ii

Université de Montréal

Phylogénie et biogéographie du genre *Bauhinia* s.l. (Leguminosae)

Par Carole Sinou

Institut de Recherche en Biologie Végétale, Département de Sciences Biologiques

Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des Arts et des Sciences en vue de l'obtention du grade de docteur en Sciences Biologiques

Mars 2015

© Carole Sinou, 2015

Université de Montréal Faculté des études supérieures et postdoctorales

Cette thèse intitulée :

Phylogénie et biogéographie du genre Bauhinia s.l. (Leguminosae)

Présentée par : Carole Sinou

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Luc Brouillet, président-rapporteur Anne Bruneau, directrice de recherche Simon Joly, membre du jury Selvadurai Dayanandan, examinateur externe Sébastien Sauvé, représentant du doyen de la FES

Résumé

Bauhinia s.l. est le plus vaste genre de la tribu des Cercideae (Ceasalpinioideae, Leguminoseae), avec plus de 300 espèces. Il présente une distribution pantropicale et une grande variabilité morphologique. Ces deux caractéristiques ont limité les études taxonomiques sur le genre complet, résultant en plusieurs études taxonomiques de certains groupes seulement. En 1987, Wunderlin et al. proposent une vaste révision taxonomique de la tribu des Cercideae, basée sur des données morphologiques, et divisent le genre *Bauhinia* en quatre sous-genres. En 2005, Lewis et Forest publient une nouvelle classification préliminaire basée sur des données moléculaires, mais sur un échantillonnage taxonomique restreint. Leurs conclusions remettent en question le monophylétisme du genre *Bauhinia* et suggèrent plutôt la reconnaissance de huit genres au sein du grade *Bauhinia* s.l.

Afin de vérifier les hypothèses de Lewis et Forest, et obtenir une vision plus claire de l'histroire de *Bauhinia* s.l., nous avons séquencé deux régions chloroplastiques (*trnL-trn*F et *matK-trn*K) et deux régions nucléaires (*Leafy* et *Legcyc*) pour un vaste échantillonnage représentatif des Cercideae. Une première phylogénie de la tribu a tout d'abord été réalisée à partir des séquences de *trnL-trn*F seulement et a confirmé le non-monoplylétisme de *Bauhinia* s.l., avec l'inclusion du genre *Brenierea*, traditionnellement reconnu comme genre frère de *Bauhinia* s.l. Afin de ne pas limiter notre vision de l'histoire évolutive des Cercideae à un seul type de données moléculaires et à une seule région, une nouvelle série d'analyse a été effectuée, incluant toutes les séquences chloroplastiques et nucléaires. Une phylogénie d'espèce ainsi qu'un arbre de supermatrice ont été reconstruits. Bien que certaines contradictions apparaissent entre les phylogénies, les grandes lignes de l'histoire des Cercideae ont été résolues. *Bauhinia* s.l. est divisée en deux lignées : les groupes *Phanera* et *Bauhinia*. Le groupe *Bauhinia* est constitué des genres *Bauhinia* s.s.,

Piliostigma et *Brenierea*. Le groupe *Phanera* est constitué des genres *Gigasiphon*, *Tylosema*, *Lysiphyllum*, *Barklya*, *Phanera* et *Schnella*. Les genres *Cercis*, *Adenolobus* et *Griffonia* sont les groupes-frères du clade *Bauhinia* s.l. Au minimum un événement de duplication de *Legcyc* a été mis en évidence pour la totalité de la tribu des Cercideae, excepté *Cercis*, mais plusieurs évènements sont suggérés à la fois par *Legcyc* et *Leafy*.

Finalement, la datation et la reconstruction des aires ancestrales de la tribu ont été effectuées. La tribu est datée de 49,7 Ma et est originaire des régions tempérées de l'hémisphère nord, probablement autour de la mer de Thétys. La tribu s'est ensuite dispersée vers les régions tropicales sèches de l'Afrique, où la séparation des groupes *Bauhinia* et *Phanera* a eu lieu. Ces deux groupes se sont ensuite dispersés en parallèle vers l'Asie du sud-est au début du Miocène. À la même période, une dispersion depuis l'Afrique de *Bauhinia* s.s. a permis la diversification des espèces américaines de ce genre, alors que le genre *Schnella* (seul genre américain du groupe *Phanera*) est passé par l'Australie afin de rejoindre le continent américain. Cette dispersion vers l'Australie sera également à l'origine des genres *Lysiphyllum* et *Barklya*.

Mots-clés : *Bauhinia*, Cercideae, Caesalpinioideae, phylogénie, biogéographie, pantropical, *Leafy*, *Legcyc*, *trnL-trn*F, *mat*K-*trn*K.

Abstract

Bauhinia s.l. is the largest genus of the tribe Cercideae (Ceasalpinioideae, Leguminoseae), with over 300 species. It has a pantropical distribution and high morphological variability. These two features have resulted in few studies that focus on the entire genus, resulting in several regional studies or studies of certain subgroups only. In 1987, Wunderlin et al. presented a broad taxonomic revision of the tribe Cercideae, based on morphological data, and divided the genus *Bauhinia* into four subgenera. In 2005, Lewis and Forest published a new preliminary classification based on molecular data, but for a limited taxonomic sampling. Their findings question the monophyly of the genus *Bauhinia* and suggest instead the recognition of eight genera in the *Bauhinia* s.l. grade.

To test the hypotheses of Lewis and Forest, and to obtain a clearer view of the history of *Bauhinia* s.l., we sequenced two chloroplast regions (*trnL-trn*F and *mat*K*trn*K) and two nuclear regions (*Leafy* and *Legcyc*) for a large representative sampling of the Cercideae. A primary phylogeny of the tribe was first generated based on trnLtrnF sequences only and confirmed the non-monophyly of Bauhinia s.l., with the inclusion of the genus *Brenierea*, traditionally recognized as sister group of *Bauhinia* s.l. In order to obtain a deaper view of the evolutionary history of the Cercideae, a new series of analysis was performed, including all nuclear and chloroplast sequences. Individual phylogenies were reconstructed for each region of the genome, and both a species and a supermatrix trees were reconstructed. Although certain conflicting relationships appear between phylogenies, the outline of the history of the Cercideae has been resolved. Bauhinia s.l. is divided into two lineages: Phanera and Bauhinia groups. The Bauhinia group includes Bauhinia s.s., Piliostigma and Brenierea. The Phanera group is composed of Gigasiphon, Tylosema, Lysiphyllum, Barklya, Phanera and Schnella. Cercis, Griffonia and Adenolobus are sister groups of Bauhinia s.l. At least one duplication event of Legcyc has been highlighted for the entire tribe

Cercideae, excluding *Cercis*. Several other duplication events are also suggested by both *Legcyc* and *Leafy*.

Finally, a divergence time analysis and a reconstruction of ancestral areas were conducted. The root of the tribe is evaluated to be 49.7 Mya old, and to originate from temperate regions in the northern hemisphere, mostly around the Tethys Sea. The tribe then dispersed into drier biomes in Africa, where the separation of the *Bauhinia* and the *Phanera* groups occurred. These two lineages then dispersed following parallel routes to Southeast Asia in the early Miocene. At the same time, a dispersal of the African *Bauhinia* s.s. to South America permitted the diversification of the American species of this genus, and *Schnella* (the only American genus within the *Phanera* group) dispersed to the American continent from Australia. This dispersal to Australia is also at the origin of *Lysiphyllum* and *Barklya*.

Keywords : *Bauhinia*, Cercideae, Caesalpinioideae, phylogeny, biogeography, pantropical, *Leafy*, *Legcyc*, *trnL-trn*F, *mat*K-*trn*K

Table des matières

Résumé	i
Abstract	iii
Table des matières	v
Liste des abréviations	ix
Herbiers	ix
Termes relatifs à la méthodologie	x
Unités	xi
Liste des tableaux	xii
Liste des figures	xiii
Remerciements	xvi
Chapitre 1 - Introduction	1
1.1 - Le projet <i>Bauhinia</i>	1
1.2 - Les Légumineuses : une famille à croquer	2
1.3 - La tribu des Cercideae	4
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses : 	4 sur le genre
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses Bauhinia. 	4 sur le genre 6
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses Bauhinia. 1.5 - Taxonomie du genre Bauhinia s.l. 	4 sur le genre 6 10
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses Bauhinia. 1.5 - Taxonomie du genre Bauhinia s.l. 1.5.1 - Bauhinia sensu stricto	4 sur le genre 6 10 11
 1.3 - La tribu des Cercideae	4 sur le genre 6 10 11
 1.3 - La tribu des Cercideae	4 sur le genre 6 10 11 14 16
 1.3 - La tribu des Cercideae	4 sur le genre 6 10 11 14 16 16
 1.3 - La tribu des Cercideae	4 sur le genre 6 10 11 14 16 16 17
 1.3 - La tribu des Cercideae	4 sur le genre
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses <i>Bauhinia</i>. 1.5 - Taxonomie du genre <i>Bauhinia</i> s.1. 1.5 - <i>Pauhinia</i> sensu stricto 1.5 - <i>Phanera</i>. 1.5 - <i>Phanera</i>. 1.5 - <i>Phanera</i>. 1.5 - <i>Piliostigma</i>. 1.5 - <i>Gigasiphon</i>. 1.5 - <i>Lysiphyllum</i>. 	4 sur le genre 6 10 11 14 14 16 17 18 19
 1.3 - La tribu des Cercideae 1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses <i>Bauhinia</i>. 1.5 - Taxonomie du genre <i>Bauhinia</i> s.l. 1.5 - Phanera 1.5 - Phanera 1.5 - <i>Phanera</i> 1.5 - <i>Piliostigma</i> 1.5 - <i>Gigasiphon</i> 1.5 - <i>Lysiphyllum</i> 1.5 - <i>Barklya</i> 	4 sur le genre

1.7 - Objectifs du projet
1.7.1 - Phylogénie et taxonomie
1.7.2 - Biogéographie
Chapitre 2 - The genus Bauhinia s.l. (Leguminosae): a phylogeny based on the plastic
trnL–trnF region
2.1 - Introduction
2.2 - Material and methods
2.2.1 - Taxon sampling
2.2.2 - Molecular methods
2.2.3 - Phylogenetic analyses
2.3 - Results
2.3.1 - Characteristics of <i>trn</i> L– <i>trn</i> F sequences
2.3.2 - Phylogenetic analysis
2.3.3 - Polymorphism of the <i>rpl</i> 2 plastid region
2.4 - Discussion
2.4.1 - Evolution of the genus <i>Bauhinia</i> s.l
2.4.2 - Clade 1: Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Phanera, Lasiobema,
Lysiphyllum
2.4.3 - Clade 2: Brenierea, Piliostigma, Bauhinia s.s
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK-
Chapitre 3 - <i>Bauhinia</i> s.l.: a bilobed history told by plastid (<i>trnL-trnF</i> and <i>matK-</i> 3' <i>trnK</i>) and nuclear (<i>Leafy</i> and <i>Legcyc</i>) markers
Chapitre 3 - <i>Bauhinia</i> s.l.: a bilobed history told by plastid (<i>trnL-trn</i> F and <i>mat</i> K-3' <i>trn</i> K) and nuclear (<i>Leafy</i> and <i>Legcyc</i>) markers
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK- 3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé :
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK- 3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé : 66 3.1 - Introduction.
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK- 3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé : 66 3.1 - Introduction. 67 3.2 - Material and methods. 70
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK- 3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé : 66 3.1 - Introduction. 67 3.2 - Material and methods. 70 3.2.1 - Taxon sampling. 70
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK- 3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé : 66 3.1 - Introduction. 67 3.2 - Material and methods. 70 3.2.1 - Taxon sampling. 70 3.2.2 - Molecular methods: 87
Chapitre 3 - Bauhinia s.l.: a bilobed history told by plastid (trnL-trnF and matK-3'trnK) and nuclear (Leafy and Legcyc) markers. 65 Abstract : 65 Résumé : 66 3.1 - Introduction. 67 3.2 - Material and methods. 70 3.2.1 - Taxon sampling. 70 3.2.2 - Molecular methods: 87 3.2.3 - Phylogenetic analyses: 88

3.3.1 - Tribe Cercideae	
3.3.2 - <i>trn</i> L- <i>trn</i> F Region	91
3.3.3 - matK-trnK region	
3.3.4 - Insight from the nuclear markers	
3.3.4.1 - Leafy	
3.3.4.2 - <i>Legcyc</i>	
3.3.5 - Supermatrix tree	
3.3.6 - Species tree	
3.4 - Discussion	
3.4.1 - Species-tree methods vs. supermatrix method: a comparison.	
3.4.2 - Origin of the Legcyc duplication	
3.4.3 - The big picture in tribe Cercideae	
3.4.3.1 – The <i>Bauhinia</i> clade	
3.4.3.2 - The <i>Phanera</i> clade	
3.5 Conclusion	121
5.5 - Conclusion	
Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre	Bauhinia s.l.
Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	<i>Bauhinia</i> s.l
Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	<i>Bauhinia</i> s.l.
Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae) Abstract :	<i>Bauhinia</i> s.l.
Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae) Abstract :	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae) Abstract :	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136 138
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136 138 138 139
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136 138 138 139 141
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136 138 138 139 141 141
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 133 133 135 136 138 138 139 141 141 141
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 132 133 133 135 136 138 139 141 141 141 141 142
 Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre (Leguminosae : Caesalpinioideae)	Bauhinia s.l. 132 132 132 133 133 135 136 138 139 141 141 141 141 142 144

4.3.2 - Analyses biogéographiques :	
4.4 - Discussion :	
4.4.1 - Un aller-simple vers l'Asie !	
4.4.2 - Deux routes distinctes pour les lignées américaines des grou	pes Bauhinia
et Phanera ?	156
4.4.3 - Madagascar	159
4.5 - Conclusion :	
Chapitre 5 - Discussion générale et Conclusion	
5.1 - Il était une fois un vaste genre	
5.2 - Ce que nous avons appris de nos erreurs et limitation des métho	des d'analyse
utilisées	
5.3 - Et maintenant ?	
Références	
Annexe I :	i
Annexe II	x
Annexe III	XV
Annexe IV	xxi
A	

Liste des abréviations

Termes généraux

ADN : Acide désoxyribonucléique

APG : Angiosperm Phylogeny Group

bp : Base pair(s) (Paire de bases)

DNA : Acide désoxyribonucléique

Dr. : Docteur

e.g.: exempli gratia

et al. : et alia

Fig. : Figure

inc. : Incorporé

i.e. : id est

ITS : Internal transcribed spacer

IRBV : Institut de recherche en biologie végétale

Ma : Millions d'années

Mya : Million years ago

n : Jeu de chromosomes

p.: Page

Qc : Québec

s.l. : sensu lato

s.s. : sensu stricto

USA : United states of America

v. : Version

Herbiers

ASU : Arizona State University, USA BH : Cornell University, USA GMUF : George Mason University, USA K : Royal Botanic Gardens, Kew, UK
MEL : Royal Botanic Gardens, Melbourne, Australia
MO : Missouri Botanical Garden, Saint-Louis, USA
MT : Université de Montréal, Montréal
NBG : South African National Biodiversity Institute, Cape Town
NSW : Botanic Gardens and Centennial Parklands, Sydney, Australia
NY : New York Botanical Garden, USA
TUS : Tohoku University, Japan
US : Smithsonian Institution, Washington, USA
USF : University of South Florida, USA
WAG : Wagenigen University, Pays-Bas

Termes relatifs à la méthodologie

BSA : Albumine sérique bovine (bovine serum albumine)

CI : Consistency index

CTAB : Cetyl trimethylammonium bromide

dNTP : Désoxyribbonucléotides tri-phosphate

DMSO : Diméthylsulfoxyde

MCIC : Multiple Complex Indel Coding

MgCl₂ : Chlorure de magnésium

PAUP* : Phylogenetic Analysis Using Parsimony (software)

PCR : Polymerase chain reaction

PEG : Polyethylene glycol

PVP : Polyvinylpyrrolidone

rDNA : Acide désoxyribonucléique ribosomal

RI : Retention index

RNAse A : Ribonuclease A

SIC : Simple Indel Coding

Taq : Thermophilus aquaticus

TBR : Tree bisection reconnection

Unités

% : Pourcentage °C : Degré Celcius g : Gramme L : Litre mg : Milligramme mL : Millilitre mmol : Millimole ng : Nanogramme µL : Microlitre µmol : Micromole

Liste des tableaux

- Tableau IRépartition et caractéristiques morphologiques principales p. 13
des sections au sein du genre *Bauhinia* s.s.
- Tableau IIRépartition et caractéristiques morphologiques principales p. 15
des sections au sein du genre *Phanera*.
- Tableau IIISpecies of the genus Bauhinia s.l. and of outgroup taxa p. 47-49sequenced for the plastid trnL intron and the trnL-trnFspacer.
- TableauSpecies of the tribe Cercideae sequenced for two plastid p. 71-79IVmarkers (trnL-trnF and matK-3'trnK) and two nuclear
markers (Leafy and Legcyc).
- Tableau VContraintes de dispersion appliquées lors de l'analyse de p. 147
biogéographie.
- TableauAires ancestrales et datation des principaux clades de la p. 149VItribu des Cercideae.

Liste des figures

Figure 1 Phylogénie du genre Bauhinia s.l. selon a) p. 10 Wunderlin et al. (1987) et b) Lewis et Forest (2005). Figure 2 Photographies d'espèces représentatives de chaque p. 22-34 genre de la tribu des Cercideae. Figure 3 Phylogenetic analysis of the chloroplast *trnL* intron p. 56 and *trnL-trnF* intergenic spacer for genus *Bauhinia* s.l. Figure 4 Summary of matrices and type of analyses p. 83 conducted for each marker. Figure 5 Phylogenetic analysis of the chloroplast *trn*L intron p. 87-90 and the *trnL-trnF* intergenic spacer for tribe Cercideae. Figure 6 Phylogenetic analysis of the chloroplast *mat*K exon p. 92-93 and the 3'-matK-trnK intergenic spacer for tribe Cercideae. Figure 7a Phylogenetic analysis of the nuclear Leafy region p. 96-103 for tribe Cercideae. Figure 7b Phylogenetic analysis of the nuclear *Leafy* region p. for the Bauhinia clade (tribe Cercideae). Figure 8a Phylogenetic analysis of the *Legcyc* 1 copy of the p. 105-109 nuclear *Legcyc* region for the *Bauhinia* clade (tribe Cercideae). Figure 8b Phylogenetic analysis of the Legcvc1 copy of the p. nuclear Legcyc region for the Bauhinia clade (tribe Cercideae) Figure 9a Phylogenetic analysis of the *Legcyc2* copy of the p. nuclear Legcyc region for tribe Cercideae.

- Figure 9b Phylogenetic analysis of the *Legcyc*2 copy of the p. 111-116 nuclear *Legcyc* region for the *Bauhinia* clade (tribe Cercideae).
- Figure 10 Bayesian majority rule consensus tree of the p. 118-120 supermatrix constructed for tribe Cercideae.
- Figure 11 Species tree of the Cercideae tribe based on a p. 122 reduced matrix of 56 species.
- Figure 12 Carte de distribution de la tribu des Cercideae et p. 145 localisation des fossiles documentés pour la tribu.
- Figure 13 Recontruction des aires ancestrales pour la tribu des p. 151 Cercideae à partir de la supermatrice combinant les deux marqueurs chloroplastiques (*trnL-trnF* et *matK-trnK*) et les trois marqueurs nucléaires (*Leafy*, *Legcyc1* et *Legcyc2*).

« Quand on ne sait pas où l'on va, il faut y aller... et le plus vite possible ! » Jacques Rouxel, Les Shadoks.

Remerciements

Après ces nombreuses années de vie, qui m'ont mené par monts et par vaux, qui m'ont fait vivre de multiples aventures et rencontres, il m'apparaît difficile de réussir à remercier toutes les personnes ayant contribuées à cette formidable (et parfois déroutante) page de ma vie.

Je tiens bien entendu à remercier Anne, ma directrice de recherche, pour m'avoir ouvert les portes de son labo et m'avoir fait confiance tout au long de ces années. Lorsque tu m'as présenté la problématique de *Bauhinia*, je ne me doutais pas que cette magnifique fleur allait occuper ma vie durant autant d'années, mais grâce à ton aide constante et à tes nombreux conseils, j'ai pu surmonter les nombreuses difficultés qui se sont présentées. La porte de ton bureau a toujours été grande ouverte, que ce soit pour régler des problèmes techniques ou discuter des mes états d'âmes face à mon avenir. Et surtout, merci de ta patience ! Travailler sous ta direction a été un pur plaisir !

Je ne peux passer à côté de l'envie de remercier Luc Brouillet, pour son soutien lors de mes différents comités de maîtrise et de doctorat, mais également pour ses multiples apparitions surprises au laboratoire, ses argumentations vivifiantes au sujet d'articles lors des réunions de labo, ou tout simplement sur les déboires de la vie quotidienne à Montréal. Une discussion avec toi est toujours pleine de rebondissement et de matière à réflexion.

Il va de soi ensuite que je tienne à remercier les étudiants du labo Bruneau/Brouillet, passés et présents : Elyse-Ann Faubert, pour avoir pris la patience de me montrer les manipulations lors de mon arrivée, Marjorie Mercure, pour nos multiples discussions de paillasse et souper à la maison, Vincent Manzanilla et Sugir Selliah, nos deux inséparables et sources de réflexions philosophiques, Simon Joly pour tes réponses à tout, Mariannick Archambault, tout simplement parce que tu es toi, Erin Zimmerman, pour m'avoir fait progresser en anglais et pour nos discussions de cubicule, Édeline Gagnon et Marielle Babineau, pour les longues discussions de labo et avoir supporté mes derniers jours de manipulation. Je tiens également à remercier vivement les étudiantes et étudiants de l'IRBV, pour tous les moments passés autour de la table de lunch, les multiples activités et l'aide constante, quelle soit matérielle ou psychologique ! Ce fut un plaisir de partager ces quelques années avec vous.

Des remerciements ne pourraient être complets sans un petit mot pour ma famille. Je vous ai toujours su derrière moi durant ces années et cela a été d'une grande aide pendant les moments plus difficiles. Merci d'avoir patiemment essayé de comprendre ce que je fais réellement de mes journées ! Ludovic, Jeanne et Hugo, merci de mettre du soleil dans notre vie. Vos gazouillis et sourires ont accompagnés les dernières années de ce projet pour notre plus grand bonheur. Mariannick, tu as sacrifié plusieurs étés afin de me permettre d'avancer malgré notre vie de famille chargée, tu as toujours été d'un support inconditionnel et incroyable et tu n'as jamais manqué de me redonner de la motivation et du courage quand je commençais à en manquer ! Merci de si bien m'accompagner sur notre beau chemin.

Mes années à Montréal m'ont apporté beaucoup de joies, le plus souvent associée à ce que j'appelle mes « petites familles ». Alors un gros merci au 2058, à l'Alternative, aux Vélociens, aux Vainqueurs et au Gris, pour tous les moments de détente, de défoulement et d'implication sociale que vous m'avez fait (et me faites encore) vivre !

Chapitre 1 - Introduction

Le genre *Bauhinia* sensu lato est composé d'environ 300 à 350 espèces. Appartenant à la famille de Légumineuses et à la sous-famille des Caesalpinioideae, c'est un genre peu connu dans nos régions, puisqu'il est uniquement présent dans les régions tropicales (sèches et humides), sous forme d'arbres, d'arbustes, de lianes et d'herbacées. Dans ces régions, bien qu'il ne soit pas d'un grand intérêt économique, il prend une toute autre importance. Souvent dénommé dans les différents dialectes par ce qui se traduit par « patte de vache », faisant référence la forme de ses feuilles bilobées, c'est un genre très présent dans la vie quotidienne. Peu utilisées en médecine, les espèces sont en revanche utilisées comme bois de construction et de chauffage, leurs fibres sont utilisées pour la confection de cordages, et leurs feuilles sont bien connues des enfants puisqu'elles font de parfaits masques de carnavals. De plus quelques espèces sont largement utilisées en horticulture pour la beauté de leurs fleurs. Leurs graines ne sont généralement pas consommées.

1.1 - Le projet Bauhinia

Le projet *Bauhinia* s'inscrit directement dans l'un des axes de recherche du laboratoire de systématique moléculaire du Dr. Anne Bruneau : la reconstruction de l'histoire évolutive de la sous-famille des Caesalpinioideae. Cette sous-famille, la première à avoir divergé au sein de la famille des Légumineuses, est composée de plusieurs groupes dont la délimitation est encore floue et qui sont le sujet de plusieurs études récentes (Polhill et al., 1981; Polhill, 1994; Doyle et al., 2000; Bruneau et al., 2001, 2008; Kajita et al., 2001; Herendeen et al., 2003; Wojchiechowski, 2003; Wojciechowski et al., 2004; Lewis et al., 2005; LPWG, 2013). De nombreuses questions quant à la définition de ces groupes, mais aussi par rapport à l'origine des

deux autres sous-familles des Leguminosae (Mimosoideae et Papilionoideae), sont toujours d'actualité.

Au sein de la sous-famille des Caesalpinioideae, la tribu des Cercideae, à laquelle appartient le genre Bauhinia s.l., semble être la première lignée à avoir divergé, bien que l'ajout du genre monospécifique Duparquetia semble remettre en question cette observation (Bruneau et al., 2008). Le genre Bauhinia s.l. est le plus riche spécifiquement à l'intérieur de la tribu. Cette grande richesse en espèces, associée à une répartition pantropicale et à une grande variabilité morphologique, a grandement compliqué la tâche des taxonomistes ayant travaillé sur sa classification. Avec l'évolution et la démocratisation des méthodes de séquençage, il est apparu primordial de tenter d'utiliser des données moléculaires, associées à des données morphologiques, pour reconstruire la phylogénie du genre et ainsi mieux comprendre les patrons d'évolutions d'une des première lignée des Caesalpinioideae. De plus, la répartition pantropicale de cette riche lignée engendre une formidable base de travail et de questionnements quant à l'histoire biogéographique non seulement du genre, mais de la famille des Légumineuses au complet. Etudier les mouvements d'espèces ayant engendré la distribution actuelle de cette lignée peut, peut-être, ainsi permettre de tracer des parallèles pour comprendre les grandes lignes de l'histoire de la famille.

1.2 - Les Légumineuses : une famille à croquer

La famille des Légumineuses, avec environ 19 500 espèces et 730 genres, est la troisième plus grande famille d'Angiospermes, après les Orchidaceae (22 075 espèces / 880 genres) et les Asteraceae (23 600 espèces / 1620 genres), et présente une fantastique diversité de formes, d'habitats mais aussi de morphologie foliaire et florale. Utilisée en agriculture, chimie, médecine, horticulture, mais aussi comme fibres ou

huiles, cette famille se révèle d'une grande importance économique, écologique et culturelle.

L'origine de la famille a été situé au Tertiaire depuis la découverte de la plus ancienne preuve fossile tangible, datée de la fin du Paléocène (56,5 Ma). Du pollen typique du genre *Sindora* (Caesalpinioideae : Detarieae) a été trouvé dans des couches datant du Maastrichtien (70 Ma), suggérant une origine plus ancienne de la famille à la fin du Crétacé (Herendeen et Crane, 1992). Il est également à noter qu'un fossile similaire au genre *Cassia* (Caesalpinioideae : Cassieae) découvert au Soudan a été daté du Turonien-Santonien (90-86 Ma). Néanmoins, ce fossile ne peut être assigné à la famille avec certitude puisqu'aucune observation de « vestured pits », caractéristique du bois des Légumineuses, n'a pu être effectuée. L'origine géographique des fossiles les plus anciens oriente l'origine de la famille vers le continent africain, laissant supposer une vaste dispersion vers l'Amérique, l'Asie et l'Australie (Herendeen et al., 1992, Schrire et al., 2005). L'existence d'une grande quantité de données fossiles attribuables à la famille des Légumineuses est un formidable atout pour la reconstruction de la phylogénie et de la biogéographie de cette famille.

Caractérisé par son fruit typique (légume ou gousse), la famille des Légumineuses est monophylétique (Wojciechowski, 2003; Wojciechowski et al., 2004 ; Bruneau et al., 2008). Elle est traditionnellement divisée en trois sous-familles (Polhill et al., 1981) : les Mimosoideae, comprenant quatre tribus et 3270 espèces, les Papilionoideae, qui est la plus grosse sous-famille des Légumineuses avec 28 tribus et 13 800 espèces, et les Caesalpinioideae totalisant 2250 espèces réparties en quatre tribus (Cercideae, Detarieae, Caesalpinieae et Cassieae). Les sous-familles des Mimosoideae et Papilionoideae apparaîtsent toutes deux monophylétiques alors que la sous-famille des Caesalpinioideae apparaît paraphylétique. En effet, la sous-famille des Mimosoideae est incluse au sein d'un sous-clade des Caesalpinieae et Cassieae, et celle des Papilionoideae apparaît comme groupe-frère de ce large clade (Bruneau et al., 2001, 2008 ; Wojciechowski et al., 2004). Le placement des Caesalpinioideae dans la phylogénie des Leguminosae montre que cette sous-famille est composée des premiers clades à avoir divergés (Lavin et al., 2005, Bruneau et al, 2008).

Les premières hypothèses émises par Dickison (1981) et Gottlieb (1994) placent les Sapindaceae et Connaraceae comme groupe frère des Légumineuses. Depuis, plusieurs analyses (revu par Wojciechowski, 2003) ont rejeté cette hypothèse et ont placé les Leguminosae au sein de l'ordre des Fabales, avec les Polygalaceae, Surianaceae et Quillajaceae. Cette classification est celle acceptée par l'APG III (2009).

1.3 - La tribu des Cercideae

Plusieurs analyses divergent quant au placement de la tribu des Cercideae. Ainsi, elle apparaît généralement frère du reste de Légumineuses (Bruneau et al., 2001 ; Herendeen et al., 2003), alors que ce sont les Detarieae qui occupent cette place dans l'analyse de Bruneau et al. (2008) pour laquelle l'ajout du genre Duparquetia a créé de nombreuses ambiguïtés entre les différents jeux de données testés. Lorsque c'était les familles des Sapindaceae et des Connaraceae qui étaient considérées comme groupes frères de Légumineuses, c'était les tribus Cassieae (Tucker et Douglas, 1994) et Duparquetiineae (Chapill, 1995) qui se plaçaient comme taxon frère du reste de la famille. Quoi qu'il en soit, la tribu des Cercideae a été divisée en deux sous-tribus par Wunderlin (1976a, 1979) et Wunderlin et al. (1981, 1987): la sous-tribu des Cercidinae et celle des Bauhiniinae. Les Cercidinae sont composés de trois genres : Cercis L., Adenolobus (Harv. Ex Benth. & Hook.f.) Torre & Hillc., et Griffonia Baill. La sous-tribu des Bauhiniinae est quant à elle composée de deux genres : le genre monospécifique Brenierea, et le genre Bauhinia au sens large. Cette division est basée sur la forme d'hile et la présence d'un arille. En effet, les Cercidinae présente un hile circulaire et pas d'arille, alors que les Bauhiniinae, un hile en forme de croissant et un arille.

Le genre Cercis est composé de dix espèces réparties en Amérique du Nord, dans la région Méditerranéenne et en Chine. Ce sont des arbustes de milieux tempérés dont les fleurs se développent directement sur les tiges et non pas à l'aisselle des feuilles (cauliflorie, figure 2.a). La fleur des Cercis présente une convergence évolutive avec celle des Papilionoideae puisque la morphologie des pétales est semblable entre les deux taxons. Il y a néanmoins une différence dans le mode d'estivation, puisqu'elle est ascendante chez les espèces de Cercis et descendante chez les Papilionoideae. La morphologie de ces fleurs est caractérisée de «pseudo-papilionoideae». La feuille de Cercis est entière, et la fleur possède dix étamines fertiles. Le genre Adenolobus est composé de deux espèces endémiques des régions tropicales et arides du sud de l'Afrique (Namibie, Bostwana, Angola et Afrique du Sud). Ce sont des arbustes ou de petits arbres dont les feuilles sont légèrement bilobées et dont les fleurs possèdent dix étamines fertiles (figure 2.c). Le genre Griffonia, anciennement décrit sous le nom Brandeiraea Welw. Ex Benth., groupe quatre espèces endémiques du centre-ouest de l'Afrique (du Liberia au Congo et en Angola). Ce sont des arbustes grimpants ou des lianes retrouvés principalement dans les forêts tropicales humides. C'est grâce à la présence de tiges recourbées que ces espèces sont grimpantes et non grâce à de véritables vrilles. Les feuilles sont entières et les fleurs possèdent dix étamines fertiles (figure 2.b). Brenierea insgnis, la seule espèce du genre, est quant à elle très particulière puisque ce sont des arbustes dont les tiges sont transformées en cladode, des tiges aplaties ressemblant à une feuille. De plus les feuilles sont réduites et les fleurs dénuées de pétales (figure 2.e). Le genre Bauhinia sera étudié en détail dans la section 4 de ce chapitre.

En ce qui concerne les fossiles attribuables à la tribu des Cercideae, de nombreuses incompréhensions demeurent. En effet, plusieurs fossiles attribués à cette tribu ont été par la suite révisés et déplacés (Herendeen et al., 1992). La difficulté d'identification des fossiles vient en particulier de l'absence de « vestured pits » chez les Cercideae, ne permettant donc pas d'associer avec certitudes certains fossiles avec cette tribu. Néanmoins, plusieurs fossiles ont pu être identifiés, provenant de diverses localisations allant de l'Amérique du Nord, à l'Équateur, la Tanzanie ou l'Inde et l'Asie. Ces fossiles sont datés de l'Éocène au Miocène (Endo et Fujiyama, 1966; Awashti, 1992; Herendeen et al., 1992 ; Kowalski, 2001; Calvillo-Canadell, 2002; Herendeen et Manchester, 2004; Jacobs et Herendeen, 2004; Chen et Zhang, 2005; Jia et Manchester, 2014; Meng et al, 2014; Wang et al., 2014)

Plusieurs études moléculaires s'intéressant à la famille des Légumineuses ont validé l'hypothèse du monophylétisme de la tribu (Tucker et Douglas, 1994 ; Chappill, 1995, Käas et Wink, 1996 ; Doyle et al., 1997, 2000 ; Bruneau et al., 2001, 2008 ; Kajita et al., 2001).

1.4 - Une histoire riche et mouvementée : revue des hypothèses sur le genre *Bauhinia*.

Depuis la première description du genre par Charles Plumier, de nombreux botanistes s'y sont intéressés, se basant sur des données morphologiques mais aussi depuis quelques années, sur des données moléculaires. Ainsi, Bronn (1822), Bentham (1840), Baillon (1870), Taubert (1891), Britton et Rose (1930), Hutchinson (1964), Yakolev (1972), Wunderlin (1979), s'intéressèrent au genre *Bauhinia* et plus largement à la classification de la tribu aujourd'hui définie sous le nom de tribu des Cercideae (Wunderlin et al., 1987). De nombreuses différences dans la classification et dans la taxonomie du genre *Bauhinia*, ainsi que de la tribu des Cercideae, ont entrainé l'apparition de nombreuses contradictions taxonomique. En 1973, Schmitz proposa une classification basée sur des données palynologiques et morphologique et suggéra la division de la tribu des Bauhinieae en 14 genres : *Bauhinia* L., *Phanera* Lour., *Tylosema* (Schweinf.) Torre & Hillc., *Lasiobema* (Korth.) Miq., *Perlebia* Mart., *Pauletia* Cav., *Gigasiphon* Drake del Cast., *Tournaya* Schmitz, *Adenolobus* (Harv.) Torre & Hillc., *Piliostigma* Hochst., *Schnella* Raddi, *Binaria* Rafin. et *Lysiphyllum* (Benth.) De Wit. Cette étude fait directement suite aux études de De Wit en Malaisie

(1956), de Torre et Hillcoat en Angola (1956) et des travaux de Cusset (1966) sur la taxonomie foliaire de la tribu des Bauhinieae. DeWit (1956) était en désaccord avec les travaux de Baker (1878) et Prain (1897) qui reconnaissaient le genre Bauhinia comme un seul large genre. Il reconnut alors six genres en plus de Bauhinia : Lysiphyllum, Gigasiphon, Piliostigma, Bracteolanthus, Lasiobema et Phanera. Nombres d'études se sont intéressées plus spécialement au genre Bauhinia, traitant le plus souvent de régions géographiques particulières. En 1840, Dietrich regroupa 81 espèces au sein du genre *Bauhinia* et fut le seul, jusqu'à Wunderlin et al. en 1987, à s'intéresser au genre en totalité. Concernant les espèces africaines, la plupart des auteurs gardent la classification de Hutchinson et Dalziel (1958) et Brenan (1967), reconnaissant les genres Piliostigma, Tylosema et Gigasiphon. C'est en 1915 que Thonner ajoute le genre Gigasiphon, qu'il considérait endémique à Madagascar. En 1946, Standley et Steyermark s'intéressèrent aux espèces du Guatemala et décrirent 13 espèces de Bauhinia. En 1951, Schery décrivit 13 espèces du genre Bauhinia présentes au Panama. Cette étude fut suivie par celle de Wunderlin (1976) dans cette même région, où il y décrivit onze espèces. En 1983, celui-ci publia une révision des espèces du genre Bauhinia natives de l'Amérique Centrale (Mexique, Amérique Centrale, Antilles). En 1987, Wunderlin, Larsen et Larsen proposèrent une classification du genre Bauhinia basée sur des données morphologiques, dans laquelle ils proposèrent la division du genre *Bauhinia* en quatre sous-genres : *Bauhinia* (neuf sections), *Barklya* (une espèce), *Elayuna* (deux sections) et *Phanera* (onze sections), et expliquèrent l'histoire du genre par un évènement de cladogenèse ayant engendré le genre Phanera et un groupe composé des genres Bauhinia, Barklya et Elayuna (figure 1.a).

En 2005, Lewis et Forest révisèrent cette classification en ajoutant des données moléculaires aux données morphologiques. Ils suggérèrent la révision du genre *Bauhinia* s.l., ainsi que sa division en huit genres (figure 1.b). Ainsi, les quatre sous-genres définis par Wunderlin et al. (1987) ont été redéfinis au niveau générique (*Bauhinia, Barklya, Piliostigma* équivalent du sous-genre *Elayuna*, et *Phanera*), et plusieurs sections présentes dans la classification de Wunderlin et al. (1987) ont

également été ramenées au niveau générique : les sections *Gigasiphon* (sous-genre *Bauhinia*), ainsi que les sections *Lasiobema*, *Lysiphyllum* et *Tylosema* (sous-genre *Phanera*). Cette révision a mis en lumière le paraphylétisme du genre *Bauhinia* décrit par Wunderlin et al. (1987), puisque le genre monophylétique *Brenierea* est décrit comme taxon frère du genre *Bauhinia* sensu stricto. L'hypothèse de paraphylétisme est supportée par les phylogénies de Bruneau et al. (2001, 2008) sur les relations au sein des Caesalpinioideae. De plus, les relations au sein du groupe formé par les genres *Phanera*, *Lasiobema*, *Lysiphyllum*, *Tylosema* et *Piliostigma* n'ont pas été clairement résolues dans l'étude de Lewis et Forest et doivent être vérifiées. Cette étude, la dernière en date à s'être intéressée au genre *Bauhinia* sensu lato en totalité, est le point de départ de notre projet. La taxonomie utilisée sera donc celle proposée par Lewis et Forest (2005).

Entre ces deux publications (Wunderlin et al., 1987; Lewis et al., 2005), plusieurs autres analyses se sont intéressées au genre Bauhinia : en suivant la classification de Wunderlin et al., Zhang (1995) se basa sur des caractères morphologique et arriva à la conclusion que les sous-genres décrits par Wunderlin et al. (1987) ne pouvaient être considérés comme monophylétiques. En 1997, Lai et al. utilisèrent l'intron rpl2 comme caractère diagnostique (codage en présence/absence de l'intron) et l'optimisèrent sur les classifications de Wunderlin et al. et de Zhang. Cette étude suggéra une nouvelle fois le paraphylétisme des sous-genres proposés par Wunderlin et al., de même pour les sections proposées par Zhang en 1995. Cette conclusion doit être traitée avec précaution puisque la perte de l'intron rpl2 chez certaines espèces du genre Bauhinia semble apparaître comme le résultat d'évènement indépendant. Il serait néanmoins intéressant d'optimiser ce caractère sur la phylogénie proposée par Lewis et Forest afin de vérifier cette hypothèse d'indépendance. S'intéressant plus particulièrement au sous-genre *Phanera* décrit par Wunderlin et al. (1987), Hao et al. (2003) conclurent, à partir de l'analyse de la région ITS, que les sous-genres Phanera et Barklya forment un groupe monophylétique, tout comme les sections Tubicalyx (Phanera) et Lysiphyllum. Néanmoins, dans leur étude, les sections

Phanera et *Lasiobema*, telles que décrites par Wunderlin et al., ne forment pas de groupes monophylétiques.

A la lumière de ces travaux, il est apparu nécessaire d'utiliser l'information essentielle contenue dans le signal moléculaire, afin de mieux comprendre les liens qui existent entre les espèces. Puisque les bases d'un tel ouvrage avait déjà été lancées par Lewis et Forest (2005), et qu'elles semblaient mettre en lumière de nouvelles relations au sein de la tribu des Cercideae, nous avons décidé de mettre nos efforts sur le séquençage de plusieurs régions génomiques et ce, sur un large échantillonnage, représentatif de la diversité morphologique et biogéographique du genre *Bauhinia* s.l.

Nos réflexions préalables nous ont rapidement poussé à séquencer à la fois des régions du génome chloroplastique et du génome nucléaire, afin d'éviter que l'histoire reconstruite ne soit entachée par un biais évolutif, le génôme chloroplastique étant à transmission maternelle uniquement. Les régions chloroplastiques ont été sélectionnées par rapport aux travaux précédemment réalisés au sein du laboratoire (Bruneau et al, 2001), ainsi que pour le niveau de variabilité qu'ils présentaient. Les régions nucléaires ont quant à elles été sélectionnées au regard de leur niveau de variabilité ainsi que leur rôle dans l'ontogénie florale et foliaire.



Figure 1 : Phylogénie du genre *Bauhinia* s.l. selon a) Wunderlin et al. (1987) et b) Lewis et Forest (2005).

1.5 - Taxonomie du genre Bauhinia s.l.

Décrit pour la première fois au 17^{ème} siècle par le botaniste Charles Plumier, le genre *Bauhinia* L. a été depuis lors l'objet de nombreuses études. Néanmoins, la classification de ce genre reste encore aujourd'hui relativement méconnue et aucune clé d'identification pour le genre en totalité n'est disponible pour la communauté scientifique. Nommé en l'honneur des botanistes Caspard et Jean Bauhin, le genre *Bauhinia* est caractérisé par une nervation palmée, et des feuilles simples, le plus souvent bilobées (avec des variations allant de feuilles entières à bifoliées). Cette caractéristique est à l'origine du nom *Bauhinia*, Plumier souhaitant faire référence à la fraternité suggérée par les lobes foliaires.

Le genre *Bauhinia* au sens large présente une répartition pantropicale et se retrouve aussi bien dans des biomes secs (savane, cerrado, forêt tropicale sèche) que dans des biomes plus humides (forêts tropicales humides, marécages, mangroves). Une formidable diversité morphologique peut-être observée au sein de ce genre et a entraîné la description de différents genres, sous-genres, sections ou séries dans les précédentes classifications. Ainsi cette diversité est observable tant au niveau du port, puisqu'on retrouve les espèces de *Bauhinia* sous forme d'arbres, d'arbustes (grimpant ou non) ou de lianes, que de la morphologie florale ou foliaire. Concernant la cytologie, peu de données sont disponibles : selon Goldblatt (1981), le nombre chromosomique de base de la sous-famille des Caesalpinioideae est x=7 avec uniquement le genre *Cercis* comme diploïde (2n=14), les autres genres apparaissant tétraploïdes (2n=28), aneuploïdes (2n=24, 26) ou polyploïdes (2n=42, 56) (Wunderlin et Larsen, 1981 ; Larsen et Larsen, 1991 ; Souza et Benko-Iseppon, 2004).

Plusieurs clades ont été définis au cours des différentes études réalisées sur le genre (voir détails section 3, page 4), et la classification reconnue au début du projet regroupait huit sous-genre au sein de *Bauhinia* s.l. : *Bauhinia* L., *Phanera* Lour. *Gigasiphon* Drake, *Tylosema* (Schweinf) Torre & Hillc., *Piliostigma* Hochst,

Lasiobema (Korth.) Miq., *Lysiphyllum* (Benth.) DeWit et *Barklya* F. Muell. A ces huit clades reconnus dans les études les plus récentes (Wunderlin et al., 1987 ; Zhang, 1995 ; Lai et al., 1997 ; Hao et al., 2003 ; Lewis et Forest, 2005), viennent s'ajouter d'autres clades plus controversés. Ainsi les clades *Schnella* Raddi (Britton et Rose, 1930), *Bracteolanthus* (DeWit, 1956), *Elayuna* (Wunderlin et al., 1987), *Pauletia* et *Loxocalyx* (Bentham, 1840 ; Baillon, 1870 ; Taubert, 1891), *Casparia* (Bentham, 1840 ; Baillon, 1870 ; Taubert, 1891), *Casparia* (Bentham, 1840 ; Baillon, 1870 ; Taubert, 1891), ont déjà été reconnus au même titre que les huit genres aujourd'hui proposés par Lewis et Forest (2005). Au total, 26 genres ont été reconnus au cours de l'histoire taxonomique de *Bauhinia* s.l. (Wunderlin, 1976a).

Il est à noter que, suite à notre publication de 2009 (chapitre 2), suggérant des modifications de la classification du genre, Wunderlin (2010b) a rajouté des données morphologiques aux résultats des analyses moléculaires précédentes, et a publié une révision de la tribu des Cercideae. Au début de ce projet, la classification de Wunderlin et al. (1987) et les hypothèses proposées par Lewis et Forest (2005) ont guidés nos travaux, et c'est donc sur ces bases que ma thèse est construite.

1.5.1 - Bauhinia sensu stricto

Le genre *Bauhinia* s.s. est composé d'environ 150 à 160 espèces présentant une répartition pantropicale, mais majoritairement néotropicale et divisée selon Wunderlin et al. (1987) en huit sections : *Pauletia* (figure 2.i), *Bauhinia* (figure 2.j), *Afrobauhinia* (figure 2.f, 2.g et 2.h), *Amaria, Micralvesia, Alvesia, Telestria* (figure 2.k) et *Pseudophanera*, classées par richesse spécifique décroissante. Les détails morphologiques de ces différentes sections sont décrits dans le tableau I. Ce sont des arbres ou des arbustes parfois grimpants, mais sans crochets spiralés, principalement trouvés dans des biomes tropicaux à saison sèche, rarement dans des zones plus humides. Les fleurs possèdent un calice s'ouvrant en deux à cinq lobes, ou en un seul lobe se rabattant vers le pédoncule et formant donc une structure semblable à la spathe

des Araceae. Cette caractéristique est uniquement observée chez les espèces de ce genre. Dû au grand nombre d'espèces au sein de ce genre, une grande variabilité morphologique est observée tant au niveau des fleurs que des feuilles. Ainsi, on retrouve des fleurs actinomorphes à zygomorphes, présentant des couleurs variées, et de une à dix étamines. Les feuilles varient de entières à bifoliées. Les différentes sections ont été divisées en deux alliances par Wunderlin et al. (1987) : Bauhinia, Pauletia et Amaria d'un côté et Alvesia, Micralvesia, Telestria, Pseudophanera et Afrobauhinia de l'autre. Cette division est justifiée par le fait que les étamines sont soudées (monadelphe ou diadelphe) chez Bauhinia, Pauletia et Amaria, alors qu'elle sont libres chez les sections de la seconde alliance. De plus, la seconde alliance est uniquement paléotropicale, alors que la première est néotropicale. Dans la description de Wunderlin et al. (1987), le clade Gigasiphon était reconnu comme une section au sein du genre *Bauhinia* s.s., et non pas comme un genre distinct, comme le proposait certains auteurs. Cette section formait néanmoins selon lui une alliance distincte des deux précédemment discutées. Dans notre classification, nous considérons ce clade comme un genre distinct et reviendront sur sa description (section 1.5.6).

THOTOM T . Troput much of a	manana and and have been	Ordaes L.	ue i pare -			an da Darre		
Section Séries	Répartition	Nombre d'espèces d'	Nombre 'étamines	Ouverture du calice	nervures principales	Inflorescence	Hypanthium	Notes
Pauletia								
<i>Cansenia</i> (Rafinesque) Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique du sud et centrale	50	10	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	Épines intrastipulaires
<i>Acuminatae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	2	10	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	
<i>Perlebia</i> (Martius) Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique du sud (Paraguay, Brésil, Argentine)	1	л	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	Épines intrastipulaires
<i>Pentandrae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique du sud et Mexique	7	ы	5 lobes	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	Épines intrastipulaires
<i>Ariaria</i> (Cuervo Marquez) Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique du sud et centrale	7	10	5 lobes	<11	Quelques fleurs	Tubulaire	
Aculeatae Vaz & Azevedo	Amérique du sud et centrale	10	10	Spathe	7 à 9	Cyme fasciculifo	r Tubulaire	Épines intrastipulaires
Bauhinia Bauhinia	Amérique centrale et du nord	10	н	Spathe	7 à 9	Racème court	Cupulé	
<i>Dipetalae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique (Mexique, Belize)	л	1	Spathe	7 à 9	Racème court	cupulé	
<i>Coulterae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique centrale (Mexique)	1	ω	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	cupulé	
<i>Remotae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique du sud (Brésil)	1	ω	Spathe	7 à 9	Racème court	cupulé	
Afrobauhinia Galpinae Wunderlin, Larsen & Larsen	Afrique du sud	1	ω	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	
<i>Porosae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Madagascar	1	1	Spathe	<11	Racème court	Tubulaire	
<i>Aurantiaceae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Sud de l'Afrique, Madagascar	9	л	Spathe	7 à 9	Corymbe	Tubulaire	
<i>Perplexa</i> e Wunderlin, Larsen & Larsen	Madagascar	1	10	Spathe	3 à 5	Quelques fleurs	cupulé	
<i>Aboriginae</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Madagascar	1	10	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	
<i>Amaria</i> (S. Mutis) Endlicher <i>Decandrae</i> Wunderlin,		2	10	0	Ч С		Tiblibito	
Larsen & Larsen <i>Triandrae</i> Wunderlin, Larsen	Amérique (Mexique, Guatemala)	1	ω	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	
Stenanthae Wunderlin, Larsen & Larsen	Amérique centrale (Équateur)	1	л	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	
<i>Micralvesia</i> Wunderlin, Larsen & Larsen <i>Viridescentes</i> Wunderlin,	Asie du sud-est	4	10	Spathe	3 à <11	Racème court	Tubulaire	dioïque
Racemosae Wunderlin, Larsen & Larsen	Afrique et sud de l'Asie	2	10	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	monoïque
<i>Alvesia</i> (Welwitsch) Wunderlin, Larsen & Laı	Asie du sud-est	6	10	Spathe	7 à 9	Quelques fleurs	Tubulaire	
<i>Telestria</i> (Rafinesque) Wunderlin, Larsen & I <i>Purpurea</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	.arsen Sud de l'Asie	2	3 ou 5	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	
<i>Monoteles</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Madagascar	1	Ľ	Spathe	7 à 9	Racème court	Tubulaire	Pracement remis en question, au profit de la sections Afrobauhinia
<i>Pseudophanera</i> Wunderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	2	ω	2 à 5 lobes	<11	Racème court	Tubulaire	

1.5.2 - *Phanera*

Le genre *Phanera* est le second plus large clade avec 120 à 130 espèces, réparties en Asie du Sud-est et en Amérique. Tout comme le genre *Bauhinia*, il a été divisé en huit sections par Wunderlin et al. (1987) : *Phanera* (Loureiro) Wunderlin, Larsen & Larsen, *Caulotretus* de Candolle, *Palmatifolia* (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen, *Schnella* (Raddi) Bentham, *Tubicalyx* Wunderlin, Larsen & Larsen, *Austrocercis* (de Wit) Wunderlin, Larsen & Larsen, Larsen & Larsen & Larsen et *Pseudobauhinia* Wunderlin, Larsen & Larsen. Le tableau II regroupe les détails morphologiques des différentes sections.

Les espèces du genre *Phanera* se retrouvent principalement sous forme de lianes ou d'arbustes grimpants, avec crochets spiralés, principalement dans des forêts tropicales humides. Le calice se sépare en deux à cinq lobes qui s'enroulent généralement sur eux même ou se replient vers l'hypanthium. Toutes les espèces de ce clade sont monoïques. Tout comme pour le genre *Bauhinia* s.s., une grande richesse morphologique est retrouvée au sein du genre *Phanera*, avec des fleurs actinomorphes à zygomorphes et deux, trois ou dix étamines. Les feuilles varient de bifoliées à entières.

Tout comme pour le genre *Bauhinia* s.s., deux groupes distincts sont observables. Le premier est composé des sections *Schnella* et *Caulotretus* qui sont uniquement néotropicales et sont caractérisées par des fleurs à dix étamines (figure 2.0). Le second groupe est composé par toutes les autres sections qui sont quant à elles paléotropicales et présentent une réduction marquée dans le nombre d'étamines, avec seulement trois étamines fertiles. La grande majorité de ces espèces paléotropicales se retrouvent en Asie du Sud-est (figure 2.s à 2.w).

La classification de Wuderlin et al. (1987) plaçait *Lasiobema, Lysiphyllum* et *Tylosema* au sein du genre *Phanera*. Nous suivons les hypothèses de Lewis et Forest (2005) et les reconnaissons comme des genres distincts.

Sections	Sous-sections	Séries	Répartition	Nombre d'espèces	Nombre d'étamines	Ouverture du calice	Nombre de nervures principales	Inflorescence	Hypanthium
Phanera (Loureiro) Wuderlin,									
	<i>Phanerosiphon</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen <i>Fulvae</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen		Bornéo	1	ω	5 lobes	>11	Racème court	Tubulaire
		<i>Fulvae</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	15	ω	2 lobes	3 à <11	Corymbe	Tubulaire
		<i>Corymbosae</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	6	ω	2 lobes	7 à 9	Corymbe	Tubulaire
		<i>Chloroxantheae</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	л	ω	5 lobes	>11	Panicule	Tubulaire
		<i>Loxocalyx</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen	Asie du sud-est	2	ω	5 lobes	7 à 9	Racème long	Cupulate
	<i>Clavatae</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen								
		Clavatae (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen Taciano (do Wit) Wuderlin 1 aroon &	⁴ Asie du sud-est	22	ω	5 lobes	<11	Corymbe	Tubulaire
		<i>Thsighes</i> (de wit) wuderiili, Earsen & Larsen	Malaisie et Bornéo	ω	ω	5 lobes	7 à 9	Racème long	Tubulaire
<i>Austrocercis</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen			Nouvelle-Guinée	1	ω	5 lobes	7 à 9	Panicule	Cupulate
<i>Palmatifolia</i> (de Wit) Wuderlin, Larsen & Larsen			Malaisie	18	ω	2 lobes		Corymbe	Tubulaire
<i>Tubicalyx</i> Wuderlin, Larsen & Larsen			Asie du sud-est	4	ω	5 lobes	ຜ ລັ ບ	Racème long	Cupulate
<i>Semla</i> Wuderlin, Larsen & Larsen			India, Pakistan, Népal	1	ω	2 lobes	>11	Panicule	Tubulaire
<i>Schnella</i> (Raddi) Bentham			Amérique du sud et centrale	8	10	2 lobes	7 à 9	Racème court	Tubulaire
<i>Caulotretus</i> de Candolle	<i>Binaria</i> (Rafinesque) Wunderlin, Larsen & Larsen		Amérique du sud et centrale	30	10	5 lobes	>11	Racème long	Tubulaire
	Larsen		Amerique du sud et centrale	1	10	3-4 lobes	>11	Racème court	Tubulaire
<i>Pseudobauhinia</i> Wuderlin, Larsen 8 Larsen	*		China	1	ω	5 lobes	>11	Racème court	Tubulaire

 Tableau II : Répartition et caractéristiques morphologiques principales des sections au sein du genre Phanera.
1.5.3 - Lasiobema

Le genre *Lasiobema* est composé de 15 à 20 espèces, uniquement distribuées en Asie du sud-est, en Inde et en Chine, et que l'on retrouve dans des forêts tropicales sèches sous forme de lianes avec crochets spiralés. Le calice se sépare en deux à cinq lobes, parfois jusqu'à la base, tout comme chez les espèces du genre *Phanera*, et les fleurs comportent trois étamines fertiles. Ce genre est également caractérisé par la présence de disques nectarifères à la marge de l'hypanthium. Provenant du grec *lasio* (hirsute) et *bema* (marche), le nom de ce genre fait référence à la forme d'échelle des lianes et au fait que les jeunes pousses sont généralement très poilues. Les espèces de ce clade sont d'ailleurs couramment nommées « monkey ladder » (échelle de singe).

Wuderlin et al. (1987) reconnaissent ce clade comme une section du sous-genre *Phanera*, et le divisent en trois sous-sections (Scandentes, Pullae et Championae). Les travaux antérieurs de De Wit (1956) et Schmitz (1973, 1977) décrivent *Lasiobema* au niveau générique mais en notant les ressemblances avec le genre *Phanera*. De même, bien qu'ils le reconnaissent comme un genre distinct, Lewis et Forest (2005) mettent en avant les relations étroites entre *Lasiobema* et les sections asiatiques du genre *Phanera*, remmettant ainsi en question la reconnaissance du genre *Lasiobema*. Hao et al. (2003) arrivent à la même réflexion, puisque les quatre espèces de *Lasiobema* analysées ne forment pas un groupe monophylétique et sont dispersées au sein du genre *Phanera*.

1.5.4 - Tylosema

Les cinq espèces du genre *Tylosema* sont réparties dans le sud et l'est de l'Afrique, dans des plaines herbacées ou arbustives. Ce sont des herbacées parfois grimpantes avec des crochets spiralés, possédant deux étamines fertiles et un calice qui s'ouvre en deux à cinq lobes (figure 2.m et 2.n). Le pétale supérieur est plus petit que les autres et présente une callosité à la base (figure 2.m.3). C'est d'ailleurs à cette particularité morphologique que l'on doit le nom *Tylosema, tylo* signifiant callosité en grec et *sema*, marque. Ce genre est le plus utilisé en alimentation humaine et animale parmi tous les clades au sein du genre *Bauhinia* s.l. Connues sous le nom « Marama »,

les graines de *Tylosema*, et principalement celles de *Tylosema esculentum* (Burch.) A. Schreib., sont consommées rôties ou bouillies, et les jeunes tubercules et tiges peuvent aussi être consommés rôtis (figure 2.n). Les graines sont riches en amidon, protéines et huiles, ce qui en fait une plante d'intérêt pour la consommation humaine (Powell, 1987; Bower et al., 1988).

Pour Wunderlin et al. (1987), *Tylosema* est une section du sous-genre *Phanera*, mais ils reconnaissent son identité géographique et morphologique particulière au sein du genre *Bauhinia* s.l. identité qui lui a vallu une reconnaissance au niveau générique par Torre et Hillcoat (1956), De Wit (1956), Brenan (1963), Schmitz (1973, 1977), Castro et al. (2005).

1.5.5 - Piliostigma

Le genre *Piliostigma* comporte trois espèces à la répartition disjointe. En effet, deux des espèces sont endémiques à l'Afrique (l'une en Afrique centrale et l'autre en Afrique du Sud) alors que la troisième est distribuée en Asie du Sud-est et en Australie. Ce genre se retrouve en forêts tropicales sèches et plaines arbustives, sous forme d'arbres ou d'arbustes sans crochets spiralés (figure 2.d.1). Le calice s'ouvre en deux à cinq lobes, et toutes les espèces sont dioïques, les plants mâles présentant dix étamines fertiles (figure 2.d.2 et 2.d.3). C'est le seul genre entièrement dioïque au sein de *Bauhinia* s.s. Les espèces de ce genre sont principalement utilisées pour faire des tanins, mais toutes les parties de *Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst. sont également utilisées en médecine traditionnelle, dans la fabrication d'outils ou de huttes, ou en association avec d'autres cultures fourragères pour l'alimentation animale. Certaines tribus les conservent même de manière systématique dans les champs plantés de sorgho, de millet ou autres plantes fourragères (Yelemou et al., 2007). Le nom de genre vient du latin *pileus*, signifiant chapeau, et fait référence au stigma pelté.

De vives discussions ont été menées quant à la reconnaissance du nom *Piliostigma* versus *Elayuna*. En effet, alors que *Piliostigma* Hochstetter était le nom reconnu pour ce taxon, Rafinesque décrit le genre *Elayuna* en lieu et place de Piliostigma (Rafinesque, 1838). En 1865, Bentham définit de nouveau le clade Piliostigma, mais au niveau d'une section du genre Bauhinia. En 1947, Milne-Redhead le restaura au niveau de genre distinct du genre Bauhinia. En 1954, Keay proposa une modification au Code International de Nomenclature Botanique en demandant la reconnaissance de Piliostigma Hochstetter, nom historiquement utilisé et admis par de nombreux auteurs, au détriment de Elavuna Rafinesque, utilisé uniquement par Rafinesque lui-même. Le comité décida en 1961 de conserver le nom Elayuna, malgré le fait que ce nom ne soit pas utilisé dans la plupart des classifications (Rickett, 1961). Cette même année, Milne-Redhead et al. ont fait appel de cette décision, revenant sur le fait que Piliostigma était le nom couramment utilisé et que le maintien de Elayuna engendrerait de nombreux changements dans la littérature et la communauté botanique. Cet appel fut entendu, et en 1963, la majorité nécessaire fut obtenu au vote du comité de nomenclature, statuant donc que Piliostigma devait être utilisé, au détriment de *Elayuna* (Rickett, 1963). Mais cette histoire taxonomique ne s'arrête pas là, puisque en 1985, Fortunato et Wunderlin décrivirent une nouvelle section au sein du genre Bauhinia: Benthamia, regroupant deux espèces distribuées exclusivement en Amérique du Sud, et proche de la section *Piliostigma*. Dans leur réorganisation des Cercideae, Wunderlin et al. (1987), regoupent ces deux sections au sein du sous-genre Elayuna (Rafinesque) Wunderlin, Larsen & Larsen, mais sans réellement justifier ce regroupement.

1.5.6 - Gigasiphon

Les espèces du genre *Gigasiphon* présentent une véritable distribution disjointe avec deux espèces en Afrique centrale, une espèce à Madagascar et deux en péninsule Malaisienne. Mis à part une espèce Africaine (*Gigasiphon gossweileri* (Baker f.) Torre & Hilc.) que l'on retrouve sous forme d'arbuste grimpant, ce sont des arbres nongrimpants que l'on retrouve dans des forêts tropicales humides. Le calice s'ouvre en deux à cinq lobes restants soudés à la base. Toutes les espèces possèdent dix étamines fertiles ainsi que des feuilles entières. L'hypanthium de ces espèces est particulièrement long, ce qui a donné naissance au nom du clade : *giga*, signifie géant en grec, et *siphon*, tube (figure 2.1).

Certains auteurs défendent le point que les caractères descriptifs du genre se retrouvent dans d'autres clades du genre *Bauhinia* s.l., ce qui ne justifie pas la reconnaissance du genre (Wunderlin et al, 1987; Du Puy et Rabevohitra, 2002). En effet, le long hypanthium caractéristique du groupe se retrouve chez d'autres espèces de *Bauhinia*, tout comme la feuille entière. Le genre a néanmoins été reconnu dans plusieurs flores et publications (De Wit, 1956; Brenan, 1967; Aubréville, 1968; Schmitz, 1973; Lock, 1989, Lewis et Forest, 2005).

Néanmoins, quelques questions se posent quant au placement de *Gigasiphon gossweileri*, la seule espèce grimpante du genre. Schmitz (1973) place en effet cette espèce au sein du genre *Tournaya* et Wunderlin et al. (1987) la place au sein de la section *Lysiphyllum*.

1.5.7 - Lysiphyllum

Le genre *Lysiphyllum* est réparti en Australie et en Asie du sud-est : quatre espèces endémiques à l'Australie et quatre autres en péninsule Malaisienne et en Thaïlande. Ce sont des arbustes ou des lianes avec crochets spiralés, présents dans des forêts tropicales sèches ou des zones plus humides, parfois sur sols sablonneux ou calcaires (figure 2.q.2 et 2.r.1). Le calice se divise en trois à cinq lobes réguliers, parfois jusqu'à la base, les fleurs possèdent dix étamines fertiles, et les feuilles sont bifoliées (figure 2.q.1 et 2.r.2). C'est d'ailleurs à cette caractéristique que l'on doit le nom du genre : en grec, *lysi* signifie diviser ou dissoudre et *phyllo*, feuille, faisant ainsi référence aux deux folioles séparés.

Le clade est reconnu par Wunderlin et al. (1987) comme une section du sousgenre *Phanera* et est composé de deux sous-sections : *Bracteolanthus* et *Tournaya*, séparées sur la base de caractères polliniques et la taille des fleurs. De Wit (1956), Pedley (1977), Verdcourt (1979) et Lewis et Forest (2005) reconnaissent *Lysiphyllum* comme un genre à part entière. Les premières analyses moléculaires incluant exclusivement les espèces australiennes de ce genre ont montré son monophylétisme, mais il est nécessaire d'ajouter les espèces asiatiques aux analyses afin de pouvoir satuer complètement (Bruneau et Forest, 2001 ; Hao et al., 2003 ; Herendeen, 2003).

1.5.8 - Barklya

Le dernier genre reconnu est le genre monospécifique *Barklya*, endémique à la région du Queensland, en Australie. *Barklya syringifolia* F. Muell. est un arbre à feuilles entières, que l'on retrouve en forêts tropicales sèches, et présentant de longues grappes de fleurs jaunes (figure 2.p). Celles-ci possèdent dix étamines fertiles, et un calice s'ouvrant en cinq petites dents. Cette espèce, nommée « Crown of gold » par les horticulteurs australiens, est principalement utilisée comme plantes ornementales. Le genre a été nommé en l'honneur de Sir Henri Barkly, gouverneur de l'état de Victoria.

Le placement de *Barklya* a été remis en question à plusieurs reprises. Ainsi, Bentham (1864), place ce taxon au sein de la tribu des Sophoreae (Papilionoideae), sur la base des caractères d'estivation et embryonnaires. Il note toutefois que certains caractères, tels que le port et la morphologie florale, rapprochent plutôt ce genre du genre *Bauhinia*. En 1870, l'estivation de ce genre est révisée par Baillon, qui place alors *Barklya* au sein des Caesalpinioideae, et non plus au sein des Papilionoideae. En 1964 néamoins, Hutchison classe *Barklya* au sein de la tribu des Cadieae, donc de nouveau à l'intérieur des Papilionoideae. Finalement, Yakovlev (1972) et Corner (1976) placent *Barklya* au sein des Bauhinieae puisqu'il possède également le hile croissant, caractéristique de ce clade.

Wunderlin et al. (1987) reconnaît cette espèce comme un sous-genre à part entière et le voit comme la première branche à avoir divergée dans le groupe *Bauhinia-Barklya-Elayuna*. Hao et al. (2003), dans leur analyse de la région ITS, le place comme frère de *Phanera*. Lewis et Forest (2005) placent cette espèce comme sœur des genres *Phanera*, *Tylosema*, *Gigasiphon*, *Lysiphyllum* et *Lasiobema*. Ce placement est confirmé par l'analyse de Bruneau et al. (2008).





































Figure 2 : Photographies d'espèces représentatives de chaque genre de la tribu des Cercideae. **a)** *Cercis occidentalis* Torr. Ex. A. Gray : 1) arbuste en floraison, 2) inflorescence cauliflore, **b)** *Griffonia simplicifolia* (M. Vahl ex. DC.) Baill.: 1) inflorescences et gousses, 2) fleurs, **c)** *Adenolobus* pechuelli (Kuntze) Torre & Hillc. :

1) vue d'ensemble, 2) inflorescences; Groupe Bauhinia : d) Piliostigma thonningii (Schumach.) Milne-Redh. : 1) arbre, 2) inflorescence mâle, 3) inflorescence femelle, e) Brenierea insignis Humbert, f) Bauhinia petersiana Bolle, espèce africaine de la section Afrobauhinia : 1) arbuste en fructification, 2) infloresence, g) Bauhinia madagascariensis Desv., espèce malgache de la section Afrobauhinia, h) Bauhinia capuronii Du Puy & R. Rabev., espèce malgache de la section Afrobauhinia, i) Bauhinia ungulata L.(section Pauletia) présentant à la fois des gousses et une fleur, j) Bauhinia divaricata L.(section Bauhinia) : 1) inflorescence, 2) arbuste en floraison, k) Bauhinia variegata L. (section Telestria) : 1) arbre, 2) fleur ; Groupe Phanera : 1) Gigasiphon macrosiphon (Harms) Brenan, fleur, m) Tylosema fassoglensis (Kotschy ex Schweinf.) Torre & Hillc. : 1) herbacée rampante, 2) jeunes gousses, 3) inflorescence, n) Tylosema esculentum A. Schreib., racines comestibles, o) Schnella guianensis (Aubl.) Wunderlin, basionyme Bauhinia guianensis Aubl. : 1) et 2) inflorescences, 3) lianes, port typique de la plupart des espèces du groupe *Phanera*, **p**) Barklya syringifolia F. Muell. : 1) arbre en floraison, 2) et 3) inflorescences conique typique de Barklya, q) Lysiphyllum cunninghamii (Benth.) de Wit : 1) inflorescence, 2) arbre en floraison, r) Lysiphyllum hookeri (F. Muell.) Pedley : 1) arbre, 2) inflorescence, s) Bauhinia lorantha Pierre ex Gagnep. : 1) et 2) inflorescences à deux stades de développement, 3) et 4) liane de Bauhinia lorantha sur la canopée d'un arbre, t) Phanera nervosa Wall. ex Benth., inflorescence, u) Phanera bidentata (Jack) Benth., inflorescence, v) Bauhinia saccocalyx Pierre, inflorescence, w) Phanera khasiana (Baker) Thoth., inflorescence.

1.6 - Biogéographie : une relation longue distance

Cela pourrait commencer comme une épopée familiale cinématographique : plusieurs groupes d'individus (espèces, genres) sur différents continents, séparés par d'immenses océans, et qui évoluent séparément, ou presque. Comment en sont-ils arrivés là ? Quelles sont leurs relations ? Depuis quand sont-ils séparés ?

La répartition pantropicale du genre *Bauhinia* s.l. ouvre en effet de nombreuses questions quant à son histoire. Dès les premières études, cette répartition disjointe a généré plusieurs hypothèses. Ainsi, tout comme pour la famille des Légumineuses, beaucoup voyaient cette distribution géographique comme le reflet de la fragmentation du super-continent Gondwana. La séparation des différentes masses continentales aurait ainsi créé, petit à petit, une barrière géographique infranchissable, conduisant à des spéciations. L'âge des épisodes de cladogénèse ayant engendré les différentes lignées au sein du genre *Bauhinia* s.l. devrait ainsi refléter le rythme de séparations des continents. Plus généralement, l'origine de la famille des Légumineuses a longtemps été située dans la partie Ouest du Gondwana, à la fin du Mésozoique (fin du Crétacé, vers 70-65 Ma), c'est à dire lorsque l'Afrique et l'Amérique du Sud étaient encore proches, et les échanges encore possibles (Polhill et al., 1981; Raven et Polhill, 1981; Crepet et Taylor, 1985; Wojciechowski et al., 2004; Schrire et al., 2005). Les Légumineuse auraient ainsi évolué d'abord en Afrique, Amérique du Sud et Madagascar, avec l'existence de voie de dispersion entre ces trois aires géographiques. Cette hypothèse implique donc une diversification ancienne des trois sous-familles et des échanges via des îles et des ponts intercontinentaux, mais ne met pas en avant la possibilté d'une origine plus récente, obligeant donc des évènements de dispersion longue distance.

La démocratisation de nouvelles techniques de biologie moléculaire a permis d'augmenter les échantillonnages et de réaliser des analyses de datation sur la base des données moléculaires. Les marqueurs moléculaires, utilisés pour des phylogénies, évoluent à une certaine vitesse, qui peut être approximée et donc utilisée pour calculer l'âge des évènements de cladogénèse. Ces âges permettent de situer, avec une certaine marge d'erreur, l'histoire d'un clade dans le temps. L'analyse de Bruneau et al. (2008) sur la famille des Légumineuses situent ainsi son origine vers 64 Ma, avec une diversification des lignées majeures des Caesalpinioideae entre 34 et 56 Ma. Lavin et al. (2005) placent quant à eux l'origine de la famille il y a 59 millions d'années. De plus, sur la base des données fossiles disponibles pour les Légumineuses, Schrire et al. (2005) considèrent que la famille ne peut pas être âgée de beaucoup plus que 60 millions d'années, mais que cette origine a sûrement été suivi par une diversification rapide des différentes lignées. De plus, ils rejettent une origine de la famille en Afrique, au profit d'une origine dans des biomes semi-arides, le long de la mer de Téthys, situées entre les régions plus humides des deux hémisphères (austrotropiques et boréotropique). Cette origine aurait été suivie par des dispersions vers l'Afrique et l'Amérique du Sud, alors que le climat subissait des réchauffements permettant l'avancée de biomes succulents dans des zones auparavant plus humides (Axelrod, 1992, Maley, 1996). La large répartition géographique observée chez les

Légumineuses serait donc le résultat d'une dérive écologique, plutôt que d'une fragmentation des continents (Lavin et al., 2004 et 2005; Schrire et al., 2005).

Qu'en est-il des Cercideae dans cette histoire ? Bien que plusieurs auteurs se soient intéressés à la biogéographie du genre *Cercis* (Davis et al., 2002; Hao et al., 2002; Ree et al., 2005), peu ont cherché à comprendre en détail l'histoire biogéographique de la tribu au complet. Schrire et al. (2005) estime l'origine de la tribu à 56,5 millions d'années, avec une diversification à 23,4 millions d'années. De plus, ils observent un débalancement entre les disjonctions inter et intragénériques, au profit des disjonctions intragénériques. Cette observation serait le résultat d'une large distribution des taxons ancestraux et d'un haut niveau de dispersion. Lavin et al. (2005) placent quant à eux l'origine des Cercideae il y a 34 millions d'années. L'ajout d'un fossile de feuille de *Bauhinia* datant du milieu de l'Éocène (50 à 38,6 millions d'années) a mené Bruneau et al. (2008) a une origine plus ancienne des Cercideae, il y a 47,3 millions d'années. Toutes ces dates confirment l'impossibilité d'une histoire biogéographique guidée par la frangmantation des continents, ce qui implique donc l'inclusion d'évènements de dispersion longue distance dans cette histoire.

Aucune analyse ne s'est intéressée à ce jour à la biogéographie du genre *Bauhinia* s.l. Dans leur réorganisation des Cercideae, Wuderlin et al. (1987), suivant Raven et Axelrod (1974), mentionnent une origine Africaine au Paleogène, suivie par des dispersions vers l'Amérique du Sud et l'Asie. Ces disperions auraient été permises par la faible distance entre l'Afrique et le continent sud-américain, ainsi que par la non-existence de barrière montagneuses entre l'Afrique et l'Asie jusqu'au Néogène. À partir de ces aires de distribution, les espèces auraient pu se disperser plus au Nord. Cette théorie semble contredite par les récents âges et hypothèses proposées pour les Légumineuses et les Cercideae. A la lumière de ces nouvelles connaissances, associées au large échantillonnage développé pour notre analyse phylogénique, une discussion biogéographique sur le genre *Bauhinia* s.l. apparaît comme incontournable.

1.7 - Objectifs du projet

1.7.1 - Phylogénie et taxonomie

Le but premier de ce projet est bien entendu de mieux comprendre les relations entre les nombreuses espèces composant le genre *Bauhinia* s.l., ce en reconstruisant une phylogénie de ce genre. Bien que de telles phylogénies aient déjà été proposées, notre projet est novateur puisque c'est la première analyse de ce type combinant à la fois des données chloroplastiques et nucléaires. De plus, ces analyses se font à partir du plus grand échantillonnage représentatif utilisé à ce jour lors des études sur *Bauhinia*. L'obtention d'un large échantillonnage représentatif du genre a été l'un des plus grand défi de ce projet et a nécessité l'aide de nombreux collaborateurs, ainsi que plusieurs voyages à travers le monde (Mexique, Madagascar, Vietnam).

Les hypothèses de travail que nous souhaitons vérifier pour cet objectif sont les suivantes :

- Le genre *Bauhinia* est paraphylétique avec l'inclusion du genre *Brenierea* en son sein.
- Le genre Bauhinia est constitué de deux lignées principales : l'une constituée des genres Bauhinia s.s. et Brenierea, l'autre des genres Barklya, Gigasiphon, Lasiobema, Lysiphyllum, Phanera, Piliostigma et Tylosema.
- Les genres *Cercis, Adenolobus* et *Griffonia* sont les groupes frères du genre *Bauhinia* s.l. (incluant *Brenierea*).

1.7.2 - Biogéographie

La répartition pantropicale du genre *Bauhinia* s.l. fait de celui-ci un formidable sujet d'étude pour mieux comprendre les patrons de dispersion à l'intérieur de la famille des Légumineuses. Les travaux de Shrire et al (2005) ouvrent la voie à de nouvelles hypothèses biogéographique, que nous souhaitons vérifier pour le genre *Bauhinia* :

- La tribu des Cercideae est originaire de biomes tempérés.
- Les genres Adenolobus, Griffonia, Brenierea, ainsi que les espèces du genre Bauhinia ont par la suite été dispersées vers des biomes plus arides en Afrique. Des événements de dispersions auraient permis la distribution des espèces de Bauhinia en Asie, Amérique du sud et Amérique Centrale, ainsi qu'en Australie.
- Des évènements de dispersion indépendants sont à l'origine des groupes *Phanera* et *Bauhinia* en Amérique. Il en va de même pour ces deux groupes en Asie.
- Le genre *Bauhinia* s.l. est trop jeune pour que sa distribution soit expliquée par la fragmentation des continents. La distribution actuelle est donc le résultat de plusieurs évènements de dispersion longue distance.

Les chapitres 2 et 3 porteront sur la phylogénie et la taxonomie, alors que le chapitre 4 traitera des questions biogéographiques. Le chapitre 2, basé sur la région chloroplastique *trnL-trn*F, est notre rampe de lancement : il a permis de tester certaines techniques, d'orienter nos discussions et, ainsi, le projet. Suite à l'écriture de ce chapitre, nous avons voulu voir plus grand : vérifier si les patrons que nous avions observés se confirmaient avec d'autres sources de données, qu'elles soient chloroplastiques ou nucléaires. Le chapitre 3 traite donc également de phylogénie, mais cette fois-ci avec l'apport d'un échantillonnage plus complet et de données plus conséquentes. Le chapitre 4 repose sur la phylogénie obtenue au chapitre 3. À partir de cette topologie, il a été possible de vérifier nos différentes hypothèses

biogéographiques. Il est impossible de répondre à des questions biogéographiques sans estimer l'âge des divergences entre les différents clades, puisque ces estimations permettent de situer le clade temporellement. Ces estimations se font à l'aide de la vitesse d'évolution des données moléculaires, et sont donc reliés à la fois aux chapitres 2, 3 et 4. Ils seront néanmoins uniquement discutés dans le chapitre 4.

Chapitre 2 - The genus *Bauhinia* s.l. (Leguminosae): a phylogeny based on the plastid trnL–trnF region

Carole Sinou¹, Félix Forest², Gwilym P. Lewis², and Anne Bruneau¹

 ¹ Institute de Recherche en Biologie Végétale and Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada
 ² Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, United Kingdom

Published in Botany 87 (october 2009): 947-960. doi : 10.1139/B09-065

Résumé :

Le genre pantropical *Bauhinia*, le plus large de la tribu des Cercideae, a été traité, dans plusieurs classifications régionales, tant comme un seul genre regroupant plusieurs sous-genres, que comme plusieurs genres distincts. Afin de mieux comprendre les relations au sein du genre Bauhinia, 85 espèces représentatives des huit genres reconnus au sein de Bauhinia sensu lato par certains auteurs ont été séquencées pour la région trnL-trnF. De plus, la présence-absence de l'intron rpl2 a été vérifiée pour certains taxa ciblés, puisque, selon certaines études, cette région serait informative pour la taxonomie de *Bauhinia* s.l. Les analyses de parcimonie et bayesienne suggèrent le paraphylétisme du genre *Bauhinia* s.l. puisqu'il inclut le genre *Brenierea*. Ce genre, généralement reconnu comme taxon frère de Bauhinia s.l., forme un clade avec les genres Piliostigma et Bauhinia sensu stricto. Les autres genres (Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Phanera, Lasiobema, Lysiphyllum) forment un second clade, frère du premier. Tous ces genres apparaissent monophylétiques, excepté *Phanera* qui est divisé en deux lignées, comprenant les *Phanera* asiatiques regroupés avec le genre *Lasiobema*, et les *Phanera* américaines. Les résultats préliminaires pour la région *rpl*2 supportent le clade *Piliostigma – Brenierea – Bauhinia* s.s., suggérant un évènement unique de perte

de l'intron survenu avant la diversification de ce clade.

Mots-clés : Bauhinia sensu lato, *trn*L-*trn*F, *rpl*2, analyses phylogénétiques, Leguminosae, Cercideae.

Abstract:

As the largest genus in tribe Cercideae, the pantropical genus *Bauhinia* has been the subject of a number of regional treatments in which it has been recognized either as a single genus with several subgenera or as several distinct genera. With the aim to better understand the taxon relationships within *Bauhinia* and between it and related genera, we have sequenced the plastid *trnL-trn*F region for 85 species, which together are representative of the eight genera recognized within Bauhinia sensu lato by some workers. In addition, representative taxa were verified for the presence or absence of the plastid *rpl*2 intron, which previous studies indicated might be a marker for specific lineages within *Bauhinia* s.l. Both Bayesian and parsimony analyses indicate that Bauhinia s.l. is paraphyletic with the monospecific genus Brenierea clustered within it. This genus, usually described as sister to *Bauhinia* s.l., forms a clade with the genera *Piliostigma* and *Bauhinia* sensu stricto. The remaining genera (*Gigasiphon*, *Tylosema*, Barklya, Phanera, Lasiobema, and Lysiphyllum) form a second clade sister to the first. All of these segregate genera are monophyletic except for *Phanera*, which is divided into two lineages comprising the Asian *Phanera* species together with the genus Lasiobema, and the second comprising the American Phanera species. The relationship between the Brenierea - Bauhinia s.s. - Piliostigma clade, the *Gigasiphon–Tylosema–Barklya–Phanera–Lasiobema–Lysiphyllum* clade and the genus Griffonia is not well resolved, but Adenolobus is sister to this large monophyletic group and the genus Cercis is sister to all other Cercideae. Preliminary analyses of the rpl2 plastid region also support the *Piliostigma – Brenierea – Bauhinia* s.s. clade, suggesting a unique loss event of the intron prior to the diversification of this clade. Key words: Bauhinia sensu lato, trnL-trnF, rpl2, phylogenetic analyses, Leguminosae, Cercideae.

2.1 - Introduction

As one of the largest genera in subfamily Caesalpinioideae (Leguminosae), and the largest in tribe Cercideae, the pantropical genus *Bauhinia* L. comprises, in its broadest circumscription, 300 to 350 morphologically distinct species. It has been subject to numerous taxonomic and nomenclatural changes. For example, Bronn (1822) created the tribes Cercideae and Cassieae but placed *Bauhinia* within the latter. The taxonomic history of Cercideae is a series of reorganizations, but it is often considered to be composed of five genera: *Cercis* L., *Adenolobus* (Harv. ex Benth. & Hook.f.) Torre & Hillc., *Griffonia* Baill., *Brenierea* Humbert, and *Bauhinia* L. (Wunderlin et al. 1987). Recent studies suggest that this tribe is one of the first diverging lineages in the Leguminosae, and that it is strongly supported as monophyletic (Doyle et al. 2000; Bruneau et al. 2001, 2008; Davis et al. 2002; Wojciechowski et al. 2004).

Characterized by seeds with a crescent-shaped hilum and an aril-lobed funiculus (Wunderlin et al. 1987), simple (entire to bilobed) or bifoliolate leaves and zygomorphic flowers, species of *Bauhinia* s.l. display a wide range of morphological variation and habit type, being found as trees, shrubs, herbs, or lianas. This, combined with the wide distribution of the genus in its broad sense, has led to a proliferation of species descriptions and regional classifications (e.g., Bentham 1864; Baker 1878; Prain 1897; Britton and Rose 1930; De Wit 1956; Hutchinson and Dalziel 1958; Brenan 1967; Larsen and Larsen 1973, 1983, 1991, 1993; Schmitz 1973, 1977; Larsen et al. 1980, 1984; Torres 1999; Du Puy and Rabevohitra 2002; Vaz and Tozzi 2003, 2005; Bandyopadhyay et al. 2005) and to the revision of groups of taxa within *Bauhinia* (Schery 1951; Wunderlin 1976*b*, 1979, 1983, 2006; Hao et al. 2003). Nevertheless, a smaller number of authors have taken an interest in the whole genus in its broadest sense, and have proposed classifications of this highly polymorphic group. In the 19th century, Bronn (1822), Bentham (1840), Baillon (1870), Taubert (1891) and Polhill et al. (1981) published classifications of tribe Cercideae and, in so doing,

placed *Bauhinia* with other genera in the tribe, but in all cases their sampling covering wide morphological variation within the genus was not representative. The first complete study of *Bauhinia* was undertaken by Wunderlin et al. (1987), as part of an ongoing effort to better understand this complex taxon (Wunderlin 1976*a*, 1976*b*, 1979, 1983, 2006; Wunderlin et al. 1981, 1987). Their classification was similar to systems proposed by Bentham (1840), Baillon (1870) and Taubert (1891), and suggested *Bauhinia* should be divided into two phyletic lines: one composed of the subgenera *Bauhinia* L., *Barklya* F. Muell., and *Elayuna* (Rafin.) Wunderlin, Larsen, & Larsen, and the other comprising the subgenus *Phanera* Lour. The subgenera *Bauhinia* and *Phanera* were further divided into 9 and 11 sections, respectively, and these were divided into numerous subsections and series. In 1995, Zhang carried out a morphological analysis of the 52 infrageneric taxa proposed by Wunderlin et al. (1987) and concluded that even if some segregates seemed robust, not one of the subgenera described by Wunderlin et al. (1987) could be supported as monophyletic.

With the wider use and simplification of sequencing methods, a number of species of *Bauhinia* s.l. have been sequenced for diverse genes, permitting us to further our understanding of the evolutionary history of the genus (Lai et al., 1997; Bruneau et al., 2001, 2008; Doyle and Luckow, 2003; Herendeen et al., 2003; Wojciechowski et al., 2004). In a preliminary molecular study that sampled the major infrageneric taxa of *Bauhinia* s.l., Lewis and Forest (2005) concluded that eight segregate genera should be reinstated from *Bauhinia* s.l.: *Bauhinia* s.str., *Gigasiphon* Drake, *Tylosema* (Schweinf.) Torre and Hille., *Barklya*, *Lysiphyllum* (Benth.) deWit, *Phanera*, *Lasiobema* (Korth.) Miq. and *Piliostigma* Hochst. Their proposed classification largely follows the work of De Wit (1956) who recognized six segregate genera in addition to a more narrowly defined genus *Bauhinia*. Thus, in contrast to Wunderlin et al. (1987), *Gigasiphon*, *Tylosema*, *Lysiphyllum*, *Lasiobema*, and *Piliostigma* were considered at the generic level, rather than as sections or series within the subgenera *Bauhinia*, *Phanera*, and *Elayuna*. Lewis and Forest (2005) commented that *Lasiobema* was most weakly supported as a distinct genus, and that neotropical *Phanera* species might ultimately be

segregated from Old World *Phanera* under the available generic name *Schnella* Raddi. Furthermore, the phyletic event dividing *Bauhinia* into two groups, as proposed by Wunderlin et al. (1987), was refuted by the results of Lewis and Forest (2005) who suggested a more complex evolutionary history for *Bauhinia* s.l. and other Cercideae. Their preliminary analysis hypothesizes the paraphyletic nature of *Bauhinia* s.l., and demonstrates the need for a detailed revision of this genus.

With the aim to expand and further explore the results presented by Lewis and Forest (2005), and to test the monophyly of the eight genera proposed in their classification, the plastid *trn*L intron and the *trn*L–*trn*F spacer were sequenced and analysed for a representative sampling of each genus as recognized by Lewis and Forest (2005). This study is part of a larger project on the phylogenetic and biogeographic history of the genus *Bauhinia* s.l. and related genera in tribe Cercideae.

2.2 - Material and methods

2.2.1 - Taxon sampling

A total of 109 samples, representing 77 species of the genus *Bauhinia* s.l., were studied (Table III). This sampling includes representatives of each of the eight genera recognized in the genus *Bauhinia* s.l. (Lewis and Forest, 2005) and is the most comprehensive molecular data set assembled so far for this group. Nevertheless, not all eight genera are equally represented, with the genera from Asia (*Lasiobema* and part of *Phanera*) under-represented compared with those from Australia (*Barklya* and *Lysiphyllum*), Africa (*Piliostigma*, *Tylosema*, and *Gigasiphon*), and the pantropical genus *Bauhinia* s.str. With the aim to better understand relationships amongst the eight segregate genera recognised by Lewis and Forest (2005), rather than the infrageneric relationships within each segregate, we consider that the difference in sampling effort does not bias the results. For most samples, we obtained DNA directly from J.J. Doyle (Cornell University, Ithaca, New York, USA) (see Lai et al. 1997; Table III). Some

samples were obtained from field collections in South and Central America, Madagascar, Africa, and Australia, and leaf material was dried and preserved in silica gel. Others are from herbarium specimens and a few are from specimens cultivated in botanical gardens. For a few species, at least two samples were available and both were kept in the analyses, either for better geographical representation or because they represented different subspecies. The outgroup taxa comprise species from each of the four remaining genera recognized in tribe Cercideae (5 of 10 *Cercis* species, both *Adenolobus* species, 1 of 4 *Griffonia* species, and the single *Brenierea* species). Vouchers are deposited in one of the following herbaria: ASU, BH, GMUF, K, MEL, MO, MT, NBG, NSW, NY, TUS, US, USF, WAG.

Table III : Species of the genus Bauhinia s.l. and of outgroup taxa sequenced for the plastid trnL intron and the trnL-

trnF spacer

Ą	Bauhinia	Genus
frobauhinia	Bauhinia Pauletia	Section
 B. pentandra (Bong.) Vog. ex Steud. B. pentandra (Bong.) Vog. ex Steud. B. pauletia Pers. B. pauletia Pers. B. bauhinioides (Mart.) J.F. Macbr. B. longicuspis Spruce ex Benth. B. pulchella Benth. B. pulchella Benth. B. prorosa Boivin ex. Baillon B. brevicalyx Du Puy & R. Rabev. B. brevicalyx Du Puy & R. Rabev. B. provicalyx Du Puy & R. Rabev. B. provicalyx Du Puy & R. Rabev. B. provicalyx Du Puy & R. Rabev. 	 B. ramosissima Benth. ex Hemsl. B. lunarioides A. Gray ex S. Wats. B. lunarioides A. Gray ex S. Watts B. macranthera A. Gray ex S. Watts B. subrotundifolia Cav. B. jenningsii P. Wilson B. jenningsii P. Wilson B. dipetala Hemsl. B. chapulhuacania Wunderlin B. pinheiroi Wunderlin B. poringlei S. Watts B. rufa (Bong.) D. Dietr. B. rufa (Bong.) Steud. B. subclavata Benth. B. subclavata Benth. B. subclavata Benth. B. candicans Link B. forficata Link B. forficata Link B. forficata Link B. forficata Link B. acreana Harms B. aculeata L. B. aculeata L. B. aculeata L. 	Species
Krapovickas 36230 (USF) Nee 49466 (MO) Redden 1018 (US) Moreno 8462 (USF) Mereles 3862 (USF) Solomon 7963 (USF) Anderson 9373 (USF) Anderson 9373 (USF) Andriamihajarivo 915 (MO) Razafitsalama 945 (MO) Bruneau AB1384 (MT) Archambault 14 (MT)	Stewart 9366 (USF) Wilson 11389 (USF) Rushforth KR0566 (K) Bruneau 1314 (MT) Nash 557 (K) Wunderlin 5020 (USF) Buswell s.n. (BH, FTG) Wunderlin 5050 (USF) Carvalho 2036 (K) Rico 637-91 (K) Rico 637-91 (K) Kajita 94122909 (TUS) Pennington et al. 483 (K) Kajita 94122101 (TUS) Bruneau 1296 (MT) Redden 1017 (US) Bruneau 1296 (MT) Redden 1017 (US) Sinou s.n. (n°6483-1939)(MT) Nee 34983 (USF) Güerere 1 (NY)	Collectors, collection number and herbarium
Bolivia Bolivia Costa Rica Nicaragua Paraguay Bolivia Brazil Madagascar Madagascar Madagascar Madagascar	Mexico Mexico Mexico Mexico Belize Mexico Brazil Brazil Brazil Brazil Brazil Paraguay Montreal Botanical Garden Brazil Venezuela	Locality
FJ801106 FJ801106 FJ801067 FJ801066 FJ801087 FJ801097 FJ8011097 FJ801136 FJ801136 FJ801126	FJ801101 FJ801099 FJ801141 FJ801063 FJ801162 FJ801062 FJ801062 FJ801104 FJ801104 FJ801104 FJ801109 FJ801109 FJ801093 FJ801094 FJ801100 FJ801051	GenBank Accession n°
- anu _* _* _* _* _* (-): Darke D-567 (BH), Doyle	 -* -* -* -* and -* -* and (-): Teixeira et al. 317 (-): Saulrda and Sauleda 8468 -* - and (-): Gillis 9238 (BH), Liesner & Gonzales 5560 (USF), Stergios et al. 3531 (USF), Dodson & Dodson 11225 (USF), and (+): Liesner & Gonzales 11096(USF) 	Presence or absence of the <i>rpL2</i> intron

	Pset																																				Genus
	ıdophanera										Telestria							Amaria						Alvesia													Section
B. pottsii G. Don	B. phoenicia Heyne	B. saigonensis Gagnepain	B. blakeana Dunn.	B. blakeana Dunn.	B. purpurea L.	B. purpurea L.	B. variegata L.	B. variegata L.	B. variegata L.	B. monandra Kurz	B. monandra Kurz	B. sp.	B. sp.	B. cf weberbaueri Harms	B. weberbaueri Harms	B. weberbaueri Harms	B. picta (Kunth) DC.	B. <i>seminarioi</i> Harms ex Eggers	B. natalensis Hook.	B. tomentosa L.	B. tomentosa L.	B. tomentosa L.	B. taitensis Taub.	B. kalantha Harms	<i>B. petersiana</i> Bolle.	B. grevei Drake	B. grandidieri Baill.	B. grandidieri Baill.	B. morondavensis Du Puy & R. Rabev.	<i>B. podopetala</i> Baker	B. xerophyta Du Puy & R. Rabev.	<i>B. xerophyta</i> Du Puy & R. Rabev.	B. hildebrandtii Vatke	B. hildebrandtii Vatke	B. hildebrandtii Vatke	<i>B. galpinii</i> N. Br.	Species
Herendeen 27-IV-99-9 (US)	Klackenberg 364b (K)	Fougère 16 (MT)	Fougère 15 (MT)	Bruneau s.n. (MT)	Fougère 12 (MT)	Wieringa 4179 (WAG)	Bruneau 1303 (MT)	Hansen et al. 5178 (US)	Bradley 31900 (GMUF)	Silverstone-Sopkin and Paz 5852	Bruneau AB1385 (MT)	Pennington 785 (MO)	Pennington 768 (MO)	Klitgaard 405 (K)	Klitgaard 381 (K)	Alayo 18 (USF)	W. Devia 3205 (MO)	Iltis & Iltis E-221 (USF)	Forest s.n. (NBG) (n°408/83)	Bruneau 928 (BH)	Forest s.n. (NBG) (n°602/86)	Herendeen 7-V-2002-3	Hucks 259 (K)	Luke 9400 (K)	86183	Du Puy M895 (K)	89193	Bruneau AB1410 (MT)	Bruneau AB1400 (MT)	Bruneau AB1392 (MT)	Bruneau AB1408 (MT)	Bruneau AB1388 (MT)	Bruneau AB1368 (MT)	Bruneau AB1339 (MT)	Phillipson 2899 (NY)	Forest 347 (n°1105/72)(NBG)	Collectors, collection number and herbarium
Thailand	India	Singapore Botanical	Singapore Botanical	Montreal Botanical Garden	Singapore Botanical	Australia	Mexico	USA (Florida, cult.)	Bahamas	Colombia (cult.)	Madagascar	Peru	Peru	Ecuador	Ecuador	Peru	Colombia	Ecuador	Kirstenbosch Botanical	USA (Hawaï)	Kirstenbosch Botanical	New York Botanical	Kenya	Tanzania	Fairchild Tropical Garden	Madagascar	Fairchild Tropical Garden	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Madagascar	Kirstenbosch Botanical	Locality
FJ801077	FJ801151	FJ801114	FJ801115	FJ801074	FJ801075	FJ801069	FJ801111	FJ801081	FJ801137	FJ801079	FJ801127	FJ801050	FJ801049	FJ801155	FJ801154	FJ801103	FJ801068	FJ801102	FJ801064	FJ801088	FJ801072	FJ801071	FJ801142	FJ801148	FJ801089	FJ801147	FJ801080	FJ801132	FJ801130	FJ801129	FJ801131	FJ801128	FJ801161	FJ801125	FJ801060	FJ801056	GenBank Accession n°
(-): Larsen and Larsen 33344 (USF)						(-): Essig 365 (USF)		*		*						*		*		۱ *					*		*									1	Presence or absence of the rpL2 intron

Piliostigma	Phanera	Lysiphyllum	Genus
			Section <i>Vicralvesia</i>
<i>P. thonningii</i> (Schum.) Milne-Redh. <i>P. thonningii</i> (Schum.) Milne-Redh.	Bauhinia glabra Jacq. Bauhinia glabra Jacq. Bauhinia glabra Jacq. P. outimouta (Aubl.) L. P. Queiroz P. outimouta (Aubl.) L. P. Queiroz Bauhinia guianensis Aubl. Bauhinia guianensis Aubl. Bauhinia guianensis Aubl. Bauhinia hymenaeifolia Triana ex Hemsl. Bauhinia hymenaeifolia Triana ex P. corymbosa Benth. Bauhinia yunnanensis Franch. P. ornata (Kurz) Thoth. var. burmanica P. flexuosa (Moric.) L. P. Queiroz P. flexuosa (Moric.) L. P. Queiroz P. flexuosa (Lack) Benth. Bauhinia bohniana L. Chen	<i>L. gilvum</i> (Bailey) Pedley <i>L. hookeri</i> (F. Muell.) Pedley <i>Bauhinia binata</i> Blanco <i>L. winitii</i> (Craib) de Wit <i>L. cunninghamii</i> (Benth.) de Wit <i>L. carronii</i> (F. Muell.) Pedley	Species B. <i>rufescens</i> Lam. B. <i>sp.</i> G. <i>macrosiphon</i> (Harms) Brenan
Friis 7184 (K) Robertson 1556 (K)	Redden 1040 (US) Redden 1016 (US) Redden 1038 (US) Redden 1039 (US) Redden 1030 (US) Redden 1036 (US) Redden 1036 (US) Redden 1036 (USF) Redden 1036 (USF) Redden 1036 (USF) Ramirez 763 (USF) Ramirez 763 (USF) Gentry et al. 18078 (USF) Gentry et al. 18078 (USF) Gentry et al. 18078 (USF) Gantz 3150 (n° 69-554)(FTG) Hart s.n. (USF) Gillis 7882 (n° X-1-234)(FTG) Larsen 45006 (K) Lewis 1866 (K) Stone 12643 (K) Douglas 766 (MEL)	Weston 2446 (NSW) Weston 2445 (NSW) Hopkins 1729 (K) 2125 (K) 6805 Weston 2447 (NSW)	Collectors, collection number and herbarium Gillis 9498 (USF) Eklund s.n. (US) ID 1990-1508 (K)
Ethiopia Kenya	Costa Rica Costa Rica Guyana Costa Rica Costa Rica Costa Rica Guyana Venezuela Panama Colombia Fairchild Tropical Garden Fairchild Tropical Garden Fairchild Tropical Garden Fairchild Brazil Brazil Malaya Royal Botanic Gardens,	Mt Annan Botanic Garden Mt Annan Botanic Garden Papua New Guinea Thailand Fairchild Tropical Garden Mt Annan Botanic Garden	Locality USA (Florida, cult.) Bangalore Botanical Garden Royal Botanic Gardens,
FJ801122 FJ801153	FJ801116 FJ801117 FJ801058 FJ801118 FJ801120 FJ801065 FJ801121 FJ801092 FJ801093 FJ801085 FJ801084 FJ801084 FJ801143 FJ801150 FJ801143 FJ801052	FJ801057 FJ801059 FJ801149 FJ801152 FJ801083 FJ801054	GenBank Accession n° FJ801082 FJ801133
- and -*	(+): Moldenke 5732 (BH) (+): Ramirez 763 (USF) (+): Ramirez 763 (USF) +* +* +* +* (+): Kiah 121 (BH)	(+): Brumbach 9203 (USF) (+): Ledin s.n. (BH) +*	Presence or absence of the <i>rpL2</i> intron -*

Griffonia	Brenierea	Adenolobus	Cercis	Barklya	Lasiobema	Genus Tylosema
						Section
G. physocarpa Baill.	<i>B. insignis</i> Humbert	<i>A. garipensis</i> (E. Mey.) Torre & Hillc. <i>A. pechuelii</i> (Kuntze) Torre & Hillc.	C. occidentalis A. Gray C. gigantea Cheng & Keng f. C. racemosa Oliv. C. chinensis Bunge C. canadensis L.	B. syringifolia F. Muell. B. syringifolia F. Muell.	<i>L. penicilliloba</i> (Pierre ex. Gagnep) A.	Species T. esculentum (Burch.) A. Schreib. T. fassoglensis (Schweinf.) Torre & Hillc. T. fassoglensis (Schweinf.) Torre & T. humifusa (PicSerm.& Roti-Mich.) T. argentea (Chiov.) Brenan
Wieringa 4498 (WAG)	DuPuy M430 (K)	Leistuer 246 (K) Oliver 6527 (K)	Wojciechowski 873 (ASU) Herendeen 1-V-2003-10 (US) Herendeen 1-V-2003-07 (US) Bruneau 1182 (MT) Bruneau 802 (MT)	Weston 2449 (NSW) Wiecek 647 (n°436704)(NSW)	Larsen 31900 (K)	Collectors, collection number and herbarium Germishuizen 687 (K) Herendeen 21-XII-97-6 (US) Fantz 3715 (n°79-393)(FTG) Carter 690 (K) Alstrup 35 (K)
Gabon	Madagascar	South Africa South Africa	US National Arboretum US National Arboretum US National Arboretum Arnold Arboretum Montreal Botanical Garden	Mt Annan Botanic Garden Mt Annan Botanic Garden	Thailand	Locality South Africa Tanzania Fairchild Tropical Garden Kenya Somalia
FJ801165	FJ801159	FJ801157 FJ801158	FJ801156 FJ801164 FJ801160 FJ801163 FJ801162	FJ801070 FJ801076	FJ801138	GenBank Accession n° FJ801123 FJ801124 FJ801091 FJ801145 FJ801146
÷		+	+	+ and (+): Boorman s.n. (BH) +*	+ *	Presence or absence of the <i>rpL2</i> intron + and +* +

2.2.2 - Molecular methods

DNA extraction of dried material was done using a modified protocol from Joly et al. (2006). The protocol was scaled for a total cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) solution of 780 μ L. A total of 1% polyvinylpyrrolidone (PVP), and 1.56 μ L of b-mercaptoethanol was added to the extraction buffer. A volume of 40 μ g of RNAse A was then added to each sample before incubation at 65°C. Specimens from Kew herbarium were extracted using a modified protocol of Doyle and Doyle (1987).

The trnL (UAA) intron and the spacer between trnL (UAA) and trnF (GAA) were, respectively, amplified and sequenced with the primers "c," "d," and "e," "f" as described in Taberlet et al. (1991). Polymerase chain reaction (PCR), in a total volume of 25 µL, contained 1 of PCR reaction buffer 10x (Roche Diagnostics, Laval, Canada) (containing 1.5 mmol/L of MgCl2), plus 0.5 mmol/L of MgCl2 (Promega, Maddison, Wisconsin, USA), for a final concentration of 2 mmol/L of MgCl2, 200 µmol/L of each dNTP (MBI Fermentas, Burlington, Ontario, Canada), 0.4 µmol/L of each primer (Alpha DNA, Montreal, Quebec, Canada), 2 units of Taq Polymerase, and approximately 200 ng of genomic DNA. For recalcitrant samples with potential PCR inhibitors, 0.1 $\mu g/\mu L$ of BSA (New England Biolabs, Pickering, Ontario, Canada), 0.03% of Tween 20 (J-T. Baker, Phillipsburg, New Jersey, USA), and 4% of pure DMSO (Fisher Scientific, Ottawa, Ontario, Canada) were also added to the mix. To obtain highly concentrated PCR products, a nested PCR method was used. Thus, the first amplification was obtained with the primers "c" and "f". From those products, only 0.1 µL of the final volume (25 µL) was taken and two amplifications were done: one with primers "c" and "d" and the other with primers "e" and "f". Amplifications were done using a Perkin-Elmer GeneAmp PCR System 9700 Thermocycler (Applied Biosystems, Foster City, California, USA) or a 2720 Thermal Cycler (Applied Biosystems), under the following conditions: initial denaturation step of 3min at 95°C, followed by 35 cycles of denaturation (30 s at 95°C), annealing (30 s at 50°C) and elongation (45 s at 72°C), with a final elongation step of 10 min at 72°C.

PCR products were purified using a PEG protocol (Joly et al., 2006). Amplification of the *rpl*2 plastid region was done using the protocol of Lai et al. (1997) for targeted species of *Cercis*, *Adenolobus*, *Griffonia*, *Brenierea*, *Bauhinia*, *Piliostigma*, *Tylosema*, *Barklya*, and *Phanera* (Table 3; figure 3), chosen to complement the sampling of Lai et al. (1997).

Sequencing was performed on a 3100-Avant automated sequencer (Applied Biosystems) using BigDye chemistry (version 1.1) and following the manufacturer protocol. Primers used for sequencing were the same as those cited for the amplification step. Sequences were assembled and edited with Sequencher 4.7 (GeneCodes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA).

2.2.3 - Phylogenetic analyses

Sequences were aligned with Muscle 3.6 using the default settings (Edgar, 2004) and alignment was verified using BioEdit 7.0.8.0 (Hall, 1999). Gaps were coded as separate characters using both the modified complex indel coding (MCIC) and the simple indel coding (SIC) algorithms implemented in IndelCoder (Müller, 2006). In the matrix used for the Bayesian analysis, only the SIC algorithm was used to code gaps (Simmons and Ochoterena 2000, implemented in SeqState version 1.25), because MrBayes does not recognize some of the character states used to code gaps with the MCIC algorithm.

Two analyses were performed, one under the parsimony criterion on both the SIC and MCIC datasets, and the other with the Bayesian method, on the SIC dataset. The parsimony analysis was implemented in PAUP* version 4.0b (Swofford, 2002). A first heuristic search was performed with 1000 replicates of random addition sequence, tree bisection–reconnection (TBR) branch-swapping, retaining only 5 most parsimonious trees at each replicate. Starting with the trees kept in memory from this inital analysis, a second heuristic search was performed with TBR, and a limit of 100000 trees saved. Because this second analysis uses the topologies obtained initially, it permits the
investigation of more optimal topologies than a "one-step" analysis (e.g., Davis et al., 2004). Branch support, for both the SIC and the MCIC datasets, was estimated from 5000 bootstrap replicates under a heuristic strategy with one random addition-sequence replicate, TBR branch-swapping, and a maximum number of trees set at 100.

For the Bayesian analysis, the matrix was divided into two partitions, one for the nucleotide sequences and the other for the coded gaps. The best model for the DNA partition was estimated using ModelTest 3.7 (Posada and Crandall, 1998) as a GTR + I + G, according to the Akaike Information Criterion (Akaike 1974). The model for the gap partition was set to "restriction data" (F81-like model), as suggested by Ronquist and Huelsenbeck (2003). Bayesian analyses were performed using MrBayes 3.1.2 (Ronquist and Huelsenbeck 2003) with $20x10^6$ generations, two parallel runs of eight Markov Chain Monte Carlo each, and four swaps per swapping cycles. Trees were sampled every 1000 generations, and the first $1x10^6$ generations were discarded as "burn-in", according to the average standard deviation of split frequencies observed with Tracer 1.4 (Rambaut and Drummond 2007).

2.3 - Results

2.3.1 - Characteristics of *trnL–trn*F sequences

In most of the *Bauhinia* s.l. species studied, the *trnL* intron is 580 bp and the *trnL-trn*F spacer, 584 bp. Once aligned, the consensus for those two regions is 649 bp and 589 bp, respectively, resulting in a data matrix of 1238 characters. Those results are concordant with the *trnL-trn*F region length reported for the Leguminosae by Bruneau et al. (2001) and Fougère-Danezan et al. (2007). The length of this region for the outgroup taxa is similar, except for the species *Adenolobus garipensis* (E. Mey.) Torre & Hillc., where we observed a deletion of 369 bp in the *trnL-trn*F intergenic spacer. Modified complex coding of the indels, performed on the aligned data matrix for the parsimony analysis, added 14 characters. In comparison, the simple indel

coding algorithm used for the Bayesian analysis added 75 binary characters. Furthermore, a 25 bp region rich in A/ T, occurring at the beginning (5') of the *trnLtrn*F spacer, was removed because of alignment ambiguity. In the MCIC matrix, 895 (75.5%) of the characters are constant, 109 (9.2%) are variable but non-informative (autapomorphies) and 181 (15.3%) are potentially parsimony informative. In the SIC matrix, 895 (71.0%) characters are constant, 131 (10.3%) are non-informative, and 234 (18.6%) are potentially informative.

2.3.2 - Phylogenetic analysis

The primary heuristic search for the parsimony analysis on the MCIC dataset retained 4350 equally parsimonious trees (L = 566). Starting from those trees, the second heuristic analysis retained 100000 (maximum number of trees retained) equally parsimonious trees (L = 566, CI = 0.75, RI = 0.94) from which a strict consensus was calculated. The parsimony analysis performed on the SIC dataset retained 4770 equally parsimonious trees (L = 543) at the first step, and the maximum number of trees (100 000) was reached in the second step of the analysis (L = 543, CI = 0.74, RI = 0.94), from which a strict consensus tree was calculated. After 20 x10⁶ generations executed in MrBayes, the average standard deviation of split frequencies was 4.417x10⁻³. The consensus of the two runs, obtained after removal of the first 1106 generations, is presented in figure 3.

Except for the resolution at the intra-sectional level, the consensus topologies obtained from parsimony and Bayesian analyses, on the SIC dataset, are identical. The parsimony analyses of the SIC and MCIC datasets yielded the same strict consensus topologies, except for the relationship between *Brenierea* and *Piliostigma*. With the MCIC dataset, the genus *Brenierea* forms a clade with *Piliostigma*, sister to the genus *Bauhinia* s.s., whereas in the SIC dataset, *Piliostigma* appears sister to a clade composed of the genera *Bauhinia* s.s. and *Brenierea*. Because of the similarity in the topologies obtained with the different datasets and methods, we chose to present only

the Bayesian topology, with both the posterior probability and bootstrap values calculated on the SIC dataset indicated on the branches (figure 3).

The genus Bauhinia s.l. is divided into two well-supported clades. The first (figure 3, node C, bootstrap support = 62%, posterior probability = 1.00) is composed of the genus Gigasiphon, sister to a clade that includes the strongly supported monophyletic genus Tylosema (node E, 100%, 1.00) and a larger clade, which includes (i) the monospecific genus *Barklya*; (ii) the Neotropical species of the genus *Phanera* (node F, <50%, 0.58); (iii) the genus Lysiphyllum (node I, 100%, 1.00); and (iv) a poorly supported group that comprises Asian species of *Phanera* and the genus Lasiobema (node H, 77%, 0.53). The genus Lysiphyllum is sister to the Lasiobema – Asian *Phanera* clade (node G, 68%, 1.00). Although relationships are poorly resolved among the Barklya, American Phanera and Asian Phanera – Lasiobema plus Lysiphyllum clades, this entire clade is strongly supported (node G, 100%, 1.00). The second clade (node D, 90%, 1.00) is composed of the genus Piliostigma sister to the monospecific genus Brenierea (node J, 75%, 0.72) and to the genus Bauhinia s. str. (node K, 98%, 1.00). The genus Griffonia clusters with clades 1 and 2 (node B, 95%, 0.97) and the genus Adenolobus occurs as sister to this group (node A, 68%, 1.00). The topology is rooted between the monophyletic Cercis and the clade that groups all remaining Cercideae, as suggested in previous analyses (e.g., Doyle et al. 2000; Bruneau et al. 2001, 2008; Herendeen et al. 2003).

Within the genus *Bauhinia* s.s., several clades are resolved. Thus, species from Asia and Southern Africa, previously described by Wunderlin et al. (1987) in sections *Afrobauhinia, Pseudophanera*, and *Telestria*, cluster in a well-supported group (node L, 88%, 1.00). Our single sample of *Bauhinia bohniana* L. Chen, a species placed in *Phanera* section *Pseudobauhinia* by Wunderlin et al. (1987), also occurs within this group, rather than with the other samples of *Phanera* included in the study. Clade L is unresolved in a clade with *Bauhinia petersiana* Bolle and a poorly supported clade (node M, 55%, 0.96). The latter includes a few clearly resolved groups: the Madagascan species of section *Afrobauhinia* (node N, 85%, 1.00); the African section

Alvesia (node O, 76%, 1.00); the African *Bauhinia rufescens* Lam. (section *Micralvesia*), which clusters with an unidentified species from Africa (node P, 100%, 1.00); and a clade (node Q, 90%, 1.00) composed of the South and Central American sections *Pauletia* (node R, 99%, 1.00, and node T, <50%, 0.90), *Bauhinia* (node S, <50%, 0.94), and *Amaria* (node U, 98%, 1.00).



Figure 3 (page précédente): Phylogenetic analysis of the chloroplast *trnL* intron and *trnL–trn*F intergenic spacer for genus *Bauhinia* s.l. Bayesian majority rule consensus derived from 19 000 trees kept after reaching stationarity in two independent analyses. Posterior probabilities and bootstrap support values (evaluated with the simple indel coding dataset) are indicated above and below the branches, respectively. Branches supported by a posterior probability of 1.0 are indicated by bold lines. Branches not resolved in the parsimony analysis are indicated by grey boxes. Generic segregates proposed by Lewis and Forest (2005) are indicated to the right of the species name; sections and series follow Wunderlin et al. (1987). Loss of the *rpl2* intron is indicated for species surveyed. For species represented by two specimens, the collection number is indicated after the species name.

2.3.3 - Polymorphism of the *rpl*2 plastid region

In Cercis canadensis L., Adenolobus garipensis, Griffonia physocarpa Baill., Tylosema fassoglensis (Schweinf.) Torre & Hillc., Barklya syringifolia F. Muell., and Phanera vahlii (Wight et Arn.) Benth., the rpl2 region is 1080 bp in length, whereas it is 478 bp in length in Brenierea insignis Humbert, Piliostigma thonninghii (Schum.) Milne-Redh., Bauhinia galpinii N. Br., Bauhinia corniculata Benth., and Bauhinia aculeata L. Once aligned, the region is 1160 bp, with a 680 bp deletion observed in the latter species, which corresponds to the length of the rpl2 intron as noted by Lai et al. (1997).

2.4 - Discussion

2.4.1 - Evolution of the genus *Bauhinia* s.l.

The taxonomic history and classification of *Bauhinia* s.l. is long and complicated. Analyses based on morphological (Wunderlin et al. 1987; Zhang 1995) and molecular characters (Bruneau et al. 2001, 2008; Hao et al. 2003; Lewis and Forest 2005) suggest contrasting relationships within the genus. Our increased taxon sampling, relative to

these studies, allows the resolution of some ambiguities noted in previous studies. In agreement with these studies, our analyses suggest the genus Bauhinia s.l. is paraphyletic, owing to the nested position of the monospecific genus *Brenierea* within *Bauhinia* (figure 3). Our study also supports recent suggestions by Lewis and Forest (2005), based on preliminary molecular analyses and on previous studies (e.g., De Wit 1956; Schmitz 1977; Wunderlin 1979; Wunderlin et al. 1981, 1987; Zhang 1995) that Bauhinia s.l. should be subdivided into a number of segregate genera. Inclusive of Brenieria, the broadly circumscribed genus Bauhinia forms two clades. One includes Brenieria and the segregate genera Bauhinia s.s. and Piliostigma, whereas the other comprises the genera Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Phanera, Lasiobema, and Lysiphyllum. Wunderlin et al. (1987) divided the genus Bauhinia s.l. into two main phyletic lines, one comprising the subgenera Bauhinia, Barklya, and Elayuna and the other the subgenus *Phanera*. Lewis and Forest (2005), partly based on Hao et al. (2003), also suggested the division of *Bauhinia* s.l. into two phyletic lines, but different from those proposed by Wunderlin et al. (1987). Lewis and Forest (2005) considered one lineage to include the genus Gigasiphon (a section of subgenus Bauhinia in Wunderlin et al. (1987)), sister to the genus *Tylosema* (a section of subgenus *Phanera* in Wunderlin et al. (1987)) and a clade comprising the monospecific genus Barklya sister to the genera Lysiphyllum, Phanera, Lasiobema (sections of subgenus Phanera), and *Piliostigma* (a section of subgenus *Elayuna*). In their analyses, the second lineage is composed of the genera *Bauhinia* s.s. and *Brenierea*. Our analysis of the *trnL-trn*F region leads to the same higher level relationships as those proposed by Wunderlin et al. (1987), except for the placement of subgenus *Barklya*, which in our analysis occurs in clade 1, rather than with Bauhinia s.s., and the inclusion of the genus Brenierea within Bauhinia s.l. As predicted, our topology largely supports the classification proposed by Lewis and Forest (2005), except that we find the genus *Piliostigma* to be sister to Brenierea and Bauhinia s. str. rather than in a clade with Phanera, Lysiphyllum, and Lasiobema as tentatively proposed by Lewis and Forest (2005) who commented that the relationship of *Piliostigma* was uncertain.

The relationships among the two main *Bauhinia* s.l. clades (clades 1 and 2, figure 3) and the genus *Griffonia* are unresolved. This genus was placed in Cercidinae together with *Cercis* and *Adenolobus* by Wunderlin (1979) and Wunderlin et al. (1981), but this placement was questioned by Lewis and Forest (2005) in whose analysis *Griffonia* is part of a polytomy within Bauhiniinae (i.e., *Brenierea* and *Bauhinia* s.l. (Wunderlin 1979)). The distinction between *Griffonia* and the genera *Cercis* and *Adenolobus*, and whether it belongs to Cercidinae or Bauhiniinae, was also debated by Wunderlin et al. (1981) and Zhang (1995), based on leaf and gynophore characters. Although our analyses lack resolution, Cercidineae is clearly shown to be paraphyletic with *Griffonia* better placed in Bauhiniinae.

2.4.2 - Clade 1: Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Phanera, Lasiobema, Lysiphyllum

This clade is composed of the taxa included in subgenus *Phanera* and *Barklya* by Wunderlin et al. (1987), as well as those in section *Gigasiphon*, a taxon that Lewis and Forest (2005) reinstated at the generic rank. *Gigasiphon*, characterized by a long-tubular hypanthium, an arborescent habit, and a calyx divided in two to five lobes, is distributed in southern Africa, Madagascar, and South-East Asia. Our analysis supports the placement of this genus as sister to the clade comprising the genera *Tylosema*, *Phanera*, *Barklya*, *Lasiobema*, and *Lysiphyllum*. The monophyly of the African genus *Tylosema* is strongly supported. Characterized by an herbaceous habit, the placement of this genus (figure 3) agrees both with Wunderlin et al. (1987) and Lewis and Forest (2005). *Lysiphyllum* is supported as monophyletic, whereas relationships between *Lasiobema* and *Phanera* are not well-resolved. Addition of more *Lasiobema* species should help to clarify the topology in this lineage (only one species included here).

The close relationship between *Lasiobema* and *Phanera* was noted by Hao et al. (2003) and Lewis and Forest (2005) who suggested that *Lasiobema* might better be placed as an infrageneric taxon of *Phanera*. Our analysis shows that this close

relationship is apparent between *Lasiobema* and the Asian species of *Phanera*, but not between *Lasiobema* and neotropical *Phanera* species. Distinct lineages within *Phanera* were previously noted in the morphological analysis of Zhang (1995), in which sections *Corymbosae*, *Yunnanentes* (Asian section of *Phanera*), and *Lasiobema* (excluding series *Pullae*) formed a monophyletic group sister to a large group containing the American sections of *Phanera*, together with *Piliostigma*, *Barklya* and some sections of genus *Bauhinia* s.s. (sections *Viridescentes*, *Pseudophanera*, and *Aurantiacae*).

In an analysis of ITS sequences of subgenus *Phanera* (as defined by Wunderlin et al. 1981), Hao et al. (2003) also suggested that Asian *Phanera*, including *Lasiobema* species, form a monophyletic group distinct from American *Phanera*. Congruent with our findings, although not strongly supported, they also found a monophyletic *Lysiphyllum* to be sister to this group. As in our analyses, Hao et al. (2003) also found *Tylosema* to be sister to the *Barklya–Phanera– Lasiobema–Lysiphyllum* clade, but in their analyses *Barklya* is clearly supported as sister to the *Phanera–Lasiobema–Lysiphyllum* clade, whereas this relationship is not resolved in our analysis. The genus *Barklya* has sometimes been placed in the papilionoid tribes Sophoreae and, the now redundant, Cadieae (Wunderlin et al. 1987), but is more commonly suggested to be closely related to *Bauhinia* s.l. (Yakovlev 1972; Goldblatt 1981; Wunderlin et al. 1987). *Barklya* was recognized as a subgenus of *Bauhinia* s.l. by Wunderlin (1979) and Wunderlin et al. (1987)). It is supported here as a distinct genus within *Bauhinia* s.l., with apparent relationships with other Australasian species of clade 1.

Our results indicate that the genus *Phanera* is paraphyletic and that it may be best to recognize two entities, one corresponding to Asian *Phanera*, including *Lasiobema*, and the second including the American *Phanera* (sections *Schnella* and *Caulotretus*). In their treatment of tribe Cercideae, Lewis and Forest (2005) suggested that the genus *Schnella* Raddi (as defined by Britton and Rose 1930) might be reinstated at the generic rank in the future. This would include the sections *Schnella* and *Caulotretus* recognized by Wunderlin et al. (1981). Additional analyses including more species,

other molecular markers and morphological characters are in progress to further explore the taxonomic dichotomy within *Phanera*. Our analysis contains species from different sections within the genus *Phanera*: *Palmatifolia* and *Phanera* for the Asian clade and *Caulotretus* and *Schnella* for the American clade, but these represent only four of the eight sections recognized by Wunderlin et al. (1987).

2.4.3 - Clade 2: Brenierea, Piliostigma, Bauhinia s.s.

Although the genus *Piliostigma* occurs as sister to *Brenieria* and *Bauhinia* s.str. in our analyses, the relationships among these three taxa are not strongly supported. Until now, the position of the mostly African genus *Piliostigma* remained uncertain, as no species had been included in a molecular analysis. It has been considered both as a section of Bauhinia s.l. (Bentham 1840; Baillon 1870; Taubert 1891; Wunderlin 1979; Wunderlin et al. 1981, 1987) or as a distinct genus (Hutchinson and Dalziel 1958; Brenan 1967; Lewis and Forest 2005). Lewis and Forest (2005) tentatively placed it within the Phanera-Lasiobema-Lysiphyllum clade. The morphological analysis of Zhang (1995) also suggested a closer relationship of *Piliostigma* with the *Phanera*-Lasiobema-Lysiphyllum group than with the genus Bauhinia s.str. In contrast, the analysis of the ITS region conducted by Hao et al. (2003) suggested that *Piliostigma* was sister to Bauhinia s.str. Although our analysis includes only one Piliostigma species, our results suggest that Piliostigma is closer to Bauhinia s.s. and Brenierea than to clade 1. This placement supports Wunderlin et al. (1987) who recognized the subgenera Bauhinia, Barklya, and Elayuna as a distinct phyletic line, the latter including section *Piliostigma*. Addition of the two other *Piliostigma* species (one African and one Australasian) to future analyses will verify the relationship of this genus with the *Bauhinia* s.str. – *Brenieria* clade as hypothesized by our analysis.

The phylogenetic position of the monospecific genus *Brenierea*, endemic to xerophytic habitats in Madagascar, has long been questioned. Wunderlin (1979) and Wunderlin et al. (1981, 1987) placed it in Bauhiniinae together with the genus

Bauhinia s.l., based on seed, leaf, and leaf venation characters. Molecular data have confirmed the placement of *Brenierea* within Bauhiniae, although nested within *Bauhinia* s.l. rather than as sister to it; this led to the recognition of a paraphyletic *Bauhinia* s.l. (Bruneau et al. 2001, 2008; Lewis and Forest 2005). In the analysis presented here, which includes additional species of the eight segregate genera from *Bauhinia* s.l., *Brenierea* occurs as sister to *Bauhinia* s. str., confirming the paraphyletic status of *Bauhinia* s.l.

Within the monophyletic genus Bauhinia s.s. (node K), only three of the eight sections described by Wunderlin et al. (1987) are supported as monophyletic: the three American sections Amaria, Bauhinia, and Alvesia. The entirely New World section *Pauletia* appears polyphyletic as two clades are resolved, one with species of series Cansenia, and another with species of series Pentandrae, Perlebia, and Aculeatae, the latter recently described as a series by Vaz and Tozzi (2003). The division of section Pauletia into two groups, Cansenia-Ariaria and Aculeatae-Pentandrae-Perlebia, was also hypothesized by Vaz and Tozzi (2003) based on inflorescence type. The Madagascan Afrobauhinia species group together, whereas the position of one specimen of the South African B. galpinii, belonging to this section, is not well supported (node M). The other specimen of this species groups in a clade (node L) composed of the Asian sections Telestria, Pseudophanera, and Pseudobauhinia, the latter a section of subgenus Phanera in Wunderlin et al. (1987). Section *Pseudobauhinia* is monospecific comprising the single species *Bauhinia bohniana*. Its placement with Asian species of the genus Bauhinia s.s. in our analysis suggests that section *Pseudobauhinia* belongs in *Bauhinia* and not in *Phanera*, as also suggested by Lewis and Forest (2005) based on preliminary molecular analyses. Bauhinia bohniana is a shrub without tendrils, similar to species of *Bauhinia* s.s., whereas *Phanera* species are usually lianas with tendrils. The two specimens of Bauhinia monandra Kurz., placed in section *Telestria* by Wunderlin et al. (1987), are part of the Madagascan Afrobauhinia clade in our analysis. Widely cultivated, the geographic origin of this species has long been a mystery. In their account of tribe Cercideae in Madagascar, Du

Puy and Rabevohitra (2002) suggested a Madagascan origin as specimens often occur in native vegetation of remote areas. The clustering of these specimens within the Madagascan *Afrobauhinia* supports this origin and brings into question the classification of *B. monandra* within section *Telestria*.

Loss of the rpl2 intron also seems to support the monophyly of the Piliostigma-Brenierea-Bauhinia s.s. clade. Lai et al. (1997) surveyed for the presence or absence of the plastid *rpl2* intron in the genus *Bauhinia* s.l. This intron is absent from only a few lineages within the angiosperms and was listed as absent in the genus *Bauhinia* s.l. by Doyle et al. (1995). In their survey, Lai et al. (1997) found that the *rpl*2 intron is lacking only in the genus *Bauhinia* s.s. and in one of the two *Piliostigma* species that they sampled, Bauhinia malabarica Roxb. The intron was also found to be absent in Bauhinia herrerae (Britton & Rose) Standl. & Steyerm. (basionym: Schnella herrerae Britton and Rose), which belongs to section *Caulotretus* of subgenus *Phanera*, and to be polymorphic (present and absent) in some species of section Pauletia. Based on the phylogenetic analyses of tribe Cercideae available at the time (e.g., Wunderlin et al. 1987; Zhang 1995), Lai et al. (1997) proposed that multiple losses were necessary to explain the absence of this intron in the Cercideae. However, additional sequencing (Table 3), combined with the results obtained by Lai et al. (1997) reveals that the intron is absent not only in *Bauhinia* s.s., but also in *Piliostigma* and *Brenierea*, and that it is present in Cercis, Griffonia, Adenolobus, Tylosema, Barklya, and Phanera, and in the remaining genera within *Bauhinia* s.l. Lai et al. (1997) found the intron to be present in Piliostigma thonningii and absent in Piliostigma malabarica, but our sequences of this region for *P. thonningii* clearly indicates that the intron is also lacking in this species. Thus, the distribution of this character within Cercideae can be explained by a single intron loss prior to the divergence of the genera Brenierea, Piliostigma and Bauhinia s.s. (clade 2; figure 3), reinforcing the support for this clade. However, because our phylogenetic analyses do not include *Bauhinia herrerae*, we cannot test whether an independent loss of the intron occurred in Phanera section *Caulotretus*, as suggested by Lai et al. (1997). Lai et al. (1997) also found the intron to

be present in *Bauhinia aculeata*, a species that occurs in clade 2. Because of material degradation, the presence– absence of the intron could not be verified for the specimen (Liesner & Gonzales 5560 (USF)) studied by Lai et al. (1997), but in two other specimens of *Bauhinia aculeata*, we found the intron to be absent (Table 3). Similarly, specimens of *Bauhinia brevipes* Vogel and *Bauhinia cupulata* Benth., two other species of section *Pauletia*, which were found to possess the intron in the Lai et al. (1997) survey, have not been verified because of material degradation. Nevertheless, it seems more parsimonious to explain this polymorphism by regain of an intron in some species of section *Pauletia*, rather than by multiple losses in clade 2.

Although greater species sampling, together with sequencing of additional plastid and nuclear genes, in combination with analyses of morphological characters, are necessary to better delimit the taxonomy of *Bauhinia* s.l., our analysis supports the hypotheses proposed by Lewis and Forest (2005) that the genus should be subdivided into several distinct genera. Thus, at least six genera should be recognized within *Bauhinia* s.l.: *Bauhinia* s.str., *Piliostigma*, *Gigasiphon*, *Tylosema*, *Barklya*, and *Lysiphyllum*. *Phanera* and *Lasiobema* should also probably be considered distinct, but the most appropriate taxonomic rank for *Lasiobema* remains unclear, as does the delimitation of *Phanera*. This latter genus is probably better recognized as two lineages, one comprising neotropical *Phanera*, corresponding to the genus *Schnella* Raddi, and the other comprising the Asian *Phanera* and *Lasiobema* species. However, more sampling and more variable molecular markers are needed to clearly resolve the taxonomic status of *Phanera* and *Lasiobema*.

Finally, although anecdotal at this stage, our phylogenetic analyses support a Tethyan seasonally dry tropical vegetation origin of the Cercideae, followed by dispersal to semiarid and tropical habitats in Africa, Asia, Australia, and America as suggested by Schrire et al. (2005). Future comparisons of the evolution and distribution of species within a biogeographic framework will be useful in better understanding the evolutionary history of *Bauhinia* s.l.

Chapitre 3 - *Bauhinia* s.l.: a bilobed history told by plastid (*trnL-trn*F and *mat*K-3'*trn*K) and nuclear (*Leafy* and *Legcyc*) markers.

Carole Sinou¹, Anne Bruneau¹

¹ Institute de Recherche en Biologie Végétale and Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada

In preparation for submission to Taxon.

Abstract :

The reconstruction of the phylogenetic history of large taxonomic groups is a challenge. The use of different sources of molecular data (chloroplast and nuclear) allows a broader vision of the evolutionary history of a group and the possible incongruence between gene trees and species tree. Two methods have been used to reconstruct the phylogeny of the large pantropical genus *Bauhinia* s.l. Bayesian analysis of each marker (trnL-trnF, matK-3'trnK, *Leafy* and *Legcyc*) were used to compare the results obtained for each gene tree with the species tree, reconstructed with coalescence method, as well as a phylogeny obtained from a supermatrix including all the molecular markers. The results show the existence of two disctinct lineages in *Bauhinia* s.l.: the *Phanera* group, comprising the genera *Phanera*, *Tylosema*, *Barklya*, *Gigasiphon*, *Lysiphyllum* and *Schnella*, and the *Bauhinia* group comprising the genera *Bauhinia* s.s., *Piliostigma* and *Brenierea*. Incongruence is observed between the different gene trees (chloroplast vs nuclear) and also between the gene trees, the species and the supermatrix trees. This article highlights the limitations of the different methods in the analysis of large groups.

Keywords : *Bauhinia*, phylogeny, *trnL-trnF*, *matK-trnK*, *Legcyc*, *Leafy*, species tree, supermatrix.

Résumé :

La reconstruction de l'histoire phylogénétique de larges groupes est un défi. L'utilisation de différentes sources de données moléculaires (chloroplastique et nucléaire) permet une vision plus large de l'histoire évolutive d'un groupe, mais pose également le problème de divergence entre les arbres de gènes obtenus et la reconstruction de l'arbre d'espèce. Deux méthodes d'analyes ont été utilisées pour construire la phylogénie du genre pantropical *Bauhinia* s.l. Des analyses bayesiennes de chaque marqueur (trnL-trnF, matK-3'trnK, *Leafy* et *Legcyc*) ont permis de comparer les résultats obtenus pour chaque arbre de gène à ceux obtenus lors d'une reconstruction de l'arbre d'espèce selon la méthode de coalescence, ainsi que lors de l'utilisation d'une supermatrice. Les résultats démontrent l'existance de deux lignées disctinctes au sein de Bauhinia s.l.: le groupe Phanera comprenant les genres Phanera, Tylosema, Barklya, Gigasiphon, Lysiphyllum et Schnella, et le groupe Bauhinia comprenant les genres Bauhinia s.s., Piliostigma et Brenierea. De nombreuses incongruences sont observées entre les arbres de gènes (chloroplastique vs nucléaire) ainsi qu'entre ceux-ci, l'arbre d'espèce et l'arbre issu de l'analyse de la supermatrice. Cet article met en évidence les limites des différentes méthodes lors de l'analyse de larges groupes.

Mots-clés : *Bauhinia*, phylogénie, *trn*L-*trn*F, *mat*K-*trn*K, *Legcyc*, *Leafy*, arbre d'espèces, supermatrice.

3.1 - Introduction

Reconstructing the evolutionary history of a widely distributed genus is a complicated task. It remains a challenge to obtain a complete, or at least a representative sampling of the genus, but it is also difficult to analyze large datasets, with the emerging problems of computational limitation.

With the emergence of new sequencing methods, allowing faster and less expensive sequencing of multiple loci, a new challenge has arisen: how to manage and analyse all this information? Since the molecular revolution, which has profoundly changed the face of systematics, numerous methods and algorithms have been described and thoroughly tested (including parsimony, Bayesian and maximum likelihood methods), leading to greater computational efficiency. Nevertheless, the vast majority of these methods, accordingly used with the software packages which implement them, lack the possibility of taking into account, in the same analysis, the complete set of information contained in multiple loci to reconstruct the species tree. To circumvent this problem, researchers concatenate all loci in a single matrix (supermatrix or total evidence approach), with the possibility of partitioning and assigning different models of evolution to the loci (Huelsenbeck et al., 1996; William and Ballard, 1996; Nylander et al., 2004). The trees obtained from this concatenated matrix often are considered species trees, even if the resulting tree was not calculated by taking into account both the range of possibilities for each gene tree and the heterogeneity that might exist among loci (Edwards, 2008). Simulation studies have revealed that this method might lead to erroneous species trees if the most common topology in the collection of gene trees does not reflect the real gene tree topology (anomaly zone) (Degnan and Rosenberg, 2006; Kubatko and Degnan, 2007; Edwards, 2008; Rosenberg and Tao, 2008; Xi et al., 2014). Furthermore, in the case of analyses with multiple individuals per specimen (individuals within populations, molecular clones), combining loci may be complicated by the absence of sequence data for all of the individuals for all loci, or by the impossibility to assess the homology of clones of different loci. These limitations have triggered the development of new methods to analyse this type of data. Thus, in parallel with developments observed in the traditional methods of phylogenetic analyses, three major approaches have been developed: methods based on the search for the most parsimonious species tree from a collection of gene trees (Minimize Deep Coalescence, Maddison and Knowles, 2006, GLASS, Mossel and Roch, 2010), methods based on Maximum Likelihood (STEM, Kubatko et al., 2009; STELS, Wu, 2011), and Bayesian methods (BUCKy, Ané et al., 2007, Larget et al., 2010; BEST, Edwards et al., 2007; Liu, 2008; *BEAST, Heled and Drummond, 2010). These three methods and algorithms are based on the coalescent process, a mathematical model that reconstructs gene lineages to a unique ancestor. Simulations and case studies have showed that these methods are robust but that improvements are needed to resolve phylogenies of clades that have gone through rapid recent radiation, horizontal gene transfer, and incomplete lineage sorting (Castillo-Ramirez et al., 2010; Huang et al., 2010; Linnen, 2010; Knowles et al., 2012).

One major drawback of both maximum-likelihood and parsimony methods presented above is that gene-tree uncertainty is not taken into account, which means that the errors obtained when reconstructing each gene tree will also be included in the reconstruction of the species tree. This is particularly a problem in analyses where reconstruction of gene trees will be problematic, such as lack of phylogenetic signal in one or several loci or incomplete lineage sorting (Huang et al., 2010; Linnen, 2010). Furthermore, parsimony methods, both for gene-tree and species-tree reconstructions, do not take into account branch length, which can be a limitation for further analyses of divergence times. Hence, in ideal conditions and with judicious settings of parameters, current Bayesian methods appear the most appropriate for reconstructing species-tree, with the downside of being time and memory-consuming.

Large multi-loci phylogenies have been flowering in the last decade (Givnish et al., 2007; Moore et al., 2010; Smith et al., 2011; Soltis et al., 2011), including analyses on legume taxa and the order Fabales (McMahon and Sanderson, 2006; Bruneau et al, 2008; Bello et al., 2009, 2012; Simon et al., 2009; Cardoso et al., 2012; Manzanilla and

Bruneau, 2012; LPWG, 2013), but only a few have effectively used species-tree reconstruction rather than concatenation (Townsend et al., 2011; Willyard et al., 2011; Williams et al., 2013), and, to our knowledge, none for the Leguminosae.

The large pantropical genus *Bauhinia* L. (300 to 350 species) is one of the remaining challenging clades in the paraphyletic, basal legume subfamily Caesalpinioideae. Recognised by its bilobed leaves and palmate venation, *Bauhinia* is morphologically highly variable. This variation, associated with its wide distribution, has complicated the reconstruction of phylogeny based on morphology (Schery, 1951; Wunderlin; 1976a, 1983; Wunderlin et al., 1987; Zhang, 1995), leading to the recognition of multiple subgenera in the genus Bauhinia s.l., with more than 14 segregate genera sometimes recognized (Schmitz, 1973). A phylogenetic analysis based on molecular data is thus necessary to clarify relationships amongst species of this large clade. In several other species-rich genera, multi-locus analyses have proven helpful to resolve phylogenies of complex clades (Carstens and Knowles, 2007; Belfiore et al., 2008; Linnen and Farrell, 2008; Linnen, 2010; Willyard et al., 2011), even in clades thought to have undergone rapid and recent speciation, which seems to be the case for *Bauhinia* s.l. Our preliminary analysis based on a single plastid locus (Sinou et al. 2009, chapitre 2) revealed that *Bauhinia* s.l. is not monophyletic and is divided into two lineages (*Phanera* and *Bauhinia* clades). The *Bauhinia* clade includes Bauhinia s.s., the segregate genus Piliostigma and the genus Brenierea, the latter traditionally considered as a sister-group to *Bauhinia* s.l. These three genera are only composed of trees and shrubs. The *Phanera* clade includes the six segregate genera Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Lysiphyllum, Lasiobema and Phanera, most of which are lianas or herbs and shrubs with tendrils enabling a climbing habit. Furthermore, a division of the genus *Phanera* is observed, with the American *Phanera* separated from the Asian *Phanera* species. The position of the genus *Griffonia*, traditionally recognised as distinct generically from *Bauhinia* s.l. is not clear, as the relationship with Bauhinia s.l. is unresolved: is it indeed a sister-group to Bauhinia s.l., or is it included within *Bauhinia* s.l.?. Based on this preliminary study, the hypotheses we will test here are: 1) the genus Bauhinia is divided into the Phanera and the Bauhinia

clades; 2) nine segregate genera can be recognized in *Bauhinia* s.l.; 3) the monospecific genera *Brenierea* and *Griffonia* are included in *Bauhinia* s.l. Our analyses are based on both plastid and low copy nuclear gene data, analysed using a coalescence gene tree approach.

3.2 - Material and methods

3.2.1 - Taxon sampling

A total of 120 species were studied (Table 4). All the genera in the Cercideae (*Cercis, Adenolobus, Griffonia, Brenierea* and *Bauhinia* s.l.) are included in the analyses in order to rigorously test the monophyly of the *Bauhinia* clade. Our sampling of *Bauhinia* s.l. is representative of the eight segregate genera recognized by Lewis and Forest (2005), improves upon our previous sampling that included 77 species (chapitre 2) and also provides a good geographic representation for each genus. However, whereas the small genera are completely or nearly completely represented, it was difficult to obtain and sequence a broad representation for the two larger genera, *Bauhinia* s.s. (66 of 150 species included) and *Phanera* (32 of 120 species included). Both field collected, silica gel-dried leaves and material from herbarium specimens were used for DNA extraction. As suggested by the preliminary analyses of tribe Cercideae (Lewis and Forest, 2005; chapitre 2), all the trees are rooted with species from genus *Cercis*. Vouchers are deposited in one of the following herbaria: ASU, BH, GMUF, K, MEL, MO, MT, NBG, NSW, NY, TUS, US, USF, WAG.

																													Bauhinia	Genus	
																													Bauhinia	Section	
	B. pringlei S. Watts		B. <i>pinheiroi</i> Wunderlin		B. pes-caprae Cav.		S. Watts	B. macranthera A. Gray ex		S. Watts	B. macranthera A. Gray ex	Watts	B. lunarioides A. Gray ex S.	Wats.	B. lunarioides A. Gray ex S.		<i>B. jenningsii</i> P. Wilson		B. erythrocalyx Wunderlin		B. divaricata L.		B. divaricata L.		<i>B. dipetala</i> Hemsl.	Wunderlin	B. chapulhuacania		B. andrieuxii Hemsl.	Species	
	Rico 637-91 (K) (227)		Carvalho 2036 (K) (226)	(228)	MacQueen 272 (K)			Bruneau s.n. (MT) (357)			Bridges 13138 (NY) (22)	(229)	Rushforth KR0566 (K)	(104)	Wilson 11389 (USF)		Nash 557 (K) (21)		Lira 888 (MO) (396)		Fryxwell 3491 (10)	(108)	Dwyer 12456 (USF)	(52)	Buswell s.n. (BH, FTG)	(114)	Wunderlin 5050 (USF)		Diego 5943 (K) (234)	Collectors, collection number, herbarium	
	Mexico		Brazil		Mexico	(Arizona)	America	United States of			Mexico		Mexico		Mexico		Belize		Mexique		Mexico		Belize		USA		Mexico		Mexico	Locality	
	FJ801140		FJ801139								FJ801063		FJ801141				KT461936						KT461937		FJ801078		FJ801104			trnL-trnF	
	JN881389										JN881375		JN881374				JN881371								JN881364				JN881359	matK-3' trnK	
KT462273	KT462270-	KT462403	KT462401-	KT462297	KT462294-		KT462414	KT462410-		KT462312	KT462309-			KT462316	KT462313-	KT462290	KT462285-			KT462279	KT462274-			KT462163	KT462162-			KT462293	KT462291-	Leafy	
KT346557	KT346556-	KT346577	KT346576-	KT346555	KT346552-						KT346586			KT346561	KT346558-	KT346551	KT346549-	KT346548	KT346545-	KT346544	KT346542-							KT346541	KT346537-	Legcyc1	
KT346958	KT346955-	KT346936	KT346933-	KT346947	KT346946-				KT347076	KT346954,	KT346951-			KT346964	KT346963-	KT346969	KT346967-	KT346966	KT346965-	KT346950	KT346948-					KT346975	KT346970-	KT346945	KT346941-	Legcyc2	

nuclear markers (*Leafy* and *Legcyc*). Tableau IV : Species of the Cercideae tribe sequenced for two plastid markers (trnL-trnF and matK-3'trnK) and two

																	Paulet							Genus Sectic
<i>B. mollis</i> (Bong.) D. Dietr.	<i>B. mollis</i> (Bong.) D. Dietr.	Benth.		<i>B. forficata</i> Link	ש. <i>ןטרןוכמנט</i> בוווא		B. corniculata Benth.	Macbr.	B. bauhinioides (Mart.) J.F.		B. acuminata L.		B. aculeata L.		B. aculeata L.		ia B. acreana Harms		B. subrotundifolia Cav.	Hemsl.	<i>B. ramosissima</i> Benth. ex	Hemsl.	<i>B. ramosissima</i> Benth. ex	n Species
Kajita 94122909 (TUS) (97)	Hughes 2402 (K) (218)	Solomon 7963 (USF) (96)	1939)(MT) (136)	Sinou s.n. (n°6483-		(115)	Solomon 7868 (USF)	(117)	Mereles 3862 (USF)		Lawrence s.n (BH) (62)	2218 (266)	Sarkinen & Hughes		Güerere 1 (NY) (3)		Nee 34983 (USF) (106)	(135)	Bruneau 1314 (MT)	(MO) (412)	Hiriart Valencia 325	(110)	Stewart 9366 (USF)	Collectors, collection number, herbarium
Brazil	Bolivia	Bolivia	Botanical Garden	Montreal	Brazil	-	Bolivia		Paraguay	Garden	Fairchild Tropical		Peru		Venezuela		Brazil		Mexico		Mexico		Mexico	Locality
	FJ801134	FJ801095		FJ801113			FJ801105		FJ801107		KT461938				FJ801051		FJ801100		FJ801112				FJ801101	trnL-trnF
JN881377	KT461980			JN881365			JN881363		JN881360				JN881358		KT461981		JN881357		JN881400				JN881393	matK-3' trnK
	КТ462384- КТ462386	KT462348				KT462377	KT462375-	KT462406	KT462404-				KT462196	KT462394	KT462389-	KT462400	KT462395-	KT462302	KT462298-		KT462317			Leafy
KT346522		KT346564- KT346569			KT346525		KT346530	KT346517	KT346515-	KT346472	KT346468-			KT346533	KT346531-	KT346529	KT346526-	KT346536	KT346535-			KT346563	KT346562-	Legcyc1
КТ346994- КТ346998					ктз46993-	KT346985	KT346981-							KT346980	KT346978-	KT346977	KT346976-					KT346962	KT346959-	Legcyc2

								Genus
Afrobauhinia								Section
<i>B. brevicalyx</i> Du Puy & R. Rabev. <i>B. brevicalyx</i> Du Puy & R. Rabev. <i>B. galpinii</i> N. Br.	B. ungulata L. B. ungulata L.	B. ungulata L.	<i>B. rufa</i> (Bong.) Steud. <i>B. subclavata</i> Benth.	B. rufa (Bong.) Steud.	<i>B. rufa</i> (Bong.) Steud.	B. pentandra (Bong.) Vog. ex Steud.	B. pauletia Pers.	Species
Razafitsalama 945 (MO) (220) Bruneau AB1384 (MT) (208) Archambault 14 (MT) (11)	De Granville 12079 (38) Bruneau AB1296 (MT) (133)	(131) Redden 1017 (US) (39)	Andrade etal. 84 (USF) (172) Kajita 94123101 (TUS)	(K) (100) Gottsberger 11-101073 (USF) (173)	Anderson 9373 (OSF) (99) Pennington et al. 483	Nee 49466 (MO) (28)	Redden 1018 (US) (27)	Collectors, collection number, herbarium
Madagascar Madagascar Pamplemousse Botanical Garden (Mauritius)	Surinam Mexique	Costa Rica	Brazil Brazil	Brazil	Brazil	Bolivia	Costa Rica	Locality
FJ801136 FJ801126 FJ801055		FJ801073	FJ801109		FJ801097	FJ801067	FJ801066	trnL-trnF
JN881362 JN881366		JN881404			JNSST3AD	JN881382	JN881381	matK-3' trnK
	КТ462349- КТ462353 КТ462374	KT462363	KT462364- KT462366 KT462359-	КТ462373 КТ462367- КТ462370	кт462354- КТ462358 КТ462371-	KT462387- KT462388	KT462378-	Leafy
		KT346572 KT346573- KT346575	КТ346570-	KT346585	KT346581 KT346581 KT346582-	KT346534	KT346519-	Legcyc1
		KT346922- KT346924		KT346921	KT346920-	KT346986- KT346990		Legcyc2

																											Section
<i>B. porosa Boivin</i> ex. Baillon	B. podopetala Baker		<i>B. podopetala</i> Baker	в. maaagascariensis Desv.		B. madagascariensis Desv.		<i>B. petersiana</i> Bolle.		B. hildebrandtii Vatke		B. hildebrandtii Vatke		B. hildebrandtii Vatke		B. hildebrandtii Vatke		<i>B. grevei</i> Drake		B. grandidieri Baill.	c	B. grandidieri Baill.		B. grandidieri Baill.		<i>B. galpinii</i> N. Br.	Species
Andriamihajarivo 915 (MO) (219)	Andriamihajarivo 1168 (MO) (263)	(212)	Bruneau AB1392 (MT)	6710)	(214)	Bruneau AB1404 (MT)		86183 (74)	(MO) (264)	Andriamihajarivo 1178	(207)	Bruneau AB1368 (MT)	(205)	Bruneau AB1339 (MT)	(19)	Phillipson 2899 (NY)		Du Puy M895 (K) (241)	(MO) (265)	Andriamihajarivo 1195		89193 (FTG) (55)	(216)	Bruneau AB1410 (MT)	(n°1105/72)(NBG) (13)	Forest 347	Collectors, collection number, herbarium
Madagascar	Madagascar	c	Madagascar	Madagascar		Madagascar	Garden	Fairchild Tropical		Madagascar		Madagascar		Madagascar		Madagascar		Madagascar		Madagascar	Garden	Fairchild Tropical		Madagascar	Botanical Garden	Kirstenbosch	Locality
FJ801135	KT461940		FJ801129					FJ801089		KT461939				FJ801125		FJ801060		FJ801147				FJ801080				FJ801056	<i>trnL-trn</i> F
JN881387			JN881386			JN881376		JN881383								JN881370		JN881369						JN881368		JN881367	matK-3' trnK
	KT462246- KT462249	KT462245	KT462240-	KT462256-	KT462255	KT462250-	KT462409	KT462407-	KT462269	KT462267-	KT462234	KT462231-	KT462239	KT462235-	KT462230	KT462225-	KT462266	KT462262-	KT462217	KT462214-				KT462208			Leafy
	КТ346428- КТ346432	КТ346437	KT346433-	KT346446-			KT346628	KT346625-							KT346445	KT346442-	KT346441	KT346438-					KT346460	KT346456-		KT346629	Legcyc1
								KT347040							KT347002	KT347001-	KT347000	KT346999-									<i>Legcyc</i> 2

Genus

										Genus
	Amaria						Alvesia			Section
B. multinervia (Kunth) DC	B. beguinotii Cuf.	B. tomentosa L.	B. tomentosa L.	B. taitensis Taub.	B. natalensis Hook.	B. kalantha Harms	B. bowkeri Harv.	<i>B. xerophyta</i> Du Puy & R. Rabev. <i>B. xerophyta</i> Du Puy & R. Rabev.	B. morondavensis Du Puy & R. Rabev.	Species
Liesner & Gonzales 9194 (USF, MO) (63)	de Nevers 5946 (USF) (102)	Forest s.n. (NBG) (n°602/86) (37)	Herendeen 7-V-2002-3 (n°58793A)(US) (36)	Hucks 259 (K) (232)	Forest s.n. (NBG) (n°408/83) (25)	(K) (231) Luke 9400 (K) (244)	Hilliard & Burtt 1325.5	Bruneau AB1388 (MT) (211) Bruneau AB1408 (MT) (215)	Bruneau AB1400 (MT) (213)	Collectors, collection number, herbarium
Venezuela	Panama	Kirstenbosch Botanical Garden	New York Botanical Garden	Kenya	Kirstenbosch Botanical Garden	Tanzania	South Africa	Madagascar Madagascar	Madagascar	Locality
KT461942	KT461941	FJ801072	FJ801071	FJ801142	FJ801064	FJ801148		FJ801131	FJ801130	trnL-trnF
		JN881403	JN881402	JN881401	JN881380	JN881372		JN881408	JN881379	matK-3' trnK
	КТ462344- КТ462347	KT462187- KT462189	КТ462190- КТ462191	KT462184- KT462186	КТ462174- КТ462178	КТ462192- КТ462195		KT462202- KT462207 KT462209- KT462213	КТ462197- КТ462201	Leafy
	KT346498- KT346499		KT346491	KT346488- KT346490	КТ346485- КТ346487, КТ346491	KT346624 KT346482- KT346483	KT346623-	КТ346461- КТ346463	KT346464- KT346467	Legcyc1
	KT346937- KT346940			KT347009- KT347011		KT347006- KT347008, KT347082	KT347039	KT347041	КТ347003, КТ347083	Legcyc2

																		Genus
		Telestria																Section
B. monandra Kurz	B. monandra Kurz	B. blakeana Dunn.	B. sp.	B. sp.	B. <i>cf weberbaueri</i> Harms	b. Weberbuueri nalliis		B. weberbaueri Harms			B. weberbaueri Harms		Eggers <i>B. stenantha</i> Diels	<i>B. seminarioi</i> Harms ex	<i>B. seleriana</i> Harms		<i>B. picta</i> (Kunth) DC.	Species
Silvestone-Sopkin & Paz 5852 (USF) (54)	Bruneau AB1385 (MT) (209)	Fougère & Jumaai 15 (MT) (139)	(1) Pennington 785 (MO) (2)	Pennington 768 (MO)	Klitgaard 405 (K) (261)	2219 (267)		Klitgaard 381 (K) (262)			Alayo 18 (USF) (113)	14404 (USF) (69)	(112) Harling & Anderson	Iltis & Iltis E-221 (USF)	Hinton 8570 (K) (233)	(29)	W. Devia 3205 (MO)	Collectors, collection number, herbarium
Colombia (cult.)	Madagascar	Singapore Botanical Garden	Peru	Peru	Ecuador	reiu	7	Ecuador			Peru		Ecuador	Ecuador	Mexico		Colombia	Locality
	FJ801127	FJ801115	FJ801050	FJ801049							FJ801103		KT461944	FJ801102	KT461943		FJ801068	trnL-trnF
	JN881378	JN881361	JN881356	JN881355							JN881407			JN881398	JN881397		JN881385	matK-3' trnK
KT462218- KT462221	KT462222- KT462224		KT462325	KT462343 KT462320-	KT462340-	KT462331	KT462339	KT462335-		KT462329	KT462326-		KT462319	KT462318		KT462334	KT462332-	Leafy
	KT346452	KT346599- KT346604	KT346495 KT346496- KT346497	KT346492-						KT346514	KT346512-	KT346511	KT346507 KT346508-	KT346504-	KT346611	KT346503	KT346500-	Legcyc1
			KT346912 KT346913- KT346916	KT346911-					KT347084	KT346919,	KT346918-	KT346932	KT346931-	KT346930 KT347012	KT346925-			Legcyc2

						q						Genus
				Micralypsia		seudophanera						Section
B. rufescens Lam.	B. rufescens Lam.	B. racemosa Lam.	Benth. B. brachycarpa Wall. Ex. Benth.	R brachvearna Wall Fy	B. pottsii G. Don	B. <i>phenicea</i> Heyne	B. variegata L.	B. variegata L.	B. saigonensis Gagnepain	B. purpurea L.	B. purpurea L.	Species
Madsen 5667 (USF) (33)	Gillis 9498 (USF) (57)	Fougère & Jumaai 14 (MT) (140b)	(MO) (280) Douglas 766 (MEL) (4)	Anderson et al 224	(250) Herendeen 27-IV-99-9 (US) (44)	Klackenberg 364b (K)	(221) Bruneau 1303 (MT) (134)	Bradley 31900 (GMUF)	Fougère & Jumaai 16 (MT) (137)	Fougère & Jumaai 12 (MT) (41)	Wieringa 4179 (WAG) (31)	Collectors, collection number, herbarium
cult.) Burkina Faso	United States of America (Florida,	Melbourne Singapore Botanical Garden	Royal Botanic Gardens,	China	Thailand	India	Mexico	Bahamas	Singapore Botanical Garden	Singapore Botanical Garden	Australia	Locality
	FJ801082		FJ801052	KT461947	FJ801077	FJ801151	FJ801111		FJ801114		FJ801069	trnL-trnF
	JN881395	JN881392	JN881433		JN881388	JN881384	JN881405		JN881396		JN881391	matK-3' trnK
КТ462179- КТ462182	KT462183		KT462153 KT462143- KT462147	KT467148-	КТ462164- КТ462168	KT462159	KT462157- KT462157- KT462158	KT462159-	КТ462426- КТ462431			Leafy
	KT346615		KT346587- KT3465887- KT346588	KT346589-	KT346596- KT346598	KT346594-				KT346605- KT346610		Legcyc1
	КТ347029- КТ347033		KT347015	KT347013-	KT347020- KT347020- KT347021	KT347016-	KT347027		KT347022- KT347026			Legcyc2

Lysiphyllur	Gigasipho		Genus
я	2		Section
<i>L. binatum</i> (Blanco) de Wit	<i>G. gossweileiri</i> (Baker f.) Torre & Hillc. <i>G. humblotianus</i> (Baill.) Drake <i>G. macrosiphon</i> (Harms) Brenan <i>G. macrosiphon</i> (Harms) Brenan <i>G. schlechteri</i>	 B. saccocalyx Pierre B. viridescens Desv. B. viridescens Desv. B. viridescens Desv. B. sp. 	Species
Hopkins 1729 (K) (246)	Liben 3504 (372) Robertson 7468 (181) ID 1990-1508 (K) (119) Robertson 7469 (183) Kerenga & Lelean LAE73905 (K) (254)	Dungjai 2008-38 (K) (297) Du et al. HNK2496/CS18 (MT) (317) Avery 1645 (USF) (132) Dungjai 2008-28 (K) (299) Du et al. CS16 (MT) (315) Ecklon s.n. (US) (217)	Collectors, collection number, herbarium
Papua New Guinea	Congo (Brazzaville) Kenya Royal Botanic Gardens, Kew Kenya New Guinea	Thaïland Vietnam Thaïland Vietnam Bangalore Botanical Garden	Locality
FJ801149	KT461950 KT461949 FJ801108 KT461948	KT461945 KT461946 FJ801133	trnL-trnF
JN881424		JN881406 JN881429	matK-3' trnK
	KT462101- KT462105	KT462154- KT462421- KT462425 KT462170- KT462173 KT462169 KT462415- KT462415-	Leafy
КТ346860- КТ346861	КТ346905- КТ346910 КТ347042- КТ347045 КТ347046- КТ347050	KT346592- KT346478- KT346481 KT346481 KT346473- KT346477	Legcyc1
KT346732- KT346735	КТЗ46758 КТЗ46773- КТЗ46774 КТЗ46775 КТЗ47071- КТЗ47073	KT347028 KT347034- KT347035 KT346781	Legcyc2

								Phanera										Genus
								Caulotretus										Section
Queiroz <i>P. guianensis</i> (Aubl.) L. P. Queiroz	P. guianensis (Aubl.) L. P.	P. guianensis (Aubl.) L. P.	<i>P. guianensis</i> (Aubl.) L. P. Queiroz	P. guianensis (Aubl.) L. P.	<i>P. guianensis</i> (Aubl.) L. P. Queiroz	<i>P. glauca</i> Wall ex. Benth.	Bauhinia glabra Jacq.	<i>P. erythranta</i> (Ducke) Vaz		<i>L. winitii</i> (Craib) de Wit		<i>L. hookeri</i> (F. Muell.) Pedlev	<i>L. gilvum</i> (Bailey) Pedley	Wit	<i>L. cunninghamii</i> (Benth.) de		L. carronii (F. Muell.) Pedley	Species
(1490) Ramirez 763 (USF) (81)	(14779) Redden 1036 (US)	Redden 1024 (US)	Redden 1030 (US) (26)	Redden 1039 (US)	Redden 1021 (US) (145b)	Fougère & Jumaai D0015481 (MT) (141)	Redden 1038 (US) (16)	Prance et al. 20934 (USF) (128)		2125 (K) (257)	(18)	(14) Weston 2445 (NSW)	Weston 2446 (NSW)		6805 (FTG) (59)		Weston 2447 (NSW) (6)	Collectors, collection number, herbarium
Venezuela	Guyana	Costa Rica	Costa Rica	Costa Rica	Guyana	Singapore Botanical Garden	Costa Rica	Brazil		Thailand	Botanic Garden	Mt Annan	Mt Annan	Garden	Fairchild Tropical	Botanic Garden	Mt Annan	Locality
	FJ801121	FJ801120	FJ801065	FJ801119	FJ801118		FJ801058	KT461951		FJ801152		FJ801059	FJ801057		FJ801083		FJ801054	trnL-trnF
	JN881444	JN881443	JN881445	JN881442	JN881441	KT461983	JN881439	JN881437		JN881430		JN881428	JN881427		JN881426		JN881425	matK-3' trnK
					КТ462097- КТ462100						KT462055	KT462046-	KT462035-	KT462064	KT462056-	KT462045	KT462040-	Leafy
KT346814- KT346819			KT346810- KT346813		KT346820- KT346825		KT346793- KT346798	KT346791- KT346792	KT346869	KT346867-		KT346786	KT346863-		KT346862			Legcyc1
			KT346665- KT346666			KT347036- KT347038		KT346660- KT346661	KT346740	KT346738-	KT346745	KT346744-	KT346736-	KT346743	KT346741-	KT346747	KT346746-	Legcyc2

																									Genus
										Schnella															Section
P. sp	P. sp	L.P. de Queiroz	P. microstachya (Raddi.)	L.P. de Queiroz	P. microstachya (Raddi.)		P. maximilianii (Benth.) Vaz	Queiroz	P. flexuosa (Moric.) L. P.	P. cupreonitens (Ducke) Vaz		<i>P. siqueirae</i> (Ducke) Vaz		<i>P. pterocalyx</i> (Ducke) Vaz		P. kunthiana (Vogel) Vaz	Triana ex Hemsl.	Bauhinia hymenaeifolia	Triana ex Hemsl.	Bauhinia hymenaeifolia			Standley & Steyerm	P. herrerae (Britton & Rose)	Species
(269) Redden 4784 (MO) (270)	Redden 4194 (MO)		de Haas 1610 (SI) (24)		Harris 1073 (K) (247)	(23)	Carvalho 4568 (MO)		(271) Lewis 1866 (K) (248b)	Redden 3149 (MO)	(USF) (89)	Mori & Gracie 18906	(K) (251)	Navel Paniagua 1246	(130)	Oldeman 1667 (USF)	(USF) (90)	Gentry et al. 18078		Nee 6899 (NY) (20)			(USF, MO) (151)	Gentry & Diaz 58383	Collectors, collection number, herbarium
Guyana	Guyana		Brazil		Guyana		Brazil		Brazil	Guyana		French Guiana		Bolivia		French Guiana		Colombia		Panama				Peru	Locality
KT461968	KT461967		KT461956		KT461955		KT461954		FJ801150	KT461969		KT461953				KT461952		FJ801093		FJ801061					trnL-trnF
							JN881449		JN881438					JN881451				JN881447		JN881446					matK-3' trnK
																									Leafy
				KT346880	KT346879-	KT346882	KT346881-	KT346878	KT346877-		KT346827	KT346826-	KT346809	KT346807-			KT346806	KT346802-	KT346801	KT346799-					Legcyc1
				KT346757	KT346755-	KT346715	KT346711-	KT346751	KT346748-		KT346673	KT346671-	KT346664	KT346662-				KT346670	KT346669	KT346667-	KT347070	KT347067-	KT346754,	KT346752-	Legcyc2

																					Þ			Genus
																					sian Phanera			Section
P. khasiana (Baker) Toth.	Benth. Bauhinia harmsiana Hosseus	P. corymbosa (Roxb. ex DC)	Benth.	P. corymbosa (Roxb. ex DC)			P. coccinea Lour.			P. coccinea Lour.			P. coccinea Lour.		<i>P. bracteata</i> (Benth.) Baker		P. bidentata (Jack) Benth.	Larsen & S.S. Larsen	Bauhinia aureifolia K.	Larsen & S.S. Larsen	Bauhinia aureifolia K.		P. sp	Species
(333) Wu Sugong WS-1940 (MO) (360)	Du et al. HNK2989/CS34 (MT)	Fantz 3159 (FTG) (61)	HNK2485/CS17 (MT) (316)	Du et al.	(329)	HNK2881/CS30 (MT)	Du et al.	(337)	HNK3064/CS38 (MT)	Du et al.	(335)	HNK3064/CS36 (MT)	Du et al.	(123)	Maxwell s.n. (USF)		Stone 12643 (K) (236)	(301)	Duangjai 2008-40 (K)	30-IV-99-2 (US) (42b)	Herendeen & Poomq	(272)	Redden 4212 (MO)	Collectors, collection number, herbarium
Laos	Garden Vietnam	Fairchild Tropical		Vietnam			Vietnam			Vietnam			Vietnam		Thailand		Malaya		Thailand		Thailand		Guyana	Locality
KT461972	KT461963	KT461958		KT461957									KT461975				FJ801143						KT461970	trnL-trnF
		JN881436											JN881435				JN881432				JN881431			matK-3' trnK
		KT462076	KT462075	KT462074-		KT462066	KT462065-		KT462000	KT461996-		KT461995	KT461993-					KT462017	KT462012-					Leafy
	KT346885 KT346845- KT346846	KT346883-														KT346831	KT346830-	KT346834	KT346832-					Legcyc1
	КТ346721- КТ346723								KT346688	KT346683-					KT346917	KT346678	KT346675-	KT346701	KT346690-					Legcyc2

		Piliostigma		Gentic
			Section	Certion
P. reticulatum (DC) Hochst	P. reticulatum (DC) Hochst	P. malabarica (Roxb.) Benth. P. malabarica (Roxb.) Benth	Bauhinia touranensis Gagnep. Bauhinia touranensis Gagnep. Bauhinia touranensis Gagnep. Bauhinia cf. touranensis Gagnep. P. vahlii (Wight et Arn.) Benth. P. yunnanensis (Franch.) Wunderlin P. sp	Charles
Fougère & Jumaai 17 (MT) (32)	(152) Madsen 5641 (MO) (374 + 258)	Hara 6301463 (MO) (368) Wiriadinata 3021 (K) (192)	number, herbarium Du et al. HNK2334/CS12 (MT) (312) Du et al HNK2265/CS9 (MT) (310) Du et al. HNK2264/CS8 (MT) (309) Du et al. HNK2335/CS13 (MT) (313) Gillis 7882 (n° X-1- 234)(FTG) (75) Hart s.n. (USF) (60) Du et al HNK3467/CS55 (MT) (353)	Collectors, collection
Singapore Botanical Garden	Burkina Faso	Nepal Indonesia	Vietnam Vietnam Vietnam Vietnam Fairchild Tropical Garden Fairchild Tropical Garden Vietnam	Incelity
		КТ461976	KT461964 KT461965 KT461966 FJ801090 FJ801084 KT461973	trnL-trnF
			<i>trn</i> K JN881452 JN881453	matK-3'
KT462457	КТ462136- КТ462139, КТ462280- КТ462284	КТ462449 КТ462456	KT462033- KT462034 KT462089- KT462093 KT462030- KT462032	Leafy
	KT347086, KT346616- KT346618	KT346453- KT346455	KT346847- KT346849 KT346843- KT346843- KT346835- KT346835 KT346886 KT346886	Legcyc1
	КТ347059- КТ347060, КТ347081		KT346719- KT346720 KT346716- KT346718 KT346727- KT346727- KT346705- KT346709	Legcyc2

		Lasiobema			Tylosema			Genus
								Section
<i>L. japonicum</i> (Maxim.) de Wit	L. curtisii	<i>L. championii</i> (Benth.) de Wit	Torre & Hillc. <i>T. fassoglensis</i> (Schweinf.) Torre & Hillc. <i>T. humifusa</i> (PicSerm.& Roti-Mich.) Brenan	T. <i>esculentum</i> (Burch.) A. Schreib. T. <i>fassoglensis</i> (Schweinf.)	<i>T. argentea</i> (Chiov.) Brenan	<i>P. thonningii</i> (Schum.) Milne-Redh. <i>P. thonningii</i> (Schum.) Milne-Redh.	<i>P. thonningii</i> (Schum.) Milne-Redh.	Species
Miyoshi 3354 (K) (225)	Middleton 1067 (K) (223)	Tsui 618 (BH) (78)	(US) (196) Fantz 3715 (n°79- 393)(FTG) (79) Carter 690 (K) (238)	Germishuizen 687 (K) (195) Herendeen 21-XII-97-6	Alstrup 35 (K) (239)	Robertson 1556 (K) (260) Gereau, Lovett et. al. 2954 (MO) (363)	Friis 7184 (K) (193)	Collectors, collection number, herbarium
Japan	Thaïland	China	Fairchild Tropical Garden Kenya	South Africa Tanzania	Somalia	Kenya Tanzania	Ethiopia	Locality
			FJ801091 FJ801145	FJ801123 FJ801124	FJ801146	FJ801153	FJ801122	trnL-trnF
		JN881420	JN881458 JN881459	JN881456 JN881457	JN881455	КТ461985		matK-3' trnK
			KT462107 KT462108- KT462110	KT462106-		КТ462140- КТ462142 КТ462438- КТ462444	KT462450- KT462455	Leafy
КТ346782- КТ346785	KT346850- KT346851	KT346828- KT346829	KT347054	KT347053-		КТ346630- КТ346635		Legcyc1
KT346679- KT346682	КТ346619- КТ346621, КТ347080	КТ346674, КТ347077- КТ347079	KT346768- KT346771	КТ346763 КТ346764- КТ346767 КТ346772	KT346759-	KT347061		Legcyc2

	Cercis	Barklya						Genus
								Section
<i>C. chinensis</i> Bunge <i>C. chingii</i> Chun	C. canadensis L.	B. syringifolia F. Muell. B. syringifolia F. Muell.	<i>L. scandens</i> (L.) de Wit	. <i>retusum</i> de Wit	Schmitz Bauhinia penicilliloba (Pierre ex. Gagnep) A.	Bauhinia penicilliloba (Pierre ex. Gagnep) A.	Bauhinia penicilliloba (Pierre ex. Gagnep) A. Schmitz	Species
Bruneau 1182 (MT) (501) Coskun FC-036a (NCU)	Bruneau 802 (MT) (516)	Weston 2449 (NSW) (35) Wiecek 647 (n°436704)(NSW) (43)	Larsen et al. 45059 (MO, K) (273)	Ahurad Ishtiaq 39 (K) (224)	(351) Smitinand 51719 (USF) (85)	Du et al. HNK3392/CS53 (MT)	Larsen 31900 (K) (222)	Collectors, collection number, herbarium
Arnold Arboretum J.C. Raulston Arboretum, NC, USA	Montreal Botanical Garden	Mt Annan Botanic Garden Mt Annan Botanic Garden	Thaïland	unknown	Thaïland	Vietnam	Thailand	Locality
FJ801163 GQ327975	FJ801162	FJ801070	KT461978			KT461977	FJ801138	trnL-trnF
JN881411	KT461986	JN881354	JN881423				JN881422	matK-3' trnK
	КТ462111- КТ462113	KT462079- KT462084 KT462085- KT462088				КТ462068- КТ462073	КТ461988- КТ461992	Leafy
KT346646- KT346650	KT346640- KT346645	КТ346789- КТ346790	КТ346852- КТ346856	KT346857	KT346870- KT346873		KT346858- KT346859	Legcyc1
KT346893- KT346898	KT346887- KT346892	КТ346656- КТ346659	KT346698	КТ346622, КТ347074- КТ347075	КТ346692- КТ346694		KT346695- KT346697	Legcyc2

	Brenierea		Adenolobu		Genus
			15		Section
<i>B. insignis</i> Humbert	B. insignis Humbert	<i>A. pechuelii</i> (Kuntze) Torre & Hillc.	<i>A. garipensis</i> (E. Mey.) Torre & Hillc.	C. chuniana F.P. Metcalf C. gigantea Cheng & Keng f. C. glabra Pamp C. griffithii Boiss. C. occidentalis A. Gray C. racemosa Oliv. C. siliquatrum L.	Species
Clement 2078 (K) (390)	DuPuy M430 (K) (508)	Oliver 6527 (K) (507)	246 (K) (514)	Coskun FC-037a (NCU) Herendeen 1-V-2003- 10 (US) (502) Coskun FC-039a (NCU) Coskun FC-040a (NCU) Wojciechowski 873 (ASU) (500) Herendeen 1-V-2003- 07 (US) (517) Coskun FC-055a (NCU)	Collectors, collection number, herbarium
Madagascar	Madagascar	South Africa	South Africa	J.C. Raulston Arboretum, NC, USA US National Arboretum J.C. Raulston Arboretum, NC, USA J.C. Raulston Arboretum, NC, US National Arboretum US National Arboretum Turkey	Locality
KT461979	FJ801159	FJ801158	FJ801157	GQ327985 FJ801164 GQ327983 GQ327977 FJ801156 GQ327973	trnL-trnF
	JN881409	JN881353	JN881352	JN881412 JN881413 JN881414	matK-3' trnK
KT462308 KT462445- KT462448	KT462303-		КТ462432- КТ462437	KT462125- KT462129 KT462114- KT462118 KT462119- KT462124	Leafy
KT346614	KT346612-	KT346776	КТЗ46777- КТЗ46780	КТ346651- КТ346655	Legcyc1
	KT346904	KT347055- KT347058	KT347062- KT347066, KT347085	КТ346899- КТ346903	Legcyc2

		Griffonia	Genus		
				Section	
	G. physocarpa Baill.	G. physocarpa Baill.	Jaccies	Charles	
(388)	(510) Van der Burgt 939 (K)	Wieringa 4498 (WAG)	number, herbarium	Collectors, collection	
	Cameroon	Gabon	Locality	vtileno I	
		FJ801165		trnL-trnF	
	JN881419	KT461987	trnK	matK-3'	
KT462135	KT462130-			Leafy	
KT347052	KT347051-			Legcyc1	
KT346639	KT346636-			Legcyc2	

3.2.2 - Molecular methods:

DNA extraction from dried material was done using the protocol described in the chapitre 2. For some specimens for which amplification was difficult, DNA was purified using a Phenol-Chloroform-Isoamyl protocol.

With the aim of diversifying the data to obtain well resolved trees, one plastid region (*mat*K-trnK) and two nuclear regions (*Leafy* and *Legcyc*) were sequenced in addition to the *trnL-trn*F plastid region studied by Sinou et al. (2009, chapitre 2). For the *mat*K-trnK region, the *mat*K exon and the *mat*K-trnK 3' spacer were sequenced using four primers: *trn*K685F, C6, 4La and 2rdet (Hu et al, 2000; Lavin et al., 2000; Wojciechowski et al., 2004, Bruneau et al., 2008). An initial amplification was done using the 685F/2rdet pair of primers and a semi-nested amplification was then done using two pairs of primers: 685F/C6 and 4La/2rdet, on 0.1μ L of the initial PCR products. Both amplifications were done under the following conditions: 3min of denaturation at 95°C, followed by 35 cycles of denaturation (30s at 95°C), annealing (45s at 50°C), and elongation (1min at 72°C), and a final elongation step of 7min at 72°C.

The second and third exons, and the second intron of *Leafy* was amplified with the following primers: sxlDEL (5'-GGGGGATGTGAGAGRCARAGAGAGACAYCCATTCAT-3') and txrGUI (5'-CGTCAGCTTTGTCACGCCGAGAGGAATAGTGC-3') (Archambault et Bruneau, 2004). For some specimens resistant to amplification, a new forward primer was designed for *Bauhinia*: LfB (5'-GAGCCTGGGGAAGTTGCACGTGGCA-3'). This primer was used, in combination with txrGUI, in a semi-nested PCR on 0.1 μ L of the initial product. Both amplifications included an initial denaturation (4min at 94°C), followed by 40 cycles of denaturation (20s at 94°C), annealing (30s at 62°C) and elongation (1min15s at 72°C), and a final elongation step (7min at 72°C).
The *Legcyc* exon was first amplified with the LEGCYC/F1 and LEGCYC/R1 primers from Citerne et al. (2003). However, because we were unable to amplify some specimens with this set of primers, perhaps because LEGCYC/F1 is a degenerate primer, a new forward primer was designed for the Cercideae (LEGCYCB/F1: 5'-GCC AGG AAG TTC TTT GAT C-3') and used in combination with LEGCYC/R1. Amplifications were done under the following conditions: an initial denaturation step of 3 min at 95°C, 35 cycles of denaturation (15s at 95°C), annealing (15s at 52°C), and elongation (1min at 72°C), and a final elongation step of 7min at 72°C. For all the genomic regions, PCR products were purified using a PEG protocol (Joly et al., 2006.).

All the PCR products obtained for *Leafy* and *Legcyc* were then cloned, using the CloneJet PCR cloning kit (Fermentas, Burlington, Ontario, Canada), and six clones for each specimen were sequenced. Sequencing of purified PCR products or clones was performed either on a 3100-Avant automated sequencer or on a 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystem) using BigDye chemistry (version 1.1) and following the manufacturer protocol. For the plastid regions, sequencing primers were the same as those used for the amplification step, and for the nuclear regions, the cloneJet vector primers pJET1.2 forward and reverse were used.

3.2.3 - Phylogenetic analyses:

Raw sequences were verified and assembled in contigs with Sequencher 4.7 (GeneCode corporations, Ann Arbor, Michigan, USA). Alignments of the sequences for each molecular region were done using MUSCLE (Edgar, 2004) and MAFFT (Katoh and Standley, 2013), and alignments were verified and edited using BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999). Regions where alignment was ambiguous (repeated patterns, saturation by multiple substitutions/deletions) were removed in each matrix using Gblocks (Castresana, 2000). When working on the *Legcyc* alignment, we observed two main alleles groups in each species, and a preliminary analysis using the Bayesian method (see below) revealed the presence of two copies of *Legcyc* within genus

Bauhinia s.l., *Brenierea*, and *Griffonia*. Each copy of the gene was translated into amino acids to check for the presence of pseudogenes, but none was detected. Based on these observations, we divided the *Legcyc* matrix into two matrices: *Legcyc1* and *Legcyc2*.

The best evolutionary model for each molecular region was selected using jModelTest 2.1 (Posada, 2008; Darriba et al., 2012), following the Akaike Information Criterion (Akaike, 1974). Gaps were coded as separate characters using the Modified Complex Indel Coding algorithms (MCIC) implemented in Seqstate 1.4.1 (Müller, 2006). With the aim of evaluating the phylogenetic history of each gene, each matrix (trnL-trnF, trnK-matK, Leafy, Legcycl and Legcyc2) was analyzed separately with the Bayesian method, using Mr.Bayes 3.2.1 (Ronquist et al., 2012). Each analysis was run for 50×10^6 generations, and trees were harvested every 1000 generations. The convergence and number of trees to remove as a burnin were verified and determined with Tracer v1.5 (Rambaut and Drummond, 2009). The most probable trees were reconstructed with MrBayes 3.2.1. A supermatrix, including the five molecular regions, was constructed using only one randomly chosen clone per specimen for each of the nuclear markers. We consider the random choice of one clone per specimen per marker as valid given that the clones for each specimen either formed monophyletic groups or were paraphyletic but grouped in their respective series, section or genus. The evolutionary models used are the same as those selected for the individual gene tree analyses. The supermatrix was then analysed in Mr.Bayes 3.2.1, for 10×10^7 generations. Trees were harvested every 10,000 generations.

We first attempted to reconstruct a species tree for the genus *Bauhinia* s.l. with the complete matrices, but the analysis never converged, even with a large number of generations. This absence of convergence always resulted in completely unresolved species trees, and forced us to search for alternative solutions. Hence, we chose a set of 56 species, representative of each genus and sections in our sampling, and constructed a reduced matrix for each molecular region in order to reconstruct a species tree. The analysis was conducted under the coalescence model, based on a Bayesian approach, as implemented in the *BEAST software (Heled and Drummond, 2010). The MCMC chain was run for 10×10^7 generations, and trees were kept every 10,000 generations. The evolutionary models set for each molecular region were the same as those used for the individual Bayesian analyses. The ploidy level was set to two for the nuclear gene and one for the plastid regions, and a birth-death population model as well as a relaxed molecular clock was used.



Figure 4 : Summary of matrices and type of analyses conducted for each marker. Matrices included in the supermatrix analysis are indicated by #, and the one included in the species tree reconstruction are indicated by *.

3.3 - Results

Below we describe the topologies obtained from the individual Bayesian analyses (*trnL-trnF*, *matK*, *Leafy*, *Legcyc* 1 and *Legcyc* 2), and then present both the results of the supermatrix and of the species tree analyses with the reduced matrix (see figure 4 for summary of matrices and analyses conducted).

3.3.1 - Tribe Cercideae

The relationships among the genera sister to *Bauhinia* s.l. are relatively stable in the different topologies obtained. Thus, in the species tree (figure 11), *Cercis* and *Adenolobus* form a clade sister to *Griffonia*, *Bauhinia* s.l. and *Brenierea*. *Griffonia* is sister to the clade composed of *Bauhinia* s.l. and *Brenierea*. This pattern is slightly different in the other topologies (supermatrix analysis, *trnL-trnF*, *matK-trnK* and *Leafy* corresponding to figures 5 to 7) in which *Cercis* is sister to the other genera in the tribe. Furthermore, in the *trnL-trnF* and *Leafy* alone analyses, *Griffonia* occurs in a polytomy with the *Bauhinia* and the *Phanera* clades, rather than as sister to *Bauhinia* s.l. The *Legcyc*1 and *Legcyc*2 topologies (figure 8 and 9) are not as clear as those obtained from the other molecular regions. For example, although with both markers some *Adenolobus* clones are nested within *Bauhinia* s.l. Only one copy of *Legcyc* has been found for *Cercis*, whereas the remaining genera in the tribe all possess two copies.

In the following sections, we present the results observed for *Bauhinia* s.l., including *Brenierea*.

3.3.2 - trnL-trnF Region

The topology obtained for this region (figure 5a-5d) is similar to that described in Sinou et al. (2009). *Bauhinia* s.l. is divided into two lineages: the *Bauhinia* and the

Phanera clades. Both lineages are strongly supported and are divided into several clades.

Within the *Phanera* clade, *Gigasiphon* is sister to the remaining genera in the clade, but one species (*Gigasiphon gossweileiri* (Baker f.) Torre & Hillc.) does not group with the other *Gigasiphon* species but instead occurs in a polytomy that includes a strongly supported monophyletic *Tylosema*, and a poorly resolved *Phanera/Lasiobema/Lysiphyllum/Barklya* group. However, all the American species of *Phanera* (sections *Caulotretus* and *Schnella*) are clustered together, with species of section *Schnella* forming a clade; and *Lysiphyllum* is monophyletic and strongly supported, appearing in a clade composed of the Asian *Phanera* and *Lasiobema*. The position of the monospecific *Barklya* is not resolved.

Within the *Bauhinia* s.s. clade, the relationships between *Brenierea*, *Piliostigma* and *Bauhinia* s.s. are not resolved, but each genus is monophyletic. Within *Bauhinia* s.s., several clades are observed. One strongly supported clade is composed of species of the Asian sections *Pseudophanera* and *Telestria*. Sister to this group is a large clade that includes numerous well-supported groups. Thus, most species of the Malagasy section *Afrobauhinia* form a strongly supported clade, except for *Bauhinia galpinii* N.E. Br. and an unidentified species (315), which occur outside of this clade. All species of the African section *Alvesia* form a clade. However, sections *Afrobauhinia* and *Alvesia* are not clustered in a clade but are part of a polytomy.

All the American *Bauhinia* species form a strongly supported monophyletic group. Within this group, series *Cansenia* of section *Pauletia* is strongly supported as monophyletic, but includes *Bauhinia pinheirioi* Wunderlin, a species traditionally recognized within section *Bauhinia*. Except for this particular specimen, all species of section *Bauhinia* are grouped in a strongly supported clade. Species of the other series of section *Pauletia* (*Aculeata*, *Perlebia* and *Pentandrae*) are also grouped in a moderately supported clade, sister to section *Bauhinia*. Bauhinia beguinotii Cufod., usually described in section *Amaria*, also appears within section *Pauletia*. Other species of section *Amaria* (*Bauhinia* cf. *Amaria*, *B. picta* (Kunth.) DC, *B. seleriana* Harms, *B. seminarioi* Harms ex Eggers, *B. stenantha* Diels and *B. werberbaueri*

Harms), as well as *B. multinervia* (Kunth) DC (section Ariaria) occur as unresolved in the large polytomy formed by sections *Bauhinia* and *Pauletia* (series *Aculeata*, *Perlebia* and *Pentandrae*).



Figure 5a : Phylogenetic analysis of the chloroplast trnL intron and the trnL-trnF intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting the entire tribe. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 5b : Phylogenetic analysis of the chloroplast *trn*L intron and the *trn*L-*trn*F intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting the clade composed by *Phanera, Lysiphyllum, Lasiobema* and *Barklya*. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 5c : Phylogenetic analysis of the chloroplast trnL intron and the trnL-trnF intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting *Bauhinia* s.s. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 5d : Phylogenetic analysis of the chloroplast trnL intron and the trnL-trnF intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting the american sections of *Bauhinia* s.s. Branches in bold are highly supported (> 0.95).

3.3.3 - matK-trnK region

Although the topology obtained for the *matK-trnK* (figure 6) region is similar to that observed for the *trnL-trnF* region (figure 5), some differences are noted. In the *matK-trnK* analysis, although in the *Phanera* clade *Schnella* species form a monophyletic group, this clade does not group with species of section *Caulotretus*. Instead *Caulotretus* species are part of a polytomy with *Barklya* and a group that includes *Schnella*, the Asian *Phanera* and *Lysiphyllum*. *Lysiphyllum* is monophyletic and occurs as sister to the Asian *Phanera* rather than nested in an Asian *Phanera* and *Lasiobema* clade. Within the *Bauhinia* clade, two major differences are observed: section *Pauletia* is not separated into two segregate clades, and all the groups (African, Asian and American) are monophyletic. However, a few species do not group in their expected biogeographical clades: *Bauhinia galpinii*, *B. petersiana* Bolle, *B. rufescens* Lam. (African species), *B. glauca* (Wall. Ex Benth.) Benth., *B. racemosa* Lam. (Asian species) and an unidentified species (217). These specimens are also problematic in the *trnL-trnF* topology. Finally, *Bauhinia andrieuxii* Hemsl., usually within section *Amaria*, is observed in section *Bauhinia. Gigasiphon* is not represented in this analysis.



Figure 6a : Phylogenetic analysis of the chloroplast *mat*K exon and the 3'*-mat*K*-trn*K intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting the whole Cercideae tribe. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 6b : Phylogenetic analysis of the chloroplast *mat*K exon and the 3'*-mat*K*-trn*K intergenic spacer for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus prensenting the *Bauhinia* clade. Branches in bold are highly supported (> 0.95).

3.3.4 - Insight from the nuclear markers

3.3.4.1 - Leafy

The topologies and trends observed for the plastid regions (figure 5 and 6) are also retrieved for *Leafy* (figure 7a and 7b), but some differences are noted within the *Bauhinia* and *Phanera* clades. Furthermore, the *Bauhinia* and *Phanera* clades are part of a polytomy that also includes a segregate clade consisting of several *Phanera*, *Lysiphyllum* and *Lasiobema* species.

In the *Phanera* clade, the relationship between *Tylosema* and *Gigasiphon* is resolved, with *Tylosema* the first to diverge. However, in contrast to the topology obtained with the plastid data, *Tylosema* is not supported as monophyletic. *Gigasiphon* is sister to a large group including *Phanera*, *Barklya*, *Lasiobema* and *Lysiphyllum*, but with no resolution in this group. The American *Phanera* (represented by *P. guianensis* (Aubl.) Vaz only) are grouped together, and *Lysiphyllum* is monophyletic.

In the *Bauhinia* clade, the major difference observed is that the well-supported *Brenierea* plus *Piliostigma* clade is not sister to *Bauhinia* s.s., but instead occurs as derived within *Bauhinia* s.s.

All groups that are supported in the plastid topologies for *Bauhinia* s.s. are also retrieved in *Leafy*, but the diversification history differs. Thus, the American *Bauhinia* clade is sister to a group composed of the African and Asian clades. Within the American *Bauhinia* group, section *Pauletia* is again divided into two clades: *Cansenia* and *Aculeatae/Perlebia/Pentandra*. A few *Brenierea* and *Piliostigma* clones are also clustered within the American *Bauhinia* group. Finally, a basal group is observed in the *Bauhinia* clade that is composed of several Asian *Bauhinia* species and two specimens of the Asian *Cercis gigantea* W.C. Cheng & Keng f. Thus, the Asian *Bauhinia* appears paraphyletic.



Figure 7a : Phylogenetic analysis of the nuclear *Leafy* region for tribe Cercideae. Summary of the bayesian majority rule consensus presenting the species only and not the clones. The complete topology is presented in appendix. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 7b : Phylogenetic analysis of the nuclear *Leafy* region for the *Bauhinia* clade (tribe Cercideae). Summary of the bayesian majority rule consensus presenting the

species only and not the clones. The complete topology is presented in appendix. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95). // indicates that the branch has been cut for graphical reason (long branch cuts by half).

3.3.4.2 - *Legcyc*

As noted above, preliminary phylogenetic analyses detected a clear duplication of the *Legcyc* gene in all Cercideae genera except *Cercis*. The two copies were analysed separately, and although a general lack of resolution is observed for both *Legcyc1* (figure 8a and 8b, appendix II) and *Legcyc2* (figure 9a and 9b, appendix II), most of the clades obtained from the other markers are supported in the two *Legcyc* analyses

3.3.4.2.1 – Legcyc1

The tree obtained for *Legcyc1* (figure 8a and 8b) divides *Bauhinia* s.l. into two supported lineages (*Bauhinia* and *Phanera* clades).

Within the *Phanera* clade (figure 8a), all *Gigasiphon* species form a highly supported clade, with the exception of *Gigasiphon gossweileri*, this latter sister to the monophyletic genus *Tylosema*. *Gigasiphon* is sister to *Griffonia*, with a surprising inclusion of this genus within the *Phanera* clade. The *Gigasiphon* and *Griffonia* clade is sister to the remaining genera in the *Phanera* clade. These genera are part of a large polytomy consisting of *Barklya*, *Phanera*, *Lasiobema* and *Lysiphyllum*. Within this grade, *Lysiphyllum* and the Asian *Phanera* group (including *Lasiobema*) are monophyletic. *Barklya* is sister to the highly supported section *Schnella* (appendix II). Section *Caulotretus* is a highly supported monophyletic group sister to *Barklya/Schnella*.

Within the *Bauhinia* clade (figure 8b), *Brenierea* is strongly supported as monophyletic, and is part of a polytomy including *Piliostigma* and *Bauhinia* s.s. Both *Piliostigma* and *Bauhinia* s.s. are monophyletic. Within *Bauhinia* s.s., the clades observed with the previous markers are retrieved. Thus, the American, Asian and African clades are observed, with the Asian clade sister to a group composed of the African and American clades. However, the African clade is not monophyletic, as a small African group, composed of *Bauhinia petersiana*, *B. galpinii* and *B. bowkeri* Harv., is sister to the American/African *Bauhinia* clade. In the American clade, section *Pauletia* is again divided into the *Cansenia* clade and a clade composed of *Acuminatae*, *Perlebia* and *Pentandrae*. *Cansenia* clade is sister to the other American *Bauhinia* sections (*Amaria* and *Bauhinia*)(appendix II).



Figure 8a : Phylogenetic analysis of the *Legcyc*1 copy of the nuclear *Legcyc* region for tribe Cercideae. Summary of the bayesian majority rule consensus prensenting the species but not the clones. Tips correspond to all clones of the same sample appearing

as a monophyletic unit, explaining why terminal branches have support information. The complete topology is presented in appendix II. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 8b : Phylogenetic analysis of the *Legcyc*1 copy of the nuclear *Legcyc* region for the *Bauhinia* clade (tribe Cercideae). Summary of the bayesian majority rule consensus prensenting the species but not the clones. Tips correspond to all clones of the same

sample appearing as a monophyletic unit, explaining why terminal branches have support information. The complete topology is presented in appendix II. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95).

3.3.4.2.2 – *Legcyc*2

The topology obtained with the second copy of *Legcyc* (figure 9a and 9b) is quite similar with the *Legcyc*1 topology (figure 8), but some noticeable differences are observed.

Relationships within *Bauhinia* clade are resolved (figure 9b, appendix III): *Piliostigma* is sister to a clade consisting of *Brenierea* and *Bauhinia* s.s, the latter highly supported. Instead of its occurrence as sister to *Gigasiphon* in *Legcyc1*, *Griffonia* is sister to *Piliostigma* in the *Legcyc2* topology. Within *Bauhinia* s.s., the same clades are retrieved but without good resolution for the relationships between clades. Furthermore, some *Phanera* and *Piliostigma* species are nested within the American *Bauhinia*.

Within Phanera clade (figure 9a, appendix III), *Barklya* is not sister to section Schnella, but is part of a polytomy consisting of *Lysiphyllum*, the Asian *Phanera* (including *Lasiobema*), and section *Caulotretus*. This last three clades are monophyletic and supported.



Figure 9a : Phylogenetic analysis of the *Legcyc2* copy of the nuclear *Legcyc* region for tribe Cercideae. Summary of the bayesian majority rule consensus prensenting the species but not the clones. Tips correspond to all clones of the same sample appearing

as a monophyletic unit, explaining why terminal branches have support information. The complete topology is presented in appendix III. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95).



Figure 9b : Phylogenetic analysis of the *Legcyc2* copy of the nuclear *Legcyc* region for the *Bauhinia* clade (tribe Cercideae). Summary of the bayesian majority rule consensus prensenting the species but not the clones. Tips correspond to all clones of the same

sample appearing as a monophyletic unit, explaining why terminal branches have support information. The complete topology is presented in appendix III. Number in bracket are the identification numbers of each samples (Table IV) * indicates that the sample is represented by only one clone. Branches in bold are highly supported (> 0.95).

3.3.5 - Supermatrix tree

As observed in the individual gene trees (figures 5-9), the supermatrix tree (figure 10) divides *Bauhinia* s.l. into two well-supported *Phanera* and *Bauhinia* clades. Within each clade, a lack of resolution is observed, but the majority of the groups previously described are retrieved.

In the *Bauhinia* clade, *Brenierea* and *Piliostigma* form a clade, but are not sister to *Bauhinia* s.s., as observed in the individual gene trees. Instead they are part of a polytomy that includes all the groups within *Bauhinia* s.s. Thus, the African, Asian and American *Bauhinia* groups are again observed. In the African group, sections *Afrobauhinia* and *Alvesia* are separated. In the American clade, section *Pauletia* is not divided in two monophyletic groups: series *Cansenia* is polyphyletic, and is mixed with species of series *Perlebia* and *Pentandrae*. Some relationships are nevertheless identical to the ones noted previously: sections *Bauhinia* and *Pauletia* (*Aculeatae* and *Pentandrae*) are sister groups, *Amaria* is sister to this clade and *Cansenia* species are sister to those three series.

Within the *Phanera* clade, *Tylosema* is sister to *Gigasiphon*, and both are monophyletic, with the exception of *Gigasiphon gossweileiri*, which is not included in the *Gigasiphon* clade. The American *Phanera* are paraphyletic, and section *Schnella* is segregated from section *Caulotretus*. *Lysiphyllum* is monophyletic and the Asian *Phanera*, including *Lasiobema*, is polyphyletic.



Figure 10a : Bayesian majority rule consensus tree of the supermatrix constructed for the Cercideae tribe. Upper portion of the topology. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (< 0.5).



Figure 10b : Bayesian majority rule consensus tree of the supermatrix constructed for the Cercideae tribe. Continuity of the figure 10a. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (<0.5).



Figure 10c : Bayesian majority rule consensus tree of the supermatrix constructed for the Cercideae tribe. Continuity of the figure 10b. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (<0.5).

3.3.6 - Species tree

In the reduced matrix species tree analysis with 56 species (figure 11), the *Phanera* and *Bauhinia* clades are again resolved but lack good support. The Asian *Bauhinia* section is sister to the *Phanera* clade, and *Gigasiphon* is sister to the *Bauhinia* clade. Except for those differences, all the relationships previously described are observed: *Tylosema* is the first clade to diverge, *Lysiphyllum* is monophyletic and is sister to the American *Phanera*. *Lasiobema* species are mixed with the Asian *Phanera*

species and *Barklya*. In the *Bauhinia* clade, *Piliostigma* is sister to *Brenierea* and *Bauhinia* s.s. In the later, the African species form a clade sister to the American species. Both African and American groups are highly supported. Within the American group, section *Amaria* is sister to a clade composed of sections *Pauletia* and *Bauhinia*, however *Pauletia* is not divided into two clades as found with the other markers.



resulting from a coalescent approach implemented in *Beast. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (<0.5) Figure 11: Species tree of the Cercideae tribe based on a reduced matrix of 56 species. Maximum clade credibility tree

3.4 - Discussion

3.4.1 - Species-tree methods vs. supermatrix method: a comparison

Although the species-tree reconstruction method has been considered more powerful than the supermatrix method in simulation studies (Knowles and Kubatko, 2010; Xi et al., 2014) because it takes into account the variability present in each genetree to reconstruct the species tree, the advantages of this method are not as clear in our empirical study of *Bauhinia* s.l. Thus, preliminary analyses conducted in parallel to the species-tree analysis, where we varied parameters and suppressed markers, showed that in our study the species-tree method is highly sensitive to the modification of parameters, alignment ambiguities and choice of markers.

In addition, the species-tree method also resolved certain relationships never observed in the independent gene tree analyses nor in the set of gene trees reconstructed during the species tree analyses. For example, the occurrence of the Asian *Bauhinia* group in the *Phanera* clade and the presence of *Gigasiphon* as sister to the *Bauhinia* clade as seen in the species tree topology (figure 11), albeit poorly supported, are not observed in any of the individual gene trees. The incongruence between the gene trees and the species tree can arise when the most probable gene tree does not match the species tree (Degnan and Rosenberg, 2006; Rosenberg and Tao, 2008; Huang and Knowles, 2009). Anomalous gene trees, i.e. trees more probable that the gene tree matching the species tree, are more likely to occur when short branches occur within the species tree, for example, in groups that have gone through rapid radiation such as appears to be the case in *Bauhinia* s.l. This rapid radiation probably also explains the observed sensitivity to parameters and marker selection.

In contrast to the species tree, the supermatrix topology (figure 10) appears more congruent with the individual gene trees. However, the topology lacks resolution, suggesting incongruence between markers, primarily between the nuclear and the plastid data, or lack of resolution within markers, especially in the nuclear ones. The nuclear gene topologies (figures 7 to 9) have shorter branches than in the plastid marker topologies (figures 5 and 6), suggesting that the level of variation in the *Leafy* exons and in the two *Legcyc* exon copies was not sufficient to resolve relationships amongst closely related species.

3.4.2 - Origin of the Legcyc duplication

Citerne et al., (2003) showed that Cycloidea occurs in a single copy in Caesalpinioideae, whereas they observed duplications in the Mimosoideae and Papilionoideae. However, our preliminary analysis of Legcyc revealed allelic variation, which suggested the presence of two copies of Legcyc. Verification of both copies revealed that neither is a pseudogene. A bayesian analysis, including several Bauhinia s.l., Cercis, Adenolobus and Griffonia species for both Legcyc1 and Legcyc2, as well as sequences included in Citerne et al. (2003), clearly shows that the copies present in Bauhinia s.l. are different from the Legcyc I-A and Legcyc I-B copies present in most papilionoid legumes (annexe IV). This suggests that the two copies observed in Bauhinia s.l. are the result of an independent duplication. Furthermore, our results suggest that this Legcyc duplication in Cercideae likely appeared prior to the divergence between Adenolobus and the remaining genera in the tribe, with Cercis being the only genus in the tribe with a signle copy. Cytologic observations are congruent with this pattern, with Cercis the only diploid genus in the tribe (2n=14), while all the other genera are tetraploids (2n=28), an an apploid (2n=24, 26) or polyploids (2n=42, 56) (Goldblatt, 1981; Wunderlin et Larsen, 1981; Larsen et Larsen, 1991; Souza et Benko-Iseppon, 2004). This pattern of duplication in Cercideae is consistent with the hypothesis of a whole genome duplication in this lineage reported by Cannon et al. (2014), who observed a genome duplication event in *Bauhinia* s.l. but not in *Cercis*. A whole genome duplication could also explain the potential duplication we note for Leafy. The whole genome duplication event reported for Cercideae is considered by Cannon et al. (2014) to be independent of other whole genome

duplication events in Detarieae, in the MCC clade (Mimosoideae plus broadly subtending Caesalpinoideae lineages) and more definitively at the base of Papilionoideae.

3.4.3 - The big picture in tribe Cercideae

Excluding relationships within *Bauhinia* s.l. itself, the phylogenetic history of tribe Cercideae is clear. Cercis, the only temperate genus in the tribe, is sister to the other genera in the tribe (Bruneau et al., 2001, 2008) and, as found in several recent molecular phylogenetic analyses, the genus is supported as monophyletic (Davis et al., 2002; Coskun and Parks, 2009a, 2009b). Flowers of Cercis are highly zygomorphic (papilionoid-like), a unique feature in Cercideae (Tucker, 2002), and suggested to be an adaptation to insect pollinators of Papilionoid flowers (Wunderlin et al., 1987). Adenolobus is sister to Griffonia plus the clade composed of Bauhinia s.l. and Brenierea. The two Adenolobus species are african and have fruits and flowers similar to those of *Cercis* (flat fruits, cauliflory), but differ in having flowers that are only slightly zygomorphic. Griffonia, which is endemic to tropical Africa, is sister to Bauhinia s.l. and Brenierea. Griffonia is part of subtribe Cercidinae of Wunderlin et al. (1987), along with Cercis and Adenolobus. Species from this subtribe possess a circular hilum and a funiculus without aril-lobes, while Brenierea and Bauhinia s.l., which are part of the subtribe Bauhiniinae, have a crescent-shaped hilum and a funiculus with aril-lobes. However, the scandent habit of Griffonia, combined with the morphology of the fruit (inflated vs. flat in Cercis and Adenolobus), supports the molecular phylogeny in suggesting that *Griffonia* is derived from the ancestor of *Cercis* and *Adenolobus* but that it is related to subtribe Bauhiniinae. The monospecific Brenierea is clearly included within Bauhinia s.l., as also noted in previous molecular phylogenies (Lewis and Forest, 2005; Bruneau et al., 2008; chapitre 2), but in contrast to the studies of Wunderlin et al. (1987) and DuPuy and Rabehovitra (2002) who considered Brenierea to be sister to Bauhinia. This genus is highly unique within the

tribe, with apetalous flowers and cladodes, and was only recognized as part of the Caesalpinioideae by Humbert in 1959.

3.4.3.1 – The *Bauhinia* clade

Both the species tree (figure 11) and the supermatrix topology (figure 10) place the African genus *Piliostigma*, the pantropical genus *Bauhinia* s.s. and the monospecific *Brenierea* in the *Bauhinia* clade. Although, the species tree also suggests *Gigasiphon* to be part of this clade, the support is low, and the supermatrix topology places this genus within the *Phanera* clade. *Piliostigma*, *Brenierea* and *Bauhinia* s.s. share the same habit, being trees or shrubs, and none of them is a climber.

3.4.3.1.1 - *Piliostigma*

Although the generic status of *Piliostigma* has long been debated, despite poor resolution among lineages in the *Bauhinia* clade, our analyses strongly support the recognition of *Piliostigma* as a distinctive genus. This relationship agrees with the taxonomic revision of Wunderlin et al. (1987) and the phylogenetic analysis of Hao et al. (2003).

Piliostigma includes three species with a disjunct distribution: *P. reticulatum* and *P. thonningii* are endemic to Africa, whereas *P. malabarica* is distributed in Southeast Asia and Australia. All three species are dioecious, a feature unique to this genus in *Bauhinia* s.l. This feature, associated with unique flower (sessile stigma, four to five-lobed tubular calyx) and fruit characters (indehiscent fruits) led to the first description of *Piliostigma* as a distinct genus by Hochstetter (1846). The generic status of this group was later supported by Milne-Redhead (1947), Torre and Hillcoat (1956), de Wit (1956), and Cusset (1966). In his taxonomy of the Bauhinieae, Schmitz (1973) also recognized *Piliostigma* as a genus, noting the triporate and spherical pollen, unique to this clade. However, many authors considered *Piliostigma* as a section of genus *Bauhinia*, rather than as a separate genus (Bentham, 1865; Wunderlin et al.,

1987; Zhang, 1995; Hao et al., 2003) noting that other dioecious species occur within *Bauhinia (B. saccocalyx* and *B. viridescens)*, as well as species with indehiscent fruits and sessile stigma (e.g., Wunderlin et al. 1987). In a study of heteromorphy within *Bauhinia* s.l., Tucker (1988) reported that the dioecious pattern within *Piliostigma* species differs from the one observed in other dioecious *Bauhinia* species.

In their preliminary analysis of *Bauhinia* s.l., Lewis and Forest (2005) placed *Piliostigma* as sister to *Tylosema*, *Barklya*, *Lysiphyllum*, *Phanera*, *Lasiobema* and *Gigasiphon*, corresponding to the *Phanera* clade (figure 1.b). They considered this placement to be hypothetical and suggested that further molecular studies were necessary. Sinou et al. (2009; figure 3) indeed showed that *Piliostigma* is better placed within the *Bauhinia* clade and based on this molecular study, Wunderlin (2010b) proposed a new classification of the Cercideae, recognizing *Piliostigma* at the generic level.

3.4.3.1.2 - Brenierea:

As noted above, *Brenierea* is a highly unique genus in the tribe, with apetalous flowers, cladodes and a xerophytic adaptation, and has been considered as sister to *Bauhinia* s.l. by several authors (Wunderlin et al., 1987; Du Puy and Rabehovitra, 2002). In his morphological analysis of *Bauhinia* s.l., Zhang (1995) suggested that *Brenierea* might be better placed within *Bauhinia* s.l., leading to the paraphyly of the genus *Bauhinia* s.l., as described by Wunderlin et al. (1987). Lewis and Forest (2005) and Sinou et al. (2009) support this placement of *Brenierea* within *Bauhinia* s.l. The morphological distinctiveness of *Brenierea* and its placement as sister to *Bauhinia* s.s. (species tree, figure 11) or *Piliostigma* (supermatrix, figure 10), but never within one of this two genera, supports the recognition of *Brenierea* at the generic level, as well as the inclusion of this genus in the *Bauhinia* clade (thus within *Bauhinia* s.l.).
3.4.3.1.3 - Bauhinia s.s.:

The history of the genus *Bauhinia* s.s. is complex but the species tree (figure 11) and the supermatrix topology (figure 10) support the division of this large group of approximately 150 species into three subgroups consistent with their geographical distribution.

The Asian group is clearly supported as monophyletic, but its placement remains controversial. It is indeed part of the *Bauhinia* clade in the supermatrix (and part of *Bauhinia* s.s. in the individual gene trees), but occurs as sister to the *Phanera* clade in the species tree, with no support for this relationship. In contrast to the climbing or trailing habit typical of species in the *Phanera* clade, species of the Asian groups are trees or shrubs. Therefore, we consider it more likely that the Asian *Bauhinia* s.s. species are part of the *Bauhinia* clade.

The Asian clade is composed of sections *Telestria*, *Micralvesia* and *Pseudophanera*, the only three Asian sections of *Bauhinia* s.s. Species from these sections all possess free stamens, a character that is shared with the African sections *Alvesia* and *Afrobauhinia* and these five sections are considered by Wunderlin et al. (1987) to form an alliance. *Telestria*, *Micralvesia* and *Pseudophanera* share a large number of morphological characters, but differ in the number of fertile stamens: three or five for *Telestria*, three for *Pseudophanera*, and ten for *Micralvesia*. *Pseudophanera* is the only section in the alliance showing a non-spathaceous hypanthium. No distinctive morphological character differentiates without ambiguities the African from the Asian sections.

The only two African sections of *Bauhinia* s.s., section *Alvesia* and section *Afrobauhinia* (mostly represented in Madagascar), always occur together in a monophyletic group, a relationship that is supported by several morphological characters: dehiscent fruits, five petals, a spathaceous calyx and all the species are unarmed trees or shrubs. Species of *Alvesia* have solitary (or paired) flowers with ten stamens, whereas *Afrobauhinia* flowers are organized in racemes, and can have a number of fertile stamens varying from one to ten.

Our analyses clearly suggest that the African clade is sister to the American clade of *Bauhinia* s.s. rather than with the Asian clade as would be suggested by the Asian-African alliance described by Wunderlin et al. (1987). However, several morphological characters are shared between the Asian and the African clades, as well as between the African and the American clades, supporting the close history amongst the three clades.

The American species of *Bauhinia* s.s., placed in sections *Pauletia*, *Amaria* and *Bauhinia* by Wunderlin et al. (1987), together form a monophyletic group in our analyses, but the analyses in general do not support the monophyly of each of the sections. Wunderlin et al. (1987) recognized the close relationships between sections *Pauletia*, *Amaria* and *Bauhinia* on the basis of biogeography and morphology. These three neotropical sections possess connate stamens, in contrast to the free stamens observed in the paleotropical *Bauhinia* s.s. sections.

Section *Pauletia* is further divided into two subsections, one composed of series Cansenia, and the other of series Aculeatae, Perlebia and Pentandrae, a pattern that is supported in some but not all of our phylogenetic analyses (*trnL-trn*F (figure 5), *Leafy* (figure 7) and Legcyc (figures 8 and 9) vs matK-trnK (figure 6), the supermatrix (figure 10) and the species tree (figure 11)). The taxonomic revisions of American Bauhinia sections by Vaz and Tozzi (2003, 2005) support the recognition of Cansenia as a distinct series within section Pauletia. Species of series Cansenia are armed with intrastipular spines, a feature shared with species from series Ariaria, which is not represented in our study. Series Aculeatae, Perlebia and Pentandrae are all unarmed, but no other specific feature appears to link these three series together. The monospecific series Perlebia is the only one to have dehiscent fruit, a unique feature in the American group. *Perlebia* has five fertile stamens, a characteristic also found in some species of series *Pentandrae*. All other series within section *Pauletia* have 10 fertile stamens, and overall in the American group, only one other species has five fertile stamens (section Amaria (B. stenantha Diels). However, the number of stamens is a distinctive character of section Bauhinia, with most of the species in this section

having only one fertile stamen (the two monospecific series *Coulterae* and *Remotae* have three fertile stamens).

Section *Pauletia* differs from the other two sections by its flowers in pairs or solitary, in contrast to species of sections *Bauhinia* and *Amaria* that have panicles or racemes. *Pauletia* also includes Asian species, grouped in series *Acuminatae* by Wunderlin et al. (1987). *Bauhinia acuminata* L., the only species of this series represented in our analyses, systematically occurs nested in the African group, whether this placement represents an identification error or the true affinity of *B. acuminata* needs to be investigated, and more sampling of species from series *Acuminatae* is necessary before concluding on any taxonomic rearrangement of this series.

Finally, no distinctive characters are known that diagnose section *Amaria*, but a combination of several characters (such as pollen morphology, type of inflorescence, variability in the leaf morphology) can be used to differentiate *Amaria* from *Pauletia* or *Bauhinia*. One species of section *Amaria* (*B. andrieuxii* Hemsl.) is systematically found in section *Bauhinia*, suggesting a possible identification error, which requires further verification with additional samples.

3.4.3.2 - The Phanera clade

3.4.3.2.1 - Gigasiphon

Gigasiphon species are trees with entire leaves distributed in Africa, Madagascar and Southeast Asia. This genus of five species was described by Drake Del Castillo (1902) on the basis of *Gigasiphon humblotiana* (Baill.) Drake, the only representative of this genus in Madagascar. Its large flowers, entire leaves and very long hypanthium were the distinctive morphological characters used by Drake Del Castillo. Thonner (1915) considered *Gigasiphon* to be in the Bauhinieae, as sister to *Bauhinia*. Torre and Hillcoat (1956) and de Wit (1956) also recognized this group at the generic level, whereas several other authors have considered it at the subgeneric or sectional level, as part of subgenus *Bauhinia* (Wunderlin et al., 1987; Zhang, 1995; Du Puy and Rabehovitra, 2005). In his foliar evaluation of *Bauhinia*, Cusset (1966) recognized *Gigasiphon* as a segregate genus.

The taxonomic position of *Gigasiphon gossweileiri* (Baker f.) Torre & Hillcoat, the only Asian species within the genus, has been subject to numerous discussions. This species occurs in the *Phanera* clade, but is systematically separated from the other *Gigasiphon* species in all our analyses. Its position in the *Phanera* clade is not well resolved. *Gigasiphon gossweileri* is a liana with tendrils, in contrast to the other *Gigasiphon* species, which are trees. This species was described in *Gigasiphon* by Torre and Hillcoat (1956), but placed in the monospecific genus *Tournaya* Schmitz, based on its lianescent habit and its free ovary (Schmitz, 1973). Wunderlin et al. (1987) suggested it should be placed in section *Lysiphyllum*, based on pollen morphology and the presence of a long tubular hypanthium.

We are confident that *Gigasiphon* should be recognized at the generic level, but without *G. gossweileiri*, for which no alternative group can be suggested at present based on our analyses. *Gigasiphon* diverged early in the history of the *Phanera* clade, and is clearly linked to the African *Tylosema* in the molecular phylogenies, as suggested by Schmitz (1973) based on pollen morphology. However, those two clades are morphologically disctinct (*Gigasiphon* species are trees with entire leaves and 10 stamens, whereas *Tylosema* species are trailing herbaceous with bilobed leaves and two stames). Schmitz (1973) also noted that *Adenolobus* and *Gigasiphon* share pollen characters, and that the presence of 10 fertile stamens is a character that occurs in all early diverging genera of the tribe (*Cercis, Adenolobus, Griffonia, and Gigasiphon*).

3.4.3.2.2 - *Tylosema*

This African genus of four species is systematically found as a well-supported clade, supporting its recognition at the generic level, a status that was also supported by the analyses of Lewis and Forest (2005) and the results of chapter 2, and which was later followed by Wunderlin et al. (2010b). The distinctive number of fertile stamens found in *Tylosema* (i.e. two) had also led other authors to recognize this group at the

generic level (Torre et Hillcoat, 1956; De Wit, 1956; Brenan, 1963; Schmitz, 1973, 1977; Castro et al., 2005). Although Wunderlin et al. (1987) also recognized the distinctiveness of *Tylosema*, they treated the taxon as a section within subgenus *Phanera*. However, *Tylosema* species have several other distinctive characters in *Bauhinia* s.l. such as a trailing herbaceous or lianas habit, and an upper petal that is reduced and has a callosity at the base. *Tylosema* is one of the early diverging lineages in the *Phanera* clade in most of the topologies obtained (figures 5-9, 11).

3.4.3.2.3 - Barklya

Our results clearly suggest that the monospecific Australian genus *Barklya* belongs to the *Phanera* clade. It was described within the Sophoreae (Papilionoideae) by Bentham (1864), based on its descending petal aestivation, but was moved to Caesalpinioideae by Baillon (1870), who suggested that the aestivation pattern represented a transition aestivation type between the ascending pattern observed within Caesalpinioideae and the descending pattern of the Papilionoideae. Yakovlev (1972) was the first to place it with *Griffonia* and *Bauhinia* based on the presence of a crescent-shaped hilum and leaf morphology (entire leaves with palmate venation). Corner (1976), Goldblatt (1981) and Wunderlin (1979) later confirmed this relationship between *Bauhinia* and *Barklya*.

Despite clear presence in the *Phanera* clade, the relationships between *Barklya*, *Phanera*, *Lasiobema* and *Lysiphyllum* are not resolved. *Barklya syringifolia* F. Muell. is one of the few species with a tree habit in the *Phanera* clade, where most other species (except *Gigasiphon*) are lianas, herbaceous, or climbing shrubs. Although *Barklya* possesses 10 fertile stamens, a characteristic shared with *Lysiphyllum*, the only other genus distributed in Australia, and with the American sections of *Phanera* (*Caulotretus* and *Schnella*), several other leaf, flower, fruit, and pollen characters of *Barklya* (Wunderlin, 1979; Wunderlin et al., 1987) are found in the Asian *Phanera* sections, *Lasiobema* and *Lysiphyllum*.

3.4.3.2.4 - Lysiphyllum

The recognition of *Lysiphyllum* as a distinct genus is supported in our analyses, where the species always form a monophyletic group. Previous molecular analyses by Lewis and Forest (2005) and the results of chapter 2 also supported the recognition of *Lysiphyllum* as a segregate clade, and this was followed by Wunderlin (2010b) in his taxonomic revision of *Bauhinia* s.l. De Wit (1956) was the first to have recognized *Lysiphyllum* as a genus and suggested that the entire *Bauhinia* s.l. was derived from it, an hypothesis supported by Schmitz (1973) in his taxonomic analysis based on pollen morphology and number of fertile stamens. Pedley (1977) and Verdcourt (1979) also recognized *Lysiphyllum* as a section within subgenus *Phanera*, and subdivided it into two subsections based on flower and pollen morphology (*Bracteolanthus* (de Wit) Wunderlin, Larsen and Larsen, and *Tournaya* (Schmitz) Wunderlin, Larsen and Larsen), a pattern of relationships that we cannot support or refute based on our analyses.

The eight *Lysiphyllum* species are distributed in Australia and in Southeast Asia. They are lianas with tendrils, distinguishing this genus from *Gigasiphon* (tree), *Tylosema* (trailing herbaceous) and *Barklya* (tree), but suggesting similarities with *Phanera* and *Lasiobema*, with which it is clustered in all our analyses. As previously mentioned, 10 fertile stamens characterize *Lysiphyllum*, a trait shared with *Caulotretus* and *Schnella* in genus *Phanera*, and with *Gigasiphon* and *Barklya* in the *Phanera* clade. All *Lysiphyllum* species have bifoliate leaves (or deeply bilobed), a character that otherwise occurs in a few species of *Bauhinia* s.s. and *Phanera*.

3.4.3.2.5 - Phanera

Phanera species never form a single clade in our analyses. The American and Asian sections are always segregated into distinct clades in all the topologies obtained, and species of *Lasiobema* are always dispersed throughout the Asian *Phanera* clade.

This separation of *Phanera* into two groups was previously suggested by Lewis and Forest (2005) and Sinou et al. (2009, chapitre 2).

Phanera was first described as a genus by Loureiro (1790), and has since been recognized at the generic level by several authors, including de Wit (1956) and Schmitz (1973). De Wit (1956) divided the genus into three subgenera and several sections, and Schmitz (1973) used this classification in his analysis of the pollen morphology of *Bauhinia* s.l., but noted that the limits of the genus are imprecise. He observed two types of pollen, with intermediates between them, and noted that pollen morphology did not reflect the subgeneric and sectional divisions described by de Wit. Cusset (1966) suggested a close relationship between *Lasiobema* and *Phanera*, based on leaf morphology, an observation supported by the pollen study of Schmitz (1973).

Although the two American sections *Schnella* and *Caulotretus* of *Phanera* are not always clustered in a clade (see figures 6, 8, 9 and 10), they are never grouped with the Asian species and *Lasiobema*. Following the new molecular insights into the phylogenetic history of *Bauhinia* s.l., Wunderlin (2010a, 2010b) proposed the recognition of the genus *Schnella* Raddi, composed of the previous sections *Schnella* and *Caulotretus*. This generic status for all the American species is supported by several morphological characters, in particular the number of fertile stamens (10 vs. three in the Asian *Phanera*). A complete taxonomic history of genus *Schnella* Raddi is provided by Wunderlin (2010a).

All the Asian sections of *Phanera* are grouped together and are mixed with *Lasiobema* species (figure 5-11), and with *Lysiphyllum* in the *trnL-trn*F topology (figure 5). The lack of resolution obtained in our analyses do not allow to support or refute the sectional divisions described by Wunderlin et al. (1987). All Asian *Phanera* species and *Lasiobema* have three fertile stamens, a unique character within the *Phanera* clade, and they are all lianas or climbing shrubs (with tendrils). The constant clustering of Asian *Phanera* and *Lasiobema* in the molecular studies (Lewis and Forest, 2005; chapitre 2), and the congruence of the morphological characters has led

to the recognition of a single genus *Phanera* that includes *Lasiobema* species in Wunderlin (2010b), a circumscription supported by the present analyses as well.

3.5 - Conclusion

A more complete and resolved molecular analysis was necessary to complement the taxonomic classification based on morphology proposed for *Bauhinia* s.l. by Wunderlin et al. (1987) and Wuderlin (2010b). However, the morphological complexity observed in *Bauhinia* s.l. is also reflected in the molecular analyses, where incongruence occurs between the markers studied. Regardless, our analyses support the recognition of nine segregate genera within *Bauhinia* s.l.: *Piliostigma, Brenierea* and *Bauhinia* s.s. within the *Bauhinia* clade, and *Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Lysiphyllum, Schnella* and *Phanera* within the *Phanera* clade. This taxonomy is congruent with the revision proposed by Wunderlin (2010b), based on previous molecular (Lewis and Forest, 2005; chapitre 2) and morphological (Wunderlin et al., 1987) studies. Some relationships remain unclear, such as the phylogenetic history within the *Bauhinia* clade, or the relationships between *Barklya, Phanera, Schnella* and *Lysiphyllum*.

Chapitre 4 - À tire-d'aile ? Histoire biogéographique du genre *Bauhinia* **s.l. (Leguminosae : Caesalpinioideae)**

Carole Sinou¹, Anne Bruneau¹

¹ Institute de Recherche en Biologie Végétale and Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada

En préparation pour soumission au périodique Journal of Biogeography.

Abstract :

The reconstruction of the biogeographic history of a taxon is the key to understanding its evolution in time and space. But this reconstruction is not always easy, especially for groups such as the large pantropical *Bauhinia* s.l. Using the DEC method ("Dispersal-Extinction-Cladogenesis "), in which the distibution of *Bauhinia* s.l. can be complemented by fossil and environmental data, we were able to reconstruct the biogeographic history of this group. In addition, a divergence time analysis was performed prior to the biogeography analyses, in order to better locate clades and internal nodes within a time-frame. Tribe Cercideae originates from temperate zones around the Tethys sea. The global warming observed during the Eocene resulted in the dispersal of the tribe to the south of Africa. The development of open environments dominated by grasses in the Miocene, generated a wave of diversification within the tribe Cercideae. The prevailing winds and ocean currents are likely vectors of the dispersal of *Bauhinia* s.l. in Asia, Australia and South America. The *Bauhinia* and

Phanera groups have diversified in Asia as a result of long-distance dispersal during the Eocene and Oligocene, originating from Africa. The paths taken by the two groups to join South America appear to be rather differents. The dispersal of the group *Bauhinia* (*Bauhinia* s.s.) originates from Africa while *Phanera* group (*Schnella*) seems to have followed an Australian/Antarctica route. These dispersals to South America took place in the Miocene.

Keywords : biogeography, ancestral areas, DEC, datation, fossils, *Bauhinia*, Cercideae, long-distance dispersal.

Résumé :

La reconstruction de l'histoire biogéographique d'un taxon est un élément clé de la compréhension de l'évolution de celui-ci. Mais cette reconstruction n'est pas toujours aisée, d'autant plus pour des groupes pantropicaux tels que *Bauhinia* s.l. À l'aide de la méthode DEC (« Dispersal-Extinction-Cladogenesis »), permettant l'inclusion d'informations de données fossiles et environnementales à la distibution de *Bauhinia* s.l., nous avons ainsi pu reconstruire l'histoire biogéographique de ce groupe. De plus, une analyse de datation a été effectuée en amont des analyses de biogéographie afin de mieux situer celles-ci dans le temps. La tribu des Cercideae est originaire de zones tempérées entourant la mer de Thétys. L'aridification globale observée pendant l'Éocène a permis la dispersion de la tribu vers le sud de l'Afrique. Le développement de milieux ouverts, dominés par les Graminés, au Miocène, a engendré une vague de diversification au sein de la tribu des Cercideae. Les vents dominants et les courants océaniques sont des vecteurs probables de la dispersion de Bauhinia s.l. en Asie, Australie et Amérique du sud. Les groupes *Phanera* et *Bauhinia* se sont diversifiés en Asie à la suite de dispersions longue-distance, durant l'Éocène et l'Oligocène, depuis l'Afrique. Les chemins empruntés par les deux groupes pour rejoindre l'Amérique du sud semblent au contraire être différents. La dispersion du groupe Bauhinia (Bauhinia s.s.) a pour origine l'Afrique alors que le groupe Phanera (Schnella) semble avoir suivi

un chemin via l'Australie et l'Antarctique. Ces dispersions vers l'Amérique du sud ont eu lieu au Miocène.

Mots-clés : biogéographie, aires ancestrales, DEC, datation, fossiles, *Bauhinia*, Cercideae, dispersion longue-distance.

4.1 - Introduction

La tribu des Cercideae, et en particulier les genres regroupés au sein du groupe Bauhinia s.l., présente de nombreuses caractéristiques intéressantes d'un point de vue biogéographique. Bauhinia s.l. compte en effet un grand nombre d'espèces, avec plus de 300 espèces décrites, et présente une distribution pantropicale. Une distribution disjointe peut être complexe à expliquer, d'autant plus lorsque les données fossiles se font rares ou que celles-ci ne semblent pas correspondre au patron de distribution actuel. De plus, bien que l'on trouve les espèces de Bauhinia dans des biomes tropicaux, elles sont néanmoins distribuées dans des environnements variables, tels que les forêts et brousses tropicales sèches, les forêts tropicales à saison sèche, la savane arborée et le cerrado, les forêts épineuses (incluant la caatinga), les forêts côtières, les forêts pluviales de basse altitude, parfois en zones marécageuses ou dans des plaines inondables ou alluviales, les prairies, les brousses caduques, les forêts et bosquets de grimpantes, parfois sur des dunes ou des îlots coraliens, les forêts tropicales humides de basses terres, ou même les tourbières et les mangroves. Cette grande variété d'habitats, ainsi que la large distribution pantropicale des espèces mettent en lumière une grande adaptabilité de ces taxons et laissent présager une histoire biogéographique riche et complexe.

Bien que le phénomène de dispersion longue-distance ait été considéré comme rare et aléatoire après l'acceptation de la théorie de la dérive des continents (permettant d'expliquer la majorité des distributions disjointes par des évènements de vicariance), le vent a tourné à l'arrivée des méthodes de datation moléculaire. En effet, plusieurs études ont mis de l'avant l'impossibilité d'expliquer des distributions pantropicales disjointes par des épisodes de vicariance au vu des âges des groupes étudiés, démontrant ainsi l'importance de la dispersion longue-distance dans l'histoire de nombreux taxons (Renner et al., 2001; Richardson et al., 2004; De Queiroz, 2005; Weeks et al., 2005; Zerega et al., 2005; Muellner et al., 2009). Les dernières études

portant sur la famille des Légumineuses et ses trois sous-familles démontrent cette impossibilité. Lavin et al. (2005) estiment l'âge de la famille à 59Ma et Bruneau et al. (2008), à 65Ma. Koenen et al. (2013) estiment l'âge des Fabales à 90,3Ma, mais aucune des lignées de la famille des Légumineuses ne se développe avant 60Ma environ. Or, la séparation du Gondwana a déjà eu lieu à cette période, puisque la fragmentation débute au Jurassique (environ 180Ma) et se termine au Crétacé (vers 80Ma).

Quels sont donc les mécanismes à l'origine de la distribution disjointe de la tribu des Cercideae ? Existe-t-il des vecteurs ayant favorisé des épisodes de dispersions longue-distance ? Et combien de ces dispersions sont nécessaires afin d'expliquer la répartition actuelle des groupes ?

4.1.1 - Phylogénie et distribution du genre *Bauhinia* s.l.

La phylogénie de la tribu des Cercideae a été le terrain de nombreuses hypothèses (Wunderlin et al., 1987; Lewis et Forest, 2005, voir références dans Sinou et al, 2009), et ce n'est que tout récemment que l'ajout de données moléculaires a permis une définition plus claire des relations phylogénétiques (Sinou et al., 2009; Wunderlin, 2010; chapitre 3). La tribu des Cercideae est l'une des premières lignées de la sous-famille des Caesalpinioideae (Bruneau et al, 2008). Elle est divisée en 12 genres (chapitre 3), principalement distribués dans les régions tropicales sèches. Seul le genre *Cercis* est présent en zone tempérée et il est le groupe frère de tous les autres genres de la tribu (Sinou et al., 2009). Les genres *Adenolobus* et *Griffonia*, respectivement endémiques du sud et du centre de l'Afrique, sont groupes frères de *Bauhinia* au sens large. Ce groupe est divisé en deux lignées distinctes : le groupe *Bauhinia* et le groupe *Phanera*.

Le groupe *Bauhinia* est constitué de trois genres distincts : *Piliostigma*, *Brenierea* et *Bauhinia* s.s. *Piliostigma* est constitué de trois espèces : deux africaines et une asiatique, que l'on trouve sous forme d'arbres et d'arbustes dans des forêts tropicales sèches, des savanes, des brousses (bushland) ou des forêts de mousson. *Piliostigma* est groupe-frère du genre monospécifique *Brenierea* et de *Bauhinia* s.s. *Brenierea insignis* est endémique à Madagascar et possède une morphologie particulière (cladodes, feuilles réduites, fleurs apétales). Cette espèce est distribuée dans des brousses xériques, sur des roches métamorphiques. *Bauhinia* s.s. est un large clade (~150 espèces) présentant une répartition pantropicale. Les espèces africaines, asiatiques et américaines sont divisées en trois lignées distinctes, mais les groupes africain et américain sont plus intimement reliés entre eux. La lignée asiatique semble groupe-frère des deux autres groupes. Toutes les espèces de ce genre sont des arbres ou des arbustes non-grimpants.

Le groupe Phanera est divisé en six genres : Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Lysiphyllum, Schnella et Phanera. Gigasiphon est groupe-frère des autres genres du groupe *Phanera* et est distribué en Afrique, à Madagascar et en Asie, dans des forêts tropicales de plaines, sous forme d'arbres ou d'arbustes. L'appartenance de la seule liane, Gigasiphon gossweileri, au genre Gigasiphon est cependant fortement remise en question par les données morphologiques et moléculaires (Chapitre 3). Tylosema est un genre endémique du sud de l'Afrique apparaissant soit groupe-frère de Gigasiphon, soit groupe-frère du reste du groupe Phanera (chapitre 3). Les espèces de ce genre sont des herbacées grimpantes distribuées dans des savanes ou des brousses, souvent sur des sols rocheux. Les relations entre les autres genres du groupe Phanera sont moins bien résolues. Les espèces du genre Lysiphyllum, distribuées en Asie du sud-est et en Australie, sont principalement retrouvées dans des forêts tropicales à saison sèche, mais aussi dans des milieux plus humides comme des plaines inondables ou des forêts intertidales. Les espèces du genre sud-américain Schnella sont des lianes distribuées dans des forêts tropicales à saison sèche (caatinga), ou des forêts humides. Barklya syringifolia, seule espèce du genre Barklya, est endémique au Queensland (Australie), et est retrouvée sous forme d'arbre dans des forêts tropicales où les lianes sont abondantes. Le genre Phanera, le plus large du groupe Phanera, est composé de lianes et d'arbustes grimpants trouvés tant dans des forêts tropicales à saison sèche que dans des forêts sempervirentes, des forêts humides, des marais ou des mangroves.

4.1.2 - Datation de la tribu des Cercideae :

La tribu des Cercideae, et la famille des Légumineuses en général, sont relativement riches en données fossiles, contrairement à la majorité des familles d'angiospermes. Ainsi, la plus ancienne preuve fossile tangible de la famille des Légumineuses date du début de l'Éocène (env. 56 Ma). Des fossiles plus anciens reliés à la famille, mais n'en possédant pas toutes les caractéristiques, datent du Maastrichtien (env. 70 Ma) et même du Turonien-Santonien (90-86 Ma). Se basant sur des données moléculaires et les preuves fossiles, Lavin et al. (2005) estiment l'âge des Légumineuses à 59 Ma, et, Bruneau et al. (2008) à 64 Ma.

La plus ancienne preuve fossile attribuable avec certitude à la tribu des Cercideae est une empreinte de feuille de Bauhinia datant de l'Éocène (55 à 34 Ma) trouvée en Tanzanie (Jacobs et Herendeen, 2004). Les dépôts au sein desquels ce fossile a été retrouvé datent plus précisément de 46 Ma. Un fossile possédant une morphologie foliaire intermédiaire à celle de *Bauhinia* s.l. et de *Cercis* a été trouvé au Mexique et daté de l'Oligocène (34 à 23 Ma) (Calvillo-Canadell, 2002). Des fruits et feuilles attribués au genre Cercis et également datés de la fin de l'Éocène (~36 Ma) et du début de l'Oligocène (~34 Ma), ont été trouvé en Orégon (Herendeen et al., 1992 ; Herendeen et Manchester, 2004; Jia et Manchester, 2014). Des feuilles fossiles attribués à Bauhinia s.l., ont été trouvés en Amérique du Sud, en particulier en Équateur et datés du Miocène (16-11 Ma)(Kowalski, 2001). Des fossiles de fruits et de feuilles attribuables à *Bauhinia* ont également été trouvés en Asie (Chine et Thailande) et datés de l'Oligocène (Wang et al., 2014) et du Miocène (Endo et Fujiyama, 1966; Chen et Zhang, 2005; Meng et al, 2014). Finalement, du bois semblable à celui de Bauhinia a été trouvé en Inde et daté du Néogène (23 à 2,58 Ma) (Awashti, 1992). L'analyse de Bruneau et al (2008), date l'origine des Cercideae à 47,3 Ma (Eocène), alors que Lavin et al (2005) l'estiment à 34 Ma (début de l'Oligocène). Koenen et al. (2013) ont retrouvé un âge de 20 Ma pour le genre *Bauhinia* s.s. L'existence du fossile

de *Bauhinia* originaire de Tanzanie est à l'origine de la datation plus ancienne des Cercideae par Bruneau et al. (2008). La découverte de ce fossile supporte les hypothèses biogéographiques émises par Schrire et al. (2005), suggérant une large répartition des ancêtres du clade autour de le mer Thétys, suivie de dispersions vers des biomes plus secs de l'hémisphère sud, principalement en Afrique dans un premier temps.

4.1.3 - Hypothèses testées :

À la lumière des données fossiles, des analyses de datation précédentes et des relations phylogénétiques connues, nous souhaitons tester les hypothèses suivantes :

- La tribu des Cercideae a pour origine la région de la mer de Thétys, qui posséde un climat à saison sèche pendant le Tertiaire (Scotese, 2001; Schrire, 2005), les ancêtres communs des genres actuels présentent une vaste distribution le long de cette mer.
- La tribu a migré à la fois vers les régions plus tempérées au nord, où l'on trouve à l'heure actuelle le genre *Cercis*, et vers les régions plus arides du sud de l'Afrique, l'un des centres de diversification de la tribu.
- L'Afrique est le point de départ de dispersions longue distance menant la tribu en Asie, en Amérique du Sud et en Australie. Ces régions sont dominées par des biomes à saisons sèches ou humides. Ces dispersions sont observées à la fois pour le groupe *Bauhinia* et le groupe *Phanera*, et ont été facilités par l'existence de courants océaniques et de vents dominants entre ces masses continentales.

La modification du climat pendant l'Oligocène-Miocène, menant à des biomes plus arides, a permis une diversification rapide au sein de la tribu, ce qui est également observé pour l'ensemble de la famille des Légumineuses.



réalisée à l'aide du logiciel Simplemappr (http://www.simplemappr.net/). représentent les mouvements de dispersions reconsruits grâce aux analyses de reconstruction d'aires ancestrales et de datation. Les flèches vertes correspondent à une dispersion vers des biomes tropicaux et les flèches oranges, vers des biomes tempérés. Carte Figure 12 : Carte de distribution de la tribu des Cercideae et localisation des fossiles documentés pour la tribu. Les flèches

4.2 - Matériel et Méthodes :

4.2.1 - Échantillonnage, phylogénie et datation :

L'échantillonnage utilisé pour la datation et la reconstruction des aires ancestrales est identique à celui utilisé lors de la reconstruction phylogénétique du genre *Bauhinia* (voir tableau III, chapitre 3). Deux régions chloroplastiques (*trnL-trn*F et *matK-trn*K) et deux nucléaires (*Leafy* et *Legcyc*) ont été séquencées et analysées par la méthode bayesienne à l'aide de Mr.Bayes 3.2.1 (Ronquist et al., 2012 ; pour les détails méthodologiques, se référer à la section 3.2 du chapitre 3) lors de cette étude, nous avons choisi d'utiliser les résultats obtenus dans l'analyse de la supermatrice. Cette supermatrice inclus les données de deux marqueurs chloroplastiques (*trnL-trn*F et *matK-trn*K), ainsi que trois marqueurs nucléaires (*Leafy, Legcyc*1 et *Legcyc*2).

4.2.2 - Datation et calibration fossile :

Deux fossiles ont été utilisés afin de calibrer la topologie lors de l'analyse de datation : les fossiles de fruits et de feuilles de *Cercis* trouvé en Oregon et daté de la fin de l'Éocène et du début de l'Oligocène (36-23 Ma)(Herendeen et al., 1992 ; Herendeen et Manchester, 2004; Jia et Manchester, 2014), ainsi que celui de feuille de *Bauhinia* trouvé en Tanzanie et daté de 46Ma (Jacobs et Herendeen, 2004). Ces données ont permis de calibrer deux nœuds ancestraux dans la topologie à des âges minimaux (ancêtre commun du genre *Cercis* calibré à un âge minimal de 23Ma, et ancêtre commun du genre *Bauhinia* s.l., à un âge minimal de 46Ma). La morphologie des fossiles attribués à *Bauhinia* s.l. ne permettent pas une identification plus précise du genre auxquelles ils appartiennent. Ils ne peuvent donc aucunement être associés à un des nœuds à l'intérieur de *Bauhinia* s.l. De plus, la racine de la tribu des Cercideae a été calibrée à un âge minimal de 47,3 Ma, soit l'âge retrouvé pour la tribu lors de l'analyse de Bruneau et al. (2008). Les autres données fossiles n'ont pas été utilisées

pour calibrer des nœuds pour plusieurs raisons : l'impossibilité de placer avec certitude les fossiles sur la phylogénie et l'âge plus récent de ceux-ci par rapport au fossile retrouvé en Tanzanie.

L'analyse de datation réalisée à l'aide du logiciel Beast 2.1.2 (Bouckaert et al., 2014) utilise une horloge moléculaire « relaxée » (relaxed clock lognormal). Cinq partitions ont été définies (trnL-trnF, matK-trnK, *Leafy, Legcyc1* et *Legcyc2*). Le modèle d'évolution choisi pour ces cinq partitions est le GTR, néanmoins chaque partition est indépendante quant à l'évolution du taux de mutation. Le modèle de naissance-décès (birth-death) a été utilisé pour l'évolution de la population. Une distribution normale a été utilisée pour la calibration de la racine des Cercideae (moyenne : 47,3, sigma : 5), ce point de calibration faisant référence à l'âge de la tribu trouvée par Bruneau et al. (2008). Les contraintes des nœuds à la base de *Bauhinia* s.1. et de *Cercis* ont été définies par une distribution exponentielle, dont le point de référence est situé à 46 et 23Ma, respectivement. La chaine MCMC a fonctionnée pendant 10x10⁷ générations, et les arbres ont été échantillonnés tous les 10 000 générations. Les résultats ont été analysés à l'aide des logiciels Tracer v1.5 (Rambaut and Drummond, 2009) et FigTree v1.3.1 (Rambaut, 2010).

4.2.3 - Test des hypothèses biogéographiques :

Afin de reconstruire les aires de distributions ancestrales, nous avons utilisé la méthode DEC (Dispersal-Extinction-Cladogenesis) (Ree et Smith, 2008), implémentée dans le logiciel Lagrange (version 20130526). La distribution globale observée au sein de la tribu des Cercideae a été divisée en neuf régions : A) Afrique, M) Madagascar, E) Europe (incluant Russie), N) Amérique du Nord, C) Amérique du Sud et Amérique Centrale, L) Australie, S) Asie du Sud-Est, I) Régions tempérées Asiatiques et O) Moyen-Orient. La distribution de chaque espèce a été codée en présence/absence dans les aires définies, sans restriction dans le nombre d'aires occupées. Néanmoins chaque aire ancestrale ne pouvait excéder deux aires de distribution afin de limiter la difficulté de calcul et d'interprétation associée à un grand nombre d'aires ancestrales. Enfin, des

contraintes de dispersion entre les aires ont été définies (tableau IV). Des contraintes de dispersion liées aux courants océaniques et aux vents dominants (Renner, 2004a; Sanmartin et Ronquist, 2004; Sanmartin et al., 2007) ont été prises en considération afin de refléter au maximum les forces ayant pu modeler la distribution actuelle. Aucune contrainte fossile n'a été appliquée aux nœuds ancestraux, étant donné que l'absence de fossile dans une aire de répartition ne peut garantir l'absence d'un ancêtre commun dans cette région. La topologie utilisée pour la reconstruction des aires ancestrales est l'une de celles obtenues lors de l'analyse phylogénétique de la supermatrice, dont le consensus est présenté dans le chapitre 3. Cet arbre a été choisi de manière aléatoire dans la banque d'arbres obtenus, après stabilisation des paramètres de l'analyse. Il respecte le critère de dichotomie nécessaire à l'analyse de biogéographie.

Tableau V : Contraintes de dispersion appliquées lors de l'analyse de biogéographie. Les lignes représentent l'aire d'origine et les colonnes correspondent à l'aire d'arrivée. Informations sur les valeurs : 1 = aires adjacentes, 0.75 = aires non-adjacentes maisconnectées pas voie terrestre ou séparées par une faible barrière (existance de donnéessupportant une dispersion entre ces deux aires) ou possibilité de stepping-stone, <math>0.5 =aires non-adjacentes présentants une possibilité de connection terrestre impliquant une aire intermédiaire ou une faible barrière, 0.25 = aires non-adjacentes et séparées par une barrière forte (i.e. un océan) mais entre lesquelles existent des courants océaniques et des vents dominants, 0.1 = aires non-adjacentes et séparées par barrière forte (i.e. un océan) sans vecteur connus. Au regard de l'âge du groupe, seule une série de contrainte a été définies, puisque les évènements majeurs de séparation des continents sont antérieurs au groupe.

	Afrique	Madagascar	Europe	Amérique du Nord	Amérique du sud	Australie	Asie du sud- est	Asie	Moyen- Orient
Afrique	1	0.75	0.5	0.1	0.25	0.25	0.5	0.5	1
Madagascar	0.75	1	0.25	0.1	0.1	0.1	0.25	0.25	0.5
Europe	0.5	0.25	1	0.25	0.1	0.1	0.5	0.75	1
Amérique du Nord	0.1	0.1	0.25	1	0.75	0.1	0.1	0.1	0.1
Amérique du Sud	0.25	0.1	0.1	0.75	1	0.25	0.1	0.1	0.1
Australie	0.25	0.1	0.1	0.1	0.25	1	0.75	0.5	0.1
Asie du sud- est	0.5	0.25	0.5	0.1	0.1	0.75	1	1	0.55
Asie	0.5	0.25	0.75	0.1	0.1	0.5	1	1	0.75
Moyen-Orient	1	0.5	1	0.1	0.1	0.1	0.5	0.75	1

4.3 - Résultats :

4.3.1 - Datation :

Les résultats obtenus lors de l'analyse de datation (âge des nœuds et marges d'erreurs) sont présentés sur la figure 13 et résumés dans le tableau VI. L'âge de la tribu est estimé à 49,8 millions d'années (intervalle de confiance : 55,3-46,2 Ma). L'estimation de l'âge de la racine est néanmoins susceptible à une large variance en l'absence de taxons externes au groupe d'intérêt. Il est néanmoins important de noter que les âges obtenus sont en accord avec ceux trouvés dans les analyses précédentes (Davies et al., 2002; Lavin et al., 2005; Bruneau et al., 2008; Fritsch et Cruz, 2012; Koenen et al., 2013). Le genre *Bauhinia* s.l., incluant le genre *Brenierea*, est daté de 46,7 Ma (48,9-46 Ma). Les nœuds supportant les groupes *Phanera* et *Bauhinia* sont respectivement datés de 35,3 (41,4-27,9 Ma) et 40,8 Ma (44,9-35,1 Ma). Les genres de la tribu ne connaitront une explosion qu'à partir du Miocène, puisque tous les genres ne se diversifient massivement qu'à partir de 20 Ma. Le genre *Cercis* est âgé de 23,5 Ma (25-23 Ma) et le genre *Adenolobus* est bien plus récent puisqu'il est estimé à 8,6

Ma (15,4-3,8 Ma). Le manque d'échantillon pour le genre *Griffonia* nous empêche de déterminer l'âge de sa diversification.

En ce qui concerne le groupe *Phanera*, les espèces asiatiques (genre *Phanera*) et américaines (genre *Schnella*) sont les premières à s'être diversifiées : 19,5 Ma (23,9-15,6 Ma) pour *Phanera* et 18,5 Ma (23,9-13,8 Ma) pour *Schnella*. Les genres africains se sont quant à eux diversifiés plus tardivement : 10,2 Ma (15-6,4 Ma) pour *Tylosema* et 5 Ma (9,9-1,9 Ma) pour *Gigasiphon* (espèces africaines seulement). Les genres australiens sont parmi les plus récents, puisqu'ils se sont diversifiés il y a 8,8 Ma (13,2-5 Ma) pour *Lysiphyllum* et 2,2 Ma (5,5-0,4 Ma) pour *Barklya*.

À l'intérieur du groupe *Bauhinia*, l'âge du genre *Bauhinia* s.s. est estimé à 26,4 Ma (31,4-21,4 Ma). Les deux autres genres du groupe sont plus récents. Le genre *Brenierea* est présent à Madagascar à partir de 13,2 Ma (21,9-6,4 Ma) alors que le genre *Piliostigma* se diversifie en Afrique dès 11,2 Ma (18,6-4,9 Ma). Les estimations obtenues pour le groupe *Bauhinia* reflètent celle du groupe *Phanera*. En effet, la lignée asiatique du genre *Bauhinia* s.s. est la première à se développer (20,9 Ma ; 26,3-16,2 Ma), suivie de près par la lignée américaine (16,9 Ma ; 20,9-12,7 Ma). La lignée africaine est quant à elle présente dès 19,3 Ma (24,2-15,1 Ma).

Tableau VI: Aires ancestrales et datation des principaux clades de la tribu des Cercideae. Les aires ancestrales suivantes ont été définies : A = Afrique, M = Madagascar, E = Europe, N = Amérique du Nord, C = Amérique du Sud, L = Australie, S = Asie du sud-est, I = Asie, O = Moyen-Orient. *Gigasiphon gossweileri* est exclu du clade *Gigasiphon* (G), tout comme *Piliostigma malabarica* (échantillon n°368) est exclu du clade *Piliostigma* (M).

Nœud ancestral	Aire ancestrale (branche supérieure/branche inférieure)	Probabilité relative associée à l'aire ancestrale	Âge du nœud (Mya)	Intervalle de confiance (95% HPD)
Cercideae (Racine)	A/AI	0,61	49,7	55,3-46,2
A) Cercis	I/I	0,57	23,5	25,0-23,0
B) Adenolobus	A/A	1	8,6	15,4-3,8
C) Griffonia	A/A	0,94	n.a	n.a
D) Bauhinia s.l.	A/A	0,88	46,7	48,9-46,0
E) clade Phanera	A/A	0,84	35,3	41,4-27,9
F) clade Bauhinia	A/AS (A/S)	0,45 (0,33)	40,8	44,9-35,1
G) Gigasiphon	M/A	1	5	9,9-1,9
H) Tylosema	A/A	1	10,2	15,0-6,4
I) Schnella	C/C	1	18,5	23,9-13,8
J) Lysiphyllum	LS/L	0,92	8,8	13,2-5,0
K) Phanera	S/S	0,95	19,5	23,9-15,6
L) Barklya	L/L	1	2,2	5,5-0,4
M) Piliostigma	A/A	1	11,2	18,6-4,9
N) Brenierea	M/M	1	13,2	21,9-6,4
O) Bauhinia	A/S	0,95	26,4	31,4-21,4
P) clade asiatique	S/S	1	20,9	26,3-16,2
Q) clade Africain	A/A (M/AM)	0,47 (0,21)	19,2	24,2-15,1
R) clade Américain	C/C	1	16,9	20,9-12,7

4.3.2 - Analyses biogéographiques :

L'aire ancestrale reconstruite pour la racine de la tribu inclut l'Afrique et l'Asie (figure 13, tableau VI), incluant certaines aires actuellement dominées par des climats tempérés. L'échantillonnage obtenu pour le genre *Cercis* n'inclut malheureusement aucune des deux espèces Européennes. Il n'est donc pas possible de vérifier l'hypothèse d'une aire ancestrale plus large incluant l'Europe et correspondant aux régions entourant la mer de Thétys, tel que suggéré par Schrire et al. (2005) et Fritsch et Cruz (2012). Ces derniers ont montré une large répartition du genre *Cercis* et une diversification des espèces graduelle le long d'un gradient est-ouest (i.e. les espèces asiatiques sont les premières à s'être diversifiées et les espèces américaines, les dernières). L'aire de distribution des espèces asiatiques de *Cercis* englobe à la fois le sud de zone tempérée et la zone tropicale, les deux étant contigües. Il n'est donc pas surprenant que certains nœuds ancestraux du genre *Cercis* soient présents dans ces deux aires.

Une dispersion vers les régions plus arides de l'Afrique est ensuite suggérée. Ces régions seront le berceau des genres *Adenolobus* et *Griffonia*. Suite à cette dispersion vers l'Afrique, deux histoires biogéographiques distinctes sont observées : une menant au clade *Bauhinia* et l'autre, au clade *Phanera*.



5.0

Figure 13 (page précédente) : Recontruction des aires ancestrales pour la tribu des Cercideae à partir de la supermatrice combinant les deux marqueurs chloroplastiques (*trnL-trn*F et *matK-trn*K) et les trois marqueurs nucléaires (*Leafy, Legcyc1* et *Legcyc2*). Les détails concernant les relations et la distribution des espèces au sein de chacun des clades ne sont pas présentés puisque notre objectif est de mieux comprendre l'histoire biogéographique au niveau générique, et non spécifique. Les lettres indiquées aux nœuds correspondent aux aires ancestrales principales discutées dans le chapitre 4 (voir tableau VI). Les couleurs correspondent aux aires de distributions présentées dans la figure 12. La topologie complète est présentée en annexe V.

Les aires ancestrales reconstruites pour le clade *Bauhinia* (nœud F) suggèrent une présence ancestrale du clade Bauhinia en Afrique, où une division en deux lignées est observée. L'histoire africaine du clade *Bauhinia* se poursuit avec la première lignée formée des genres Piliostigma (nœud M) et Brenierea (nœud N). Le genre Piliostigma se diversifie en Afrique alors qu'une dispersion vers les régions arides de l'île de Madagascar est à l'origine du genre monospécifique Brenierea. La seconde lignée correspond au genre Bauhinia s.s. Une dispersion depuis l'Afrique vers les régions tropicales de l'Asie du sud permet la spéciation des espèces de Bauhinia asiatiques (nœud P). Les régions tropicales sèches de l'Afrique seront également le lieu de spéciation de la section Alvesia, alors que les espèces de la section Afrobauhinia apparaissent suite à une dispersion vers l'île de Madagascar (nœud Q). Cette dispersion est indépendante de celle à l'origine de Brenierea insignis. Finalement, en parallèle de la diversification des sections africaines et malgaches, un épisode de dispersion longue distance entre l'Afrique (régions tropicales sèches) et les régions tropicales à saison sèche de l'Amérique du Sud est à l'origine de la lignée américaine du clade Bauhinia (nœud R). Suite à cette dispersion, plusieurs mouvements géographiques sont à noter. Les premières lignées observées correspondent à la section Pauletia, que l'on retrouve majoritairement en Amérique du Sud (Brésil, Argentine, Colombie, Pérou, Paraguay, Bolivie). Quelques espèces de la section Bauhinia sont également retrouvées dans les premières lignées à se diversifier. Ces espèces sont essentiellement distribuées au Mexique. La majorité des espèces américaines forment un clade se divisant rapidement en trois groupes non monophylétiques mais correspondant majoritairement aux sections *Pauletia*, *Bauhinia* et *Amaria* (section distribuées en Amérique centrale et dans les régions du nord de l'Amérique du sud).

Le patron biogéographique reconstruit pour le groupe *Phanera* présente une histoire indépendante de celle observée pour le groupe *Bauhinia*.

La branche soutenant l'ensemble du groupe *Phanera* (nœud E) est située en Afrique. Les premières lignées du groupe sont africaines (*Gigasiphon* et *Tylosema*) mais le clade se disperse par la suite en Asie et en Australie. Les régions asiatiques verront la diversification du genre *Phanera*, et l'Australie, celles des genres *Lysiphyllum* et *Barklya*. Ces deux genres australiens ont néanmoins des histoires distinctes, puisque *Lysiphyllum* est groupe-frère du genre *Phanera*, alors que *Barklya* est groupe-frère du genre américain *Schnella*. Ce dernier semble avoir transité par l'Australie, pour se diversifier dans les régions tropicales sèches de l'Amérique.

4.4 - Discussion :

La biogéographie est plus le reflet d'affinités écologiques que de limites géographiques. Cette observation a été magistralement mise de l'avant par Schrire et al. (2005a et 2005b) pour la famille des Légumineuses. Celle-ci serait originaire d'un biome succulent, c'est à dire semi-aride, intolérant au feu, dominé par des forêts tropicales sèches et des brousses. Au début du Tertiaire, date à laquelle la familles des Légumineuses serait apparue (Lavin et al., 2005; Schrire et al., 2005a et 2005b; Bruneau et al., 2008), de telles conditions écologiques sont observées aux abords de la mer de Thétys, formant une véritable ceinture semi-aride (Scotese, 2001). Les relations observées entre les Néotropiques, l'Afrique et l'Asie est une image de la distribution plus vaste de la famille le long de la mer de Thétys. Schrire et al. (2005) ont démontré que les aires aux nœuds ancestraux de la famille (arbre basé sur Wojciechowski et al., 2004 et Bruneau et al., 2000) étaient, pour la plupart, optimisées pour un biome succulent. La famille se serait par la suite dispersée à la fois vers les régions tempérées

de l'hémisphère nord et les régions arides de l'hémisphère sud. Plusieurs périodes de réchauffement ont été observées au Tertiaire, en particulier l'optimum climatique du début de l'Éocène et du milieu du Miocène (Zachos et al., 2001). Ces réchauffements ont entrainés une aridification importante des tropiques et correspondent à la radiation massive de plusieurs famille, dont les Légumineuses. En Afrique, la zone aride se déplace vers le sud alors que la plaque continentale se déplace au nord (Jacobs, 2004). Les savanes et prairies tropicales, dominés par les Graminées, se développent au Miocène (Jacobs, 2004; Schrire et al., 2005a et 2005b). Ce biome est rapidement colonisé par la famille des Légumineuses et ce changement écologique est suivi d'une radiation rapide (Schrire et al., 2005a et 2005b). Au Miocène, l'intensification des moussons asiatique et la formation de la Cordillère des Andes, engendrant une modification majeure du climat et des patrons d'humidité en Amérique du sud, permettent le développement des conditions propices aux forêts tropicales humides à la fois en Amérique du sud et en Asie du sud-est (Hooghiemstra et Van der Hammen, 1998; Zachos et al., 2001). Une colonisation tardive de ce biome est observé pour les Légumineuses puisque celui-ci a été le plus récemment colonisé (Schrire et al., 2005a et 2005b).

La tribu des Cercideae est l'une des première lignée de la famille (Bruneau et al., 2008). Elle est donc l'une des clés de l'histoire des Légumineuses. La chronologie écologique développée par Schrire et al. (2005) pour l'ensemble de la famille se reflète-t-elle dans l'histoire des Cercideae ? La racine de la tribu présente une vaste distribution dès le début de l'Éocène (Afrique et Asie), et une disperion rapide vers les régions tempérées de l'hémisphère nord est observée pour le genre *Cercis*. Une large distribution, incluant l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie, est également observée par Davis et al. (2002) et Fritsch et Cruz (2012) pour la racine de *Cercis* et est entérinée par les preuves fossiles. Deux fossiles datés de l'Oligocène ont été retrouvés en Amérique du Nord : un fossile intermédiaire entre les genres *Cercis* et *Bauhinia* a été trouvé au Mexique (Calvillo-Canadell, 2002) et des fruits et feuilles attribués au genre *Cercis*, aux États-Unis d'Amérique (Herendeen et al., 1992; Herendeen et

Manchester, 2004; Jia et Manchester, 2014). Les fossiles retrouvés en Asie semblent plus apparentés à *Bauhinia* s.l. qu'à *Cercis* et sont en majorité plus récent que ceux présents en Amérique du Nord. Bien que la base de la branche menant au genre soit relativement ancienne (39,7 Ma), le genre *Cercis* n'est daté que à 23,5 Ma (nœud A). Ces estimations d'âge sont en accord avec celles obtenues par Davis et al. (2002) et Fritsch et Cruz (2012), qui dataient le genre à 34 et 35 Ma, respectivement, et l'ensemble des espèces de *Cercis*, excluant *C. chinensis*, à 21 et 19 Ma. Cette dernière estimation correspond à l'échantillonnage utilisé lors de notre analyse. Bien que Fritsch et Cruz (2012) aient montrés que les premiers ancêtres de *Cercis* étaient majoritairement mésophytes, l'ancêtre commun des lignées américaine et européenne est xérophyte, démontrant une adaptabilité à des conditions plus arides. L'âge de la radiation du genre correspond à une période de réchauffement au Miocène. *Cercis* est actuellement distribué dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord, mais est majoritairement retrouvé dans les zones tempérées chaudes.

La racine de Bauhinia s.l., Adenolobus et Griffonia se trouve en Afrique et suit le gradient d'aridification observé par Schrire et al. (2005). L'émergence de ces groupes commence dès la fin de l'Éocène, alors que les zones arides se développent plus au sud en Afrique à la fin de l'Éocène/début Oligocène (Jacobs, 2004) en réponse à l'augmentation de température de l'optimum climatique du début de l'Éocène. Adenolobus, groupe-frère du genre Cercis, est endémique aux brousses du sud de l'Afrique. La racine de ce genre prend naissance à la fin de l'Éocène, correspondant à l'émergence de biomes à végétation ouverte dans cette région. Griffonia est quant à lui restreint à des prairies côtières de l'ouest Africain (Liberia à Angola). La radiation des espèces actuelles d'Adenolobus (pas de datation pour Griffonia) n'apparait que bien plus tardivement (fin du Miocène), et correspond au développement des Graminées de type C4 et à la vaste distribution des biomes dominés par les Graminées. De plus, à l'exclusion des espèces africaines de Bauhinia s.s., tous les genres africains de la tribu (Adenolobus, Griffonia, Piliostigma, Tylosema et Gigasiphon), ainsi que les genres australiens (Lysiphyllum et Barklya) sont datés de la fin du Miocène au début du Quaternaire et occupent les biomes de prairies et de forêts tropicales humides décrit par

Schrire et al. (2005). Cette observation est en accord avec leur hypothèse d'une colonisation plus récente de ces biomes par les Légumineuses. La radiation du genre australien *Lysiphyllum* correspond à une forte diminution des taux d'humidité vers 8Ma et la modification des forêts vers des milieux plus ouverts (Hill, 2004).

La séparation des groupes *Bauhinia* et *Phanera* est datée de la fin de l'Éocène et leur ancêtre commun est africain. Quel est l'évènement déclencheur d'une telle séparation ? Les espèces du groupe *Phanera* sont grimpantes, alors que celles du groupe *Bauhinia* ne le sont pas. La capacité de grimper est une apomorphie pour le groupe *Phanera*, puisqu'elle est absente des genres *Cercis*, *Adenolobus* et *Griffonia*. Cette évolution morphologique a donc pu permettre l'occupation de nouvelles niches par les espèces ancestrales du groupe *Phanera*. Le centre de diversification du groupe *Phanera* se situe en Asie du sud-est, dominé par des forêts tropicales humides, alors que le groupe *Bauhinia* s'est majoritairement diversifié en Amérique du sud, où l'on retrouve à la fois des forêts tropicales humides et des forêts tropicales à saison sèche. L'avantage évolutif procuré par la capacité de grimper (Gianoli, 2004) a permis aux espèces du groupe *Phanera* de se développer dans des milieux densément couverts, tels les forêts tropicales humides, alors que les espèces du groupe *Bauhinia* sont plus adaptés aux milieux ouverts.

Mais avant de pouvoir se diversifier largement en Asie et en Amérique du sud, comment expliquer la venue de ces deux groupes dans ces deux nouvelles aires de distribution ?

L'origine des clades asiatiques des groupes *Bauhinia* et *Phanera*, tout comme celle des clades américains, sont étonnements synchrones : ces clades sont tous datés du début/milieu du Miocène. Quel est donc l'évènement déclencheur des dispersions longue-distances vers l'Asie et l'Amérique du sud ? Tel que vu précédemment, cette période correspond à un pic de réchauffement (optimum climatique du milieu du Miocène) (Zachos et al., 2001; Richardson et al., 2004), ainsi qu'au vaste développement de végétations ouvertes (savanes, prairies)(Jacobs, 2004). De telles

conditions ont pu permettre une expansion des populations africaines, augmentant ainsi la probabilité de dispersion vers de nouvelles aires. De nombreux clades présentent des évènements de dispersions longues-distances à la même époque : Bromeliaceae et Rapataceae (Givnish et al., 2004), Indigofereae (Leguminosae, Schrire et al., 2009), Phaseoleae (Leguminosae, Li et al., 2013), Monimiaceae (Renner, 2010), Melastomataceae (Renner, 2001). Les fossiles attribués à *Bauhinia* s.l. en Asie (datés de l'Oligocène et du Miocène) et en Amérique du sud/centrale (Miocène) entérinent les âges trouvés dans notre analyse.

4.4.1 - Un aller-simple vers l'Asie !

La phylogénie et la reconstruction des aires ancestrales montrent clairement que l'arrivée des groupes *Bauhinia* et *Phanera* en Asie est due à deux évènements indépendants. En effet, la racine de chacun des groupes se situe en Afrique, bien après la séparation des deux lignées, et deux évènements de dispersion longue distance sont donc nécessaires afin d'expliquer la distribution asiatique actuelle. Quels peuvent donc être les vecteurs de transport possibles ayant mené à l'arrivée des ancêtres de *Bauhinia* s.s. et *Phanera* en Asie ?

Plusieurs vecteurs ou routes de dispersion sont possibles : dispersion de graines transportées par les vents ou les courants marins, dispersion via des animaux migrateurs ou dispersion terrestre via le Moyen-Orient. L'Océan indien est le terrain de jeu de nombreux vents dominants, en particulier le courant Jet, dont la circulation va de l'ouest à l'est en période de transition des moussons (Wyrtki, 1973; Woodberry et al., 1989), et de forts courants marins, dont le contre-courant équatorial sud, circulant d'ouest en est, et le courant des moussons (Wyrtki, 1973; Luyten et al., 1980; Shankar, 2002). Une dispersion longue-distance utilisant les vents dominants a été suggérée pour de nombreux genres, comme par exemple *Exacum* (Gentianaceae; Yuan et al., 2005), *Osbeckia* et *Melastoma* (Melastomataceae; Renner, 2004a), *Dalbergia* (Leguminosae; Vatanparast, 2013). Néanmoins, les graines de *Bauhinia* ne présentent pas de

caractéristiques permettant, à priori, une dispersion efficace grâce au vent. Cependant, les travaux de Higgins (2003) et de Nathan et al. (2008) montrent que l'absence de caractéristiques associées à un mode de dispersion longue-distance n'exclut pas pour autant ce mode de dispersion. Ils sont en effet arrivés à la conclusion que les évènements de dispersion longue-distance sont souvent liés à la déviation du patron de dispersion prévalant pour une espèce, comme par exemple une dispersion longuedistance associée à un fort évènement climatique. De plus, la grande variabilité des habitats et formes de vie des espèces de *Bauhinia* s.l. ont pu permettre la colonisation rapide de nouveaux habitats suite à des évènements de dispersion longue-distance.

Plusieurs études ont montré la prévalence de patrons de dispersion sculptés par les vents dominants, éloignant les arguments selon lesquels de telles dispersions sont aléatoires et non-orientées (Givnish et Renner, 2004; Munoz et al., 2004; Renner, 2004a; San Martin et Ronquist, 2004; San Martin et al., 2007). La dispersion des graines via l'Océan indien est également à envisager, puisque plusieurs courants auraient pu permettre la dispersion depuis l'Afrique vers l'Asie du sud-est, en particulier le contre-courant équatorial sud et le courant des moussons (Wyrtki, 1973; Luyten et al., 1980; Shankar, 2002). Peu d'espèces sont reconnues posséder des graines capables de longs voyages en mer, tout en gardant leur capacité de germination. Seules quelques 460 espèces ont été rapportées comme possédant de telles capacités (Sullivan et al., 2010). En plus de nombreuses autres espèces de Légumineuses (par exemple *Caesalpinia, Mucuna, Acacia, Sesbania, Cassia, Dalbergia*), on retrouve dans cette liste des graines de *Bauhinia* et de *Gigasiphon* (Sullivan et al., 2008), mettant ainsi en lumière la possibilité de transport et de survie en mer de certaines graines de Cercideae.

Bien que les graines de Cercideae ne sont pas reconnues être consommées par des oiseaux (les graines sont coriaces et non charnues) et qu'elles ne présentent aucune caractéristiques morphologique permettant un transport passif, la possibilité de dispersion de graines par des oiseaux migrateurs ne peut être totalement exclues, mais elle semble moins probable que les voies de dispersion précédentes.

155

Finalement, la possibilité d'une dispersion terrestre via le Moyen-Orient est également envisageable, mais semble moins probable. En effet, bien que certaines espèces de *Tylosema* et *Gigasiphon* soient distribuées jusqu'en Somalie ou au Kenya, seule une espèce (*Bauhinia semla* Wunderlin) est distribuée au Moyen-Orient (Pakistan seulement). De plus, la diversification des groupes *Gigasiphon* et *Tylosema* est beaucoup plus récente que celles des groupes *Bauhinia* et *Phanera* en Asie. Enfin, aucune preuve fossile n'a été trouvée au Moyen-Orient, limitant donc la probabilité de passage via ces terres.

4.4.2 - Deux routes distinctes pour les lignées américaines des groupes *Bauhinia* et *Phanera* ?

À la différence des dispersions observées vers l'Asie, les groupes *Bauhinia* et *Phanera* semblent avoir emprunté des chemins différents pour se retrouver en Amérique du sud. Leur histoire débute tout de même sur le même continent : l'Afrique.

Le genre *Bauhinia* s.s. semble s'être diversifié en Amérique à la suite d'une dispersion longue-distance à travers l'océan Atlantique au début du Miocène. À cette période, les deux masses continentales sont déjà séparées depuis plusieurs millions d'années. L'existence de forts courants marins entre l'Afrique et l'Amérique du Sud pourrait par contre expliquer une telle dispersion. Ces courants (courant équatoriaux du sud) n'ont a priori pas été modifié depuis la séparation du Gondwana. Ils prennent pour origine les côtes sud-ouest de l'Afrique et se dirigent vers la pointe est du Brésil, où ils rencontrent le courant Brésilien nord, remontant par la suite les côtes brésiliennes (Renner, 2004a). Les capacités de survie et de germination de graines de *Bauhinia* suite à un long séjour en mer ont déjà été discutées dans la section précédente. Il est par ailleurs intéressant de noter que c'est le long des côtes américaines que la plupart des graines dérivantes sont répertoriées, mettant l'emphase sur la capacité réelle de dispersion depuis l'Afrique vers l'Amérique du sud. D'autres courants dominants existent dans cette région de l'océan Atlantique, mais sont orientés dans l'autre sens (i.e. de l'Amérique du Sud à l'Afrique). Contrairement à la dispersion vers l'Asie, une

dispersion grâce aux vents dominants semble plus aléatoire et peu probable étant donné l'absence de corridor régulier de vents dominants entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (Givnish et Renner, 2004). Plusieurs exemples de dispersion longue-distance à travers l'océan Atlantique ont été démontrés (Annonaceae et Rhamnaceae, Richardson et al., 2004; Sapotaceae, Bartish et al., 2011; Turneraceae, Thulin et al., 2012; Caricaceae, Christenhusz et Chase, 2013). L'hypothèse d'une dispersion terrestre via le pont terrestre nord atlantique (North Atlantic Land Bridge, NALB) peut également être rejetée. Ce pont terrestre, reliant l'Amérique du Nord à l'Europe, a en effet disparu vers 50 Ma (Sanmartin et al., 2001) et ne permet donc pas d'expliquer la disjonction obtenue entre nos groupes américains et africains. De plus, l'absence de fossiles de *Bauhinia* en Europe et en Amérique du Nord supporte ce rejet.

Il serait aisé de penser que les ancêtres du genre Schnella ont suivi le même chemin que ceux des espèces américaines de Bauhinia s.s. Or, la reconstruction des aires ancestrales du groupe *Phanera* semble indiquer une tout autre route. La racine du groupe Phanera est fermement ancrée en Afrique, mais le groupe se disperse rapidement vers l'Asie tel que vu dans la section précédente. À la différence du genre Bauhinia s.s., dont les groupes asiatiques et américains sont issus de deux lignées indépendantes parties de l'Afrique, le genre Schnella, seul genre américain du groupe Phanera, semble être passé par l'Asie, puis l'Australie avant de se diversifier en Amérique du Sud. Cette hypothèse australienne est supportée par le placement du genre Barklya comme groupe frère de Schnella. Il est également intéressant de noter le placement de Lysiphyllum comme groupe frère du genre Phanera, suggérant une dispersion rapide des ancêtres du genre Lysiphyllum vers l'Australie suite à l'arrivée du groupe en Asie du sud-est. Cette dispersion rapide est également observée pour la lignée incluant *Barklya* et *Schnella*, mais est indépendante de celle de *Lysiphyllum*. La distance séparant l'Asie du sud-est et l'Australie est petite en comparaison de celles observées pour les autres dispersions majeures de la tribu, et l'observation de deux évènements de dispersion distincts entre ces deux régions n'est donc pas surprenant. Expliquer la dispersion entre l'Australie et l'Amérique du Sud est un peu plus compliqué. Sans tenir compte de l'âge de ces clades, l'explication probable serait un

passage via l'Antarctique, alors que des forêts tropicales humides étaient présentes sur le continent (Bowen, 2007). Néanmoins, la séparation de l'Antarctique, de l'Amérique du Sud et de l'Australie il y a environ 30 Ma prédate de plusieurs millions d'années les dispersions depuis l'Afrique observée pour les groupes Bauhinia et Phanera (Sanmartin et al., 2007). Il est donc impossible que des ancêtres communs de Schnella puissent être présents en Antarctique au moment de la séparation de ces masses continentales. Seules des hypothèses de dispersion longue-distance sont donc envisageables pour expliquer la distribution actuelle. Quelles sont les probabilités d'occurrence de telles dispersions ? Winkworth et al. (2002), Sanmartin et Ronquist (2004) and Sanmartin et al. (2007) se sont largement penchés sur la question et ont pu montrer l'existence de voies de dispersions entre l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'Amérique du Sud via le West-wind drift (WWD) et le courant antarctique circumpolaire (Antarctic circumpolar current, ACC), tous deux circulant d'ouest en est qui se sont mis en place au Miocène (Winkworth et al., 2002). Les études démontrent clairement la prévalence des dispersions à travers la mer de Tasmanie, depuis l'Australie vers la Nouvelle-Zélande, mais elles ne rejettent pas pour autant la possibilité de dispersion soit directement depuis l'Australie vers l'Amérique du Sud, soit avec un passage par la Nouvelle-Zélande, en accord avec la direction du WWD et du ACC. La dispersion des ancêtres du genre Schnella vers l'Amérique du Sud est donc une hypothèse plausible. Deux problèmes font néanmoins surface : 1) aucune espèce actuelle de *Bauhinia* s.l. n'est présente en Nouvelle-Zélande, et, 2) au contraire des taxons ayant probablement utilisé la même voie de dispersion, les espèces de Schnella ne sont pas majoritairement distribuées dans le sud de l'Amérique du Sud, mais sont distribuées plus au nord (Brésil, Guyane, Pérou, Costa Rica), la majorité des espèces de Schnella étant trouvée au Brésil. L'absence d'espèces en Nouvelle-Zélande n'indique pas forcément que les ancêtres de Schnella n'aient pas transité par cette île pour finir par s'y éteindre. Néanmoins, aucune preuve fossile ne permet de supporter le passage de la lignée via la Nouvelle-Zélande. De la même manière, l'absence d'espèces de Schnella au sud de l'Amérique du Sud ne signifie pas que la lignée n'ait pas emprunté ce passage. La baisse des températures observée à partir du milieu du

Miocène pourrait être un facteur ayant entrainé l'extinction des espèces du genre *Schnella* dans les zones méridionales et une migration vers le nord de l'Amérique du Sud, dans des biomes plus tropicaux.

4.4.3 - Madagascar

L'île de Madagascar présente un taux d'endémicité particulièrement important : plus de 80% de sa flore vasculaire est endémique (Buerki et al., 2013). De nombreuses questions se sont posées quant à l'origine d'une telle endémicité, ainsi qu'à l'origine géographique des taxons. Les plus récentes études ont montré le lien fort existant entres les flores et faunes africaines et malgaches (Yoder et Nowak, 2006; Buerki et al., 2013), en opposition avec la vision plus traditionnelle liant les flores et faunes de Madagascar et de l'Inde, via un épisode de vicariance (Leroy, 1978; Grubb, 2003).

La tribu des Cercideae est représentée à Madagascar par le genre monospécifique Brenierea et la section Afrobauhinia (Bauhinia s.s), tout deux endémiques et appartenant au groupe Bauhinia. Ces deux taxons sont groupes-frères d'espèces africaines, soutenant l'hypothèse d'une origine africaine de la flore malgache. Les deux taxons sont datés du début/milieu du Miocène et correspondent à l'aridification graduelle du climat, atteignant un pic lors de l'optimum climatique du milieu du Miocène. La section Afrobauhinia semble légèrement plus ancienne que Brenierea, mais les marges d'erreurs observées pour ce dernier sont très larges. Brenierea est un fantastique exemple d'adaptation à un milieu xérique, puisque ses tiges sont transformées en cladodes et que ses feuilles sont réduites. Il est aujourd'hui restreint à la région aride du sud/sud-ouest de l'île. La section Afrobauhinia est retrouvée plus largement sur l'île, mais majoritairement dans des régions présentant des saisons sèches prononcées (Du Puy et Rabehovitra, 2002). De nombreux taxons se sont dispersés et diversifiés à Madagascar au Miocène, non seulement chez les plantes (Melastomataceae, Renner, 2004b; Sapindaceae, Buerki et al., 2011; Annonaceae, Zhou et al., 2012;), mais également chez les mammifères (carnivores, Yoder et al., 2003, Poux et al., 2005; rongeurs, Steppan et al., 2004, Poux et al., 2005).
4.5 - Conclusion :

L'histoire de la famille des Légumineuses est liée aux modifications climatiques du Tertiaire : réchauffement global observé durant l'Éocène et le Miocène, entrecoupé de périodes de refroidissement et de glaciation à l'Oligocène. Le réchauffement a entrainé l'aridification de nombreuses régions de l'hémisphère sud, permettant des vagues de diversifications non seulement chez les Légumineuses, mais chez de nombreuses autres familles d'Angiospermes. L'histoire des Légumineuses est également intrinsèquement liée à celle des Graminées, puisque la radiation massive de ces dernières au Miocène, profitant des milieux ouverts créés en forêt, se reflète dans la deuxième vague de radiation observée pour la famille.

La tribu des Cercideae, l'une des premières lignées des Légumineuses, est un bel exemple de cette histoire biogéographique globale. La tribu s'est en premier lieu diversifiée dans des milieux arides de l'Afrique, au moment de la première vague de réchauffement durant l'Éocène. Elle a ensuite vécu plusieurs vagues de diversification rapide et étonnement symétrique entre les groupes *Bauhinia* et *Phanera*, mettant en lumière l'existence de conditions favorables à ces dispersions dès le début du Miocène. Les changements climatiques ayant suivi (intensification des moussons en Asie, aridification en Amérique du sud et en Afrique) a entraîné l'occupation de nouvelles niches écologiques et la radiation importante et récente observée pour la tribu, ainsi que pour l'ensemble des Légumineuses. Cette période n'a pas seulement été capitale dans l'histoire des Légumineuses, mais également pour de nombreuses familles d'angiospermes tropicaux.

Chapitre 5 - Discussion générale et Conclusion

À l'aboutissement de ce projet, nous pouvons nous demander ce que celui-ci a apporté à la compréhension de *Bauhinia* s.l. En effet, quelques classifications globales (Wunderlin et al., 1987) et plus restreintes (Schmitz, 1973, 1977) s'étaient d'ores et déjà intéressées à ce groupe, sur une base morphologique uniquement. Au regard de la grande variabilité interspécifique et de la large distribution des espèces au sein de ce groupe, les classifications obtenues ne s'entendaient pas complètement quant à la délimitation des taxons au sein de Bauhinia s.l., ni des liens entre ces différents taxons. Ainsi, la taxonomie de *Bauhinia* a oscillé entre l'idée d'un genre *Bauhinia* incluant des sous-genres tels que Phanera, Bauhinia, Barklya, etc, et celle plaidant pour une reconnaissance de plusieurs genres distincts au sein de Bauhinia s.l. La première analyse moléculaire de Bauhinia s.l. (Lewis et Forest, 2005) a jeté les bases de notre travail, puisqu'elle suggère le non monophylétisme de *Bauhinia* s.l. et la séparation en deux lignées des taxons au sein de ce groupe. Cette phylogénie, basée sur un échantillonnage restreint, est donc venue mettre en lumière de nouvelles hypothèses phylogénétiques que nous nous devions de vérifier. Dans l'espoir que la variabilité morphologique observée au sein du clade ne se traduise pas par une absence de patron phylogénétique moléculaire, nous avons donc décidé de pousser plus loin nos recherches et d'intégrer de nouveaux marqueurs chloroplastiques et nucléaires aux données déjà disponibles. Ce projet a porté fruit et a mis clairement en lumière la nécessité de reconnaître plusieurs genres distincts au sein de Bauhinia s.l., de même que l'inclusion du genre Brenierea au sein de Bauhinia s.l., et non plus comme groupefrère de celui-ci. Bien que ce projet ne se soit pas tourné vers une analyse morphologique du groupe *Bauhinia* s.l., une observation rapide des caractères macroscopiques au sein du groupe ne révèle pas (ou peu) de patrons morphologique clairs permettant de délimiter aisément les genres décrit au sein de Bauhinia s.l. Ainsi,

seul le port des différentes espèces permet de différencier les espèces du groupe *Bauhinia*, de celles appartenant au groupe *Phanera*. En effet, le groupe *Bauhinia* est caractérisé par des arbres ou des arbustes non-grimpants, alors que les espèces du groupe *Phanera* sont des lianes, des arbutes ou des herbacées rampantes ou grimpantes. La forme de la feuille et son degré de découpage (la morphologie des feuilles varie de entière à bifoliolée) ne semblent pas être un bon caractère pour délimiter les deux groupes (*Bauhinia* et *Phanera*) et encore moin les genres. De même, la morpholgie florale n'offre pas plus de secours, mis à part la prévalence du calice s'ouvrant à la manière du spathe des Araceae au sein des espèces du groupe *Bauhinia*. Les espèces du groupe *Phanera* présentent quant à elles un calice s'ouvrant en plusieurs languettes. Aucune étude n'a été réalisée sur le genre dans sa totalité à la recherche de caractères microscopiques informatifs et, à la lumière des résultats obtenus dans cette thèse, un tel projet serait plus qu'intéressant à poursuivre.

5.1 - Il était une fois un vaste genre....

Notre projet avait pour but premier de reconstruire une phylogénie de *Bauhinia* s.l. mais, comme dans la plupart des analyses moléculaires ciblant différents marqueurs, nous nous sommes vite rendus compte que la recherche d'une seule et unique phylogénie était une utopie. D'autant plus dans un groupe tel que *Bauhinia* : riche en espèce, largement distribué et hypervariable. Le chapitre 3 de cette thèse est la représentation parfaite de ces problématiques, avec pas moins de six phylogénies disctinctes présentées et discutées. Cette surabondance d'hypothèses peut apparaître comme un échec du projet, mais à mon sens, elle n'est que le reflet de l'histoire du groupe : complexe et riche. Bien que l'analyse de chaque marqueur ne semble que remettre en question les résultats des autres marqueurs choisis, nous voyons plutôt cela comme l'occasion d'explorer les multiples possibilités de réponses vis à vis de nos hypothèses de départ. Revenons quelques instants sur celles-ci, afin de mieux résumer les résultats obtenus :

- Le genre *Bauhinia* est paraphylétique, avec l'inclusion du genre *Brenierea* en son sein.
- Le genre *Bauhinia* est constitué de deux lignées principales : l'une constituée des genres *Bauhinia* s.s. et *Brenierea*, l'autre des genres *Barklya*, *Gigasiphon*, *Lasiobema*, *Lysiphyllum*, *Phanera*, *Piliostigma* et *Tylosema*.
- Les genres *Cercis*, *Adenolobus* et *Griffonia* sont les groupes frères du genre *Bauhinia* s.l. (celui-ci incluant *Brenierea*).

Que ce soit les marqueurs chloroplastiques ou les marqueurs moléculaires, tous mettent en lumière le paraphylétisme de Bauhinia s.l. avec l'inclusion du genre Brenierea en son sein. Ce genre monospécifique malgache a longtemps été le sujet de discussions taxonomiques avant son placement au sein des Cercideae. Notre étude démontre hors de tout doute un tel placement, ajoutant de surcroit un lien fort entre Brenierea insignis et les espèces africaines du groupe Bauhinia. Ce groupe, constitué des genres Piliostigma, Brenierea et Bauhinia s.s. est groupe frère du groupe Phanera, regroupant les genres Gigasiphon, Tylosema, Barklya, Lysiphyllum, Phanera et Schnella. Notre étude confirme donc l'existance de deux lignées disctinctes au sein de Bauhinia s.l. mais nos résultats diffèrent quelque peu des résultats préliminaires de Lewis et Forest (2005). Ainsi, Piliostigma est reconnu au sein du groupe Bauhinia au lieu du groupe *Phanera* ; le genre *Lasiobema* n'est plus reconnu en tant que tel et les espèces sont regroupées dans le genre *Phanera*; et, finalement, le genre *Phanera*, tel que décrit par Wunderlin et al. (1987) et Lewis et Forest (2005), est désormais divisé en deux genres : Phanera, composé de toutes les espèces asiatiques et les espèces de Lasiobema, et Schnella, composé des espèces américaines.

Revenons maintenant sur les hypothèses biogéographiques de départ, construite principalement sur la base du travail de Schrire et al. (2005) :

• La tribu des Cercideae est originaire de biomes tempérés.

- Les genres Adenolobus, Griffonia, Brenierea, ainsi que les espèces du genre Bauhinia ont par la suite été dispersées vers des biomes plus arides en Afrique. Des événements de dispersions auraient permis la distribution des espèces de Bauhinia en Asie, Amérique du sud et Amérique Centrale, ainsi qu'en Australie.
- Des évènements de dispersion indépendants sont à l'origine des groupes *Phanera* et *Bauhinia* en Amérique. Il en va de même pour ces deux groupes en Asie.
- Le genre *Bauhinia* s.l. est trop jeune pour que sa distribution soit expliquée par la fragmentation des continents. La distribution actuelle est donc le résultat de plusieurs évènements de dispersion longue distance.

Puisque histoire phylogénétique et histoire biogéographique sont intimement liées, allons déambuler sur le chemin ayant conduit à la tribu des Cercideae telle que nous la connaissons actuellement.

La tribu serait apparue il y a 49,7 Ma dans les régions entourant la mer de Thétys (Afrique à Eurasie). Un consensus quant à la région précise n'a malheureusement pas été obtenu. Une dispersion rapide vers des biomes tempérés de l'hémisphère permettra la diversification des espèces de *Cercis*, seules espèces de la tribu ayant une aire de distribution dans des biomes tempérés. La séparation de ce genre semble avoir été rapide, faisant de *Cercis* le groupe frère de l'ensemble de la tribu. L'histoire de celle-ci se déplace rapidement vers l'Afrique, et plus particulièrement vers des biomes plus arides du centre et du sud du continent. Elle ne sera pas, par contre, le catalyseur de la diversification des genres Africains actuels (*Adenolobus, Griffonia, Piliostigma, Tylosema* et quelques espèces du genre *Bauhinia* s.s.), puisque ceux-ci ne se diversifient qu'à partir de 19,2 Ma (clade africain de *Bauhinia* s.s.) et plus tard (entre 13 et 5 Ma), suggérant ainsi l'influence de modifications climatiques et/ou environnementales pour expliquer la spéciation rapide

de ces groupes à peu près à la même période. Ces régions africaines seront néamoins le départ d'une fantastique série de dispersions à l'origine des groupes *Bauhinia* et Phanera. La racine de ces deux groupes est estimée à la même période, aux alentours de 40 Ma, et le patron de dispersion suivi emprunte des voies et des vecteurs similaires. La première dispersion observée à la fois pour les groupes Bauhinia et Phanera part de l'Afrique et se dirige vers l'Asie. Il est néanmoins important de noter que ces dispersions sont propres à chaque groupe, puisqu'elles sont datées après la divergence entre ceux-ci. Les espèces asiatiques que l'on retrouve à l'heure actuelle sont apparues vers 20 Ma pour les deux groupes, suggérant des modifications environnementales ayant menées à des extinctions et des spéciations. Des dispersions via des vents ou des courants dominants apparaissent comme les hypothèses les plus probables. Les genres Phanera et Lysiphyllum sont les deux seuls genres asiatiques au sein du groupe Phanera. Le genre Phanera est néanmoins le plus diversifié du groupe et inclus les espèces précédemment reconnues comme le genre Lasiobema. Étant donné l'absence de monophylétisme pour les espèces de ce grade, nous confirmons donc qu'il ne peutêtre reconnu comme un genre disctinct, et l'intégrons donc au sein du genre Phanera.

Le second événement marquant de l'histoire des groupes *Bauhinia* et *Phanera* est une dispersion vers l'Amérique du Sud. À l'inverse de la dispersion asiatique, deux routes ont été empruntées pour rejoindre le continent américain. Le groupe *Bauhinia* est parti de l'Afrique (16,9 Ma) et *Schnella* (groupe *Phanera*, 18,5 Ma) est quant à lui passé par l'Australie pour atterir en Amérique. Dans les deux cas, les vecteurs de dispersions les plus probables sont les vents dominants et les courants marins. Les genres *Lysiphyllun* et *Barklya* sont les seuls genres actuellement distribués en Australie.

Les deux aires de distribution au sein desquelles la majorité des espèces de Cercideae sont retrouvées semblent donc avoir évoluées en parallèle, utilisant des voies et des vecteurs de dispersion similaires, mais favorisant les espèces du groupe *Phanera* en Asie et celles du groupe *Bauhinia* en Amérique.

5.2 - Ce que nous avons appris de nos erreurs et limitation des méthodes d'analyse utilisées.

Soyons franc : tout projet scientifique est une suite d'échecs et d'erreurs qui nous mènent, petit à petit, vers une (ou des) solution(s). Mais ce sont ces embûches qui nous permettent de mieux comprendre notre projet, d'aller toujours un peu plus loin. Alors qu'avons nous appris lors de ce projet ?

L'utilisation de données nucléaires nous a ouvert une nouvelle vision, plus complexe, de l'organisation de la tribu. Cette complexité a néanmoins été la source de difficulté d'analyse et d'interprétation des résultats. L'existance de deux copies au moins de *Legcyc* est fortement intéressante et inattendue (une seule copie avait été détectée par Citerne et al., 2003). Ces deux copies ont néanmoins ajouté une certaine charge analytique et des difficultés d'interprétation. En ce qui concerne *Leafy*, la section du gène séquencée s'est avérée complexe, puisque les deux exons ne présentaient pas suffisamment de variabilité pour permettre une résolution des relations entre les sections des différents genres, alors que l'intron était lui trop variable pour permettre un alignement sans ambiguité de la totalité de l'échantillonnage. En effet, l'alignement des deux groupes principaux (*Bauhinia* et *Phanera*), ainsi que des groupes frères s'est révélé difficile et complexe, ne permettant pas d'enlever tout doute d'erreur d'alignement. *Leafy* s'est donc révélé beaucoup moins informatif pour notre groupe que ce que nous avions espéré : trop variable et pas assez à la fois !

Le choix des marqueurs nucléaires s'avère donc primordial et doit répondre à plusieurs critères, dont la facilité d'amplification (longueur du gène, existence de régions conservées utilisées comme cible des amorces), l'existence d'une seule copie du gène ciblé (bien que parfois des surprises nous attendent), et un taux de variation adéquat au niveau taxonomique étudié. Dans le contexte de notre projet, *Leafy* et *Legcyc* se révèlent donc comme des régions nucléaires relativement informatives, mais présentant des limitations importantes. Je reste néanmoins persuadée que ces deux gènes clés dans le développement foliaire et floral sont le reflet de l'histoire des

Cercideae et que le parrainage de ces données et de données morphologiques pourrait faire ressortir des informations précieuses quant à la compréhension de la tribu.

5.3 - Et maintenant?

À la lumière des résultats présentés plus haut, que reste-t-il à faire ? Quelles seraient les pistes de travail pour la poursuite du projet *Bauhinia* ?

Ce projet est, à ce jour, la plus vaste phylogénie utilisant des données moléculaires pour la tribu des Cercideae. Incluant à la fois des marqueurs nucléaires et chloroplastiques, il permet une vision plus globale de l'histoire de la tribu. Mais de nombreuses nouvelles pistes pourraient être explorées afin de 1) obtenir une meilleure résolution au sein des groupes *Bauhinia* et *Phanera*, 2) comprendre les incohérence observées entre les phylogénies reconstruites à partir des marqueurs nucléaires et chloroplastiques, et donc entre les arbres de gènes et l'arbre d'espèce et 3) permettre une utilisation plus aisée des résultats de ce projet, i.e. relier des données morphologiques aux résultats moléculaires afin de permettre une identification et une compréhension plus aisée sur le terrain.

 Afin d'obtenir une meilleure résolution interspécifique, une analyse plus spécifique de chaque genre est nécessaire. En effet, tel que démontré par l'analyse de datation, la diversification des espèces des différents genres de *Bauhinia* s.l. a été récente et rapide. Cette observation met en avant la nécessité de choisir des marqueurs plus variables afin d'obtenir un signal phylogénétique permettant une reconstruction au niveau spécifique. L'utilisation de marqueurs présentant de plus hauts degrés de variabilité empêche néanmoins leur utilisation à l'échelle de la tribu, nécessitant donc une analyse de chaque genre séparément, voir de chaque groupe géographique en ce qui concerne les espèces du genre *Bauhinia* s.s. Notre échantillonnage de chaque genre, bien que large, a été limité pour certains genres tels que *Phanera*, *Schnella* et *Bauhinia* s.s. Une analyse séparée de ces groupes en particulier serait donc extrêmement intéressant et un bon complément à notre projet.

- 2) Bien que l'analyse des marqueurs chloroplastiques ait été facilement menée et ait apporté une vision stable du groupe, les marqueurs nucléaires choisis sont venus semer le doute sur certaines relations. En effet, l'histoire reconstruite à partir de ces régions moléculaires apparaît moins lisse, plus complexe. Bien que cette observation puisse être attribuable à un manque de signal phylogénétique, elle peut également être la résultante de l'existence d'une histoire plus complexe que celle suggérée par les marqueurs chloroplastiques qui, rappelont le, présentent une transmission monoparentale. Est-ce le reflet de recombinaison ? De l'existance de flux génique fort entre certains taxons ? Afin de le vérifier, il serait important de tester de nouveaux marqueurs nucléaires, permettant ainsi de vérifier l'existance ou l'absence d'un patron entre les différents gènes nucléaires utilisés. L'augmentation du nombre de gènes nucléaires séquencés pourra également permettre une meilleure compréhension de l'arbre d'espèces, en faisant ressortir plus fortement un patron phylogénétique commun entre les arbres de gènes.
- 3) La morphologie des espèces des groupes *Phanera* et *Bauhinia* est hypervariable, avec de larges variations de morphologies foliaires pouvant même exister entre la base et les parties supérieures des lianes. L'utilisation des caractères diagnostiques floraux permet une identification plus aisée des différentes espèces d'une même région, mais lorsque par malchance les individus observés ne sont ni en floraison, ni en fructification, il s'avère souvent impossible d'identifier les espèces. C'est une réalité dans bien des groupes bien entendu, mais la richesse spécifique et morphologique des Cercideae en fait un groupe dont les espèces sont particulièrement difficile à identifier. Il serait donc pertinent de revoir, à la lumière des relations soutenues par les données moléculaires, de tenter de retrouver des caractères diagnostiques facilement utilisable pour une identification plus rapide et précise.

Cette thèse sera, je l'espère, un point de départ solide pour les futurs projets s'intéressant à ce clade si riche et intéressant. C'est par la beauté de la fleur de *Bauhinia* que j'ai découvert ce projet et j'espère qu'elle émerveillera encore de nombreux chercheurs afin que l'histoire de ce genre puisse être encore mieux comprise. Cette thèse, tout comme les études sur chacune des tribus des Caesalpinioideae, toutes aussi mystérieuses et envoutantes les unes que les autres, ne permettront que de mieux comprendre l'histoire des Caesalpinioideae et des Légumineuses.

Références

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Trans. Automat. Contr. 19(6): 716–723. doi:10.1109/TAC. 1974.1100705.
- Ané C., Larget B., Baum D.A., Smith M.D., Rokas A., 2007. Bayessian estimation of concordance among gene trees. Mol. Biol, Evol. 24(2): 412-426.
- Antonelli, A., 2009. Have giants lobelias evolved several times independently? Life form shifts and historical biogeography of the cosmopolitan and highly diverse subfamilly Lobelioideae (Campanulaceae). BMC Biology 7: 82. doi:10.1186/1741-7007-7-82
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C., SanMartin, I., 2009. Tracing the impact of Andean uplift on Neotropical plant evolution. PNAS 106: 9749-9754.
- APG III, 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105-121.
- Archambault A., Bruneau A., 2004. Phylogenetic utility of the LEAFY/FLORICAULA gene in the Caesalpinioideae (Leguminosae): gene duplication and a novel insertion. Syst. Bot. 29: 609-626.
- Aubréville, A., 1968. Légumineuses-Caesalpinioidées. In Flore du Gabon 15. Edited by Aubréville, A. & Leroy J.-F. Leroy. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Awashti, N., 1992. Indian fossil legumes. *In* Advances in Legumes systematics, part 4: the fossil record. Edited by Herendeen, P.S. and Dilcher, D.L., 1992, The Royal Botanic Garden, Kew.
- Axelrod, D.I., 1992. Climatic pulses, a major factor in legume évolution. In Advances in legume systematics, Part 4: the fossil record. Edited by Herendeen, P.S., Dilcher, D.L.. Royal Botanic Garden, Kew. Pp. 259-279.
- Baillon, H., 1870. Légumineuses In Histoire des Plantes Vol. II. Edited by Martinet E., Paris. Pp. 1-384.

- Baker, J.G., 1878. Leguminosae. In Flora of British India. Vol. 2. Edited by J.D. Hooker. Lovell & Co., London, UK. pp. 56–306.
- Bandyopadhyay, S., Thothathri, K., and Sharma, B.D., 2005. The genus *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in India. J. Econ. Taxon. Bot. 29: 763–801.
- Bartish I.V., Antonelli A., Richardson J.E., Swenson U., 2011. Vicariance or longdistance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). Journal of Biogeography 38: 177-190.
- Belfiore N., Liu L., Moritz C., 2008. Multilocus phylogenetics of a rapid radiation in the genus Thomonys (Rodentia: Geomyidae). Systematic Biology 57(2): 294-310.
- Bello M.A., Bruneau A., Forest F., Hawkins J.A., 2009. Elusive relationships within order Fabales : phylogenetic analyses using matK and rbcL sequence data. Syst. Bot. 34(1) :102-114.
- Bello M.A., Rudall P.J., Hawkins J.A., 2012. Combined phylogenetic analyses reveal interfamilial relationships and patterns of floral evolution in the eudicots order Fabales. Cladistics 28(4) : 393-421.
- Bentham, G., 1840. Contributions toward a flora of South America enumeration of plants collected by Mr. Schomburgk in British Guiana. Hooker. J. Bot. (Hooker), Kew Gardens. Vol. 2. pp. 38–103; 127–146; 210–223; and 286–324.
- Bentham, G., 1864. Leguminosar in Flora Australiensis: a description of the plants of the Australian territory, vol II: Leguminosae to Combretaceae. Edited by Lovell Reeve & Co, London. Pp. 1521.
- Bentham, G., 1865. Leguminosae in Genera Plantarum I. Edited by Bentham, G., Hooker, J.D. Lovell Reeve & Co., London. Pp. 434-600.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Suchard, M.A.,
 2014. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis.
 PLOS Computanional Biology 10(4): 1-6.
- Bowen, G.J., 2007. Paleoclimate when the world turned cold. Nature 445 : 607-608.
- Bower N., Hertel K., Oh J., Storey R., 1988. Evaluation of marama bean (*Tylosema* esculentum, Fabaceae): analysis of the seed. Economic Botany 42(4): 533-

540.

Brenan, J.P.M., 1963. Notes on African Caesalpinioideae. Kew Bull. 17(2): 197-218.

- Brenan, J.P.M., 1967. Leguminosae subfamily Caesalpinioideae. In Flora of Tropical East Africa. Edited by E. Milne-Redhead and R.M. Polhill. Available from www.kewbooks.com. pp. 1–230.
- Britton, N.L., and Rose, J.N., 1930. Caesalpiniaceae. N. Am. Flora, 23: 201-349.
- Bronn, H.G., 1822. De formis plantarum leguminosarum primitivus et derivatis. Heidelbergae, sumtibus Caroli Groos, Bibliop. Academ. pp. 1–152.
- Bruneau, A., Forest, F., Herendeen, P.S., Klitgaard, B.B., Lewis, G.P., 2001. Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast trnL intron sequences. Syst. Bot. 26 : 487-514.
- Bruneau, A., Mercure, M., Lewis, G.P., Herendeen, P.S., 2008. Phylogenetic patterns and diversification in the Caesalpinioid legumes. Botany 86 (7) : 697-718.
- Buerki, S., Forest, F., Alvarez, N., Nylander, J.A.A., Arrigo, N., Sanmartin, I., 2011. An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: a case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. Journal of Biogeography 38: 531-550.
- Buerki, S., Devey, D.S., Callmander, M.W., Phillipson, P.B., Forest, F., 2013. Spatio temporal history of the endemic genera of Madagascar. Bot. J. Linn. Soc. 171: 304-329.
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2002. Bauhcis moranii gen. et sp nov (Cercideae, Caesalpinieae), an Oligocene plant from Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mex., with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*. Review of Paleobotany and Palynology 122: 171-184.
- Cannon, S.B., McKain, M.R., Harkess, A., Nelson, M.N., Dash, S., Deyholos, M.K., Peng, Y., Joyce, B., Stewart Jr, C.N., Rolf, M., Kutchan, T., Tan, X., Chen, C., Zhang, Y., Carpenter, E., Wong, G.K-S., Doyle, J.J., Leebens-Mack, J., 2014.
 Multiple Polyploidy Events in the Early Radiation of Nodulating and Nonnodulating Legumes. Mol. Biol. Evol. Advanced online publication 27 octobre 2014.

- Cardoso D., de Queiroz L.P., de Lima H.C., Suganuma E., van den Berg C., Lavin M., 2012. A molecular phylogeny of the vataireoid legumes underscores floral evolvability that is general ro many early-branching papilionoid lineages. Am. J. Bot. 100(2): 403-421.
- Carstens B.C., Knowles L.L., 2007. Estimating species phylogeny from gene-tree probabilities despite incomplete lineage sorting: an example from Melanopus grasshopers. Sytematic Biology 56(3): 400-411.
- Castillo-Ramirez S., Liu L., Pearl D., Edwards S.V., 2010. Bayesian estimation of species trees: a pratical guide to optimal sampling and analysing. In Estimating Species Trees: Practical and Theoretical Aspects. Edited by L.L. Knowles and Kubatko L.S. Wiley-Blackwell publication.
- Castresana J., 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. Mol. Biol. Evol. 17: 540-552.
- Castro, S., Silveira, P., Pereira Coutinho A., Figueiredo, E., 2005. Systematic studies in *Tylosema*. Bot. J. Linn. Soc. 147 : 199-115.
- Chappill, J.A., 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit hypothesis. In Advance in legume systematics, Part 9. Edited by Crisp, M.D., Doyle, J.J., Royal Botanic Garden, Kew. Pp. 1-10.
- Chen, Y.-F., Zhang, D.-X., 2005. *Bauhinia larsenii*, a fossil legume from Guangxi, China. Bot. J. Linn. Soc. 147: 437-440.
- Christenhusz,, M.J.M., Chase, M.W., 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics – dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. Botanical Journal of the Linnean Society 171(1): 277-286.
- Citerne H.L., Luo D., Pennington R.T., Coen E., Cronk Q.C.B., 2003. A phylogenomic investigation of CYCLOIDEA-like TCP genes in the Leguminosae. Plant Physiol. 131: 1042-1053.
- Corner, E.J.H., 1976. The seeds of Dicotyledones. Cambridge University Press. New York. Pp. 1-311.
- Coskun, F., Parks, C.R., 2009a. A molecular phylogenetic study of red buds (*Cercis* L., Fabaceae) based on its nrDNA sequences. Pak. J. Bot. 41(4): 1577-1586.

- Coskun, F., Parks, C.R., 2009b. A molecular phylogeny of *Cercis* L. (Fabceae) using the chlorplast *trn*L-F DNA sequences. Pak. J. Bot. 41(4): 1587-1592.
- Crepet, W.L., Taylor, D.W., 1985. The diversification of the Leguminosae: first fossil évidence of the Mimosoideae and Papilionoideae. Science 228 : 1087-1089.
- Cusset, G., 1966. Essai de taxonomie foliaire dans la tribu des Bauhinieae. Adansonia 4 : 251-280.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D., 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9(8): 772.
- Davis, C.C., Fritsch, P.W., Li, J., Donoghue, M.J., 2002. Phylogeny and biogeography of *Cercis* (Fabaceae): évidence form nuclear ribosomal ITS and chloroplast ndhF sequence data. Syst. Bot. 27(2): 289-302.
- Davis, J.I., Stevenson, D.W., Petersen, G., Seberg, O., Campbell, L.M., Freudenstein, J.V., Goldman, D.H., Hardy, C.R., Michelangeli, F.A., Simmons, M.P., Specht, C.D., Vergara-Silva, F., and Gandolfo, M., 2004. A phylogeny of the Monocots, as inferred from rbcL and atpA sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. Syst. Bot. 29(3): 467–510.
- Degnan J.H., Rosenberg N.A., 2006. Discordance of species trees with their most likely gene trees. PLoS Genet. 2:762–768.
- De Queiroz, A., 2005. The resurection of oceanic dispersal in historical biogeography. Trends Ecol. Evol. 20(2) : 68-73
- De Wit, H.C.D., 1956. A révision of Malaysian Bauhinieae. Reinwardtia 3(4): 381-541.
- Dickison, W.C., 1981. The evolutionary relationships of the Leguminosae. *In* Advances in Legume Systematics. Part 1. Edited by R.M. Polhill and P.H. Raven, Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 35-54.
- Dietrich, D.N.F., 1840. Synopsis Plantarum 2 : 1473-1478.
- Doyle, J.J., and Doyle, J.L., 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochem. Bull. 19: 11–15.
- Doyle, J.J., Luckow, M.A., 2003. The rest of the iceberg. Legume diversity and

evolution in a phylogenetic context. Plant Physiol. 131(3): 900–910.

- Doyle, J.J., Chappill, J.A., Bailey, C.D., and Kajita, T., 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from rbcL sequences and nonmolecular data. In Advances in legume systematics. Part 9. Edited by P.S. Herendeen and A. Bruneau, Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 1–20.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., and Palmer, J.D., 1995. Multiple independent losses of two genes and one intron from legume chloroplast genomes. Syst. Bot. 20(3): 272–294.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., Ballenger, J.A., Dickson, E.E., Kajita, T., Ohashi, H., 1997. A phylogeny of the chloroplast gene rbcL in the Leguminosae: taxonomic corrélations and insights into the évolution of nodulation. American Journal of Botany 84 : 541-554.
- Drake Del Castillo, E., 1902. Histoire naturelle des plantes. *In* Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar. Edited by A. Grandidier, Paris 30(1): 1-208.
- Du Puy, D.J., and Rabevohitra, R., 2002. Tribe Cercideae. In The Leguminosae of Madagascar. Edited by D.J. Du Puy et al. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. pp. 104–127.
- Duangjai, S., Samuel, R., Munzinger, J., Forest, F., Wallnöfer, B., Barfuss, M.J.H., Fisher, G., Chase, M.W., 2009. A multi-locus plastid phylogenetic analysis of the pantropical genus Diospyros (Ebenaceae), with an emphasis on the radiation and biogeographic origins of the New Caledonian endemic species. Molecular Phylogenetic and Evolution 52: 602-620.
- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res., 32(5): 1792–1797.
- Edwards S.V., 2008. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? Evolution 63(1): 1-19.
- Edwards S.V., Liu L., Pearl D.K., 2007. High-resolution species trees without concatenation. PNAS 104(14): 5936-5941.

- Endo, S., Fujiyama, I., 1966. Some late Mesozoic and late tertiary plants and a fossil insect from Thailand. *In* Contributions to the Geology and Paleontology of southeast Asia 31, Geology and Paleontology of southeast Asia, volume 2nd edition. Edited by Kobayashi T., Toriyama R. Tokyo: University of Tokyo Press. Pp 191-197.
- Erkens, R.H.J., Maas, J.W., Couvreur, T.L.P., 2009. From Africa via Europe to South America: migrational route of species-rich genus of Neotropical lowland rain forest trees (Guatteria, Annonaceae). Journal of Biogeograpgy 36: 2338-2352.
- Fortunato, R.H., Wunderlin, R.P., 1985. *Benthamia*: una nueva seccion del genero *Bauhinia* L. (Cercideae, Caesalpinioideae, Fabaceae). Parodiana 3(2): 317-327.
- Fougère-Danezan, M., Maumont, S., Bruneau, A., 2007. Relationships among resin producing Detarieae s.l. (Leguminosae) as inferred by molecular data. Syst. Bot. 32: 748–761.
- Fritsch, P.W., Cruz, B.C., 2012. Phylogeny of *Cercis* based on DNA sequences of nuclear ITS and four plastid regions: implications for transatlantic historical biogeography. Mol. Phyl. Evol. 62: 816-825.
- Gianoli, E., 2004. Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. Proc. R. Soc. Lond. B 271: 2011-2015.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Evans, T.M., Hall, J.C., Pires, J.C., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapataceae and Brimeliaceae based on *ndh*F sequence data. Int. J. Plant Sci. 165(S4): S35-S54.
- Givnish, T.J., Renner, S.S., 2004. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics, and transoceanic dispersal. Int. J. Plant Sci. 165(4 suppl.): S1-S6.
- Givnish T.J., Ames M., McNeal J.R., McKain M.R., Steele P.R., dePamphilis C.W.,
 Graham S.W., Pires J.C., Stevenson D.W., Zomlefer W.B., Briggs B.C., Duvall
 M.R., Moore M.J., Heaney J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Thiele K., LeebensMack J.H., 2007. Assembling the tree of the Monocotyledons: Plastome sequence phylogny and evolution of Poales. Ann. Missouri Bot. Gard. 97: 584-

616.

- Goldblatt, P., 1981. Chromosome numbers in legumes II. Ann. Mo. Bot. Gard. 68(4): 551–557.
- Gottlieb, O.R., Kaplan, M.A.C., Dan, A.M.M.S., Zocher, D.H.T., Borin, M.R.M.B.,
 1994. Micromolecular clues for evolution of the Leguminosae. *In* Advances in
 Legume Systematics. Part 5: The Nitrogen Factor. Edited by J.I. Sprent and D.
 McKey, Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 107-128.
- Grubb, P.J., 2003. Interpreting some of the outstanding features of the flora and vegetation of Madagascar. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 6: 125-146.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41: 95–98.
- Hao, G. Zhang, D.X., Guo, L.X., Zhang, M.Y., Deng, Y.-F., Wen, X.-Y., 2002. A phylogenetic and biogeographic study of *Cercis* (Leguminosae). Acta Bot. Sin. 43: 1275-1278.
- Hao, G., Zhang, D. X., Zhang, M.-Y., Guo, L.-X., Li, S.-J., 2003. Phylogenetics of *Bauhinia* subgenus *Phanera* (Leguminosae: Caesalpinioideae) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. Bot. Bull. Acad. Sin. 44(3): 223-228.
- Heled J., Drummond A.J., 2010. Bayesian inference of species trees from muli-locus data. Mol. Biol. Evol. 27(3): 570-580.
- Herendeen, P.S., Crane, P.R., 1992. Early Caesalpinioid fruits from the Paleogene of Southern England. *In* Advances in Legume Systematics. Part 4: The Fossil Record. Edited by P.S. Herendeen and D.L. Dilcher. Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 57-68.
- Herendeen, P.S., Crepet, W.L., Dilcher, D.L., 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. *In* Advances in Legume Systematics. Part 4: The Fossil Record. Edited by P.S. Herendeen and D.L. Dilcher. Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 303-316.
- Herendeen, P.S., Bruneau, A., and Lewis, G.P., 2003. Phylogenetic relationships in the caesalpinioid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. In Advances in legume systematics. Part 10. Higher level

phylogenetics. Edited by B. B. Klitgaard and A. Bruneau. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 37–62.

- Herendeen, P. S., Manchester., S.R., 2004. Fruits and foliage of *Cercis* from the Late Eocene of Oregon. Botany 2004 abstract [URL: http://www.botanyconference.org].
- Higgins, S.I., Nathan, R., Cain, M.L., 2003. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? Ecology 84(8): 1945-1956.
- Hill, R.S., 2004. Origins of the Southeastern Australian vegetation. Philosophical Transactions: Biological Sciences 359(1450, Plant phylogeny and the origin of major biomes): 1537-1549.
- Hochstetter, C.F., 1846. Nova genera plantarum Africae proponit et describit. Flora 29: 598-599.
- Hooghiemstra, H., van der Hammen, T., 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. Earth-Science Reviews 44(3-4): 147-183.
- Hu J-M., Lavin M., Wojciechowski M.F., Sanderson M.J., 2000. Phylogenetic systematics of the tribe Millettieae (Leguminosae) based on chloroplast trnK/matK sequences and its implications fro evolutionary patterns in Papilionoideae. Am. J. Bot. 87: 4128-430.
- Huang, H., Knowles, L.L., 2009. What's the biological reality of the anomaly zone? Syst. Biol. 58: 527-536.
- Huang H., He Q., Kubatko L.S., Knowles L.L., 2010. Sources of error inherent in species-tree estimation: Impact of mutational and coalescent effects on accuracy and implications for choosing among different methods. Ssyt. Biol. 59(5): 573-583.
- Huelsenbeck J.P., Bull J.J., Cunningham C.W., 1996. Combining data in phylogenetic analysis. Trends Ecol. Evol. 11:152–158.
- Humbert, H., 1959. *Brenierea*, genre nouveau remarquable de Légumineuses-Caesalpiniées du sud de Madagascar. Compte Rendu Hebdo. Séances Acad.

Sci. 249: 1597-1600.

- Hutchinson, J., 1964. Leguminales in The Genera of Flowering plants, Vol. I. Oxford University Press, London.
- Hutchinson, J., and Dalziel, J.M., 1958. Caesalpiniaceae, Mimosaceae & Papilionaceae. In Flora of west tropical Africa. 2nd rev. ed. Edited by R.W. Keay. Crown Agents, London, UK. Vol. 1(2), pp. 439–587.
- Jacobs, B.F., 2004. Paleobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. Philosophical Transactions: Biological Sciences 359(1450, Plant phylogeny and the origin of major biomes): 1573-1583.
- Jacobs, B. F., Herendeen, P.S. 2004. Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 213: 115-123.
- Jia, H., Manchester, S.R., 2014. Fossil leaves and fruits of *Cercis* L. (Leguminosaea) from the Eocene of western north America. Int. J. Plant Sci. 175(5): 601-612.
- Joly, S., Starr, J.R., Lewis, W.H., Bruneau, A., 2006. Polyploid and hybrid evolution in roses east of the Rocky Mountains. Am. J. Bot. 93(3): 412–425. doi:10.3732/ajb.93.3.412.
- Käas, E., Wink, M., 1996. Molecular évolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on rbcL sequences. Biochemical Systematics and Ecology 24 : 365-378.
- Kajita, T., Ohashi, H., Tateishi, Y., Bailey, C. D., and Doyle, J. J., 2001. RbcL and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. Syst. Bot. 26: 515–536.
- Katoh K., Standley D.M., 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability. Mol. Biol. Evol. 30(4): 772-780.
- Keay, R., 1954. Proposal for the conservation of the generic name *Piliostigma* (Leguminosae), Proposal n°159. Taxon 3: 65-66.

Knowles L.L., Kubatko L.S., 2010. Estimating species trees: an introduction to

concepts and models. In Estimating Species Trees: Practical and Theoretical Aspects. Edited by L.L. Knowles and Kubatko L.S. Wiley-Blackwell publication.

- Knowles L.L., Lanier H.C., Klimov P.B., He Q., 2012. Full modelling versus summarizing gene-tree uncertainty: method choice and species tree accuracy. Mol. Phylo. Evol. 65: 501-509.
- Koenen, E.J.M., de Vos, J.M., Atchinson, G.W., Simon, M.F., Schrire, B.D., de Souza,E.R., de Queiroz, L.P., Hughes, C.E., 2013. Exploring the tempo of species diversification in Legumes. South African Journal of Botany 89 : 19-30.
- Kowalski, E.A., 2001. Middle to late Miocene environments of southern Ecuador: temperature, elevation and fossil plants of the Nabon basin. PhD thesis, University of Michigan.
- Kubatko L.S., Carstens B., Knowles L., 2009. STEM: species tree estimation using maximum likelihood for gene trees under coalescence. Bioinformatics 25(7): 971-973.
- Kubatko L.S., Degnan J.H., 2007. Inconsistency of phylogenetic estimates from concatenated data under coalescence. Systematic Biology, 56(1):17–24.
- Lai, M., Sceppa, J., Ballenger, J.A., Doyle, J.J., Wunderlin, R., 1997. Polymorphism for the presence of the rpl2 intron in chloroplast genome of *Bauhinia* (Leguminosae). Syst. Bot. 22(3): 519–528.
- Larget B., Kotha S.K., Dewey C.N., Ané C., 2010. BUCKy: gene tree / species tree reconciliation with the Bayesian concordance analysis. Bioinformatics 21 septembre 2010.
- Larsen, K., Larsen, S.S., 1973. The genus *Bauhinia* in Thailand. Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 25(1–2): 1–22.
- Larsen, K., Larsen, S.S., 1983. The genus *Bauhinia* in Australia: taxonomy and palynology. Bot. Helv. 93(2): 213–220.
- Larsen, K., Larsen, S.S., 1991. Notes on the genus *Bauhinia* (Leguminosae– Caesalpinioideae) in SE Asia. Nord. J. Bot. 11(6): 629–634.
- Larsen, K., Larsen, S.S., 1993. New taxa and nomenclatural combinations in Malesian

Bauhinia (Leguminosae-Caesalpinioideae). Nord. J. Bot. 13(6): 657-665.

- Larsen, K., Larsen, S.S., Vidal, J.E., 1980. Légumineuses–Césalpinioidées. In Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam. Edited by A. Aubréville & J.F. Leroy, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. 18: 1–227.
- Larsen, K., Larsen, S.S., Vidal, J.E., 1984. Leguminosae–Caesalpinioideae. In Flora of Thailand. Edited by T. Smitinand and K. Larsen. The Forest Herbarium, Royal Forest Department, Bangkok, Thailand. 4(1).
- Lavin M., Thulin M., Labat J-N., Pennington R.T., 2000. Africa, the odd man out : molecular biogeographic studies of dalbergioid legumes (Fabaceae) suggest otherwise. Syst. Bot. 25: 449-467.
- Lavin, M., Schrire, B.D., Lewis, G.P., Pennington, R.T., Delgado Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C.E., Beyra Matos, A., Wojciechowski, M.F., 2004.
 Metaommunity procès rather than contiental tectonic history better explains geographically structured phylogénies in legumes. Philos. Trans., Sér. B 359 : 1509-1522.
- Lavin, M., Herendeen, P.S., Wojciechowski, M.F., 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. Syst. Biol. 54(4) : 575-594.
- Leroy, J.F., 1978. Composition, origin, and affinities of the Madagascan vascular flora. Annals of the Missouri Botanical Garden 65: 535-589.
- Lewis, G.P., Forest, F., 2005. Cercideae. In Legumes of the world. Edited by G. Lewis,B. Schrire, B. Mackinder, and M. Lock. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. pp. 57–67.
- Lewis, G.P., Schrire, B., Mackinder, B., Lock, M., 2005. Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK.
- Li, H., Wang, W., Lin, L., Zhu, X., Li, J., Zhu, X., Chen, Z., 2013. Diversification of the phaseoloid legumes: effects of climate change, range expansion and habit shift. Frontiers in Plant Sciences 4:386.
- Linnen C.R., 2010. Species tree estimation for complex divergence histories: a case study in Neodipiron sawflies.

- Linnen C.R., Farrell B.D., 2008. Comparison of methods for species-tree inference in the sawfly genus Neodipiron (Hymenoptera: Diprionidae). Syst. Biol. 57(6): 876-890.
- Liu, L., 2008. BEST: Bayesian estimation of species trees under the coalescent model. Bioinformatics 24: 2542-2543.
- Lock, J.M., 1989. Legumes of Africe: a checklist. Royal Botanic Garden, Kew. Pp. 619
- Loureiro, J. de, 1790. Flora Cochinchinensis 1. Ulyssipone: Typis, et expensis academicis. 394p.
- LPWG [Legume Phylogeny Working Group], 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. Taxon 62(2): 217-248.
- Luyten J.R., Fieux M., Gonella J., 1980. Equatorial currents in the western Indian Ocean. Science 209(4456): 600-603.
- Maddison, W.P., Knowles L.L., 2006. Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. Systematic Biology 55: 21-30.
- Maley, J., 1996. The African rainforest –main characteristics of changes in végétation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. Proceeding of the Royal Society of Edinburgh 104B : 31-73.
- Manzanilla V., Bruneau A., 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. Mol. Phlyo. Evol. 65(1): 149-162.
- McMahon M.M., Sanderson M.J., 2006. Phylogenetic supermatrix analysis of Genbank sequences from 2228 papilionoid legumes. Syst. Biol. 55(5): 818-836.
- Meng, H.-H., Jacques, F.M.B, Su, T., Huang, Y.-J., Zhang, S.-T., Ma, H.-J., Zhou, Z.-K., 2014. New biogeographic insight into *Bauhinia* s.l. (Leguminosae): integration from fossil records and molecular analysis. BMC Evolutionnary Biology 14: 181-194.
- Milne-Redhead, E., 1947. *Piliostigma* thonningii (Schumach.) Milne-Redhead. Hook. Ic. Pl. 5(3): 3460, 1-8.
- Milne-Redhead, E., Brenan, J.P.M., Gillett, J.B., White, F., Exell, A.W., 1961.

Piliostigma v. Elayuna: an appeal. Taxon 10(6): 196-198.

- Moore M.J., Soltis P.S., Bell C.B., Burleigh J.G., Soltis D.E., 2010. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of eudicots. PNAS 107 (10): 4623-4628.
- Mossel, E., Roch, S., 2010. Incomplete lineage sorting: consistent phylogeny estimation from multiple loci. IEEE/ACM Transactions on computational Biology and Bioinformatics 7(1): 166-171.
- Muellner, A.N., Savolainen, V., Samuel, R., Chase, M.W., 2006. The mahogany family "out-of-Africa": divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. Molecular Phylogenetics and Evolution 40: 236-250.
- Müller K., 2006. Incorporating information from length-mutational events into phylogenetic analysis. Mol. Phylo. Evol. 38 : 667-676.
- Munoz, J., Felicisimo, A.M., Cabezas, F., Burgaz, A.R., Martinez, I., 2004. Wind as a long distance dispersal vehicle in the southern hemisphere. Science 304: 1144-1147.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. Trends Ecol. Evol. 23(11): 638-647.
- Nylander J.A.A., Ronquist F., Huelsenbeck J.P., Nieves-Aldrey J.L., 2004. Bayesian phylogenetics analysis of combined data. Syst. Biol 53: 47-67.
- Pedley, L., 1977. Notes on Leguminosae. Austrobaileya 1(1): 25-42.
- Polhill, R.M., 1994. Complete synopsis of legume genera. In Phytochemical dictionary of the Leguminosae. Vol. 1. Plants and their constituents. Edited by F.A. Bisby, J. Buckingham, and J.B. Harborne. Chapman and Hall, London, UK. pp. xlix–liv.
- Polhill, R.M., Raven, P.H., Stirton, C.H., 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In Advances in legume systematics. Part 1. Edited by R.M. Polhill and P.H. Raven. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 1– 26.

- Posada, D., 2008. JModelTest: Phylogenetic model averaging. Mol. Biol. Evol. 25: 1253-1256.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics, 14(9): 817–818.
- Poux, C., Madsen, O., Marquard, E., Vieites, D.R., de Jong, W.W., Vences, M., 2005. Asynchronous colonization of Madagascar by the four endemic clades of primates, tenrecs, carnivores, and rodents as inferred from nuclear genes. Systematic Biology 54: 719–730.
- Powell, M.A., 1987. Marama bean (*Tylosema* esculentum, Fabaceae) seed crop in Texas. Economic Botany 41(2) : 216-220.
- Prain, D., 1897. Noviciae Indicae XV some additional Leguminosae. J. Asiat. Soc. Bangladesh, 66(2): 442–453.
- Rafinesque, C.S., 1838. Trees and shrubs of North America and other parts. In Sylva Telluriana. pp 145.
- Rambaut, A., 2010. FigTree v.1.3.1. Available at: http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/ [accédé le 12/09/2014].
- Rambaut, A., Drummond, A.J., 2007. Tracer v.1.4 [Online]. Available from tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer [accédé le 27 janvier 2012].
- Rambaut A., Drummond A.J., 2009. Tracer v1.5. Available from http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer [last accessed 28/04/2013].
- Raven, P.H., Axelrod, D.I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Miss, Bot. Gard. 38 : 539-673.
- Raven, P.H., Polhill, R.M., 1981. Biogeography of the Leguminosae. In Advances in legume systematics, Part 1. Edited by Polhill, R.M., Raven, P.H., Royal Botanic, Kew. Pp. 27-34.
- Ree, R.H., Moore, B.R., Webb, C.O., Donoghue, M.J., 2005. A likelihood Framework for inferring the évolution of geographic range on phylogenetic trees. Evolution 59(11): 2299-2311.

- Ree, R., Smith, S.A., 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction and cladogenesis. Syst. Biol. 57(1): 4-14.
- Renner, S.S, 2004a. Plant dispersal across the tropical atlantic by wind and sea currents. Int. J. Plant Sci. 165(4 Suppl.): S23-S33.
- Renner, S.S., 2004b. Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. Philosophical Transactions: Biological Sciences 359(1450, Plant phylogeny and the origin of major biomes): 1485-1494.
- Renner, S.S., Clausing, G., Meyer, K., 2001. Historical biogeography of Melastomataceae : the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. American Journal of Botany 88: 1290-1300.
- Renner, S.S., Strijk, J.S., Starsberg, D., Thebaud, C., 2010. Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East-Gondwana and long-distance fdispersal, but not West Gondwana. J. Biogeogr. 37:1227-1238.
- Richardson, J.E., Chatrou, L.W., Mols, J.B., Erkens, R.H.J., 2004. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 359: 1495-1508.
- Rickett, H.W., 1961. Report of the Comitte for Spermatophyta: conservation of generic names III. Taxon 10(4): 122-126.
- Rickett, H.W., 1963. Report of the Comittee for Spermatophyta: conservation of generic names V. Taxon 12(6): 235-238.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.-P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19(12): 1572–1574.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Hohna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P., 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst. Biol. 61(3): 539-542
- Rosenberg N.A., Tao R., 2008. Discordance of species trees with their most likely gene trees: the case of five taxa. Syst. Biol. 57(1): 131-140.

- Sanmartin, I., Enghoff, H., Ronquist, F., 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diverdification in the Holartic. Biological Journal of the Linnean Society 73: 345-390.
- Sanmartin, I., Ronquist, F., 2004. Southern hemisphere biogeography inferfed by event-based models: plant versus animal patterns. Syst. Biol. 53(2): 216-243.
- Sanmartin, I., Wanntorp, L., Winkworth, R.C., 2007. West Wind Drift revisited: testing for directional dispersal in the Southern Hemisphere using event-based tree fitting. Journal of Biogeography 34: 398-416.
- Schery, R.W., 1951. Leguminosae. Part 2. In Flora of Panama. Edited by R.E. Woodson, R.E. Schery and Collaborators. Ann. Miss. Bot. Gard. 38: 301–394.
- Schmitz, A., 1973. Contribution palynologique à la taxonomie des Bauhinieae (Caesalpiniaceae). Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 43: 369-423.
- Schmitz, A., 1977. Nouvelle contribution à la taxonomie des Bauhinieae (Caesalpiniaceae). Bull. Soc. R. Bot. Belg. 110: 12–16.
- Schrire, B.D., Lavin, M., Lewis, G.P., 2005a. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogemies. *In* Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions. Edited by I. Friis & H. Balslev. Biol. Skr. 55: 375-422.
- Schrire, B.D., Lewis, G.P., and Lavin, M. 2005b. Biogeography of the Leguminosae. In Legumes of the world. Edited by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, and M. Lock. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 21–54.
- Schrire, B.D., Lavin, M., Barker, N.P., Forest, F., 2009. Phylogeny of the tribe Indigofereae (Leguminosaea-Papilionioideae): geographically structured more in succulent-rich and temperate settings than in grass-rich environments. Am. J. Bot. 96: 816-852.
- Scotese, C.R., 2001. Atlas of Earth history, Volume 1, Paleogeography, PALEOMAP project, Arlington, Texas, Pp. 52. PALEOMAP Website : http://www.scotese.com [dernier accès le 29 janvier 2015].
- Shankar D., Vinayachandran P.N., Unnikrishnan A.S., 2002. The monsoon currents in the North Indian Ocean. Progress in Oceanography 52(1): 63-120.

- Simmons, M.P., Ochoterena, H., 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analysis. Syst. Bot. 49(2): 369–381.
- Simon, M.F., Grether, R., De Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. PNAS 106(42) : 20359-20364.
- Sinou, C., Forest, F., Lewis, G., Bruneau, A., 2009. The genus *Bauhinia* s.l. (Leguminosae): a phylogeny based on the plastid trnL-trnF region. Botany 87(10): 947-960.
- Smith S.A., Beaulieu J.M., Stamatakis A., Donoghue M., 2011. Understanding angiosperm diversification using small and large phylogenetic trees. Am. J. Bot. 98(3): 4040-414.
- Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N., Wurdack K.J., Tank D.C., Brockington S.F., Refulio-Rodriguez N.F., Walker J.B., Moore M.J., Carlsward B.S., Bell,C.D., Latvis M., Crawley S., Blck C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C.A., Gitzendanner M.A., Sytsma K.J., Qiu Y-L., Hilu K.W., Davis C.C., Sanderson M.J., Beaman R.S., Olmstead R.G., Judd W.S., Donoghue M.J., Soltis P.S., 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. Am. J. Bot. 98(4): 704-730.
- Souza, M.G.C., Benko-Iseppon, A.M., 2004.Cytogenetics and chromosome banding patterns in Caesalpinioideae and Papilionioideae in Parà, Amazonas, Brasil. Bot. J. Linn. Soc. 144: 181-191.
- Standley, P.C., Steyermark, J.A., 1946. Leguminosae in Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24(5): 1-368.
- Steppan, S.J., Adkins, R.M., Anderson, J., 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. Systematic Biology 53: 533–553.
- Sullivan, C., Williams, J., Sullivan, G., 2008. A world of drift seeds. The drifting seed 14(2): 5-10.
- Sullivan, C., Williams, J., Sullivan, G., 2010. A world of drift seeds Update 2010. The drifting seed 16(2): 2-3.

- Swofford, D.L., 2002. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., Bouvet, J., 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Mol. Biol. 17(5): 1105–1109.
- Taubert, P., 1891. Caesalpinioideae Bauhinieae (Leguminosae). In Die naturlichen pflanzenfamilien. Edited by A. Engler and K. Prantl. Leipzig, Germany. Vol. 3. pp. 146–153.
- Thonner, F., 1915. The Flowering plant of Africa: An analytical Key to the genera of African Phanerogams, Volume XVI. London, 1915.
- Thulin, M., Razafimandimbison, S.G., Chafe, P., Heidari, N., Kool, A., Shore, J.S., 2012. Phylogeny of the Turneraceae clade (Passifloraceae s.l.): trans-AtaIntic disjunctions and two new genera in Africa. Taxon 61: 308-323.
- Torre, A.R., Hillcoat, D., 1956. Caesalpinioideae. Conspectus Florae Angolensis 2 : 162-253.
- Torres, C., 1999. El género *Bauhinia* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae) en Mesoamérica. M.Sc. thesis, Facultas de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Towsend T.M., Mulcahy D.G., Noonan B.P., Sites Jr. J.W., Kuczinsky C.A., Wiens J.J., Reeder T.W., 2011. Phylogeny of iguanian lezards inferred for 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. Mol. Phyl. Evol. 61(2): 363-380.
- Tucker, S.C., 1988. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. Amer. J. Bot. 75(10): 1584-1597.
- Tucker S.C., 2002. Floral ontogeny of *Cercis* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae): does it show convergence with Papilionoids? Int. J. Plant. Sc. 163(1): 75-87.
- Tucker, S.C., Douglas, A.W., 1994. Ontogenic évidence and phylogenetics relationships among basal taxa of légumes. In Advance in légume systematics, Part 6. Edited by Ferguson, I.K., Tucker, S.C., Royal Botanic Garden, Kew. Pp. 11-32.

- Vatanparast, M., Klitgard, B.B., Adema, F.A.C.B, Pennington, R.T., Yahara, T., Kajita, T., 2013. First molecular phylogeny of the pantropical genus Dalbergia: implications for infrageneric circumscription and biogeography. South African Journal of Biogeography 89: 143-149.
- Vaz, A.M.S.F., Tozzi, A.M.G.A., 2003. *Bauhinia* ser. Cansenia (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. Rodriguesia, 54(83): 55–143.
- Vaz, A.M.S.F., Tozzi, A.M.G.A., 2005. Sinopse de *Bauhinia* sect. *Pauletia* (Cav.) DC. (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae) no Brasil. Rev. Brasil Bot. 28(3): 477–491.
- Verdcourt, B., 1979. A manual of New Guinea Legumes. Office of Forests, Division of Botany, Lae, Papua New Guinea, Botany Bulletin 11: 1-645.
- Wang, Q., Song, Z., Chen, Y., Shen, S., Li, Z., 2014. Leaves and fruits of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cercideae) from the Oligocene Ningming formation of Guangxi, south China and their biogeographic implications. BMC Evolutionary Biology 14: 88.
- Weeks, A., Daly, D.C., Simpson, B.B., 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution 35: 85-101.
- William J., Ballard O., 1996. Combining data in phylogenetic analysis. Trends Ecol. Evol. 11:334.
- Williams J.S., Niedzwiecki J.H., Weisrock D.W., 2013. Species tree reconstruction of a poorly resolved clade of salamanders (Ambystomatidae) using multiple nuclear loci. Mol. Phyl. Evol. 68(3): 671-682.
- Willyard A., Wallace L.E., Wagner W.L., Weller S.G., Sakai A.K., Nepokroeff M., 2011. Estimating the species tree for Hawaiian Schiedea (Caryophyllaceae) from multiple loci in the presence of reticulate evolution. Mol. Phylo. Evol. 60: 29-48.
- Winckworth, R.C., Wagstaff, S.J., Glenny, D., Lockhart, P.J., 2002. Plant dispersal N.E.W.S. from New Zealand. Trends Ecol. Evol. 17(11): 514-520.

- Wojciechowski, M.F., 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. In Advances in legume systematics. Part 10. Higher level systematics. Edited by B.B. Klitgaard and A. Bruneau. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 5–35.
- Wojciechowski M.F, Lavin M, Sanderson MJ., 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. Am. J. Bot. 91: 1846-1862
- Woodberry K.E., Luther M.E., O'Brien J.J., 1989. The wind-driven seasonal circulation in the Southern tropical Indian Ocean. Journal of Geophysical Research : Oceans 94(C12): 17985-18002.
- Wu Y., 2011. Coalescent-based species tree inference from gene tree topologies under incomplete lineage sorting by maximum likelihood. Evolution 66(3): 763-775.
- Wunderlin, R.P., 1976a. Enumeration and typification of genera in the tribe Cercideae. Rhodora, 78: 750–760.
- Wunderlin, R.P., 1976b. The Panamian species of *Bauhinia* (Leguminosae). Ann. Mo. Bot. Gard. 63(2): 346–354.
- Wunderlin, R.P., 1979. Consideration of *Barklya* and the subtribes of the Cercideae (Caesalpinioideae: Fabaceae). Phytologia, 44: 325–327.
- Wunderlin, R.P., 1983. Revision of the arborescent Bauhinias (Fabaceae: Caesalpinioideae: Cercideae) native to Middle America. Ann. Mo. Bot. Gard. 70(1): 95–127.
- Wunderlin, R.P., 2006. Revision of *Bauhinia* subgenus *Bauhinia* section *Amaria* (Cercideae: Caesalpinioideae: Fabaceae). SIDA, 22(1): 97–122.
- Wunderlin, R.P., 2010a. New combinations in *Schnella* (Fabaceae: Caesalpinioideae: Cercideae). Phytoneuron 49: 1-5.
- Wunderlin, R.P., 2010b. Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae). Phytoneuron 48: 1-5.
- Wunderlin, R.P., Larsen, K., Larsen, S.S., 1981. Cercideae. In Advances in legumes Systematics. Part 1. Edited by R.M. Polhill and P.H. Raven. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK. pp. 107–116.

- Wunderlin, R.P., Larsen, K., Larsen, S.S., 1987. Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae). Biol. Skrift. 28: 1–40.
- Wyrtki K., 1973. An equatorial Jet in the Indian Ocean. Science 181(4096): 262-264.
- Xi, Z., Liu, L., Rest, J.S., Davis, C.C., 2014. Coalescent versus concatenation methods and the placement of *Amborella* as sister to water lilies. Syst. Biol. 63(6): 919-932.
- Yakovlev, G.P., 1972. Contributions to the system of the order Fabales. Bot. Zhurn. 57 : 585-595.
- Yelemou, B., Bationo, B.A., Yameogo, G., Millogo-Rassolodimby, J., 2007. Gestion traditionnelle et usages de *Piliostigma* reticulatum sur le plateau central du Burkina Faso. Bois et forêts des tropiques 291(1) : 55-66.
- Yoder, A.D., Burns, M.M., Zehr, S., Delefosse, T., Veron, G., Goodman, S.M., Flynn, J.J., 2003. Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. Nature 421 (13 february 2003): 734-737
- Yoder, A.D., Nowak, M.D., 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37: 405-431.
 - Yuan, Y-M., Wholhauser, S., Möller, M., Klackenberg, J., Callmander, M.W., Küpfer,
 P., 2005. Phylogeny and biogeography of *Exacum* (Gentianaceae): a disjunctive distribution in the Indian ocean basin resulting from long-distance dispersal and extensive radiation. Syst. Biol. 54(1): 21-34.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rythms, and aberrations in global climate 65Ma to present. Science 292(27 april 2001): 686-693.
- Zerega, N.J.C., Clement, W.L., Datwyler, S.L., Weiblen, G.D., 2005. Biogeography and diversification times in the mulberry family (Moraceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 402-416.
- Zhang, D.X., 1995. A cladistic analysis of *Bauhinia* L. (Leguminosae). Chin. J. Bot. 7: 55–64.

Zhou, L., Su, Y.C.F., Thomas, D.C., Saunders, R.M.K., 2012. "Out-of-Africa" dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from Uvaria (Annonaceae). J. Biogeogr. 39: 322-335.

Annexe I :

Phylogenetic analysis of the nuclear *Leafy* region for the Cercideae tribe. Bayesian majority rule consensus of the complete dataset. Branches in bold are highly supported (> 0.95). A summary of this topology is presented in figure 7.

Cercis_canadensis.516_1	
 Cercis_canadensis.516_5 	
Cercis_canadensis.516_3	
Cercis_canadensis.516_2	
- Cercis_racemosa.517_1	
Cercis_racemosa.517_2	
Cercis_racemosa.517_5	
Cercis_racemosa.517_4	
Cerris racemosa 517 3	
Cercis occidentalis 500 7	
Cercis occidentalis 500 1	
Cercis occidentalis.500 4	
Cercis_occidentalis.500_6	
Cercis_occidentalis.500_3	
Cercis_gigantea.502_6	
- Cercis_gigantea.502_2	
Cercis_gigaritea.502_4	
Adenolobus_gariepensis.506_3	
Adenolobus_gariepensis.506_4	
Adenolobus_gariepensis.506_1	
Adenolobus_gariepensis.506_2	
Adenolobus_gariepensis.506_5	
 Adenolobus_gariepensis.506_6 	
Bauhinia_penicililioba.222_5	
Luciobadium officiam 14.6	
Lysiphyllum_gilvum.14_6	
Lysinhylum_gilsum_14_5	
- Lysiphyllum gilyum.14 6 1	
Lysiphyllum carronii.6_3	
Lysiphyllum_carronii.6_1	
Lysiphyllum_carronii.6_5	
- Lysiphyllum_hookeri.18_10	
Lysiphyllum_hookeri.18_4	E
Lysiphyllum_hookeri.18_6	N.
Lysiphyllum_hookeri.18_8	sipt
 Lysiphyllum_hookeri.18_9 	Ľ,
 Lysiphyllum_hookeri.18_7 	
Lysiphyllum_cunninghamil.59_2	
Lysiphyllum_cunninghamii.59_4b	
Lysiphyllum_cunninghamii.59_4	
Lysiphyllum_cunninghamii.59_1	
Lysphyrum_cunningnami.59_6	
Lysiphylum_cunninghami, 59,7	
Lysiphyllum cunninghamii.59 3	
r Phanera_coccinea.329_5	
Phanera_coccinea.337_5	
Phanera_coccinea.337_3	
 Phanera_coccinea.337_4 	
 Phanera_lorantha.361_5 	
Phanera_coccinea.335_6	
 Phanera_lorantha.327_3 	
Phanera_Jorantha.344_3	
Phanera_lorantha_344_3b	
Phanera_lorantha.344_5	
Phanera_lorantha.344_6	
Phanera_iorantha_344_20	
 manera_oranina.327_2 Raubiais associations 275_7 	
Daumma_pencino0a.351_1	
Bauhinia penicilifoba.351.4	
 Bauhinia_penicilii/oba.351_4 Bauhinia_penicilii/oba.351_6 	
 Bauhinia_penicililoba.351_4 Bauhinia_penicililoba.351_6 Bauhinia_penicililoba.351_5 	
Bauhinia_penicililoba.351_4 Bauhinia_penicililoba.351_6 Bauhinia_penicililoba.351_5 Bauhinia_penicililoba.351_2	




Bauhinia_natalensis_25_2 Bauhinia_natalensis_25_5 Bauhinia_natalensis_25_3 Bauhinia_taitensis_232_2 Bauhinia_taitensis_232_4 Bauhinia_taitensis_232_6 Bauhinia_tomentosa_37_2 Bauhinia_tomentosa_37_6 Alvesia Bauhinia_tomentosa_37_4 Bauhinia_tomentosa_36_3 Bauhinia_tomentosa_36_1 Bauhinia_kalantha_244_1 Bauhinia_kalantha_244_5 Bauhinia_kalantha_244_6 Bauhinia_kalantha_244_3 F Bauhinia_morondavensis_213_4 Bauhinia_morondavensis_213_1 Bauhinia_morondavensis_213_3 Bauhinia_morondavensis_213_5 Bauhinia_morondavensis_213_6 Bauhinia_morondavensis_213_2 Bauhinia_xerophyta_211_2 Bauhinia_xerophyta_211_1 Bauhinia_xerophyta_211_3 Bauhinia_xerophyta_211_5 Bauhinia_xerophyta_211_4 Bauhinia_xerophyta_211_6 Bauhinia_grandidieri_265_1 Bauhinia_grandidieri_265_4 Bauhinia_grandidieri_265_2 Bauhinia_grandidieri_265_3 Bauhinia_xerophyta_215_3 Bauhinia_xerophyta_215_1 Bauhinia_xerophyta_215_6 Bauhinia_xerophyta_215_2 Bauhinia_grandidieri_216_2 Bauhinia_dipetala_54_4 Bauhinia_dipetala_54_5 Bauhinia_dipetala_54_6 Bauhinia_monandra_209_4 Bauhinia_monandra_209_6 Bauhinia_monandra_209_5 Bauhinia_monandra_52_2 Bauhinia_hildebrandtii_19_6 Bauhinia_hildebrandtii_19_7 Bauhinia_hildebrandtii_19_8 Bauhinia_hildebrandtii_207_3 Bauhinia_hildebrandtii_207_8 Bauhinia hildebrandtii 207 6 Bauhinia_hildebrandtii_207_10 **Mrobauhinia** Bauhinia_hildebrandtii_205_3 Bauhinia_hildebrandtii_205_8 Bauhinia_hildebrandtii_205_1 Bauhinia_hildebrandtii_205_5 Bauhinia_hildebrandtii_205_2 Bauhinia_podopetala_212_3 Bauhinia_podopetala_212_4 Bauhinia_cf_Afro_263_2 Bauhinia_cf_Afro_263_4 Bauhinia_cf_Afro_263_5 Bauhinia_podopetala_212_1 Bauhinia_cf_Afro_263_1 Bauhinia_podopetala_212_5 F Bauhinia_hildebrandtii_19_3 Bauhinia_hildebrandtii_19_3 Rauhinia_hildebrandtii_19_4 Bauhinia_hildebrandtii_19_9





American Bauhinia



Lysiphyllum_carronii.6_4 Lysiphyllum_carronii.6_2 Lysiphyllum_carronii.6_6 Lysiphyllum_gilvum.14_5b L Lysiphyllum_cunninghamii.59_6b Phanera_coccinea.335_4 Phanera_coccinea.335_2 Phanera_coccinea.337_1 Phanera_coccinea.337_2 Phanera_lorantha.327_5 Phanera_lorantha.344_2 Phanera_lorantha.344_1 Phanera_lorantha.344_4 Phanera_lakhonensis.300_5 Phanera_lakhonensis.300_4 Phanera_ornata.313_6 Phanera_touranensis.312_2 Phanera_aureifolia.301_1 -Phanera_aureifolia.301_3 Phanera_aureifolia.301_5 Phanera_aureifolia.301_6 Phanera_ornata.339_5 Phanera_ornata.339_3 Phanera_ornata.339_6 Bauhinia_penicilliloba.222_1b Bauhinia_penicilliloba.222_10 Bauhinia_penicilliloba.222_8

0.2

Annexe II

Phylogenetic analysis of the Legcyc1 copy of the nuclear *Legcyc* region for tribe Cercideae. Bayesian majority rule consensus of the complete dataset. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (<0.5). A summary of this topology is presented in figure 8.









Annexe III

Phylogenetic analysis of the *Legcyc2* copy of the nuclear *Legcyc* region for tribe Cercideae. Bayesian majority rule consensus of the complete dataset. Branches in bold are highly supported (> 0.95), and broken lines indicate unsupported branches (<0.5). A summary of this topology is presented in figure 9.











0.2

Annexe IV

Phylogénie des Cercideae obtenue grâce à l'analyse du gène *Legcyc*. Cette phylogénie montre clairement la présence de deux copies distinctes de *Legcyc* pour l'ensemble de la tribu des Cercideae, excepté pour le genre *Cercis*. Les séquences de Légumineuses autres que celles de Cercideae sont tirées des travaux de Citerne et al. (2003). Cette analyse démontre que les copies présentes pour la tribu des Cercideae diffèrent de celles obtenus pour le reste de la famille des Légumineuses. Cette topologie est l'arbre de consensus majoritaire obtenu lors de l'analyse bayesienne. Les branches fortement supportées (>0.95) sont en gras.



Annexe V

Recontruction des aires ancestrales pour la tribu des Cercideae à partir de la supermatrice combinant les deux marqueurs chloroplastiques (*trnL-trn*F et *matK-trn*K) et les trois marqueurs nucléaires (*Leafy, Legcyc1* et *Legcyc2*). Les lettres indiquées aux nœuds correspondent aux aires ancestrales principales discutées dans le chapitre 4 (voir tableau VI). Les couleurs correspondent aux aires de distributions présentées dans la figure 12. La topologie résumée est présentée à la figure 13.





