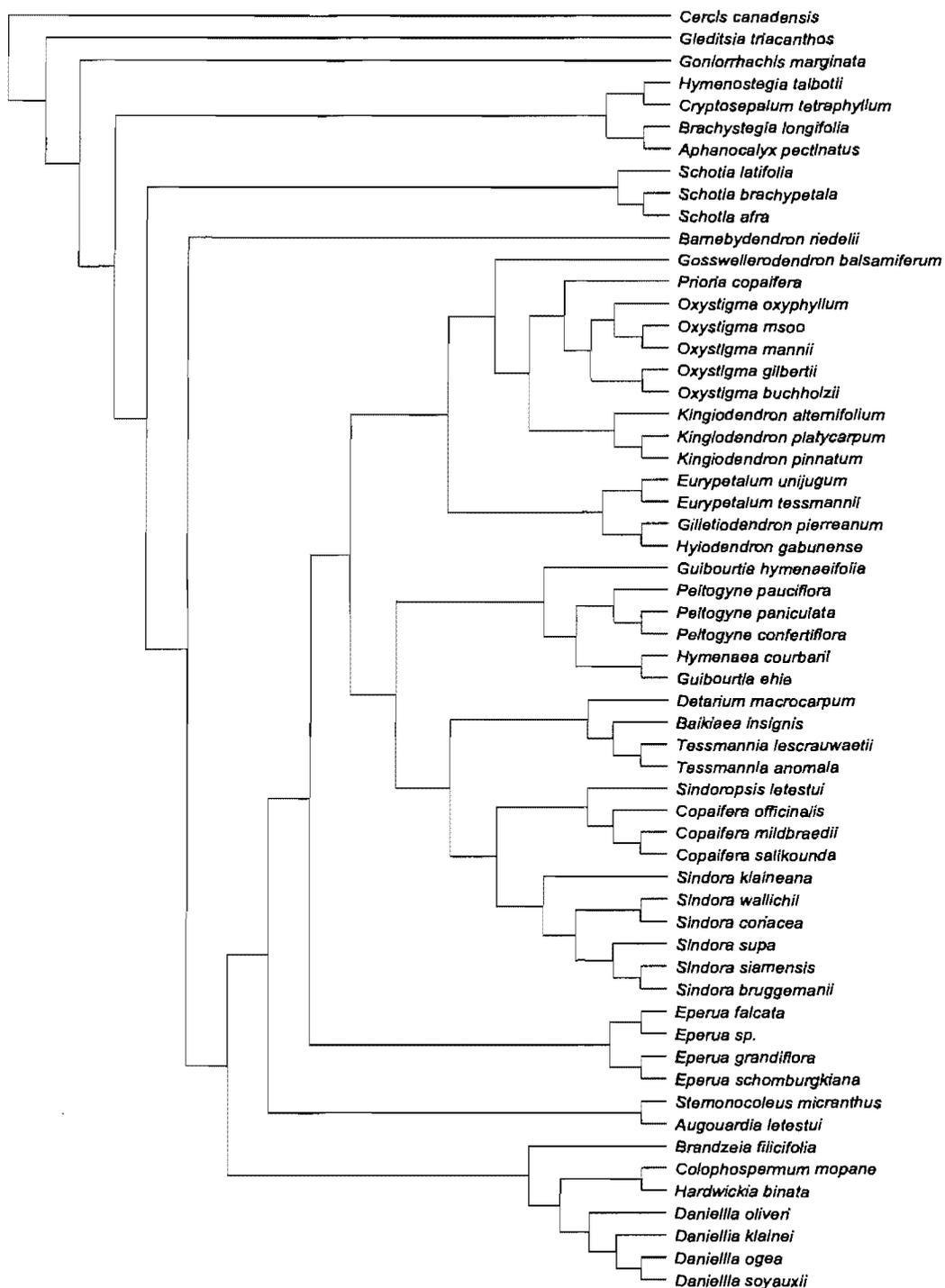
**Annexe 9 :** Consensus de Adams de 20 000 arbres obtenus par analyse cladistique des données combinées de l'intron du *trnL* et de l'espaceur entre le *trnL* et le *trnF*.



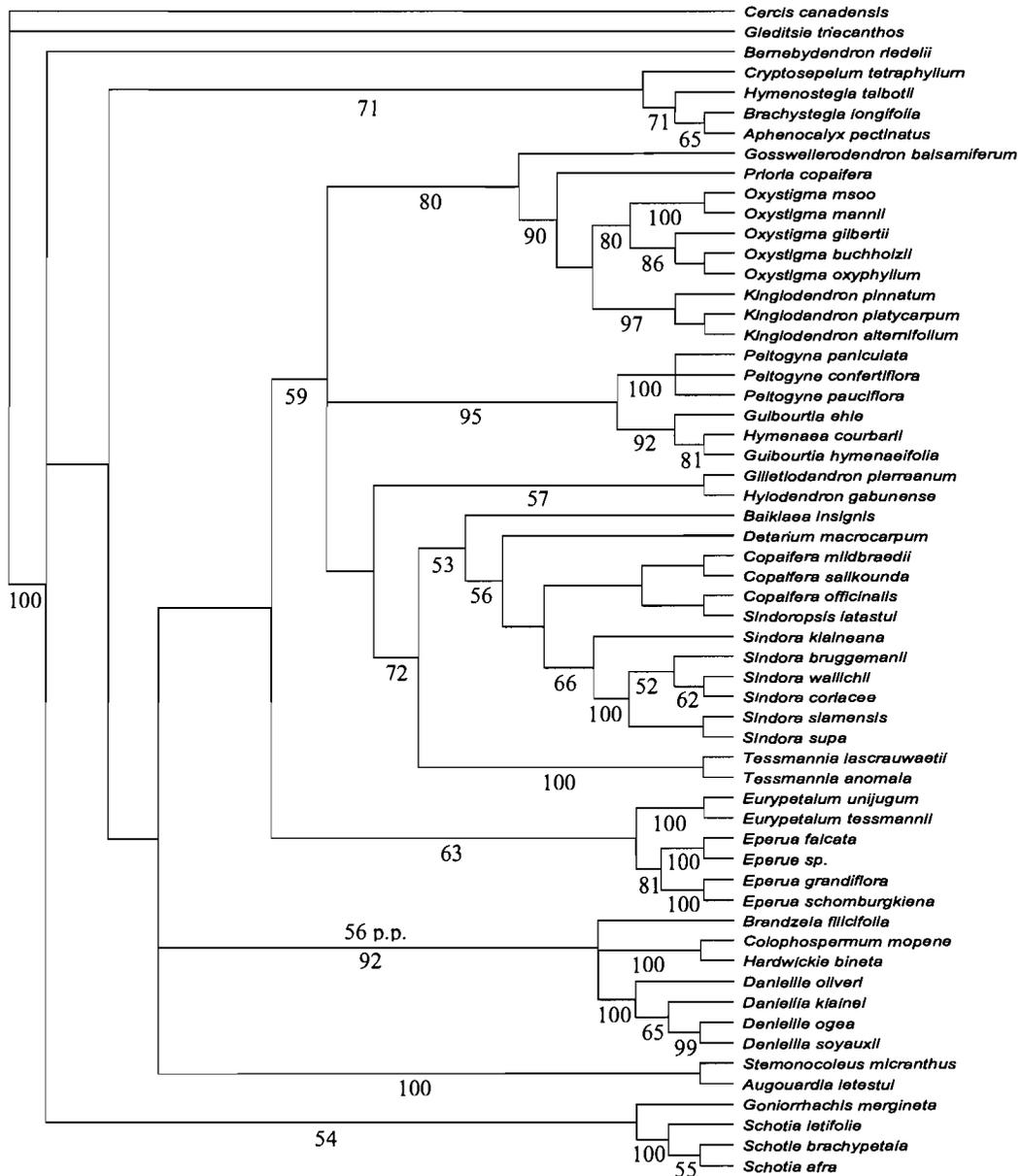
**Annexe 10** : Arbre obtenu par analyse de distances corrigées par LogDet des données ITS. Les indices de soutien de Jackknife sont indiqués au-dessous des branches.



**Annexe 11** : Consensus strict de 120 arbres obtenus par analyse cladistique des séquences des ITS en codage RY (L=925 ; CI'=0,31 ; RI=0,559). Les indices de soutien de Jackknife sont indiqués au-dessous des branches.



**Annexe 12 :** Arbre le plus parcimonieux obtenu par analyse cladistique après pondération par le RC des caractères des séquences de la région des ITS (L=2288 ; CI'=0,35 ; RI=0,58 ; ces valeurs sont obtenues après que les poids de tous les caractères aient été ramenés à un).



**Annexe 13** : Arbre de consensus majoritaire de 50 002 arbres obtenus par analyse bayésienne des séquences des ITS. Les valeurs au-dessous des branches sont les soutiens de Jackknife. Une des valeurs de probabilité postérieure est indiquée au-dessus de la branche correspondante suivie de p. p.

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	89
<i>Dialium guianensis</i>	0011000011	0010000000	0010000111	1-01000000	00-0000201	15----	2030	0000010110	3010100???	000???
<i>Bauhinia bohniana</i>	020-1-0001	000?000000	00?010-??	0000000100	0110001001	0000030130	11010000112	1005200???	00???	
<i>Cercis canadensis</i>	020-000002	0000000010	0010100010	0001100000	010001?000	0022030030	10001000001	0005220110	000???	
<i>Amherstia nobilis</i>	1010000011	0000010010	1010000010	0000113101	0110100000	0011030011	01100000112	0105201?00	00???	
<i>Aphanocalyx cynometroides</i>	1110110013	1000011000	1100110110	1000111100	00-40--010	041--00021	01001000111	0105101?00	030011200	
<i>Bikinia letestui</i>	1010100011	1000011010	1010011110	1000111100	00-31--010	041--00031	010110?010	110520?00	02???	
<i>Brachystegia bussei</i>	1010101121	1100010110	1010010010	1000111100	00-0000000	05----0011	01000000111	0105201?00	030011200	
<i>Brownea grandiceps</i>	1010100011	00000100??	1?10000110	0000111110	0110100000	0000033011	1100010112	0115201?00	00???	
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i>	1010110110	1000010100	1010010200	0000111100	010?02000	041--32031	0100010112	0105101?00	020011200	
<i>Cynometra manni</i>	1010111010	11100010??	1?10000110	0000000000	0100100001	0000200031	01001100111	0115001?0?	00???	
<i>Hymenostegia floribunda</i>	1010111010	1110011011	1010000110	0000113100	0110100000	1021000031	0100110112	0115101?00	000010200	
<i>Loesenera kalantha</i>	1010101010	10000000110	1010000110	1000112000	0110100001	0001030031	1100010112	011520?00	00???	
<i>Goniorrhachis marginata</i>	1010111013	1100101100	1001010110	1-1-102100	0110100201	0000230031	0100110112	311520?101	00???	
<i>Barnebydendron riedelii</i>	1010101011	100?010110	1001000?00	1000100000	0100100000	0021000021	0100010101	0115211101	00???	
<i>Schotia afra</i>	1010000111	1010100000	1000000110	1000000000	0110100000	0000200031	0100100102	0115201101	000111101	
<i>Schotia brachypetala</i>	1010000113	1010100010	1001000110	1000000000	0110100000	0001200031	0100000102	0115201101	000111101	
<i>Schotia latifolia</i>	1010000113	1010100010	1001000110	1000100000	0110100000	0001200031	0100000102	0115201101	00011110?	
<i>Colophospermum mopane</i>	11101-0003	1000001100	100010-000	0000112100	00-3?0-000	05----3031	0100010101	1?01000000	100000000	
<i>Hardwickia binata</i>	?1101-0003	1000001112	000010-000	0000112100	00-2?00000	05----0031	0100010000	0-01050?0?	10???	
<i>Gossweilerodendron balsamiferum</i>	1021101011	1000010100	1011001010	101-100100	0100?00000	05----0031	1100112011	3106050000	011-20000	
<i>Kingiodendron alternifolium</i>	?021100011	000001000?	??10000010	1000100100	30-0000000	05----0031	1100010010	3102000000	01???	
<i>Kingiodendron pinnatum</i>	1022100011	0000001000	1010000010	1000100100	3100000000	05----0031	1100010010	3102050000	01???	
<i>Prioria copaifera</i>	1010100011	0000010100	10100001010	101-102100	0100000000	05----0031	1100012011	3106000000	02???	
<i>Oxystigma buchholzii</i>	?022100010	000001000?	??10000010	1000100100	0100000000	05----0031	1100010010	0116050000	011-20000	
<i>Oxystigma gilbertii</i>	?010100010	001001010?	??10000010	1000100100	00-0000001	15----0031	1100112010	3116050000	011-20000	
<i>Oxystigma manni</i>	1022100010	0000010100	1010000110	1000100100	00-0000001	05----0031	1100112010	0116000000	011-20000	
<i>Oxystigma msoc</i>	1021100011	0000010100	1010000110	1000100100	010000001	15----0031	1100112011	3106050000	011-20000	
<i>Oxystigma oxyphyllum</i>	?012100010	000001000?	??10000010	1000100100	00-0000001	15----0031	1100010010	3106050000	011-20000	
<i>Neopaloxylon madagascariense</i>	?012001011	10000010??	??31000000	101-00??00	00-0100000	05----0031	0100010001	011605?00	00???	
<i>Brandzeia filicifolia</i>	?011000011	10100000?0	??11000000	10000000?0	0100100000	0010230031	0100010001	010605?00	02???	
<i>Daniellia klainei</i>	1010000011	0000010010	1110000010	1000002000	0110100001	0021000021	1100010102	0115201101	020010100	
<i>Daniellia ogea</i>	1010000011	0000010010	1110000010	1000002000	0110100000	0010000031	1100010102	0105201101	020010100	
<i>Daniellia oliveri</i>	1010000011	0000010010	1110000010	1000002000	0110100000	0021000021	1100010112	0105201101	020010100	
<i>Daniellia soyauxii</i>	1010000011	0000010010	1110000010	1000002000	0110100001	0021000021	1100010112	0105201101	020010100	
<i>Guibourtia arnoldiana</i>	?110110003	1000011110	0000001110	10100000--	00-0100100	15----0031	0100010111	0105001101	030110000	
<i>Guibourtia hymenaeifolia</i>	?110110003	10000111??	??00001000	1000000000	00-0100101	15----0031	0100010111	0115101101	030110401	
<i>Guibourtia coleosperma</i>	?110110003	1000011110	0000001000	1000000000	00-0100100	15----0031	0100010111	0115101101	030110401	
<i>Guibourtia demeusei</i>	1110110003	1000011110	0000001010	101-102000	00-0100101	15----0031	0100111101	0105101101	030110000	
<i>Guibourtia ehle</i>	1110110003	1000011110	0000001110	101-000000	00-0100100	15----0031	0100010111	0105101101	030110000	
<i>Guibourtia pellegriniana</i>	1110110003	10000111??	??00001010	101-000000	00-0100100	15----0031	0100010111	0115101101	030110401	
<i>Guibourtia tessmannii</i>	?110110003	10000011??	??00001010	1010000000	00-0100100	15----0031	0100010111	0115101101	030110401	

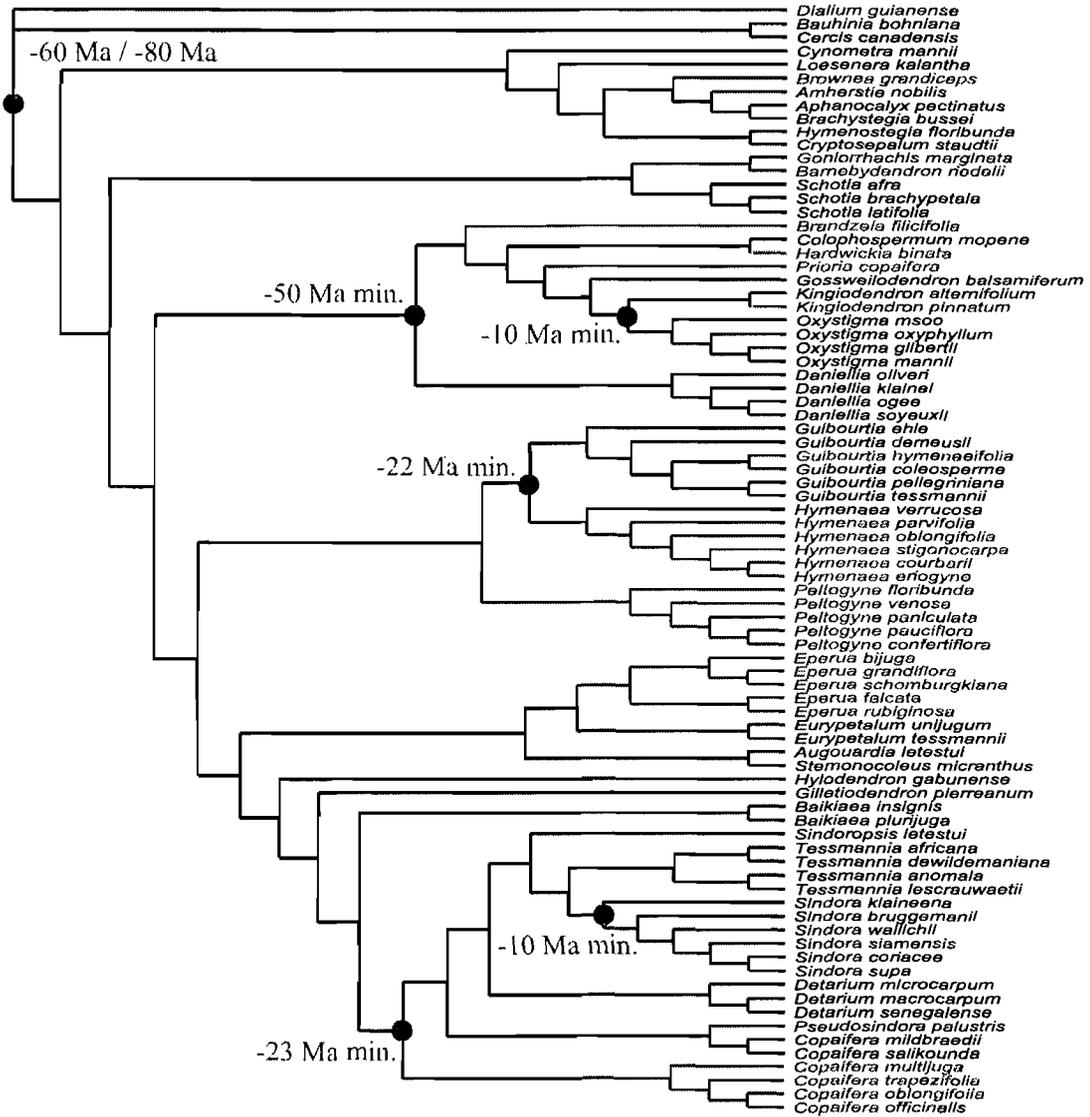
**Annexe 14** : Matrice morphologique obtenue après observation des 89 caractères décrits pages 114 à 133 sur des spécimens d'herbiers. Les abréviations *stig.* et *pub.* désignent respectivement *stigonocarpa* et *pubescens*.

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	89	
<i>Hymenaea courbaril</i>	1	110	1100011	100000111110	00000000116	10000002000	0110100201	10000000031	01000010102	0105201101	000110010
<i>Hymenaea eriogyne</i>	?	110010001	10000111??	??00000110	10000002000	0100100201	1000030031	0100010112	0115201101	000110010	
<i>Hymenaea oblongifolia</i>	1	110110013	1000010110	0000000110	10000002000	0110100201	1000030031	0100010112	0105201101	000110010	
<i>Hymenaea parvifolia</i>	?	110110013	1000010110	0000000010	10000002000	0100100201	1000000031	0100010112	0105201101	000110010	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> var. <i>stig.</i>	?	110110013	1000010110	0000000010	10000002000	0110100201	1000000031	0100010102	0105201101	000110010	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> var. <i>pub.</i>	?	110110011	1000010110	0000000110	10000002000	0110100201	1000000031	0100010102	0105201101	000110010	
<i>Hymenaea verrucosa</i>	1	110110003	1000010110	0000000010	10000002000	0110100201	1001030031	0100010112	0105201101	000110010	
<i>Peltogyne floribunda</i>	?	110100011	010000701??	??00000010	10000000700	00-0100201	0000000031	0100010111	0115201101	00??2001	
<i>Peltogyne pauciflora</i>	?	110110013	10001011??	??000000210	1000000?000	00-0100201	0000000031	0100010101	0115201101	00??2001	
<i>Peltogyne paniculata</i>	?	110110011	0000100110	00010000010	10000002000	0110100201	1000000031	0100110111	0115201101	00??2001	
<i>Peltogyne venosa</i>	?	110110011	100000001??	??000000010	10000002000	0100100201	1000010031	0100110111	0105201101	00??2001	
<i>Peltogyne confertiflora</i>	1	110110011	10001001?0	10000000010	10000000000	0110100201	1000000031	0100110101	0115201101	00??2001	
<i>Gilletiodendron pierreanum</i>	1	022101010	1000101100	1031010220	11000000000	0100100101	1000200031	0100010102	011520110?	000011101	
<i>Hydodendron gabunense</i>	1	021000011	0000000110	1111000110	11000001000	00-0100100	05---0031	0100010100	0105251111	000110000	
<i>Eperua bijuga</i>	?	010000011	0010100011	1120000010	10001020000	0110100201	0010000021	1100010102	0115201101	02??2000	
<i>Eperua falcata</i>	1	010100011	0010100000	1120000110	10010021101	0110100201	0010000121	1100110112	0115201101	02??2000	
<i>Eperua grandiflora</i>	?	010001011	00101000010	1020000010	1000100100	0110100201	0010000120	11000000102	0115101101	02??2000	
<i>Eperua rubiginosa</i>	1	010000011	00101000010	1120000010	1001000001	0110100201	0010000021	1100100112	0105201101	02??2000	
<i>Eperua schomburgkiana</i>	?	010000011	0010100011	1020000010	10001000000	0110100201	0010000021	1100010112	0105201101	02??2000	
<i>Eurypetalum unijugum</i>	?	110101010	000001001??	??000000000	00000000000	0100000200	0010000021	310510012	010510010	00??2000	
<i>Eurypetalum tessmannii</i>	1	010101010	0000000111	1000000110	10001001000	0110100200	0010000021	1100110012	311510010	00??2000	
<i>Stemonocoleus micranthus</i>	1	021001011	01001000100	11210000000	10000000100	0110100000	15---0211	0100110002	010510010	000110000	
<i>Augouardia letestui</i>	1	010000010	00000000?0	1031000010	10001021000	0100100000	05---2130	0100010110	310510010	00??2000	
<i>Baikiaea insignis</i>	1	021101010	00001000000	1131000010	01000000000	00-0100101	1000200021	0100010111	0105201101	000010201	
<i>Baikiaea plurijuga</i>	?	010000011	01001010000	1131000010	01000000000	00-0100101	1000200021	1100010111	0105201101	000010201	
<i>Tessmannia africana</i>	1	022101011	11010101000	1010010110	11000000000	00-0100111	1000230020	1100100111	0115201101	020011000	
<i>Tessmannia anomala</i>	?	022001011	11010111000	1020000010	11000000000	00-0100111	1020030021	1100100111	0115201101	020011000	
<i>Tessmannia dewildemaniae</i>	?	021100011	1100010111	1020000010	11000000000	00-0100111	1020030021	1100100111	0105201101	020011000	
<i>Tessmannia lescrauwaetii</i>	1	022101011	11010111000	1020000110	11000000000	00-0100100	15---0030	0100010010	31051011??	020010000	
<i>Detarium macrocarpum</i>	1	021000011	0001110011	10310000000	11000000000	00-0100100	15---0031	0100010010	01051011??	020010000	
<i>Detarium microcarpum</i>	?	022000011	0101100011	10310000110	11000000000	00-0100101	15---0031	0100010010	01051011??	020010000	
<i>Detarium senegalense</i>	1	022000011	0101100011	10310000110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera coriacea</i>	?	010000011	01101001??	??31000110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera guianensis</i>	?	010000011	10101001??	??31000010	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera langsdorfii</i>	?	010001011	1110100110	1031000110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera mildbraedii</i>	?	012001011	1110100110	1031000110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0105101111	020010101	
<i>Copaifera multijuga</i>	?	021001011	00101001??	??31000110	111-000-000	00-0100100	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera oblongifolia</i>	?	010100011	11101011??	??31000010	111-000-000	00-0100100	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera officinalis</i>	?	010100011	1110100110	1031010110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera salikounde</i>	1	010101011	1110100110	1031010210	111-100-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0115101111	020010101	
<i>Copaifera trapezifolia</i>	?	012000011	0010101110	1031010110	111-000-000	00-0100101	15---0031	0100010111	0105101111	020010101	
<i>Pseudosindora palustris</i>	?	022001011	10001000110	10310000110	11000000000	0100100101	15---0031	0100010112	0105100111	02??2001	
<i>Sindoropsis letestui</i>	1	021001011	00011000110	10310000110	01001000000	00-0100101	141--30021	0100010110	0115200111	020111200	
<i>Sindora coriacea</i>	?	010100011	10011001??	??31000010	11000000000	00-0100111	12110000121	1100010111	0105201111	020010101	
<i>Sindora klaineana</i>	?	011100011	00011000111	1031000010	11000000000	00-0100111	1010000121	1100100111	0115101111	020010101	
<i>Sindora siamensis</i>	?	010000011	0101100011	1031000010	11000000000	00-0100111	12110000121	1100100111	0115201111	020010101	
<i>Sindora supa</i>	?	010001011	01011000111	1031000010	11000000000	00-0100111	12110000121	1100101111	0115201111	020010101	
<i>Sindora wallichii</i>	?	010001011	00011000111	1031000010	11000000000	00-0100111	12110000121	1100100111	0115201111	020010101	
<i>Sindora bruggemanii</i>	1	010100011	00011000111	1031000010	11000000000	00-0100111	12110000121	1100100111	0105201111	020010101	

Annexe 14 : suite.



**Annexe 15** : Consensus strict de 24 arbres également parcimonieux ( $L=2364$ ,  $CI'=0,313$ ,  $RI=0,709$ ) résultant des analyses chloroplastiques / morphologiques avec un poids double pour les caractères morphologiques (sans pondérations successives).



**Annexe 16** : Placement des contraintes d'âges sur l'arbre chloroplastique / morphologique (un arbre sur 10 ; voir chapitre 2).

**Annexe 17** (pages suivantes) : Article préliminaire sur les résultats moléculaires paru dans *Advances in Legume Systematics Part X* (Fougère-Danezan *et al.*, 2003).

Fougère-Danezan, M., Maumont, S. and Bruneau, A. (2003). Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae inferred from molecular data and preliminary results for a biogeographic hypothesis. In: B.B. Klitgaard and A. Bruneau (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 10, Higher Level Systematics, pp. 161–180. Royal Botanic Gardens, Kew.

## PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN RESIN-PRODUCING DETARIEAE INFERRED FROM MOLECULAR DATA AND PRELIMINARY RESULTS FOR A BIOGEOGRAPHIC HYPOTHESIS

MARIE FOUGÈRE-DANEZAN\* <sup>1,2</sup>, STÉPHAN MAUMONT<sup>2</sup> AND ANNE BRUNEAU<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, 4101 rue  
Sherbrooke est, Montréal, Qc, Canada, H1X 2B2.

<sup>2</sup>Laboratoire d'Écologie Terrestre, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne  
31062 Toulouse CEDEX 04 France.

### Abstract

Chloroplast *trnL* intron and *trnL*-F spacer and nuclear Internal Transcribed Spacer (ITS) sequences are used to resolve phylogenetic relationships in a clade that comprises all genera of the *Prioria* complex, and genera of a clade that groups all other resin-producing Detarieae *s.l.* (the Detarieae *s.s.* clade). Phylogenetic analyses of the chloroplast *trnL*-F spacer and of the nuclear ITS sequences complement previously published *trnL* intron data and provide greater resolution of phylogenetic relationships among the genera of the resin-producing Detarieae *s.l.* The phylogenetic hypotheses supported by our data are also supported by morphological and anatomical characters. Some recent taxonomic changes like the unification of the genera *Colophospermum* and *Hardwickia* appear to be possible from a phylogenetic point of view as they are strongly supported as sister taxa. On the contrary, the unification of the genera *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* and *Kingiodendron* with the genus *Prioria* is not yet supported. Preliminary biogeographic implications are also suggested but a more complete taxon sampling and more reliable fossil data are needed for a better comprehension of the biogeographic history of the group.

### Introduction

The group under study belongs to the Macrolobieae/Detarieae aggregate or Detarieae *s.l.* (Polhill, 1994; Bruneau *et al.*, 2000, 2001). This clade comprises over half the genera of the subfamily (83 / 161 genera) and exhibits a wide diversity in floral morphology. Despite that, its monophyly does not seem to be questionable (Pettigrew and Watson, 1977; Cowan and Polhill, 1981; Watson and Dallwitz, 1983; Polhill, 1994; Bruneau *et al.*, 2000, 2001). Members of the Detarieae *s.l.* indeed share a combination of characters that, while not present altogether in all taxa, distinguishes them from other Caesalpinoideae. Among these are the presence of intrapetiolar stipules, leaf phloem transfer cells, of well-developed bracteoles imbricate or valvate in bud, which often have a protective function, and storage cotyledons that accumulate amyloids (Cowan and Polhill, 1981; Watson, 1981). In addition, recent cladistic analyses of the chloroplast *trnL* intron sequences (Bruneau

\* author for correspondence: [REDACTED]

*et al.*, 2000, 2001) resolve the monophyly of the Detarieae *s.l.* as a well-supported clade near the base of the Caesalpinioideae. Neither tribes Macrolobieae (*sensu* Breteler, 1995) nor Detarieae (*sensu* Cowan and Polhill, 1981) are individually supported as monophyletic in these studies. However, several constituent groups are resolved as monophyletic according to the recent molecular analyses (Fig. 1). In particular, two clades at the base of the Detarieae *s.l.* clade are of interest as they contain the taxa that were identified by Lee and Langenheim (1975) and Langenheim (1981) as resin-producing, but that were classified in different groups by Cowan and Polhill (1981). These two clades and some associated genera, are thus termed resin-producing Detarieae *s.l.* although they also contain taxa for which we have no information concerning the production of resin (Table 1).

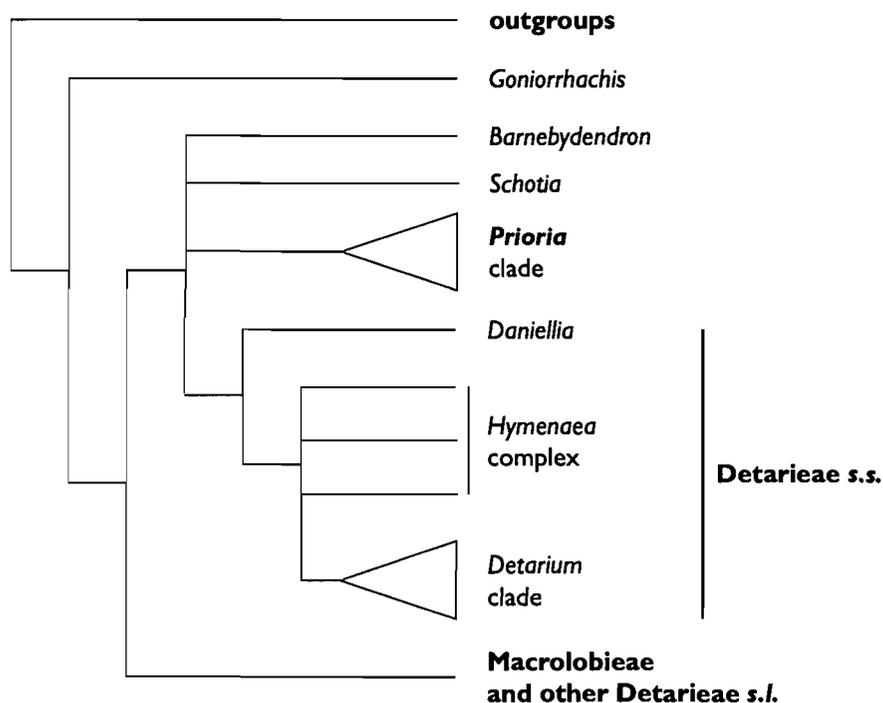
The resin-producing Detarieae *s.l.* include two distinct entities: the *Prioria* clade (comprising *Colophospermum*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* and *Prioria* from the *Crudia* group of Cowan and Polhill, 1981) and the Detarieae *s.s.* clade (16 genera from five of Cowan and Polhill's (1981) informal groups; see Fig. 1). The latter mostly includes members of Cowan and Polhill's *Detarium* group and thus was termed the Detarieae *s.s.* by Bruneau *et al.* (2000, 2001).

In members of the Detarieae *s.l.* that produce resin, the acetate metabolism leads to the production of particular terpenoids (Lee and Langenheim, 1975; Langenheim, 1981). Although terpenoids are not present exclusively in the Detarieae *s.l.*, the compounds found in their resins seem to be unique in Caesalpinioideae. In Langenheim (1981), *Hymenaea*, *Guibourtia* and *Copaifera* (from the Detarieae *s.s.* clade) are the only legumes recorded as containing sesquiterpenes (monoterpenes occur in other Caesalpinioideae). In addition, the same author noted that the diterpenes found in the Detarieae (*sensu* Cowan and Polhill, 1981) are unlike those in members of the other caesalpinoid tribes. Langenheim only reports the presence of sesquiterpenes and diterpenes in some members of the *Prioria* and the Detarieae *s.s.* clades (however, the genera contained in Detarieae *s.l.* have not all been tested regarding the production of resins). Thus, these chemical properties seem to strongly suggest a close affinity between the two clades (*Prioria* and Detarieae *s.s.*). However, the molecular studies (Bruneau *et al.*, 2000, 2001) as well as morphology (Herendeen, 2003) give no evidence that together the two clades form a monophyletic group; the relationships between these two clades and some associated genera (*Scholia*, *Goniorrhachis* and *Barnebydendron*) are not resolved.

The wide diversity in flower morphology observed within Detarieae *s.l.* also occurs within the resin-producing Detarieae *s.l.* Species vary from having small regular flowers (often apetalous like *Prioria* or *Copaifera*) to large, showy flowers with a tendency to zygomorphy, often by reduction of petals (e.g., *Eperua*) or with an excentric ovary (e.g., *Hymenaea*). This diversity leads to a great confusion in generic delimitation. The early works of Léonard (1957) on seedling morphology is one of the most helpful studies toward a better understanding of the taxonomy of this group. Some recent revisions concerning resin-producing Detarieae *s.l.* have been suggested but remain to be tested in a phylogenetic context: Breteler *et al.* (1997), contested by Léonard (1999), proposed the inclusion of the genus *Colophospermum* in the genus *Hardwickia*; Breteler (1999) proposed the unification of *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Kingiodendron* and *Oxystigma* under the name *Prioria*. Thus, these rearrangements need to be tested from a phylogenetic point of view and the combination of several sources of characters could be very helpful in understanding the relationships among these species.

The geographic distribution of the resin-producing Detarieae *s.l.* is also very wide as species occur in tropical America, Africa or Asia. Genera from the *Hymenaea* complex (Detarieae *s.s.*, Fig. 1) and associated genera occur only in America or Africa. The *Prioria* and the *Detarium* clades (Fig. 1) comprise species occurring on the African continent as well as on the Asian or American continents. The *Detarium* clade contains disjunct genera (*Copaifera* in Africa and South America, and *Sindora* in Africa and Asia).

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae



**FIG. 1.** Phylogenetic relationships within the resin-producing Detarieae as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences (Bruneau *et al.*, 2000, 2001). The *Prioria* clade contains the genera: *Colophospermum*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* and *Prioria* (all belonging to the *Crudia* group of Cowan and Polhill, 1981). The *Hymenaea* complex contains: *Stemonocoleus*, *Augouardia*, *Guibourtia* (all three from the *Crudia* group), *Gilletiodendron*, *Hylodendron* (both from the *Detarium* group), *Eurypetalum* (*Hymenostegia* group), *Eperua* (*Brownea* group), *Peltogyne* and *Hymenaea* (both from the *Hymenaea* group). The *Detarium* clade contains: *Baikiaea*, *Sindora*, *Sindoropsis*, *Tessmannia*, *Copaifera* and *Detarium* (all from the *Detarium* group).

With these phylogenetic, taxonomic (recent revisions) and biogeographic (pantropical distribution) questions in mind, we plan to study the well defined *Prioria* clade and Detarieae *s.s.* clade. Then, our ultimate objectives are:

- to resolve the question of the monophyly of the resin-producing Detarieae *s.l.*,
- to produce a strong phylogenetic hypothesis at the generic level for these groups,
- to resolve the relationships among species within the *Prioria* clade and the *Detarium* clade (belonging to the Detarieae *s.s.* clade – see Fig. 1) and to use these results to formulate biogeographic hypotheses.

## Materials and methods

### Taxon sampling

We included at least one species from all genera belonging to the Detarieae *s.s.* and *Prioria* clades (resin-producing Detarieae *s.l.*) of the Bruneau *et al.* (2001) study. We added the genus *Hardwickia*, because of its close affinity with *Colophospermum* in the *Prioria* clade (see Breteler *et al.*, 1997). We also added the genus *Brandzeia* which

TABLE 1. Records for characters linked with production of resin for Detarieae *s.l.* a: see Langenheim (1981). b: see Léonard (1957), Baretta-Kuipers (1981), Banks and Gasson (2000).

Genera	Production of sesqui- or diterpenes <sup>a</sup>	Anatomical structures linked with production of resin <sup>b</sup>
<i>Hymenaea</i> L.	+	-
<i>Hardwickia</i> Roxb.	+	-
<i>Daniellia</i> Benn.	+	+
<i>Guibourtia</i> Benn.	+	+
<i>Eperua</i> Aubl.	+	+
<i>Copaifera</i> L.	+	+
<i>Gossweilerodendron</i> Harms	+	+
<i>Oxystigma</i> Harms	+	+
<i>Prioria</i> Griseb.	+	+
<i>Tessmannia</i> Harms	-	+
<i>Detarium</i> Juss.	-	+
<i>Sindora</i> Miq.	-	+
<i>Sindoropsis</i> J. Léonard	-	+
<i>Colophospermum</i> J. Kirk ex Benth.	-	+
<i>Brandzeia</i> Baill.	-	+
<i>Pseudosindora</i> Symington	-	+
<i>Kingiodendron</i> Harms	-	+
<i>Peltogyne</i> Vogel	-	-
<i>Hylodendron</i> Taub.	-	-
<i>Gilletiodendron</i> Vermoesen	-	-
<i>Eurypetalum</i> Harms	-	-
<i>Augouardia</i> Pellegr.	-	-
<i>Stemonocoleus</i> Harms	-	-
<i>Baikiaea</i> Benth.	-	-
<i>Schotia</i> Jacq.	-	-
<i>Goniorrhachis</i> Taub.	-	-
<i>Barnebydendron</i> J.H. Kirkbr.	-	-

was included in the *Crudia* group by Cowan and Polhill (1981) under the name *Bathiaea* but whose affinity was uncertain. A total of 30 species from 24 genera were sequenced for the chloroplast *trnL*-F spacer, and 18 species from 16 genera for the nuclear ribosomal internal transcribed spacers ITS1 and ITS2. We also included the sequences of 27 species from 24 genera sequenced by Bruneau *et al.* (2001) for the *trnL* intron, plus new sequences for *Hardwickia*, *Brandzeia* and three additional species of *Sindora*. For chloroplast data, outgroups were chosen from Caesalpinioideae (*Bauhinia* and *Cercis*) and 12 sequences for genera previously placed in the Macrolobieae clade were added to test the monophyly of the resin-producing Detarieae *s.l.* For technical reasons, five genera of the Macrolobieae clade are represented by *trnL* intron and *trnL*-F spacer sequences from different species. For the nuclear data, we used *Goniorrhachis* and *Schotia* as outgroups (both of which were placed as basal in the Bruneau *et al.* (2000, 2001) studies, see Fig. 1) and no Macrolobieae are included.

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae

Most samples were collected in the field in tropical America, Asia and Africa, and material was preserved in silica-gel (Table 2). Samples of a few species were obtained from cultivated trees (in botanical gardens and university collections) or from herbarium specimens.

### Molecular methods

For most taxa studied, DNA was extracted using a modification of the Doyle and Doyle (1987) CTAB protocol. For a few problematic samples, DNA was extracted using the Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Mississauga, Ontario) following instructions from the manufacturer. The PCR amplification mix contained 4 U of Taq DNA polymerase, Taq DNA polymerase buffer with 1.5  $\mu$ M MgCl<sub>2</sub> (Roche Diagnostics, Laval, Québec), 100 mM of each dNTP, and 0.3  $\mu$ M of each primer. DMSO or Glycerol (2.5 to 5 %) were added to certain reactions. Amplifications were conducted using a Gene Amp 9700 thermocycler (Applied Biosystems, Foster City, California). Conditions for amplification of the *trnL*-F spacer were 4 min of initial denaturation at 94°C, followed by 35 cycles of 30 sec at 94°C, 30 sec at 55°C and 30 sec at 72°C, with a final step of 7 min at 72°C. For the ITS regions, conditions were 4 min of initial denaturation at 94°C, followed by 32 cycles of 30 sec at 94°C, 45 sec at 53°C and 90 sec at 72°C, with a final step of 7 min at 72°C. Products were purified with the QIAquick PCR purification Kit (Qiagen). Cycle sequencing was performed using the Big Dye Terminator chemistry (Applied Biosystems) and following instructions of the manufacturer. Generally, 60 ng of PCR products were purified with an ethanol / sodium acetate precipitation and two washes with 70% ethanol. Sequenced products then were run on an ABI 310 automated sequencer (Applied Biosystems).

The *trnL* intron and *trnL*-F spacer were amplified and sequenced using respectively the “c” and “d”, and “e” and “f” primers, as described by Taberlet *et al.* (1991). For ITS1 and ITS2 with 5.8S in between, we used “AB101” and “AB102” primers (Sun *et al.*, 1994) for amplification. For sequencing, we used “ITS4” (White *et al.*, 1990) and a modification of “ITS5” (White *et al.*, 1990) as defined in Schilling *et al.* (1998).

Both DNA strands of each region (*trnL* intron, *trnL*-F spacer and ITS) were sequenced. Sequences were verified, edited and the two strands were combined using Sequencher (version 3.1, Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan).

### Phylogenetic methods

Cladistic analyses were performed with PAUP\* (version 4.0b3a; Swofford, 2000). We analysed the three data sets as follows: 1, *trnL* intron sequences alone; 2, *trnL*-F spacer sequences alone; 3, *trnL* intron and *trnL*-F spacer sequences combined; 4, ITS1, ITS2 and 5.8S sequences together. Topologies obtained from the *trnL* intron sequences and the *trnL*-F spacer sequences separately were very similar (character partition homogeneity test  $p = 0.97$ ). In addition, both these regions are part of the chloroplast genome, and therefore share the same history. Thus, only the combined analysis of the two chloroplast regions is presented here. The combination of the two chloroplast regions with the nuclear ITS region would be interesting but sampling for the latter region is not sufficient to date. Thus, we present the ITS analyses separately.

Non-autapomorphic gaps were treated as separate presence / absence characters following Barriol (1994) and Simmons and Ochoterena (2000). We coded 20 such indels for the *trnL* intron, two of which were complex indels coded as multistate characters. A total of 28 indels were coded for the *trnL*-F spacer. A few regions with complex AT-rich insertions were removed from the analyses. Because the ITS regions showed a great variability, hypotheses of homology were difficult to assess and we were unable to code indels.

TABLE 2. Species of Caesalpinioideae sequenced for the *trnL* intron, *trnL-F* spacer and ITS (id in *trnL* intron column means identical voucher to those used for *trnL-F* spacer). ITS data are too preliminary for submission to Genbank.

Taxa	Voucher or accession no. and locality		GENBANK No.	
	<i>trnL-F</i> spacer (and ITS)	<i>trnL</i> intron	<i>trnL-F</i> spacer	<i>trnL</i> intron
<b>OUTGROUPS</b>				
<i>Bauhinia bohniana</i> L. Chen	Douglas 766 (MEL) Melbourne Botanical Garden	id	AF549299	AF365055
<i>Cercis chinensis</i> Bunge		Bruneau 1182 (MT) Arnold Arboretum		AF365053
<i>Cercis canadensis</i> L.	no. 1397-91 Montreal Botanical Garden		AF549300	
<b>INGROUP</b>				
<i>Augouardia le-testui</i> Pellegr.	Breteler 14667 (WAG)	Wieringa 2647 (WAG) Gabon	AF549276	AF365164
<i>Baikiaea insignis</i> Benth.	no. 1894-48301 RBG Kew	id	AF549278	AF365179
<i>Barnebydendron riedelii</i> (Tul.) J.H. Kirkbr.		no. 1953-35501 RBG Kew (Guatemala)		AF365209
<i>Brandzeia filicifolia</i> Baill.		Morat 949 (P) Madagascar		AY187226
<i>Colophospermum mopane</i> J. Kirk ex Benth.	Bringham 11341 (WAG) Zambia	id	AF549260	AF365165
<i>Copaifera mildbraedii</i> Harms	Breteler 15025 (WAG) Gabon	Breteler 13149 (WAG) Gabon	AF549280	AF365181
<i>Copaifera salikounda</i> Heckel	Breteler 13383 (WAG) Ivory Coast	id	AF549281	AF365180

Table 2 continued

<i>Daniellia klainei</i> Pierre ex A. Chev.	<i>Breteler</i> 15223 (WAG) Gabon	id	AF549267	AF365135
<i>Daniellia ogea</i> (Harms) Rolfe ex Holland	<i>Bruneau</i> s.n. Limbe Botanical Garden	id	AF549268	AF365133
<i>Detarium macrocarpum</i> Harms	<i>Breteler</i> 14752 (WAG) Gabon	<i>Breteler</i> 12528 (WAG) Gabon	AF549282	AF365182
<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.) Benth.	<i>Clarke</i> 7639 (US) British Guiana	<i>Breteler</i> 13796 (WAG) Guyana	AF549272	AF365138
<i>Eurypetalum tessmannii</i> Harms	<i>Breteler</i> 14165 (WAG) Gabon	<i>Breteler</i> 12197 (WAG) Gabon	AF549271	AF365137
<i>Gilletiodendron pierreanum</i> (Harms) J. Léonard	<i>Wieringa</i> 2289 (WAG) Cameroon	id	AF549270	AF365184
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	<i>Lewis</i> 1909 (K) Brazil	id	AF549258	AF365185
<i>Gossweilerodendron balsamiferum</i> (Verm.) Harms	<i>Wieringa</i> 3233 (WAG) Gabon	id	AF549262	AF365166
<i>Guibourtia pellegriniana</i> J. Léonard	<i>de Wilde</i> 11138 (WAG) Gabon	<i>van Bergen</i> 425 (WAG) Gabon	AF549273	AF365176
<i>Hardwickia binata</i> Roxb.	<i>Fougère-Danezan</i> s.n. University of Agricultural Sciences (Bangalore, India)	id	AF549261	AY187227
<i>Hylodendron gabunense</i> Taub.	<i>de Wilde</i> 11772 (WAG) Gabon	<i>McKey</i> 1994-5 (MPU) Cameroon	AF549269	AF365186

## Table 2 continued

<i>Hymenaea oblongifolia</i> Huber	Klitgaard 688 (K) Ecuador	Klitgaard 668 (K) Ecuador	AF549275	AF365161
<i>Kingiodendron pinnatum</i> (Roxb. ex DC.) Harms	Rickson s.n. (OSC) India	id	AF549265	AF365169
<i>Kingiodendron platycarpum</i> B.L. Burtt	Smith 7549 (US) Fiji	id	AF549264	AF365170
<i>Oxy stigma msoo</i> Harms	Herendeen 18-XII-97-1 (US) Tanzania	id	AF549263	AF365168
<i>Peltogyne confertifolia</i> (Hayne) Benth.	no. 19980262, Bridgewater 793 (E) RBG Edinburgh	id	AF549274	AF365163
<i>Prioria copaiifera</i> Griseb.	Foster 927 (F) Panama	id	AF549266	AF365171
<i>Schotia brachypetala</i> Sond.	no. 1971-1851 RBG Kew	id	AF549259	AF365123
<i>Sindora bruggemanii</i> De Wit	Sosef 363 (WAG) Sumatra	id	AF549286	AF365187
<i>Sindora klaineana</i> Pierre ex Pellegr.	Breteler 14415 (WAG) Gabon	id	AF549284	AY187228
<i>Sindora supa</i> Merr.	Fougère-Danezan 8 (MT) Singapore Botanic Gardens	id	AF549285	AY187229
<i>Sindora wallichii</i> Benth.	Fougère-Danezan 9 (MT) Singapore Botanic Gardens	id	AF549287	AY187230
<i>Sindoropsis le-testui</i> (Pellegr.) J. Léonard	Breteler 13022 (WAG) Gabon	id	AF549283	AF365189

Table 2 continued

<i>Stemonocoleus micranthus</i> Harms	<i>Breteler</i> 13070 (WAG) Gabon	id	AF549277	AF365178
<i>Tessmannia lescrauwaetii</i> (Micheli) Harms	<i>Breteler</i> 14632 (WAG) Gabon	id	AF549279	AF365192
MACROLOBIEAE CLADE :				
<i>Amherstia nobilis</i> Wall.	<i>Baker</i> 490 (KEP) Forest Research Institute	id	AF549295	AF365210
<i>Aphanocalyx pectinatus</i> (A. Chev) Wieringa	<i>Wieringa</i> 3102 (WAG) Gabon		AF549288	
<i>Aphanocalyx cynometroides</i> Oliv.		<i>Wieringa</i> 2355 (WAG) Cameroon		AF365244
<i>Bikinia letestui</i> (Pellegr.) Wieringa	<i>Breteler</i> 13264 (WAG) Gabon	<i>Wieringa</i> 2123 (WAG) Cameroon	AF549289	AF365231
<i>Brachystegia bussei</i> Harms	<i>Herendeen &amp; Mbago</i> 20-XII-97-2 (US) Tanzania		AF549290	
<i>Brachystegia longifolia</i> Benth.		<i>Herendeen</i> 21-XII-97-2 (US) Tanzania		AF365250
<i>Brownea grandiceps</i> Jack.	<i>Wieringa</i> 4167 Flecker Botanical Garden	<i>Klitgaard</i> 67015 (AAU) Ecuador	AF549294	AF365193
<i>Crudia bracteata</i> Benth.	<i>Forest &amp; Prévost</i> 131 (CAY, MT) French Guyana		AF549293	
<i>Crudia gabonensis</i> Pierre ex Harms		<i>Wieringa</i> 2585 (WAG) Gabon		AF365172

Table 2 continued

<i>Cryptosepalum staudtii</i> Harms	Leal s.n. (WAG) Gabon		AF549297	
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> (Hook. f.) Benth.		Breteler 13375 (WAG) Ivory Coast		AF365256
<i>Cynometra mannii</i> Oliv.	Wieringa 2498 (WAG) Gabon	id	AF549291	AF365114
<i>Hymenostegia floribunda</i> (Benth.) Harms	Breteler 14334 (WAG) Gabon		AF549292	
<i>Hymenostegia klainei</i> Pierre ex Pellegr.		Wieringa 2575 (WAG) Gabon		AF365141
<i>Loesenera kalantha</i> Harms	Breteler 13374 (WAG) Ivory Coast	id	AF549296	AF365150
<i>Saraca thaitpingensis</i> Prain	Rickson s.n.	Breteler 13511 (WAG) Bogor Botanical Garden	AF549298	AF365155

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae

For all analyses, we used the heuristic search algorithm. Starting trees were obtained via random stepwise addition (1000 replicates) and then we used Tree Bisection Reconnection (TBR) to search for additional optimal trees. Support values were generated by the jackknife procedure with 66% deletion (10000 replicates, fast stepwise addition).

### Results

Of 667 characters in aligned sequences of the *trnL*-F spacer, 91 informative, 65 autapomorphic and 28 indel characters were included. For the *trnL* intron we obtained 996 characters in aligned sequences, of which 103 were informative, 81 autapomorphic, and we added 20 indels characters. Of 911 characters in aligned sequences comprising ITS1, ITS2 and the 5.8S, 268 were informative (more than twice the variation of the *trnL* intron) and 119 were autapomorphic. The 5.8S region provided less than ten informative characters, but ITS1 and ITS2 were highly variable and very difficult to align.

The combined *trnL* intron and *trnL*-F spacer support almost the same groups as the *trnL* intron alone, but give better resolution within the *Hymenaea* complex (Fig. 2). The resin-producing Detarieae *s.l.* are resolved as monophyletic, but with weak Jackknife support (below 50%). However, the *Prioria* clade, the Detarieae *s.s.* clade (excluding *Daniellia*) and the *Detarium* clade each are supported as monophyletic, with strong Jackknife support for the *Prioria* clade (93%) and relatively good support for the other two (respectively 72% and 75%). The genera *Hymenaea*, *Guibourtia* and *Peltogyne* are grouped together but we sampled only one species per genus (Jackknife support of 69%). Close relationships are suggested with strong Jackknife support for several generic pairs: *Colophospermum* / *Hardwickia* (support of 100%); *Eurypetalum* / *Eperua* (92%); *Augouardia* / *Stemonocoleus* (89%). Species sampling for *Eperua* and *Eurypetalum* is incomplete (1/14 and 1/3 species, respectively), thus it is difficult to make conclusions concerning their affinity. But for the monotypic genera *Colophospermum*, *Hardwickia*, *Augouardia* and *Stemonocoleus*, their respective groupings are conclusive. All other genera for which we sampled more than one species are resolved as monophyletic in so far as they have been sampled (*Kingiodendron* 2/6, *Copaifera* 2/25, *Daniellia* 2/9 and *Sindora* 4/18–20 species), *Daniellia* and the three Asian *Sindora* with strong Jackknife support (respectively 99% and 88%).

The topologies obtained from the ITS region analysis were quite unusual (results not shown) compared to the results obtained using chloroplast DNA and morphology. Strange groupings were observed (*Colophospermum* with *Daniellia* and *Gossweilerodendron* with the *Detarium* clade). A more thorough examination of the data revealed an abnormally low GC content for sequences obtained from *Colophospermum* and *Daniellia* (Fig. 3), which could be the result of pseudo-loci sequencing as noted in some recent studies (Mayol and Rosseló, 2001; Gernandt *et al.*, 2001) but further exploration of their properties is necessary before a conclusion can be drawn. With this consideration in mind, these three sequences were excluded from the final analysis. The topology obtained is more similar to those of the chloroplast data (Fig. 4). Jackknife supports are globally lower than for the chloroplast tree. The *Prioria* clade is resolved as monophyletic, but with low Jackknife support (below 50%). The Detarieae *s.s.* clade excluding (*Augouardia* and *Stemonocoleus*) is resolved as monophyletic with very low Jackknife support (below 50%). The *Detarium* clade is resolved as monophyletic with low Jackknife support (54%). Higher Jackknife supports are observed for the generic pairs: *Augouardia* / *Stemonocoleus* (85%), *Gilletiodendron* / *Hylodendron* (82%) and *Copaifera* / *Sindora* (92%). The *Augouardia* / *Stemonocoleus* pair was also supported in the combined chloroplast tree. The *Gilletiodendron* / *Hylodendron* pair (incomplete sampling for *Gilletiodendron*) was supported in our analysis of *trnL*-F spacer alone (not shown) but not in the combined

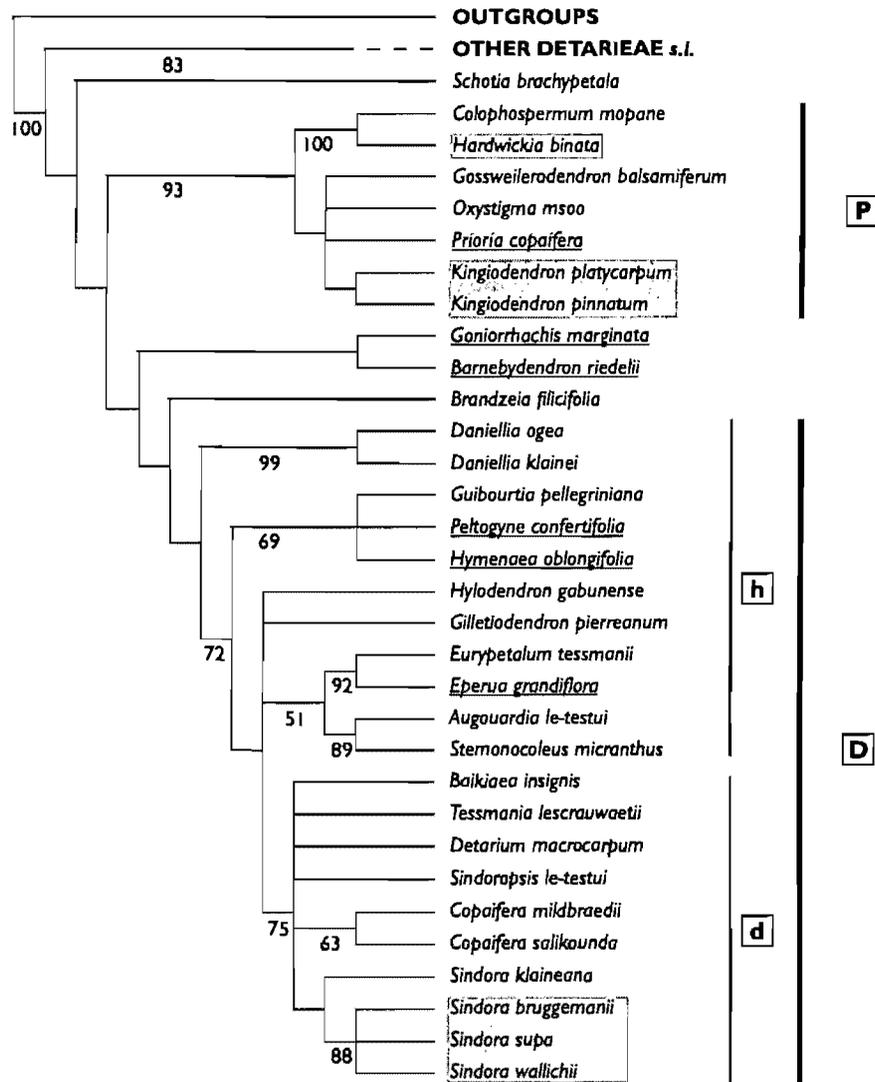
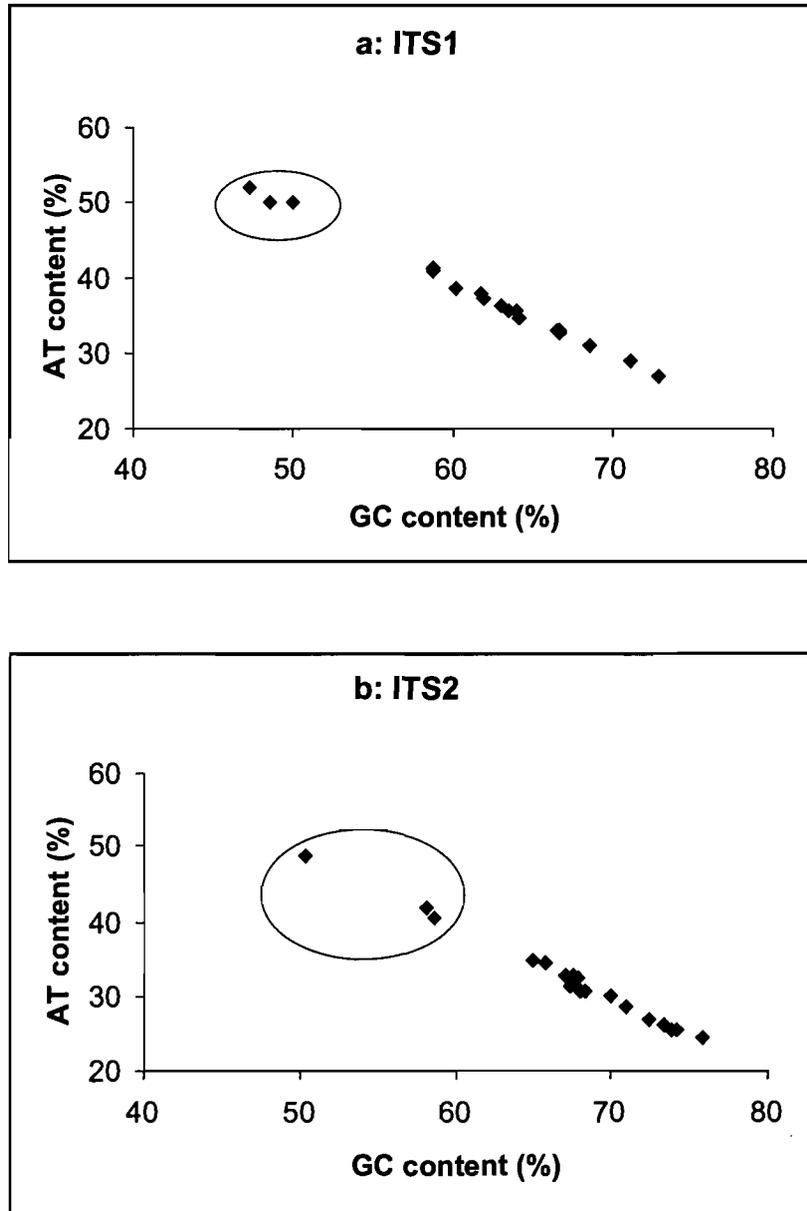


FIG. 2. Phylogenetic relationships within resin-producing Detarieae as inferred from chloroplast data (*trnL* intron and *trnL-F* spacer), strict consensus of 20,000 trees of 589 steps (with autapomorphies), CI=0.708 (without autapomorphies) and RI=0.870. Jackknife support are shown below the branches.

**P:** *Prioria* clade; **D:** Detarieae s.s. clade; **d:** *Detarium* clade; **h:** *Hymenaea* complex. Underlined taxa occur in tropical America. Grey frames indicate taxa located in tropical Asia. The remaining taxa are located in Africa or Madagascar.



FIGS. 3. a and b. AT versus GC content of 18 ITS sequences from resin-producing Detarieae. a: for ITS1 sequences and b: for ITS2 sequences. The circles indicate location of values for *Colophospermum mopane*, *Daniellia ogea* and *Daniellia klainei*.

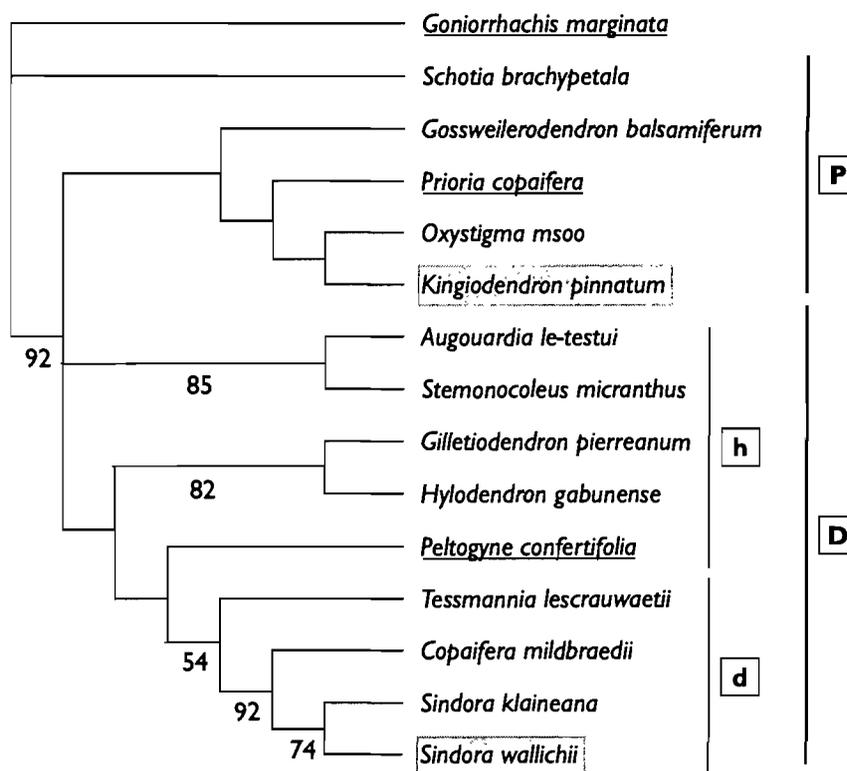


FIG. 4. Strict consensus of 3 equally parsimonious trees (833 steps including autapomorphies) obtained by analysis of ITS region; CI=0.5514 and RI=0.4923 (excluding autapomorphies). Jackknife support is shown below the branches.

P: *Prioria* clade; D: Detarieae s.s. clade; d: *Detarium* clade; h: *Hymenaea* complex. Underlined taxa occur in tropical America. Grey frames indicates taxa located in tropical Asia. The remaining taxa are located in Africa or Madagascar.

chloroplast analysis. The *Copaifera* / *Sindora* pair occurs here for the first time with high Jackknife support (92%), but sampling is too incomplete to draw conclusions.

## Discussion

### Resin-producing Detarieae s.l.

The resin-producing group is resolved as monophyletic in the chloroplast analysis, but with weak support. This group is characterised by several characters, present individually or in combination: leaves with gland-dotted leaflets (glands are also often present on sepals), caducous stipules, bracteoles often caducous, ten stamens and a strong tendency to apetalry, in addition to producing resins.

The genera listed in Langenheim's (1981) synthesis of records for sesqui- and diterpenes in legumes include *Daniellia*, *Hymenaea*, *Guibourtia*, *Eperua*, *Copaifera*,

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae

*Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Prioria* and *Hardwickia*, all of which occur in one of the two clades studied here. Léonard (1957) also had drawn attention to anatomical characters related to resin production such as secretory canals or cavities in wood, bark or pith. He noted the presence of these kinds of characters in *Daniellia*, *Guibourtia*, *Tessmannia*, *Detarium*, *Sindora*, *Sindoropsis*, *Copaifera*, *Oxystigma* and *Colophospermum*. More recently, Banks and Gasson (2000) and Baretta-Kuipers (1981) observed gum ducts in the wood of *Brandzeia*, *Daniellia*, *Guibourtia*, *Eperua*, *Sindora*, *Sindoropsis*, *Pseudosindora*, *Copaifera*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* and *Prioria*. Thus only a few genera included in the “resin-producing” Detarieae *s.l.* (*Prioria* clade and Detarieae *s.s.* clade) by our molecular analyses have never been recorded as resin-producing: *Peltogyne*, *Hylodendron*, *Gilletiodendron*, *Eurypetalum*, *Augouardia*, *Stemonocoleus* and *Baikiaea*. Other genera of the Detarieae *s.l.* have never been recorded for these kinds of characters.

The positions of *Schotia*, *Goniorrhachis*, *Barnebydendron*, *Brandzeia* and *Daniellia* relative to the *Prioria* clade and the Detarieae *s.s.* are not fully resolved. These genera are indeed not recorded as resin-producing except for *Daniellia* (Banks and Gasson, 2000; Langenheim, 1981; Baretta-Kuipers, 1981; Léonard, 1957) and *Brandzeia* (Banks and Gasson, 2000; Baretta-Kuipers, 1981).

The presence of *Daniellia* as a member of the resin-producing group in the Detarieae *s.s.* clade seems to be justified by anatomical and chemical characters. Its occurrence in the Detarieae *s.s.* clade was well supported in the Bruneau *et al.* (2000, 2001) analyses. In our analyses, the position of *Daniellia* in the Detarieae *s.s.* clade is not well supported and this could be due to the numerous autapomorphies of the genus in the chloroplast data analysis (branch length of 20 to 21 steps). The genus *Brandzeia* also shows anatomical characters which could indicate an affinity with the resin-producing Detarieae *s.l.* (Banks and Gasson, 2000; Baretta-Kuipers, 1981). In contrast, we have no unequivocal evidence concerning the position of *Schotia*, *Goniorrhachis* and *Barnebydendron*.

Although, the monophyly of the resin-producing group is not well established by the chloroplast data, the characters related to resin production provide further evidence to support its monophyly.

### Detarieae *s.s.* clade

The Detarieae *s.s.* clade, excluding *Daniellia*, is relatively strongly supported as monophyletic in the combined chloroplast analysis but is not resolved in the nuclear data analysis. This clade contains highly variable genera from a morphological point of view. Species vary from having regular flowers (often apetalous as in *Copaifera*) to zygomorphic flowers often by reduction of petals (e.g., *Eperua*) or by fusion of the ovary to the stipe (e.g., *Hymenaea*). This highly variable clade is although supported by the results of palynological studies: a particular structure (projecting apertures associated with underlying structures composed of pectic substances called ‘zwischenkörper’ — Banks, personal communication, Royal Botanic Gardens, Kew) occurs in all the genera examined of the Detarieae *s.s.* clade.

Some generic groupings within this clade are supported by other types of data. Despite poor sampling, the *Guibourtia* / *Hymenaea* / *Peltogyne* grouping (see chloroplast results) is not unexpected. These three genera are differentiated from the rest of the clade by having bifoliolate leaves with opposite leaflets (Herendeen, 2000) and by their pollen morphology (Banks and Klitgaard, 2000). The *Eurypetalum* / *Eperua* group (also poorly sampled but supported by chloroplast data) is differentiated by having large showy flowers, highly zygomorphic by the reduction of four petals, with only a single petal that is well developed. The *Augouardia* / *Stemonocoleus* group (well supported by chloroplast and nuclear data) seems to be defined by the loss of reproductive function of some stamens, only four being fertile (*Augouardia* also has staminodes). Reduction of the number of fertile stamens also occurs in *Sindora* and *Eperua* but with a different pattern.

#### **Detarium clade**

The *Detarium* clade is supported both in the chloroplast and in the nuclear analyses. This clade includes several genera whose affinity had already been noticed by Léonard (1957). This author drew attention to the possible affinity of *Sindora*, *Sindoropsis* and *Copaiifera*, of *Copaiifera* with *Detarium*, and of *Tessmannia* with *Baikiaea*. Similarly, the nuclear data suggest a close relationship between *Sindora* and *Copaiifera* (*Sindoropsis* and *Pseudosindora* not included in the analysis). This grouping is also suggested by pollen morphology (Banks and Klitgaard, 2000), *Copaiifera* and *Sindora* both possessing unique exinous bridges.

In the chloroplast DNA analysis, the African species *Sindora klaineana* is grouped with three Asian species of *Sindora*. This species is the only African member of the genus *Sindora* and exhibits some distinctive characters (in wood anatomy in particular). Léonard (1957) pointed out that although wood anatomists consider these differences as arguments in favour of its exclusion from the genus, characters from floral morphology are highly conserved through the whole genus. The molecular data seem to justify the placement (with low support) of this species in the genus *Sindora*, but better sampling is necessary to evaluate whether this African species is sister to all the Asian ones as suggested by our results.

#### **Prioria clade**

The *Prioria* clade is well supported in the chloroplast analysis but weakly in the nuclear analysis. This clade is characterised by a single ovule and the absence of anyloid accumulation in the cotyledons (Watson, 1981). Members of this group always have apetalous flowers.

Within the *Prioria* clade, *Colophospermum* is strongly supported as sister to *Hardwickia*. Breteler *et al.* (1997) proposed to unify the two monotypic genera because of their morphological similarity. These two genera have a particular vestigial structure distal to the single pair of leaflets that is probably an extension of the rachis beyond the insertion of the leaflets (Herendeen, 2000). Their pollen morphology and wood anatomy are similar (Banks and Gasson, 2000; Banks and Klitgaard, 2000; Breteler *et al.*, 1997). While most other Detarieae *s.l.* have a chromosome number of 12 (or 11), the two genera in question have a haploid number of 17 (Breteler *et al.*, 1997; Goldblatt, 1981). All these characters seem to result from the sharing a long history as suggested by branch lengths (34 to 36 steps). If this is confirmed by nuclear data, the unification of the two genera would be conceivable despite the differences between them. Léonard (1999) indeed listed six characters considered of generic importance: the number of sepals (4 for *Colophospermum*, 5 for *Hardwickia*); calyx structure (alternate for *Colophospermum*, imbricate for *Hardwickia*); number of stamens (20 to 25 for *Colophospermum*, 10 for *Hardwickia*); presence of a disk (in *Colophospermum*, not in *Hardwickia*), structure of the fruit, and structure of the seed. Thus phylogenetic analyses of morphological data would be important to make a final decision.

The four other genera, *Prioria*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* and *Kingiodendron*, are resolved as monophyletic but with low support. Breteler (1999) proposed the unification of these four genera based on morphological considerations. In particular, they share some characters of wood anatomy like the presence of axial canals (Banks and Gasson, 2000; Baretta-Kuipers, 1981). However, it is still not clear whether their shared characters are plesiomorphic or not, and their monophyly is not well established yet. Thus the unification of the four genera remains in question.

#### **Biogeographic implications**

Biogeographic patterns suggested by the combined chloroplast analysis (Fig. 2) and, to a lesser extent by the nuclear analysis (Fig. 4), are complex. The close relationships between some African and Asian species (*Sindora klaineana* with other *Sindora* species, and *Colophospermum mopane* with *Hardwickia binata*) seem to suggest

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae

recent exchanges between the two continents. The closure of the Tethys sea could have played an important role in making these exchanges possible. Several American taxa also have close affinity with African taxa, and some genera have species on both of these continents (*Copaifera*, *Guibourtia* and *Hymenaea*). Although our sampling is too incomplete to draw definitive conclusions, some hypotheses can be suggested that will be tested with more complete data.

Low latitude connections between the African and American continents may have been maintained until early Albian (105 million years before present) at most (Binks and Fairhead, 1992; Fairhead and Binks, 1991; Jones, 1987), which predates the first (controversial) fossil record for Detarieae *s.l.*, a *Sindora*-like pollen from the Maastrichtian (65–74 million years BP) in Colombia (Herendeen *et al.*, 1992; Muller, 1981). These low latitude connections also predate the first definitive record of the family (Herendeen *et al.*, 1992). Thus the alternative hypothesis could be multiple exchanges during the Eocene epoch when tropical forests had reached maximum development (to at least 50° north) as suggested by Hueber and Langenheim (1986) for the genus *Hymenaea*.

All these hypotheses need to be tested. A more complete sampling and more reliable fossil data are needed for a better comprehension of the biogeographic history of the group.

### Conclusion

It is still not clear whether the resin-producing Detarieae *s.l.* are monophyletic or not. Our results combined with the data concerning the production of resin, can be summarised as follows:

- 3 genera are of uncertain placement (no record for resins and no resolution by molecular data): *Schotia*, *Barnebydendron* and *Goniorrhachis*;
- 2 genera are of uncertain placement but are resin-producing: *Daniellia* and *Brandzeia*;
- 7 genera are placed in the resin-producing clade but are not recorded yet as resin-producing: *Peltogyne*, *Hylodendron*, *Gilletiodendron*, *Eurypetalum*, *Augouardia*, *Stemonocoleus* and *Baikiaea*;
- 14 genera of the resin-producing clade are actually recorded as resin-producing.

Some recent taxonomic changes like the unification of the genus *Colophospermum* with the genus *Hardwickia* appear to be conceivable from a phylogenetic point of view as they are strongly supported as sister taxa. The question would be more a question if morphological analyses support these results. On the contrary, the unification of the genera *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* and *Kingiodendron* with the genus *Prioria* is not convincingly supported to date.

A more thorough sampling of taxa and characters, along with inclusion of reliable fossil data is being undertaken to better allow us to study taxonomic, phylogenetic and biogeographic patterns in the resin-producing Detarieae *s.l.*

### Acknowledgements

We thank numerous collaborators for assistance with collection of plant material. Without their help this study would not have been possible: Frans Breteler, Jan Wieringa, Bente Klitgaard, Gwilym Lewis, Bill Baker, Patrick Herendeen, Andrew Douglas, William Baker, Marc Sosef, J. de Wilde, Félix Forest, Denis Barabé, David Clarke, Fred Rickson, Ruth Kiew, Chew Ping, J-N. Labat, Odile Poncy, P.S. Udayan, K. Ravikumar and G. Hariramamurthi, Anil Dubey, the staff at Royal Botanic Gardens (Kew), Limbe Botanical Garden, Singapore Botanical Garden, University of

Agricultural Sciences (Bangalore) and Foundation for Revitalisation of Local Health Traditions (Bangalore). We also thank Pascale Thériault and Annie Archambault for technical assistance. We thank Elspeth Haston, Barbara Mackinder, Bente Klitgaard, Luc Brouillet, Patrick Herendeen, Jan Wieringa and J. Léonard for useful comments on this manuscript.

This study was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and by the International Council for Canadian Studies.

### Literature cited

- Banks, H. and Gasson, P.E. (2000). Pollen morphology and wood anatomy of the *Crudia* group (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 19–59.
- Banks, H. and Klitgaard, B.B. (2000). Palynological contribution to the systematics of detarioid legumes (Leguminosae: Caesalpinioideae). In: P.S. Herendeen and A. Bruneau (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 9, pp. 79–106. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Baretta-Kuipers, T. (1981). Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. In: R.M. Polhill and P.H. Raven (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 2, pp. 677–706. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Barriel, V. (1994). Phylogénies moléculaires et insertions — délétions de nucléotides. *Compte Rendu Académie des Sciences, Paris. Série 3, Sciences de la vie* 317: 693–701.
- Binks, R.M. and Fairhead, J.D. (1992). A plate tectonic setting for Mesozoic rifts of west and central Africa. *Tectonophysics* 213: 141–151.
- Breteler, F.J. (1995). The boundary between Amherstieae and Detarieae (Caesalpinioideae). In: M.D. Crisp and J.J. Doyle (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 7, pp. 53–61. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Breteler, F.J. (1999). A revision of *Prioria*, including *Gossweilerodendron*, *Kingiodendron*, *Oxystigma*, and *Pterygopodium* (Leguminosae-Caesalpinioideae-Detarieae) with emphasis on Africa. *Wageningen Agricultural University Papers* 99(3): 1–61.
- Breteler, F.J., Ferguson, I.K., Gasson, P.E. and Welle, B.J.H.t. (1997). *Colophospermum* reduced to *Hardwickia* (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Adansonia série 3* 19: 279–291.
- Bruneau, A., Breteler, F.J., Wieringa, J.J., Gervais, G.Y.F. and Forest, F. (2000). Phylogenetic relationships in tribes Macrolobieae and Detarieae as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. In: P. Herendeen and A. Bruneau. *Advances in Legume Systematics*, part 9, pp. 121–149. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Bruneau, A., Forest, F., Herendeen, P., Klitgaard, B.B. and Lewis, G.P. (2001). Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from the chloroplast *trnL* intron sequences. *Systematic Botany* 26: 487–514.
- Cowan, R.S. and Polhill, R.M. (1981). Detarieae DC. (1957). In: R.M. Polhill and P.H. Raven (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 1, pp. 117–134. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Doyle, J.J. and Doyle, J.L. (1987). A rapid isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Fairhead, J.D. and Binks, R.M. (1991). Differential opening of the Central and South Atlantic oceans and the opening of the West African rift system. *Tectonophysics* 187: 191–203.
- Gernandt, D.S., Liston, A. and Pinero, D. (2001). Variation in the nr DNA ITS of *Pinus* subsection *cembroides*: implications for molecular systematic studies of pine species complexes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 449–467.
- Goldblatt, P. (1981). Cytology and the phylogeny of Leguminosae. In: R.M. Polhill and P.M. Raven. *Advances in Legume Systematics*, part 2, pp. 427–464. Royal Botanic Gardens, Kew.

## Phylogenetic relationships in resin-producing Detarieae

- Herendeen, P.S. (2000). Structural evolution in the Caesalpinioideae (Leguminosae). In: P.S. Herendeen and A. Bruneau (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 9, pp. 45–64. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herendeen, P.S., Bruneau, A. and Lewis, G.P. (2003). Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. In: B.B. Klitgaard and A. Bruneau (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 10. Higher level systematics, pp. 37–62. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herendeen, P.S., Crepet, W.L. and Dilcher, D.L. (1992). The fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and biogeographic implications. In: P.S. Herendeen and D.L. Dilcher (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 4, The Fossil Record, pp. 303–316. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hueber, F.M. and Langenheim, J. (1986). Dominican amber tree had African ancestors. *Geotimes* 31: 8–10.
- Jones, E.J.W. (1987). Fracture zones in the equatorial Atlantic and the breakup of western Pangea. *Geology* 15: 533–536.
- Langenheim, J.H. (1981). Terpenoids in the Leguminosae. In: R.M. Polhill and P.H. Raven (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 2, pp. 627–656. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lee, Y.-T. and Langenheim, J.H. (1975). Systematics of the genus *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *University of California Publications in Botany* 69: 1–109.
- Léonard, J. (1957). Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines (Leguminosae-Caesalpinioideae). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Classe des Sciences* 30: 1–314.
- Léonard, J. (1999). *Colophospermum* n'est pas synonyme d'*Hardwickia* (Caesalpinioideae). Conclusion d'une méthode objective de travail. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique* 67: 21–43.
- Mayol, M. and Rosselló, J.A. (2001). Why nuclear ribosomal DNA spacers (ITS) tell different stories in *Quercus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 167–176.
- Muller, J. (1981). Fossil pollen records of extant Angiosperms. *The Botanical Review* 47: 1–140.
- Pettigrew, C.J. and Watson, L. (1977). On the classification of Caesalpinioideae. *Taxon* 26: 57–64.
- Polhill, R.M. (1994). Complete synopsis of Legume genera. In: F.A. Bisby, J. Buckingham and J.B. Harborne (editors). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*, part 1, plants and their constituents, pp. xlix–liv. Chapman and Hall, London.
- Schilling, E.E., Linder, C.R., Noyes, R.D. and Rieseberg, L.H. (1998). Phylogenetic relationships in *Helianthus* (Asteraceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequence data. *Systematic Botany* 23: 177–187.
- Simmons, M.P. and Ochoterena, H. (2000). Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- Sun, Y., Skinner, D.Z., Liang, G.H. and Hulbert, S.H. (1994). Phylogenetic analysis of *Sorghum* and related taxa using internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics* 89: 26–32.
- Swofford, D.L. (2000). PAUP\* - Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. and Bouvet, J. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- Watson, L. (1981). An automated system of generic descriptions for Caesalpinioideae, and its application to classification and key-making. In: R.M. Polhill and P.H. Raven (editors). *Advances in Legume Systematics*, part 1, pp. 65–80. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Watson, L. and Dallwitz, M.J. (1983). The genera of Leguminosae-Caesalpinioideae. Anatomy, morphology and keys. 95 pp. Research School of Biological Sciences, Australian National University, Canberra.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. and Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky and T. White (editors). PCR protocols: a guide to methods and applications, pp. 315–322. Academic Press, San Diego, CA.