Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 28 (1973)

Heft: 2

Artikel: Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires)

Autor: Dejardin, J. / Guillaumet, J.-L. / Mangenot, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880170

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 29.09.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Candollea 28: 325-391. 1973.

Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires)

J. DEJARDIN, J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT

RÉSUMÉ

Les auteurs étudient les affinités chorologiques (cosmopolites-pantropicales, paléotropicales, australes, orientales, américaines) de la flore malgache. Ils font une analyse qualitative des éléments chorologiques constitutifs de cette flore. L'évaluation quantitative des proportions de chacun de ces éléments est faite au moyen d'une méthode originale de sondage. Ils discutent sur les causes de la présence à Madagascar d'origines très diverses en fonction des événements géographiques survenus depuis la fin du Primaire. Ils mettent enfin en évidence l'ancienneté des taxons de la flore malgache et des Angiospermes en général.

SUMMARY

The authors study the chorological affinities (cosmopolite-pantropical, paleotropical, austral, oriental, american) of the flora of Madagascar. Qualitatively, they analyse the chorological elements of this flora. In order to evaluate quantitatively the proportions of each element, they use a new sampling method. The importance of the geographical development of the area since late Primary is discussed with respect to the diversity of origin of the floral elements. Finally, the ancientness of the plant taxa of Madagascar as well as of the Angiosperms in general is emphasized.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verfasser untersuchen die räumlichen Verwandtschaftsbeziehungen (kosmopolitisch-pantropisch, paläotropisch, südlich, östlich, amerikanisch) der madegassischen Flora. Die Florenelemente werden sowohl qualitativ wie quantitativ analysiert. Um den proportionalen Anteil jedes Elements quantitativ zu schätzen, wird eine neue Methode benutzt. Der verschiedenartige Ursprung der madegassischen Flora wird in Verbindung mit der geographischen Entwicklung des Areals seit Ende des Paläozoikums besprochen. Schliesslich hebt man das hohe Alter der Pflanzensippen von Madagaskar sowie dasjenige der Blütenpflanzen in allgemeinen hervor.

INTRODUCTION

Ce travail concerne exclusivement les végétaux vasculaires de la flore malgache. On a beaucoup insisté sur le haut degré d'endémicité de cette flore. Mais l'élément non endémique est moins connu; il est cependant intéressant car c'est de son analyse que l'on peut déduire les relations de la flore malgache avec les flores étrangères. Deux études générales ont été publiées sur ce sujet.

La première, et la plus complète, est celle de Perrier de la Bâthie (1936): l'auteur évalue le nombre des espèces de la flore malgache à 7370, réparties en 1289 genres; il analyse les affinités géographiques de ces taxons, distingue 6 éléments, établit le pourcentage de chacun d'entre eux:

1) élément pantropical	42%
2) élément occidental africain	27%
3) élément oriental	7%
4) élément austral	3%
5) élément exotique récent	15%
6) élément endémique	6%

La majorité de la flore malgache (57%) serait donc composée d'éléments pantropicaux et exotiques (introduits); les affinités avec l'Afrique sont considérables, celles avec l'Asie et les terres australes (10%) moins importantes; un petit contingent de méga-endémiques (familles et genres très spécialisés: Perrier est très exigeant quant à la qualification de l'endémisme) suffit à marquer la flore malgache de l'originalité qui est la sienne.

En 1959, Humbert renouvelle cette analyse en indiquant, pour chacune des 183 familles de Spermaphytes alors connues à Madagascar les nombres de genres et d'espèces et leurs affinités géographiques. Ce relevé "fait ressortir l'importance des affinités africaines de la flore malgache. Les affinités indo-malaises sont incontestables... Loin en arrière, viennent de remarquables affinités ... avec des flores de territoires très éloignés: Australie, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et, à l'opposé, Amérique du Sud, voire Amérique du Nord, sans que les territoires interposés (Afrique et Indo-Malaisie) soient en cause, ce qui suggère en divers cas les effets d'une évolution parallèle à partir de souches très anciennes. Quant au reste de la flore, il s'agit d'affinités d'ordre général, soit avec l'ensemble ou la plus grande partie des territoires surtout tropicaux ou subtropicaux, parfois tempérés, soit d'affinités vagues et de faible intérêt" (p. 174). Humbert souligne que ces conclusions diffèrent sensiblement de celles de Perrier de la Bâthie; elles leur ressemblent cependant sur un point: l'importance des affinités africaines, notion désormais classique.

Toute recherche chorologique rencontre des difficultés et, dans le cas envisagé ici, celles-ci sont particulièrement sévères.

Difficultés d'ordre taxinomique: ni la flore malgache, ni même la flore africaine et les autres flores tropicales ne sont assez connues pour que n'abondent pas les risques d'erreurs d'identification ou de nomenclature. Chaque révision apporte des rectifications, des synonymies nouvelles, des suppressions de taxons mal interprétés,

des restaurations de taxons méconnus, des créations de taxons nouveaux, des précisions ou des changements dans les définitions de genres, d'espèces, de taxons infraspécifiques. Un exemple caractéristique est celui du genre *Dicheatanthera,* considéré comme endémique malgache jusqu'à la démonstration, apportée par Jacques-Félix (1955) de l'identité du genre avec le genre africain *Sakersia;* tous les *Sakersia* d'Afrique étant ainsi devenus des *Dichaetanthera,* cet important genre devait être rayé de la liste des endémiques malgaches. Inversement, Jacques-Félix aussi a démontré (1973) que les espèces malgaches attribuées au genre paléotropical *Osbeckia* constituent, en réalité, un important genre endémique *(Rousseauxia).*

Difficultés d'ordre géographique: l'insuffisante connaissance des flores a pour conséquence l'insuffisante connaissance des aires, surtout à l'échelon de l'espèce, mais même à celui du genre. Les renseignements contenus dans les mémoires floristiques sont souvent imprécis et parfois contradictoires.

Difficultés d'ordre historique: il est très difficile de savoir si certaines espèces malgaches sont autochtones ou n'ont pas été introduites à une époque plus ou moins lointaine. Dans une île si proche de l'Afrique, située sur de grandes voies maritimes, de migrations humaines, et dont on sait qu'elle a été peuplée par de nombreuses invasions successives provenant de tous les pays riverains de l'océan Indien, on peut être assuré que beaucoup de semences d'espèces diverses ont été introduites, consciemment ou inconsciemment. Et, dans une contrée où "les $^{7}/_{10}$ de la végétation primitive ont été détruits par l'homme et les feux de brousse" (Perrier 1936), les niches les plus variées ont été disponibles pour les nouvelles venues. On peut donc suspecter de très nombreuses espèces non-endémiques d'être d'anciens adventices complètement naturalisés et appartenant désormais aux écosystèmes. Il est facile de connaître les adventices récents; mais ne pouvoir discerner les autres est une cause d'erreur dans la détermination des affinités floristiques dépendant du seul jeu des facteurs naturels. Le cas du tamarinier (*Tamarindus indica* L.) est caractéristique: pour Chevalier (1948), cet arbre a été introduit d'Afrique, à une époque préhistorique, par les bantous; Brenan (1965) le considère aussi comme "certainement d'origine africaine". Au contraire, les botanistes travaillant à Madagascar, qui ont observé la place et le comportement de cette espèce dans les forêts sèches de l'île, pensent que le tamarinier est un endémique malgache, transporté et disséminé par l'homme, en Afrique et ailleurs.[1]

Il semble, cependant, que ces difficultés n'interdisent pas de reconsidérer les affinités biogéographiques de la flore malgache; depuis les publications de Perrier de la Bâthie et de Humbert, les progrès de la floristique malgache ont été si importants[2] que le moment paraît venu de refaire le point.

---

[1] Le tamarinier, "bien que répandu aujourd'hui dans de nombreux pays tropicaux, est très probablement d'origine malgache" (Perrier de la Bâthie 1936: 79). "Les observations de Perrier de la Bâthie et de Humbert sont concordantes: le *Tamarindus indica* se trouve dans les domaines de l'W et du SW avec toute apparence de spontanéité; on le rencontre dans des associations vierges... Les très anciennes relations entre l'Inde et Madagascar permettent de considérer que le tamarinier a été introduit de Madagascar dans l'Inde à une période qui peut être très reculée" (Viguier 1944).

[2] Un hommage doit être rendu à R. Capuron, disparu en pleine activité; son œuvre a été magistralement résumée par un autre éminent spécialiste de la flore malgache, (Leroy 1972).

Le nombre des taxons non endémiques n'est pas extrêmement élevé; on peut donc donner une idée des grandes catégories chorologiques auxquelles ils appartiennent en apportant des exemples indiscutables, significatifs et suffisamment nombreux: analyse strictement qualitative qui sera l'objet de la première partie de ce mémoire.

Mais il nous a paru nécessaire d'apporter aussi des données quantitatives, au moins pour les Angiospermes, qui constituent, numériquement, l'essentiel de la flore; or, c'est sur ce plan que les difficultés relevées plus haut posent les plus graves problèmes. Dans l'impossibilité de tout compter avec certitude, nous avons essayé d'obtenir l'approche quantitative par voie statistique, au moyen d'un sondage de population à partir d'échantillons incomplets et discutables, mais comprenant un nombre élevé de faits significatifs: sondage qui fera l'objet de la deuxième partie du mémoire.

PREMIÈRE PARTIE: RELATIONS CHOROLOGIQUES

L'élément non endémique de la flore malgache présente des affinités chorologiques variées, que l'on peut répartir en 6 catégories: affinités cosmopolites et pantropicales, australes, paléotropicales, africaines, orientales, néo-tropicales.

1. L'élément cosmopolite (C) et pantropical (PT)

Toutes les familles cosmopolites et pantropicales de Ptéridophytes et d'Angiospermes sont représentées à Madagascar; on ne relève aucun déséquilibre marquant comparable à ceux qui caractérisent les flores africaine (très pauvre en Palmiers), néo-calédonienne (presque dépourvue de Graminées autochtones), hawaïenne (déficiente en Annonacées, Palmiers et Orchidées, anormalement riche en Lobéliacées). Au contraire, si l'on considère les Gymnospermes, la flore malgache est remarquable par son extrême pauvreté en Conifères, même en montagne: 4 espèces seulement de *Podocarpus;* le déséquilibre est inverse de celui que l'on observe en Nouvelle-Calédonie, où les Conifères abondent et sont très variés. Les Gnétales ne sont pas représentées dans la flore malgache et les Cycadales ne le sont que par une espèce de *Cycas.*

Dans les familles, les genres cosmopolites et pantropicaux sont nombreux.

Chez les Ptéridophytes, l'endémisme générique est très faible (4 genres endémiques seulement parmi les 94 recensés dans la FMC.[1] On compte, au contraire, 17 genres cosmopolites (ou subcosmopolites) de Ptéridophytes: *Adiantum, Asplenium, Athyrium, Azolla, Cheilanthes, Cystopteris, Dryopteris, Hymenophyllum, Marsilea, Notolaena, Ophioglossum, Osmunda, Polystichum, Pteridium, Thelyp-*

[1]FMC: Flore de Madagascar et des Comores.

teris, Trichomanes et *Woodsia.* Les genres cosmopolites *Equisetum, Huperzia, Isoëtes, Lycopodiella, Lycopodium* et *Selaginella* sont aussi représentés dans la flore malgache.

La très grande majorité des autres genres sont pantropicaux: *Ceratopteris, Ctenitis, Cyathea, Cyclosorus, Dicranopteris, Lomariopsis, Lonchitis, Lygodium, Marattia, Pellaea, Pteris, Schizaea, Tectaria, Vittaria,* etc., ainsi que *Psilotum.*

Chez les Angiospermes, l'endémisme générique est important, mais n'excède 50% que dans peu de familles plurigénériques:[1] Bignoniacées, Flacourtiacées, Malpighiacées, Monimiacées, Palmiers. Parmi les 30 genres de Cypéracées, un seul est endémique (*Trichoschoenus;* J. Raynal 1968). Une seule famille plurigénérique, celle des Icacinacées, ne comprend aucun genre endémique. Les genres cosmopolites et pantropicaux sont extrêmement nombreux; parmi les cosmopolites, *Carex, Clematis, Cyperus, Drosera, Euphorbia, Juncus, Phragmites, Ranunculus, Rubus, Salix, Scirpus, Senecio,* etc.; parmi les subcosmopolites, *Anagallis, Geranium, Viola,* etc., orophytes seulement (cf. p. 347); parmi les pantropicaux, *Acacia, Albizia, Bauhinia, Bulbophyllum, Combretum, Commelina, Crinum, Crotalaria, Croton, Cynometra, Dalbergia, Dichapetalum, Diospyros, Drypetes, Entada, Eragrostis, Erythroxylum, Eugenia, Gossypium, Grewia, Habenaria, Hibiscus, Indigofera, Manilkara, Memecylon, Milletia, Manicum, Pennisetum, Peperomia, Phyllanthus, Piper, Polystachya, Scleria, Terminalia, Tetracera, Trema, Vanilla, Xylopia, Xyris,* etc.

Les espèces cosmopolites et pantropicales, et que l'on peut considérer comme vraisemblablement autochtones, sont nombreuses. La plupart sont des rudérales, des agrestales, des plantes de savanes, de lisières ou de clairières, ou des hydrophytes. L'échantillon suivant – Ptéridophytes et Angiospermes confondues – donne une idée de cette fraction assez importante du contingent des espèces non endémiques malgaches: *Achyranthes aspera* L., *Adiantum capillus veneris* L., *Amaranthus lividus* L. et *A. spinosus* L., *Bidens pilosa* L., *Boerhavia diffusa* L., *Cassia occidentalis* L., *Ceratopteris cornuta* (Beauv.) Lepr., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw., *Emilia sonchifolia* (L.) DC., *Equisetum ramosissimum* Desv., *Eragrostis ciliaris* (L.) R. Br., *Euphorbia hirta* L., *Heteropogon contortus* (L.) P. Beauv., *Hyparrhenia rufa* Stapf, *Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv., *Juncus effusus* L., *Lycopodiella cernua* (L.) Pich. Serm., *Olyra latifolia* L., *Oplismenus burmanniii* P. Beauv. et *O. hirtellus* P. Beauv., *Peperomia pellucida* (L.) H. B. K. et *P. reflexa* (L.) A. Dietr., *Pistia stratioides* L., *Poa annua* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Psilotum nudum* (L.) Griseb., *Pteridium aquilinum* (L.) Kühn, *Sagittaria guyanensis* H. B. K., *Sauvagesia erecta* L., *Solanum nigrum* L. et *S. torvum* Sw., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Typha latifolia* L., *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm.

A ces espèces, on doit ajouter les habituées des plages et zones côtières tropicales (sinon de toutes les plages): *Acrostichum aureum* L., *Cassytha filiformis* L., *Juncus maritimus* Lamk., *Heritiera littoralis* Ait., *Hibiscus tiliaceus* L., *Remirea maritima* Aubl., *Scaevola plumieri* (L.) Vahl, *Terminalia catappa* L., etc.

Très peu nombreuses sont les cosmopolites ou pantropicales habitant d'autres milieux; on peut citer 3 espèces: dans les montagnes du Centre, *Lycopodium clava-*

---

[1]Quelques familles non-endémiques sont représentées par un seul genre endémique: Canellacées, Chloranthacées, Cornacées, Strelitziacées, Théacées, Trichopodiacées, Trigoniacées.

tum L., dans les forêts sèches de l'W et du S, *Gyrocarpus americanus* L.,[1] et, dans toute la région orientale, *Dodonaea viscosa* Jacq., espèce collective d'une exceptionnelle souplesse écologique.

Les taxons cités précédemment ne sont pas sensiblement mieux représentés à Madagascar que dans les autres régions du monde. Il en est autrement du genre *Eulophidium* qui, d'après Summerhayes (1957), comprend 29 espèces, dont 15 endémiques malgaches; 3 espèces sont endémiques des Comores, 1 de Maurice et 1 des Seychelles. A partir de ce centre de dispersion, on discerne deux sens de migration. L'un est oriental: 1 espèce est commune à Madagascar, à la région malgache (Comores et Réunion) et à l'Orient (Inde, Ceylan, Malaisie, Philippines, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie, Fidji). L'autre est occidental: 4 espèces vivent en Afrique orientale (de Zanzibar à la Rhodésie et au Natal), 1 en Afrique centrale (Ouganda et Zaïre); 3 espèces ont atteint l'Afrique occidentale, dont 1 à aire transatlantique (Niger au Sénégal; Brésil).

2. L'élément austral (A)

Pour la clarté de l'exposé, et compte tenu seulement des répartitions actuelles, on peut considérer comme austraux, sensu stricto, les taxons plus ou moins largement répartis dans l'hémisphère S et n'occupant qu'une faible place dans les phytocénoses tropicales de l'hémisphère N; ils témoignent à l'évidence, en effet, des affinités de la flore malgache avec les flores des terres australes. Mais, à ces taxons manifestement austraux, il convient d'ajouter ceux confinés dans un secteur plus restreint, africain ou oriental, de l'hémisphère austral (on en traitera plus loin), ainsi que les endémiques. D'autres taxons, qui ont maintenant largement diffusé dans l'hémisphère N, par exemples les Palmiers, sont vraisemblablement d'origine australe (la richesse en Palmiers de la flore malgache appuie cette hypothèse). La flore malgache est donc très marquée par un caractère austral. Evaluer ce caractère en pourcentage ne peut donner une idée correcte de la réalité, car la discrimination est souvent impossible, parmi les taxons africains, orientaux, paléo- ou pantropicaux, entre ceux qui sont, ou ne sont pas, directement d'origine australe. Même si l'on s'en tient à la définition s.str., la proportion de l'élément austral excède certainement les 3% indiqués par Perrier.

Treize familles et quelques sous-familles et genres répondent à cette définition s.str. L'aire de ces taxons, considérée par rapport à Madagascar, répond à l'une des trois modalités suivantes: l'aire s'étend, en majeure partie ou en totalité, soit: 1) vers l'E (taxons austro-orientaux [AO]); 2) vers l'W (taxons austro-occidentaux [AW]); 3) plus ou moins symétriquement, vers l'E et vers l'W de l'île (taxons panaustraux [PA]). On examinera d'abord les familles.

[1] *Gyrocarpus americanus* L. est, à Madagascar, représenté par 3 sous-espèces endémiques: *capuronianus, glaber* et *tomentosum* (Kubitzki 1969).

1. Balanophoracées

Les Balanophoracées sont une famille panaustrale différenciée en 5 sous-familles, dont 2, les Balanophoroïdées et les Hélosidioïdées appartiennent à la flore malgache. Les Balanophoroïdées, panaustrales, comprennent 3 genres: 1 afro-malgache, *Thonningia,* 1 indonéso-malgache-africain, *Balanophora* (cf. p. 337), 1 sud-américain, *Langsdorffia.* Les Hélosidioïdées sont austro-orientales: la limite W de leur aire est Madagascar (*Ditepalanthus,* genre endémique et *Rhopalocnemis,* genre commun avec l'Indonésie, atteignent l'Indo-Chine et l'Himalaya), la limite E l'Amérique du Sud, où existent 3 genres endémiques (sous-famille amphi-transpacifique: van Steenis 1962); aucune Hélosioïdée n'a encore été découverte en Afrique.

2. Cunoniacées

Les Cunoniacées sont une famille à tendance nettement orientale: un centre de diversité existe dans l'aire australo-canaque et la représentation africaine est très faible (1 espèce de *Cunonia* en Afrique australe). Les seules Cunoniacées malgaches sont 20 espèces du grand genre *Weinmannia* (Bernardi: 1965 et 1969), dont l'aire s'étend, vers l'E, aux Mascareignes, à l'Indonésie, la Nouvelle-Calédonie (pas de *Weinmannia* en Australie), Fidji, la Nouvelle-Zélande, l'Amérique australe, enfin, où les espèces sont les plus nombreuses; certaines ont même atteint l'Amérique centrale (genre amphi-transpacifique).

3. Elaeocarpacées

Les Elaeocarpacées sont une famille typiquement austro-orientale, dont l'aire s'étend, de Madagascar (limite W; famille inconnue en Afrique) à l'Australie, la Papouasie, la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande et l'Amérique du Sud; certaines espèces atteignent, en Asie, le Japon, en Amérique, le Mexique. Deux grands genres, *Elaeocarpus* et *Sloanea,* sont représentés à Madagascar: 2 espèces endémiques d'*Elaeocarpus* (*E. rufovestitus* Bak. et *E. tsaratanensis* R. Cap.), le plus grand genre de la famille (son aire s'étend, par l'Australie, l'Indonésie et la Polynésie, jusqu'au Japon) et 1 espèce endémique de *Sloanea* (*S. rhodantha* (Bak.) R. Cap.; Capuron 1972a), genre amphi-transpacifique (Australie, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Guinée, Indonésie et Indo-Malaisie jusqu'à la Chine; Océanie; Amérique du Sud jusqu'au Mexique).

4. Escalloniacées

Les Escalloniacées groupent 3 sous-familles (Brexioïdées, Escallonioïdées, Montinioïdées), séparées par Hutchinson des Saxifragacées. L'ensemble escalloniacéen, composé de nombreuses petites sections, présente le mérite d'être biogéographiquement homogène, c'est-à-dire strictement panaustral (Madagascar, Mascareignes, Australie, Nouvelle-Zélande, Amérique et Afrique australes; le franchissement de l'équateur vers le nord est exceptionnel).

On connaît, à Madagascar, 3 genres d'Escalloniacées (Brexioïdées et Montinioïdées seulement; les Escallonioïdées, qui constituent la grande majorité de la famille, ne sont pas représentées dans l'île).

– *Brexia* (Brexioïdée): 10 espèces ont été distinguées (Perrier de la Bâthie 1933 et 1942; Leroy 1968), dont 8 endémiques malgaches, 1 endémique des Seychelles et 1 espèce (*B. madagascariensis* Thouars), commune à Madagascar, à la côte orientale d'Afrique, aux Comores et aux Seychelles; mais il est vraisemblable que des regroupements d'espèces devront être faits (Leroy 1968; Capuron 1969a) lors que le genre sera révisé.

– *Grevea* (Montinioïdée): 1 espèce endémique, *G. madagascariensis* Baill.

– *Kaliphora* (Montinioïdée), genre monospécifique endémique: *K. madagascariensis* Hook. fil., jadis classé parmi les Cornacées (Capuron 1969b).

5. Hydnoracées

Cette famille est strictement austro-occidentale: Madagascar marque la limite orientale de son aire et celle-ci s'étend, vers l'W, jusqu'à la Patagonie. Le genre *Hydnora* est commun à Madagascar (1 espèce) et à l'Afrique australe (une dizaine d'espèces, dont certaines franchissent l'Equateur et atteignent l'Ethiopie). L'espèce malgache, *H. esculenta* Jum. & Per., représente, à elle seule, la section endémique *Neohydnora* (Harms 1935).

6. Monimiacées

Les Monimiacées sont une famille panaustrale (Cavaco 1959) à grande prépondérance orientale (2 genres et 4 espèces seulement en Afrique); elle comprend deux centres de gravité, l'un (le plus riche en genres) dans une région centrée par la Nouvelle-Calédonie (Australie orientale, Nouvelles-Hébrides, Nouvelle-Zélande), l'autre (la plus riche en espèces) en Amérique australe. Les Monimiacées occupent une place importante dans la flore malgache (Cavaco 1959) avec 4 genres endémiques (*Decaryodendron,* 3 espèces; *Ephippiandra,* 3 espèces; *Hedicaryopsis,* 4 espèces; *Phanerogonocarpus,* 2 espèces) et environ 25 espèces, mal définies, du genre *Tambourissa* (dont la plupart endémiques ou communes avec les Comores et les Mascareignes); une espèce du même genre est endémique de Java.

7. Protéacées

Les Protéacées sont panaustrales, avec trois centres de gravité, le plus important en Australie-Nouvelle-Calédonie (> 800 espèces avec de très fortes irradiations en Indonésie – 80 espèces – et jusqu'en Asie sud-orientale, 20 espèces), un autre, moins considérable, en Afrique australe (c. 350 espèces), le troisième en Amérique australe (c. 90 espèces).

La flore malgache ne compte que 3 Protéacées: *Dilobeia thouarsii* R. & Sch., unique espèce d'un genre endémique; *Faurea forficulifera* Baker, espèce endémique

d'un genre commun avec l'Afrique; *Macadamia alticola* R. Cap., espèce endémique d'un genre commun avec l'Australie orientale, la Nouvelle-Calédonie et Sulawesi.

8. Restionacées

Les Restionacées sont une famille panaustrale, avec deux centres de gravité, l'un en Afrique du Sud (Empire du Cap), l'autre en Australie. Une seule Restionacée est connue à Madagascar: *Restio madagascariensis* H. Cherm., espèce endémique d'un genre australo-sudafricain.

9. Strelitziacées

D'après Tomlinson (1962), les genres *Phenakospermum, Ravenala* et *Strelitzia* présentent un ensemble de caractères communs permettant de les rassembler en une famille de Scitaminales, la seule comprenant encore des types arborescents et, par l'ensemble de ses caractères, la plus proche de la souche originelle de l'ordre. Une confirmation de cette ancienneté est apportée par l'isolement géographique des 3 genres: *Phenakospermum* est endémique de l'Amazonie et des Guyanes, *Strelitzia* de l'Afrique du Sud et *Ravenala* (genre monospécifique: *R. madagascariensis* Adans.) de Madagascar. Aux deux extrémités de cette aire panaustrale, *Phenakospermum* (graines arillées rouges) et *Ravenala* (graines arillées bleues) sont très voisins (organisation générale comparable); ils étaient autrefois confondus dans un genre *Ravenala* s.l. Cette famille met en évidence l'évolution parallèle, sur des terres séparées, d'un ancien taxon commun à un continent austral.

10. Velloziacées

Comme les Hydnoracées, les Velloziacées sont austro-occidentales et Madagascar marque l'extrémité orientale de leur aire qui, vers l'W, s'étend sur toute l'Afrique australe (quelques espèces atteignent l'Ethiopie et l'Arabie) et les plaines et plateaux de l'Amérique australe tropicale.

La flore malgache compte (sous réserve de révisions) 3 espèces endémiques saxicoles, dont 1 au moins très polymorphe, du genre *Xerophyta* (très proche du genre afro-américain *Barbacenia*).

A ces 10 familles, on doit sans doute ajouter les 3 suivantes, bien que leur représentation soit très faible hors de l'aire où se situe leur centre de gravité.

11. Myoporacées

Les Myoporacées (±190 espèces) sont presque exclusivement australiennes. Cependant, 3 espèces de *Myoporum* atteignent Sulawesi, l'Asie des moussons et Hawaï, tandis qu'une autre existe aux Mascareignes. Le genre *Bontia* (1 espèce) est américain (Antilles), le genre *Oftia* malgache (1 espèce, Capuron 1972b) et sud-africain (2 espèces).

12. Trigoniacées

Le centre de gravité des Trigoniacées (±35 espèces) est austro-américain (genres *Trigonia* et *Lightia;* 32 espèces). Le genre *Trigoniastrum* (1 espèce) est malais (Bornéo, péninsule malaise, Sumatra) et le genre *Humbertiodendron* malgache (1 espèce endémique, *H. saboureauni* Léandri).

13. Winteracées

Les Winteracées (±95 espèces) sont une famille dont l'aire, typiquement austro-orientale et amphi-transpacifique, s'étend de Madagascar (limite W) à l'archipel malais, aux Philippines, à l'Australie, la Nouvelle-Calédonie (tous les genres et ±90 espèces dans cette aire orientale), Juan Fernandez (une espèce de *Drimys*) et l'Amérique du Sud (3 espèces de *Drimys,* dont 1 dans la région magellanique, 1 dans une aire centrée par la Paraguay et 1 atteignant, par les Andes, Costa Rica). Une seule Winteracée est connue à Madagascar, *Bubbia perrieri* R. Cap., espèce endémique d'un genre austro-oriental (Nouvelle-Guinée, Australie, île Lord Howe, Nouvelle-Calédonie, Capuron 1963a).

A ces 13 familles indiscutablement australes, il faudrait peut-être en ajouter une quatorzième: les Canellacées, dont le centre de gravité (4 genres: *Canella, Capsicodendron, Cinnamodendron, Pleodendron,* soit environ 15 espèces) se situe en Amérique centrale, du Venezuela à la Floride; le genre *Warburgia* (3 espèces) est sud-africain et zambézien et le genre *Cinnamosma* (3 espèces) endémique malgache.

Deux sous-familles (interprétées comme familles par certains taxinomistes) sont australes:

- Les Gunnerioïdées ou Gunneracées, dont l'aire s'étend de l'Afrique australe à Madagascar, la Tasmanie et la Nouvelle-Zélande, la Malaisie et la Nouvelle-Guinée (1 espèce atteint Hawaï), l'Amérique centrale. L'espèce malgache, *Gunnera perpensa* L. est commune avec l'Afrique australe, jusqu'au S du Zaïre et l'Ethiopie.
- Les Herrerioïdées ou Herreriacées, strictement australes, dont l'aire disjointe est commune à Madagascar (1 genre monospécifique endémique: *Herreriopsis elegans* R. Perr.) et à l'Amérique du Sud (2 genres et 8 espèces).

Enfin, certains genres sont, dans l'hémisphère austral, aussi largement répartis que les familles et sous-familles précédemment citées.

Le genre *Podocarpus* (4 espèces endémiques malgaches: de Laubenfels 1972) appartient à une famille panaustrale, avec des irradiations à faible distance au N de l'équateur.

D'autres genres, austro-orientaux (AO), sont communs à l'Afrique australe, à Madagascar et à l'Australie. *Caesia* comprend 3 endémiques sud-africains, 1 endémique malgache, 1 endémique australien; *Humea* 9 endémiques australiens, 1 malgache, 1 austro-africain. L'aire du genre *Adansonia* est comparable (1 espèce africaine, 7 malgaches, 1 australienne), mais avec une différence: le centre de gravité est malgache et l'espèce africaine s'étend largement à toute la région soudano-zambézienne, jusqu'au Sénégal.

Le genre *Polypompholyx* comprend 2 espèces australiennes, 1 malgache (*P. madecassa* H. Perr.) et 1 sud-américaine.

Le centre de gravité du genre *Dorstenia* est sud-américain; une trentaine d'espèces ont été recensées en Afrique et 2 seulement à Madagascar: *D. fiherenensis* Léandri est endémique; *D. cuspidata* Hochst., dont le type est éthiopien, est représenté par 6 variétés endémiques (cf. p. 330, note 1, la différenciation malgache de *Gyrocarpus americanus*); une seule espèce, *D. indica* Wall., de l'Inde, est connue à l'E de Madagascar.

Les genres *Aneimia, Ocotea, Mendoncia, Symphonia,* communs à Madagascar, à l'Afrique (*Ocotea* en Afrique orientale seulement) et à l'Amérique, manquent à l'Asie. Les centres de gravité sont l'Amérique du Sud *(Anemia, Ocotea* et *Mendoncia)* ou Madagascar *(Symphonia).*

D'autres genres sont répartis comme les Herrerioïdées: austro-américains et malgaches, ils témoignent, bien que manquant à l'Afrique, d'affinités floristiques remarquables entre des terres australes aujourd'hui très éloignées.

Parmi les Fougères, le genre *Adiantopsis* comprend 1 espèce malgache endémique et 5 à 6 sud-américaines, le genre *Trachypteris* 1 espèce malgache endémique et 1 sud-américaine (Brésil et Galapagos), très voisine. Cet exemple n'est que l'un de ceux cités par Mme Tardieu-Blot (1948) pour montrer l'importance de l'élément gondwanien et de l'élément antarctique dans le peuplement ptéridologique de Madagascar.

Parmi les Angiospermes, on indiquera les genres *Oliganthes* (une douzaine d'espèces en Amérique australe et 9 endémiques malgaches, *Phenax* (20 espèces sud-américaines, 2 malgaches, 1 des Mascareignes), *Rheedia* (15 espèces sud-américaines, 12 endémiques malgaches, 1 comorienne).

Un groupe très particulier de *Senecio* malgaches manifeste des affinités étonnantes avec des espèces sud-américaines: "...*S. racemosus* présente tous les caractères essentiels de *S. veronicaefolius,* des Andes de Colombie"; "les mêmes remarques s'appliquent à *S. curvatus* comparé à *S. prunifolius* habitant les mêmes montagnes que *S. veronicaefolius,* et ne différant du premier que par les détails de formes de feuilles et de nervation" (Humbert 1923).

Un fait extraordinaire est la présence, en Amérique tropicale et à Madagascar d'une Ophioglosse épiphytique: *Ophioglossum palmatum* L. (= *Cheiroglossa palmata* (L.) Pr.), fait d'autant plus remarquable que cette plante coexiste, à Madagascar, avec une autre Ophioglosse épiphytique, mais à répartition strictement orientale (*O. pendulum* L., cf. p. 358).

Aux taxons précédents, malagaso-américains, ou malagaso-afro-américains, on doit ajouter le grand genre *Phylica* (150 espèces), dont l'aire, qui exclut l'Amérique, n'en est pas moins très large puisqu'elle s'étend des îles de l'Atlantique austral (1 espèce à Sainte-Hélène et 1 à Tristan da Cunha) à l'Afrique du Sud (presque toutes les espèces) Madagascar (1 espèce) et les Mascareignes.

On doit remarquer, enfin, que manquent à Madagascar certains taxons largement répartis dans l'hémisphère austral, les Tétragonoïdées, ou Tétragoniacées, les Luzuriagoïdées, ou Philesiacées et les Leptospermoïdées; la limite méridionale de l'aire de ces sous-familles présente, au niveau de Madagascar, dont elles sont exclues, une inflexion caractéristique.

3. L'élément paléotropical (PL)

On est convenu d'appeler paléotropicaux les taxons tropicaux manquant à l'Amérique (endémiques des îles du Pacifique exclus). Les uns sont communs à toute l'Afrique, à l'Asie et à ses prolongements orientaux insulaires, éventuellement jusqu'à la Nouvelle-Guinée et à l'Australie-Nouvelle-Calédonie (eupaléotropicaux: PL); d'autres, largement répandus dans toute l'Asie chaude (O), n'existent que dans la partie austro-orientale, soudano-zambézienne (S) de l'Afrique (asiatiques hémiafricains, ou soudano-zambéziens à prolongements orientaux: SO); d'autres, représentés en Afrique soudano-zambézienne, ne s'étendent pas, en Asie, au delà du sous-continent indien (SI).

L'appartenance de Madagascar au monde paléotropical est évidente.

Les familles

Quelques familles répondant à la définition précédente appartiennent à la flore malgache: Alangiacées (Capuron 1962a), Diptérocarpacées, Flagellariacées, Moringacées, Opiliacées, Pandanacées, Pédaliacées, Salvadoracées. Les autres familles sont plus discrètes.

Les Pédaliacées (PL à grande prédominance africaine) sont représentées par 4 genres, dont 1 endémique (*Uncarina:* 9 espèces) et 3 autres comprenant des espèces SI considérées comme introduites (Humbert & al. 1971), les Salvadoracées (SO) par 2 genres totalisant 2 espèces (*Azima tetracantha* Lamk., SO, et *Salvadora angustifolia* Turrill, commune avec les Mascareignes; Perrier 1946a), les Moringacées (SI) par le seul genre *Moringa* (SI: 3 espèces, dont 1 introduite et 2 – arbres bouteilles – endémiques de l'W et du SW: Keraudren 1965a), les Flagellariacées par *Flagellaria* (PT) *indica* L., espèce polymorphe commune avec les Mascareignes, l'Asie tropicale et l'Océanie: Perrier 1946b); les Alangiacées et les Diptérocarpacées, familles surtout asiatiques (SO) ne sont représentées que par 2 endémiques: *Alangium griselloides* R. Cap et *Monotes madagascariensis* H. Humb. (Humbert 1954), cette dernière classée dans la sous-famille des Monotoïdées, la seule, dans la famille, qui ne compte aucune espèce asiatique (±35 espèces en Afrique du Sud).

Les genres

La flore malgache est très riche en genres paléotropicaux appartenant à des familles pantropicales. On citera, *Adenia, Agelaea, Alloteropsis, Amorphophallus, Anisopappus, Anthrophyum, Antiaris, Antidesma, Apodytes, Artabotrys, Asystasia, Baphia, Borassus, Calotropis, Canarium, Carissa, Centotheca, Cleistanthus, Cnestis, Coelachne, Commiphora, Cyanotis, Davallia, Delonix, Dichrostachys, Dicoma, Dracaena, Drymaria, Ellipanthus, Erythrophleum, Flacourtia, Gaertnera, Garcinia, Gardenia, Gerbera, Gloriosa, Gymnosiphon, Hyphaene, Hypoëstes, Iodes, Iphigenia, Jasminum, Laggera, Launaea, Leea, Leptadenia, Macaranga, Mallotus, Micrococca, Mimusops, Mundulea, Mussaenda, Nelsonia, Nervilia, Ochrocarpus, Olea, Pavetta,*

Phoenix, Polyalthia, Polyscias, Premna, Roureopsis, Stereospermum, Tacca, Tarenna, Tarrietia, Teclea, Thunbergia, Turraea, Tylophora, Uvaria, Voacanga, Xylia, etc. Ces genres sont loin d'être tous uniformément répartis dans l'Ancien Monde.

Le centre de diversité du genre *Turraea* paraît être à Madagascar. On a inventorié dans l'île, 46 espèces (la révision n'est pas terminée), en Afrique 40 seulement (vers l'W le genre s'appauvrit, de sorte que le contingent d'Afrique occidentale est réduit à 4 espèces), en Asie 7 espèces (Harms 1940); les *Turraea* malgaches jusqu'à présent recensés sont tous endémiques. Une seule espèce de *Mimusops* existe en Asie; toutes les autres espèces appartiennent aux flores soudano-zambézienne et malgache; 14 espèces au moins ont été recensées dans l'île qui serait, peut-être, le centre de gravité du genre (Aubréville 1964). Le genre *Ochrocarpus* compte 21 espèces sylvatiques endémiques à Madagascar, 1 espèce dans la forêt ouest-africaine et 5 espèces en Asie. 10 espèces de *Mundulea* (11 espèces dans le genre) sont des endémiques malgaches; la onzième espèce est commune à toute l'Afrique tropicale, Madagascar, les Mascareignes et l'Inde (Brenan 1965).

Inversement, les genres *Antidesma, Canarium, Leea, Macaranga, Polyalthia, Uvaria,* sont beaucoup plus diversifiés en Asie et en Indonésie qu'à Madagascar et en Afrique, surtout en Afrique occidentale. D'après Pax & Hoffmann (1931), le rift est-africain est, pour les *Macaranga,* une barrière entre les espèces vivant à l'W (3 sections) et celles, très différentes et beaucoup plus nombreuses (33 sections), distribuées entre l'Afrique orientale, Madagascar, l'Asie, l'Indonésie, les Philippines, la Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Calédonie.

D'autres genres sont diversifiés au maximum en Afrique soudano-zambézienne: *Dicoma* (31 espèces africaines, 4 endémiques malgaches, 1 asiatique), *Hyphaene* (±10 espèces africaines, 1 endémique malgache, 1 asiatique).

Certains genres (*Commiphora, Delonix, Hyphaene, Moringa, Mundulea, Vepris,* etc.) ne s'étendent pas, en Asie, à l'E de l'Inde. D'autres (*Baphia, Gerbera, Leea, Macaranga, Xylia,* etc.) sont bien représentés à partir de Ceylan jusqu'en Indo-Malaisie et même beaucoup plus à l'E. On a supposé que ces deux types de répartition correspondraient à deux modes de communication entre l'Afrique et l'Asie: un passage par l'Arabie, intéressant les taxons xérophiles à répartition SI; une autre voie, sans doute beaucoup plus importante (taxons SO), étant l'énorme radeau qu'a été le sous-continent indien (Inde et Ceylan) lors de sa migration, de Madagascar à l'Asie, à travers l'océan Indien (cf. McKenzie & Sclater 1973).

Les espèces

L'endémisme spécifique est très élevé dans la plupart des genres paléotropicaux malgaches. Les espèces paléotropicales (communes à l'Afrique, à Madagascar et à l'Asie) sont donc relativement peu nombreuses; elles appartiennent à des genres pantropicaux (PT) ou paléotropicaux (PL). La liste suivante – Ptéridophytes et Angiospermes confondues – donne un aperçu de ce deuxième important élément (cf. les espèces pantropicales, p. 328) du contingent des espèces non endémiques malgaches: *Asplenium* (PT) *inaequilaterale* Willd., *Asystasia* (PL) *gangetica* T. Anders, *Balanophora* (PL) *hildebrandtii* Reichb. fil.,[1] *Belvisia* (PL) *spicata* Mirb., *Biophytum*

[1]Cette espèce existe aussi en Asie et Farron (1969) l'a découverte (ou, du moins, a découvert une espèce ne paraissant pas différente) au Congo (Brazzaville); la limite W de

(PT) *petersianum* Klotsch., *Blumea* (PT) *mollis* (D. Don) Merrill, *Boehmeria* (PL) *platyphylla* D. Don, *Caldesia* (PL, à ext. euractique) *reniformis* (D. Don) Mackino, *Calotropis* (PL) *procera* Ait., *Cassia* (PT) *mimosoides* L., *Centotheca* (PL) *lappacea* Derv., *Cissus* (PT) *quadrangularis* L., *Commelina* (PT) *benghalensis* L., *Coldenia* (PT) *procumbens* L., *Dichrocephala* (PL) *integrifolia* (L. fil.) O. Kuntze, *Ethulia* (PL) *conyzoides* L. fil., *Floscopa* (PT) *glomerata* Hassk., *Grangea* (PL) *maderaspatana* (L.) Poir., *Micrococca* (PL) *mercurialis* (L.) Benth., *Mikania* (PT) *cordata* B. L. Rob., *Mollugo* (C) *nudicaulis* Lam., *Mundulea* (PL) *sericea* (Willd.) A. Chev., *Nelsonia* PL) *canescens* Spreng., *Phymatodes* (PL) *scolopendria* Ching., *Phyllanthus* (PT) *maderaspatensis* L., *Tacca* (PT) *leontopodioides* (L.) O. Kuntze, *Toddalia* (PL) *asiatica* (L.) Lam., *Trema* (PT) *orientalis* (L.) Blume (= *T. guineensis* Ficalho), *Trichodesma* (PL) *zeylanicum* (Burm.) R. Br. etc.

4. L'élément africain

On sait, à la suite des travaux de Lebrun (1947, 1961), Monod (1957), Mullenders (1957), White (1965), que l'Afrique tropicale (pluies en saison chaude), intercalée entre les régions climatiquement méditerranéennes (pluies en saison froide) du nord (région méditerranéenne) et du sud (Empire du Cap), comprend essentiellement 2 grandes régions phytogéographiques.

La région guinéenne (ou guinéo-congolaise), dont le climax est forestier (forêts denses de types divers), occupe la partie de l'Afrique riveraine du golfe de Guinée; étroit liseré en Afrique occidentale, elle pénètre, au Zaïre, jusqu'au centre du continent.

La région soudano-zambézienne, beaucoup plus vaste et variée, et d'altitude moyenne plus élevée que la région guinéenne, l'enveloppe complètement; pays de forêts claires et de savanes, elle est limitée au N par le Sahara et s'étend, au S, bien au delà du tropique austral. Cette immense région a été subdivisée en domaines; Mullenders, par exemple, distingue les domaines sahélo-soudanien, somalo-éthiopien, oriental, zambézien, du Kalahari, des savanes et forêts sud-africaines, du Namaqualand et du Karoo; ce dernier, considéré par Monod (1957) et par Lebrun (1961) comme ayant valeur de région, caractérisé par des steppes arides et subdésertiques peuplées de xérophytes succulents et épineux, est tropical (pluies estivales) au N, méditerranéen (pluies hivernales) au S; il établit ainsi une large transition entre la région soudano-zambézienne et l'Empire du Cap, de faible surface, mais caractérisé par une flore très originale.

L'Afrique est dépourvue de grandes chaînes montagneuses. Mais, dans la région guinéo-congolaise (Loma, Nimba, Cameroun, Fernando Po), aux limites orientales de cette région (Ruwenzori, Virunga, Kivu) et dans certains domaines de la région soudano-zambézienne (montagnes de l'Ethiopie, grands volcans de l'Afrique orientale, Drakensberg), des massifs montagneux sont dispersés, dont certains

l'aire du genre *Balanophora*, auparavant considérée comme située à Madagascar, se trouve aussi étendue jusqu'au golfe du Bénin. La découverte de Farron montre combien nos connaissances aréologiques sont insuffisantes et pose un sérieux problème de chorologie.

atteignent et même dépassant 4000 et 5000 m. Hauman (1956) et Hedberg (1961) ont envisagé que les niveaux les plus élevés constitueraient une région afro-alpine subnivale et les niveaux sous-jacents une région afro-montagnarde (White 1965), comprenant un étage subalpin (lande à Ericacées) et un étage montagnard (forêts de montagne). Il ne s'agit là, évidemment, que d'approximations, car on ne peut confondre en une seule région floristique l'ensemble disparate des hauts reliefs africains. Chaque massif a, de par son ambiance climatique et floristique, une physionomie particulière, liée aux caractères du domaine auquel il appartient; dans chaque domaine, la montagne représente, plutôt qu'un faciès, terme utilisé par Monod (1957) dans la légende de sa carte phyto-chorologique de l'Afrique, une série originale d'étages dont la flore varie avec les conditions climatiques, suivant le modèle donné par Emberger (à partir de 1930) dans son analyse de la région méditerranéenne.[1]

Nous considérerons les affinités de la flore malgache avec la flore guinéo-congolaise d'une part, la flore soudano-zambézienne d'autre part; puis nous tenterons une comparaison entre les flores orophiles; enfin, seront soulignées les différences qui, malgré d'évidentes affinités, séparent la flore malgache des flores africaines.

4.1. L'élément guinéo-congolais (GC)

Si l'on considère les affinités de la flore malgache avec la flore guinéo-congolaise, une évidence apparaît: très peu nombreux sont les taxons congolais s.str. (manquant à la région soudano-zambézienne) représentés aussi à Madagascar.

Après Perrier de la Bâthie (1936), Lebrun (1961: 27) n'en cite que 3: *Anthostema, Deidamia* et *Nesogordonia.* Or, *Deidamia* et *Nesogordonia,* représentés respectivement par 1 (*Deidamia clematoides* Harms) et 9 espèces dans la forêt guinéo-congolaise, comprennent à Madagascar, le premier 5, le deuxième 13 espèces endémiques hygro- ou xérophiles distribuées dans les 2 domaines de l'île; il s'agit, en réalité, de genres dont le centre de diversité est malgache, mais dont quelques espèces se sont égarées jusqu'à la forêt guinéo-congolaise.

On a distingué chez *Anthostema* 3 espèces: en Afrique occidentale, *A. aubryanum* Baill., arbre de forêt dense (de la Guinée au Gabon) et *A. senegalense* A. Juss. qui, de la Gambie au Soudan, vit dans les galeries forestières: à Madagascar, *A. madagascariense* Baill. Ces espèces extrêmement affines n'en sont peut-être qu'une seule, dont l'aire s'étend, en Afrique occidentale, sur le bord méridional de la région soudano-zambézienne.

---

[1]Emberger a insisté sur le fait que, dans les montagnes, la différenciation des étages floristiques dépend exclusivement des caractères du climat, l'altitude n'intervenant que comme l'un des facteurs du climat. "Chaque climat a son type de climat montagnard. Il est évident que le climat de haute altitude du Ruwenzori ne peut être mis en parallèle avec celui des hauts sommets du Grand Atlas. Il faut envisager le climat du Ruwenzori en fonction du climat équatorial, celui des hautes cimes de l'Atlas en fonction du climat méditerranéen. De même les étages de végétation ne doivent être considérés qu'en fonction de l'aire à laquelle ils se rapportent" (Emberger 1933).

De meilleurs exemples seraient probablement les genres *Diphasia, Isolona,*[1] *Lankesteria, Thecacoris,* représentés à Madagascar et dont il semble que l'aire africaine ne déborde pas sensiblement le cadre de la région guinéo-congolaise. Il est, cependant, très difficile d'affirmer qu'un genre à la fois guinéo-congolais et malgache ne comprend aucun représentant dans la région soudano-zambézienne intermédiaire. Au contraire, dans presque tous les cas bien connus, les genres communs à l'aire guinéo-congolaise et à Madagascar, que leur centre de diversité soit dans l'une ou l'autre région, sont représentés aussi dans la région soudano-zambézienne. Il en est ainsi des *Nesogordonia,* dont le centre de diversité est malgache. Un cas inverse parfaitement étudié est celui des Landolphiées, dont le centre de diversité (9 genres) est manifestement guinéo-congolais (Pichon 1953: carte 25, p. 350), mais qui diffusent, en s'appauvrissant génériquement et spécifiquement, à travers la région soudano-zambézienne; seuls atteignent Madagascar les 3 genres *Landolphia* (13 espèces, toutes endémiques, à l'exception de *L. gummifera* Poir. & Lamk. qui existe aussi à Maurice), *Ancylobotrys* (*A. petersiana* Pierre, d'Afrique orientale) et *Saba* (*S. comorensis* M. Pich., répandu à travers toute l'Afrique, de la Sierra Leone à l'océan Indien).

Les Landolphiées sont un taxon africain birégional et malgache (ABM; plurirégional au sens de Lebrun, 1961). Or, ce sont ces taxons qui constituent, avec des taxons pantropicaux et paléotropicaux, les liens les plus évidents entre les flores guinéo-congolaise et malgache.

Au niveau des genres, on peut ajouter, à ceux que l'on vient de citer: *Alafia, Anisocycla, Angraecum*, Anthocleista, Argomuellera, Auxopus, Brillantaisia, Coffea* (excl. *Paracoffea*), *Coleotrype*, Cremaspora, Crossandra, Cussonia, Deinbollia, Desmostachys, Dichaetanthera*, Disa, Eriospora, Grossera, Harungana, Hexalobus, Khaya, Kotschya, Lasiodiscus, Leptaulus, Lissochilus, Majidea, Mascarenhasia*, Mimulopsis, Oncinotis, Platylepis*, Psorospermum, Pycnocoma, Raphidiocystis, Rhaphiostylis, Rhopalopilia, Sorindeia, Telfairia, Thonningia, Treculia, Triaspis, Tristemma, Uapaca, Vangueria,* etc. Les astérisques marquent les genres dont la représentation malgache excède la représentation africaine.

La liste est sans doute loin d'être exhaustive. Cependant, les genres appartenant à cette catégorie chorologique sont relativement peu nombreux. La région guinéo-congolaise, entièrement cernée par son entourage soudano-zambézien, sans contact avec d'autres régions, doit à son isolement et aux conditions écologiques assez peu contrastées auxquelles elle est soumise sur presque toute son étendue, ce caractère "fermé" (familles et, surtout, genres endémiques) sur lequel Lebrun (1961) a très justement insisté.

Dans les genres cités plus haut, l'endémisme spécifique malgache est très intense. Le nombre des espèces de la flore guinéo-congolaise appartenant aussi à la flore malgache apparaît donc faible si l'on soustrait de ce contingent les cosmopolites, les pantropicales et les paléotropicales. On citera, parmi ce résidu: *Antidesma* (PL) *venosum* Tul., *Burmannia* (PT) *madagascariensis* Mart., *Chaetacme* (ABM) *aristata*

---

[1] Le genre *Isolona* représente à Madagascar (*I. madagascariensis* Baill. et *I. perrieri* Diels) la sous-famille des Monodoroïdées; le seul autre genre de cette sous-famille est *Monodora,* strictement endémique africain. *Isolona* et *Monodora* sont représentés par de nombreuses espèces dans les forêts ombrophiles guinéo-congolaises.

Planch., *Desmodium* (PT) *ramosissimum* G. Don et *D. salicifolium* DC., *Eriosema* (PT) *psoraleoides* G. Don, *Harungana* (ABM) *madagascariensis* Lam., *Leea* (PL) *guineensis* G. Don, *Leptaspis* (PL) *cochleata* Thwaites, *Lycopodiella* (C) *affinis* Pich. Serm., *Maesa* (PL) *lanceolata* Forsk., *Mallotus* (PL) *oppositifolius* Müller Arg., *Ottelia* (PL) *ulvifolia* (Planch.) Walp., *Phoenix* (PL) *reclinata* Jacq., *Setaria* (PT) *chevalieri* Stapf, *Smilax* (C) *kraussiana* Meissn., *Tricholaena* (PL) *monachme* Stapf & Hubb., *Tylophora* (PL) *sylvatica* Decne, *Voacanga* (PL) *africana* Roem. & Schult., etc.

Toutes ces espèces malgaches sont birégionales en Afrique et, dans la région guinéo-congolaise, la plupart d'entre elles vivent de préférence dans les phytocénoses marginales (lisières, forêts secondaires, clairières, galeries, savanes, bord des rivières formations littorales): certaines sont peut-être, en réalité, des soudano-zambéziennes.

Des Fougères sylvatiques, relativement plus nombreuses (les Ptéridophytes sont, dans l'ensemble, moins spécialisées géographiquement que les Spermaphytes), sont aussi africaines birégionales et malgaches: *Anisosorus occidentalis* C. Chr., *Asplenium diplaziorum* Hier., *A. inaequilaterale* Willd. et *A. variabile* Hook., *Bolbitis auriculata* Alston, *Ctenitis lanigera* Tard., *C. protensa* Ching et *C. subsimilis* Tard., *Cyclosorus dentatus* Ching, *Nephrolepis bisserrata* Schott., *N. tuberosa* Pr. et *N. undulata* J. Sm., *Oleandra distenta* O. Kuntze, *Tectaria angelicaefolia* Cop. et *T. puberula* C. Chr., *Trichomanes mannii* Hook., etc.[1]

4.2. L'élément soudano-zambézien (SZ)

Les affinités de la flore malgache avec la flore soudano-zambézienne sont évidentes, et très importantes. Elles sont exprimées non seulement par les taxons guinéo-congolais et soudano-zambéziens (birégionaux africains) communs considérés plus haut, mais beaucoup plus encore par des taxons soudano-zambéziens (unirégionaux africains) communs, surtout nombreux dans les parties orientales et australe de l'Afrique: domaines 2 (soudano-éthiopien), 3 (oriental), 4 (zambézien), 5 (du Kalahari) et 7 (savanes et forêts sud-africaines) de Mullenders (1954, fig. 9, p. 82).

4.2.1. Les familles communes

Trois familles sont propres à Madagascar et à la région soudano-zambézienne: les Hydnoracées, les Hydrostachyées et les Myrothamnacées.

[1]Mullenders (1954: 101) présente des listes d'espèces "à distribution guinéenne, soudano-zambézienne, afro-australe et malgache". Ces listes sont valables sous réserve de quelques modifications: p. ex.: *Ficus exasperata, Hoslundia opposita, Hyparrhenia lecomtei, Pellaea doniana* ne paraissent pas exister à Madagascar (la présence à Madagascar de *Hoslundia opposita* est indiquée dans la Flora of West Africa, 2e éd., mais à tort).

La famille australe des Hydnoracées est représentée en Afrique et à Madagascar par le genre *Hydnora* (cf. p. 332).

La famille afro-malgache des Hydrostachyacées comprend le genre *Hydrostachys,* groupant une vingtaine d'espèces, dont 14 à Madagascar, réparties dans les torrents de l'ensemble de l'île (E, Centre, W) et toutes endémiques (Cusset 1973); le centre de gravité du genre est malgache. Les *Hydrostachys* africains sont distribués dans la partie australe de la région soudano-zambézienne, jusqu'au Zaïre et à l'Angola; 1 espèce peut-être (un doute existe), franchit l'équateur au Zaïre.

La famille afro-malgache des Myrothamnacées est réduite au genre *Myrothamnus,* dont on connaît deux espèces: *M. flabellifolius* Wilw., endémique de la partie australe de la région soudano-zambézienne (jusqu'au Katanga), et *M. moschatus* Baill., endémique malgache (rupicole du Centre et de l'W).

La répartition géographique des Hydrostachyacées et des Myrothamnacées afro-malgaches, est plus strictement australe que celle des Hydnoracées et des Velloziacées.

4.2.2. Les genres communs

On a cité plus haut (ch. 2) des genres malgaches paléotropicaux dont la répartition en Afrique est strictement soudano-zambézienne (*Commiphora, Delonix, Dicoma, Gerbera, Hyphaene, Moringa,* etc.). Il ne sera désormais question que de genres malgaches communs avec l'Afrique, mais dont la représentation asiatique est nulle ou négligeable. Ces genres sont nombreux et répartis dans les familles les plus diverses.

A. Dans un premier groupe de genres, le centre de gravité paraît africain; il faut toutefois tenir compte du fait que la région soudano-zambézienne est plusieurs fois plus étendue que Madagascar.

Un exemple caractéristique est le genre *Aloë.* Reynolds (1966) distingue 324 espèces d'*Aloë,* dont la plupart habitent l'Afrique australe (centre de gravité africain dans la steppe du Karoo); quelques espèces seulement existent au N de l'équateur (4 espèces dans le domaine soudanien de l'Afrique occidentale, dont 1 jusqu'à la lisière de la forêt dense) et 1 a atteint le monde méditerranéen (*Aloë barbadensis* Mill. = *A. vulgaris* Lam.), d'où elle a été introduite dans les pays chauds de l'Ancien (Chine) et du Nouveau Monde (Barbade, Californie, Brésil). 47 espèces seulement d'*Aloë* sont malgaches, et endémiques; réparties dans toutes les formations semi-arides et arides (forêts sèches, savanes, fourrés, rochers) du centre et de l'W de l'île, elles sont construites suivant des architectures diverses (mono- et polycaules) et présentent une gamme étendue de types biologiques, depuis de grands phanérophytes à tronc ligneux jusqu'à de petits chaméphytes herbacés ou ligneux, érigés ou décombants. A Madagascar, il convient d'ajouter au genre *Aloë* (fruit capsulaire) le genre *Lomatophyllum* (5 espèces, dont 1 aux Mascareignes), ne différant du précédent que par ses fruits succulents (baies), et dont les représentants sont confinés dans les groupements forestiers, même dans les régions humides de l'île. Il est possible que les *Aloë* africains, avec leur grande prépondérance numérique, soient plus diversifiés et adaptés à des milieux plus différents.

Le genre *Streptocarpus* compte environ 132 espèces, dont 41 seulement habitent Madagascar (surtout, mais non exclusivement, dans le domaine oriental) et les

Comores (FMC, 1971). Les espèces, très majoritaires, vivant dans les domaines sud-africain et zambézien (7 et 4 de Mullenders) sont plus diversifiées que leurs congénères malgaches. A partir de ce centre de gravité, le genre a diffusé vers le N, surtout par les montagnes; les stations les plus éloignées sont celles du Cameroun et de Fernando Po (2 espèces), ainsi que des basses montagnes du domaine éburnéo-libérien (*S. nobilis* C. B. Cl.; une autre espèce a été retrouvée par Jaeger & Adam (1971), au Mont Loma, et identifiée à *S. elongatus* Engl., du Cameroun).

Les genres *Aloë* et *Streptocarpus* marquent fortement la flore malgache. Mais il faut en citer d'autres, dont l'importance dans cette flore est moindre, et qui sont communs aussi avec l'Afrique soudano-zambézienne où paraît être leur centre de diversité.

Le genre *Aristea* comprend 15 espèces soudano-zambéziennes, surtout australes et orientales, dont 4 en Afrique occidentale jusqu'au Loma; 4 espèces seulement sont malgaches. On connaît 3 espèces de *Crassula* malgaches; le centre de gravité de ce grand genre (300 espèces) est le Karoo-Namib, à partir duquel quelques espèces orophytiques ont diffusé vers le N et l'E et atteint le Cameroun et l'Inde. *Faurea* est le seul genre africain de Protéacées dont le centre de gravité n'est pas dans l'Empire du Cap; la plupart de ses 18 espèces habitent les savanes sud-africaines et zambéziennes, dont 1 (*F. speciosa* Welw.), à aire très disjointe, a diffusé jusqu'au N de l'équateur, dans les domaines éthiopien et soudanien (jusqu'au Togo); 1 espèce endémique est connue à Madagascar (*F. forficulifera* Baker; cf. p. 332). A la même catégorie chorologique appartiennent les genres *Ficinia* (60 espèces, toutes sud-africaines et zambéziennes; 1 endémique malgache: *F. ciliata* Boeck.), *Geissorrhiza* (22 espèces sud-africaines, 2 malgaches), *Kniphofia* (±40 espèces des montagnes de l'Afrique australe et orientale, 1 du Cameroun, 5 malgaches), *Monotes* (19 espèces africaines, presque toutes zambéziennes, une seule à extension soudanaise, 1 endémique malgache, *M. madagascariensis*), *Selago* (180 espèces sud-africaines, 1 endémique malgache, *S. muralis* Benth. & Hook.),[1] *Stoebe* (35 espèces environ, la plupart d'Afrique australe, dont 1 atteint l'Angola; 2 endémiques malgaches, 1 endémique de la Réunion).

On remarquera que tous ces genres – et aussi les familles afro-malgaches: Hydnoracées, Hydrostachyacées, Myrothamnacées, Sélaginacées – sont des taxons austraux, que l'on aurait pu considérer plus haut à propos des affinités australes de la flore malgache (chap. 2). Ainsi que Lebrun (1961: 46) l'a relevé, contrairement à la flore guinéo-congolaise "largement brassée", le "fond soudano-zambézien comprend surtout des foyers génériques plus ou moins isolés". C'est à des foyers sud-africains (zambézien et austro-kalaharien de Lebrun) que se rattachent, en fait, tous les genres soudano-zambéziens-malgaches jusqu'à présent considérés.

B. Dans un deuxième groupe de genres, les représentations africaines et malgaches sont équilibrées, sans qu'un centre de gravité paraisse exister dans l'une ou l'autre région.

---

[1]Ce genre appartient à une sous-famille de Scrophulariacées, les Sélaginoïdées, parfois considérée, en raison de ses caractères originaux, comme représentant une famille (Sélaginacées). Il conviendrait alors d'ajouter celle-ci aux autres familles propres à la région soudano-zambézienne et à Madagascar: Hydnoracées, Hydrostachyacées et Myrothamnacées.

On citera les genres *Cassinopsis* (6 espèces sud-africaines, 4 malgaches); *Clematopsis* (8 espèces soudano-zambéziennes à tendance orophytique, presque toutes australes; *C. scabiosifolia* (DC.) Hutch., plus largement répartie, atteint le Nigéria du Nord; 7 espèces malgaches, presque toutes du domaine montagneux central);[1] *Cluytiandra* (7 espèces zambéziennes, 6 malgaches); *Dais* (1 espèce africaine, 1 malgache); *Gonioma* (1 espèce sud-africaine, 1 malgache; cf. Markgraf & Boiteau 1972); *Grevea* (1 espèce sud-africaine, 1 malgache; cf. p. 332); *Medemia* (2 espèces de Kenya-Tanzanie, 1 endémique malgache), *Oftia* (2 espèces sud-africaines, 1 malgache cf. p. 333); *Otoptera* (1 espèce sud-africaine, 1 malgache, d'après Viguier [1944]); Brenan (1965), ne mentionne qu'une seule espèce, zambézienne-australe, appartenant à ce genre); *Rhigozum* (3 espèces austro-kalahariennes, 1 malgache); *Sericorema* (2 espèces sud-africaines, 1 malgache); *Sparmannia* (1 endémique de l'Empire du Cap, *S. africana* L., 1 endémique malgache, *S. discolor* Baker, 1 espèce commune à l'Afrique austro-orientale et à Madagascar, *S. ricinocarpa* O. Kuntze, toutes trois à tendance orophytique, cf. Capuron 1963b); *Vepris* (20 espèces soudano-zambéziennes, 24 malgaches); *Xanthocercis* (1 espèce zambézienne-sud-africaine, 1 malgache; cf. Brenan 1965).

C. Dans un troisième groupe de genres, le centre de gravité est manifestement malgache.

Les Kalanchoïdées sont une sous-famille des Crassulacées, dont laquelle Berger (1930) distingue les 3 genres *Bryophyllum, Kalanchoë* et *Kitchingia.* Puis Boiteau & Mannoni (1947-1949), reprenant la conception de Raymond-Hamet (1907-1908), ont rétrogradé ces genres au rang de sections du genre unique *Kalanchoë* s.l., comprenant un nombre d'espèces très incertain, de l'ordre de 60 à 200, suivant l'esprit diviseur ou rassembleur, du spécialiste. Ces espèces sont surtout nombreuses à Madagascar et en Afrique australe, à partir de laquelle le genre a irradié vers le N: la "Flore du Congo belge" indique 8 espèces (dont 2 endémiques) au Zaïre et Cufodontis (1965), 18 espèces (dont 4 endémiques) en Ethiopie. A l'W, au N et à l'E, le genre s'éteint; 5 espèces, d'origine sud-africaine ou malgache, vraisemblablement propagées par l'homme, ont atteint l'Afrique occidentale et l'Extrême-Orient et 2 d'entre elles

[1]Ce genre, créé par Hutchinson en 1920, est particulièrement intéressant, car ses caractères inflorescentiels et floraux sont intermédiaires entre ceux des Clématites et des Anémones; il représenterait donc la souche primitive à partir de laquelle ces deux genres se seraient différenciés. Viguier (1949) considère, au contraire, que les *Clematopsis,* plantes de prairies, dont le port, non lianescent, est celui des Pulsatilles, ne sont, en réalité, que des pyromorphoses de Clématites; conclusion appuyée par des observations sur le terrain, à Madagascar, et par une expérience: des graines de *Clematopsis pimpinellifolia,* semées sur humus et sous ombrage dense, ont germé et donné naissance à des plantules volubiles; les caractères primitifs des *Clematopsis* ne seraient ainsi que des "résurgences de caractères ancestraux". Il serait important de soumettre à une expérimentation correcte l'idée émise par Viguier. En attendant, il faut remarquer que, si les *Clematopsis* n'étaient que des pyromorphoses (d'un type peu commun, car affectant des caractères aussi fondamentaux que l'architecture inflorescentielle et la préfloraison), celles-ci ne se produiraient que dans une aire géographique définie (soudano-zambézienne à prédominance australe, et malgache), commune à de nombreux taxons, alors que le genre *Clematis,* cosmopolite, est représenté dans des pays de savanes (p. ex.: sur la lisière forêt-savane en Côte-d'Ivoire), où jamais n'ont été vus de *Clematopsis.* Dans "Flora of West Tropical Africa" (2e éd., 1954), de même que dans la "Flore du Congo Belge" (1959; "après révision par Exell, Léonard et Milne-Redhead"), le genre *Clematopsis* est admis sans discussion.

sont mêmes devenues à peu près pantropicales, dont *K. pinnata* (Lamk.) Pers. (= *Bryophyllum pinnatum* (Lamk.) Oken), d'origine malgache.[1]

Tandis que la section *Kalanchoë* (s.str.) est seule représentée en Afrique australe, les 3 sections *Bryophyllum, Kalanchoë* et *Kitchingia* le sont à Madagascar que l'on doit ainsi considérer comme le centre de gravité de la sous-famille. On a recensé 28 *Bryophyllum* et 8 *Kitchingia* localisés dans les régions subhumides et humides du centre et de l'est; certains *Kitchingia* sont des épiphytes dans les forêts de montagne. Au contraire, les *Kalanchoë* (s.str.) malgaches, au nombre de ±26 espèces, toutes endémiques, vivent – sauf 6 espèces dont *K. blossfeldiana* Poëll. – dans le domaine aride du S. Les *Bryophyllum-Kitchingia* ont donc évolué à l'écart des *Kalanchoë,* dont "ils sont phylogénétiquement séparés depuis très longtemps" (Friedmann 1971).

Le genre *Dombeya* rassemble environ 210 espèces, dont 181 endémiques malgaches décrits dans la FMC;[2] une vingtaine d'espèces, de moins en moins nombreuses vers l'W, sont soudano-zambéziennes; elles ne sont plus que 8 dans la partie occidentale du domaine soudano-zambézien. Le genre *Angraecum* (>200 espèces) comprend plus de 120 endémiques malgaches, les autres espèces étant soudano-zambéziennes (en majorité) ou guinéo-congolaises; 1 espèce s'est égarée à Ceylan. Le genre *Cynorkis* peut être provisoirement évalué à 150 espèces, dont environ 80 endémiques malgaches, 20 endémiques des îles de la région malgache et 30 africaines, surtout soudano-zambézienne; la plus lointaine extension vers l'W se situe dans les montagnes camerounaises (Cameroun et Fernando Po: 2 espèces; la présence de 2 espèces à Ceylan est douteuse (Bosser, comm. pers.). Le genre *Philippia* comprend 40 à 50 espèces dans l'E de Madagascar, où elles vivent dans les milieux les plus différents, depuis les sommets jusqu'au littoral; 10 espèces, strictement orophytiques (landes à Ericacées), vivent en Afrique soudano-zambézienne; 1 espèce, *P. mannii* (Hook. fil.) Alm. & Fries, est endémique du Mt Cameroun et du Pic Santa Isabel (Fernando Po).

D'autres genres, numériquement moins importants, doivent être cités: *Alberta* (4 espèces endémiques malgaches, 1 du Natal; Cavaco 1965a); *Cadia* (au moins 4 espèces à Madagascar, 1 en Afrique orientale et en Arabie: Brenan 1965); *Dichaetanthera* (27 espèces malgaches endémiques, 4 africaines); *Jumellea* (37 endémiques malgaches + 14 espèces de la région malgache; 1 soudano-zambézienne: FMC); *Lepidotrichilia* (3 espèces malgaches endémiques, 1 orophyte d'Afrique orientale: Leroy 1958); *Nuxia* (28 espèces endémiques malgaches (Jovet 1947); 1 à Maurice, 1 espèce orophytique africaine, *N. congesta,* dont l'aire s'étend à la plupart des montagnes de la région soudano-zambézienne, jusqu'au Fouta Djalon, et au Cameroun); *Pachypodium* (13 espèces endémiques malgaches, 9 austro-kalahariennes: Pichon 1949; Koechlin 1969); *Protorhus* (15 espèces endémiques malgaches, 1 d'Afrique australe et orientale); *Sideroxylon* (±20 espèces à Madagascar et aux Mascareignes, 1 propre à la

---

[1] *B. pinnatum* est un de ces endémiques malgaches qui sont devenus pantropicaux: introduit, à partir de 1800 (cf. Berger 1930: Pareys Blumengärtnerei, 2e éd., 1, 1958) dans les serres et les jardins botaniques des pays chauds, son intense pouvoir de multiplication par formation de plantules sur les marges des feuilles lui a permis de pulluler. *B. verticillatum* (Sc. Ell.) Berg., du S de Madagascar (région de Fort-Dauphin) est aussi, pour les mêmes raisons, en voie de se répandre partout dans les pays chauds.

[2] L'auteur ayant traité le genre a sans doute exagéré le nombre des espèces en décrivant comme telles des taxons de rang inférieur. Il n'en est pas moins exact que le genre *Dombeya* est représenté, à Madagascar, par beaucoup plus d'espèces qu'en Afrique.

bordure orientale de l'Afrique, depuis le Natal jusqu'au Kenya, *S. inerme* L.; en outre, 2 espèces dans les îles de l'Atlantique central: Cap Vert, Ténérife, Madère, soit une aire très disjointe, vestigiale, sans doute beaucoup plus étendue autrefois (Aubréville 1964, 1972); *Sphedamnocarpus* (22 espèces malgaches, 1 commune à Madagascar et à Maurice, 1 zambézienne: Arènes 1948, 1950).

D. Un quatrième groupe de genres est constitué par des vicariants systématiquement très voisins, dont l'un est endémique malgache et l'autre endémique soudano-zambézien.

On citera les 2 genres composant la famille des Ptaeroxylacées (Leroy 1959): *Cedrelopsis* (7 espèces malgaches) et *Ptaeroxylon* (1 espèce sud-africaine), les genres *Stapelianthus* (7 espèces malgaches) et *Stapelia* (100 espèces de l'Afrique du S et SW avec quelques irradiations vers le NE), *Uncarina* (9 espèces malgaches) et *Harpagophytum* (4 espèces sud-africaines), *Poupartia* (1 espèce malgache) et *Sclerocarya* (1 espèce soudano-zambézienne).

Cet exposé suffit à démontrer l'importance des affinités entre les flores de Madagascar et de l'Afrique soudano-zambézienne. Il démontre aussi la puissance du centre de spéciation malgache: il serait sans doute excessif de conclure que les genres malgaches en Afrique l'emportent sur les genres africains à Madagascar; mais le nombre et l'ampleur des genres malgaches qui se diluent dans l'Afrique soudano-zambézienne, et dont la plupart n'atteignent pas la région guinéo-congolaise, est un fait hautement significatif, et dont le poids est d'autant plus considérable que l'Afrique tropicale est incomparablement plus étendue que Madagascar, et même écologiquement beaucoup plus diversifiée.

4.2.3. Les espèces communes

La plupart des genres malgaches communs avec la région soudano-zambézienne sont représentés, dans l'île, par des endémiques. Défalcation faite des espèces cosmopolites, pantropicales, paléotropicales et birégionales africaines, celles qui existent à Madagascar et en Afrique soudano-zambézienne seulement sont relativement peu nombreuses. Elles relèvent, en grande majorité, de genres cosmopolites/pantropicaux (CPT), paléotropicaux (PL) ou soudano-zambéziens-malgaches, ces derniers étant largement représentés dans toute la région soudano-zambézienne (S), ou confinés dans les domaines orientaux (So) ou austraux (Sa). Certaines espèces polymorphes, marquées d'un astérisque, sont représentées par des races différentes en Afrique et à Madagascar. La liste suivante n'est qu'un échantillon: *Acriulus* (Sa) *madagascariensis* Ridl., *Aeschynomene* (PL) *elaphroxylon* Thunb. et *A. uniflora* E. Mey., *Androstachys* (Sa) *johnsonii* D. Prain, *Antherotoma* (S) *naudini* Hook. fil., *Aphloia* (So) *theiformis* Beauv., *Apodytes* (S) *dimidiata* E. Mey., *Asparagus* (PL) *reclinatus* L., *Blechnum* (CPT) *bakeri* C. Chr., *Blumea* (PL) *caffra* O. Hoffm., *Coelachne* (PL) *africana* Pilg., *Conyza* (CPT) *aegyptiaca* Ait., *Crotalaria* (PT) *ononoides* Benth., *Cyathea* (PT) *dregei* Kuntze, *Dicliptera* (PT) *verticillata* (Forsk.) Christens., *Dioscorea* (CPT) *quartiniana* A. Rich., *Dombeya* (S) *wallichii* (Lindl.) Benth. & Hook., *Echinochloa* (CPT) *holubii* Stapf, *Elaphoglossum* (PT) *phanerophlebum* C. Chr., *Gerbera* (PL) *piloselloides* Chr., *Gloriosa* (PL) *simplex* L., *Hermannia* (PT) *appendiculata* (Mast) K. Schum., *Kosteletzkya* (S) *adoensis* (Rich.) Mast., *Lactuca*

(C) *capensis* Thunb., *Melhania* (PL) *forbesii* Planch., *Mohria* (Sa) *caffrorum* Desv., *Momordica* (PL) *trifoliolata* Hook., *Mussaënda* (PL) *arcuata* Lamk., *Nuxia* (S) *congesta* R. Br., *Oxyrhachis* (S) *gracillima* Hubb., *Rhoicissus* (S) *revoilii* Planch., *Rhopalopilia* (AB) *umbellulata* Engl., *Sansevieria* (PL) *canaliculata* Carr., *Sapium* (PT) *madagascariense* (Baill.) Prain, *Schizaea* (PT) *pectinata* (L.) Sw., *Sparmannia* (Sa) *ricinocarpa* O. Kuntze, *Strychnos* (PT) *madagascariensis* Poir., *Trachylobium* (So) *verrucosum* (Gaertn.) Oliv., etc. Les espèces relevant de genres à large répartition ont des aires africaines plus ou moins vastes: les unes (p. ex. *Antherotoma naudini, Dioscorea quartiniana, Gloriosa simplex, Mussaënda arcuata*) sont répandues dans toute la région soudano-zambézienne, tandis que d'autres (p. ex. *Strychnos madagascariensis,* Leeuwenberg 1969; *Apodytes dimidiata*) sont confinées dans les domaines orientaux. Le genre *Ludia* comprend 22 espèces de Madagascar et des Comores, dont l'une, *L. mauritiana* Gmel., est commune avec la région malgache et le littoral est-africain.

Il convient d'ajouter à ce contingent quelques autres espèces appartenant à des genres dont l'aire est différente. *Gunnera perpensa* L. orophyte malgache et soudano-zambézien, fait partie d'un genre austral (cf. p. 334). *Typhonodorum lindleyanum* Schott. (le genre est monospécifique) est très répandu à Madagascar; sa représentation africaine est limitée à Zanzibar et à l'île de Pemba. Le centre de gravité d'autres genres est oriental. A la limite occidentale de l'aire du genre *Cycas, C. thouarsii* Gaud. est un subendémique malgache littoral ayant atteint, en quelques points, le rivage du Mozambique. *Colubrina asiatica* (L.) Brongn. est une autre espèce de plages dont l'aire, englobant Madagascar, s'étend des Hawaï à l'Afrique orientale; le genre est transpacifique.

4.3. L'élément orophytique

A côté d'espèces et genres identiques ou voisins d'espèces et genres tropicaux de basse altitude, les montagnes malgaches sont caractérisées par la présence de taxons spéciaux surtout d'origine africaine, plus rarement affines d'orophytes asiatiques et américains ou sans affinités connues.

Les orophytes malgaches d'affinités africaines présentent une double origine: boréale, taxons répandus dans l'hémisphère Nord et qui descendent le long des montagnes d'Afrique orientale; strictement africaine, orophytes des montagnes africaines.

4.3.1. Affinités avec l'élément boréal des montagnes africaines

Les orophytes appartenant à des genres des régions tempérées et froides de l'hémisphère boréal ne sont pas très nombreux; ce sont exclusivement des Angiospermes: Cypéracées *(Carex),* Graminées *(Anthoxanthum, Brachypodium, Poa, Festuca),* Juncacées *(Juncus),* Borraginacées *(Cynoglossum),* Campanulacées *(Wahlenbergia),* Caryophyllacées *(Cerastium, Stellaria),* Crassulacées *(Sedum),* Géraniacées *(Geranium),* Hypericacées *(Hypericum),* Labiées *(Ajuga, Stachys),* Linacées *(Linum),*

Myricacées *(Myrica)*, Oenothéracées *(Epilobium)*, Ombellifères *(Carum, Peucedanum, Pimpinella, Sanicula)*, Papilionacées *(Trifolium)*, Plantaginacées *(Plantago)*, Polygonacées *(Rumex)*, Primulacées *(Anagallis, Lysimachia)*, Renonculacées *(Ranunculus)*, Rosacées *(Alchemilla, Rubus)*, Rubiacées *(Galium)*, Salicacées *(Salix)*, Vacciniacées *(Vaccinium)*, Violacées *(Viola)*.

D'une manière générale, les orophytes malgaches d'origine boréale ont des affinités africaines très étroites.

Quelques espèces ou taxons inférieurs peuvent être communs: *Carex boryana* Schkur. var. *simplicissima* Kükenth (Afrique orientale, Fernando Po, Réunion), *Juncus effusus* L. (zones tempérées nord, Afrique orientale et australe), *Cynoglossum lanceolatum* Forsk. subsp. *eu-lanceolatum* Bernard (Afrique orientale et australe, Asie), *Wahlenbergia huillana* A. DC. (Afrique orientale et australe), *Cerastium vulgatum* L. (Afrique tropicale), *Cerastium africanum* Oliv. (Afrique orientale et australe, Mascareignes), *Stellaria mannii* Hook. fil. (Afrique tropicale, Comores, Réunion), *Geranium arabicum* Forsk. (Afrique orientale et australe, Cameroun et îles du Golfe de Guinée), *Hypericum lanceolatum* Lamk. (Afrique orientale et australe, Cameroun, Fernando Po, Comores et Réunion), *Hypericum lalandii* Choisy (Afrique orientale au sud de l'équateur, Indes orientales), *Epilobium salignum* Hausskn. (Afrique orientale et australe, Cameroun, Angola), *Sanicula europaea* L. var. *elata* (Ham.) Wolff. (Extrême-Orient tempéré, Asie centrale, Afrique tropicale, Comores), *Rumex abyssinicus* Jacq. (Afrique tropicale), *Anagallis tenuicaulis* Bak. (Afrique orientale et australe, Angola), *Ranunculus pinnatus* Poir. (Afrique tropicale et australe, Mascareignes), *Alchemilla crypthantha* Steud. (Afrique orientale et australe, Cameroun et îles du Golfe de Guinée), *Rubus rosaefolius* Sm. (Afrique tropicale et australe, Asie tropicale), *R. myrianthus* Bak. (Afrique orientale et australe), *R. borbonicus* Pers. (Afrique tropicale, Mascareignes), *Viola abyssinica* Steud. ex Oliv. (Afrique tropicale et australe).

Ils peuvent être très voisins d'orophytes africains, bien qu'ayant été individualisés (néo-endémisme?): *Carex penduliformis* Cherm. est proche de *C. petitiana* A. Rich. (Afrique orientale et australe), *Anthoxanthum madagascariense* Stapf de *A. ecklonii* (Nees) Stapf d'Afrique du Sud, *Brachypodium perrieri* A. Camus de *B. flexum* Nees d'Afrique orientale et australe, *Festuca camusiana* St-Yves subsp. *madecassa* St-Yves de la sous-espèce *chodatiana* St-Yves d'Afrique orientale et du Cameroun (Bosser 1969), *Wahlenbergia madagascariensis* A. DC. des *W. diversifolia* et *W. flaccida* A. DC. d'Afrique du Sud; *Stachys bakeri* Briq., *S. lyallii* Benth., *S. rupicola* Boj. ex Benth., *S. oligantha* Bak., etc., appartiennent à un groupe à port prostré d'Afrique orientale et australe; *S. brachiata* Boj. ex Benth., *S. trichophylla* Bak. sont aussi voisines d'espèces du Cap, les *Pimpinella* (4 espèces) appartiennent avec 14 autres espèces à un groupe uniquement africain oriental et austral; il en est de même encore du *Trifolium ankaratrense* J. Bosser (1959), de *Lysimachia parviflora* Bak. (Bizzari 1970), des *Alchemilla* (Hauman & Balle 1936) et des *Salix* (Leroy 1949), de *Linum betsileense* Bak. allié à *L. africanum* L. du Cap (H. Humbert, 1928), *Sedum andringitrense* H. Perr., *Poa perrieri* A. Cam. et *P. ankaratrensis* A. Cam.

D'une manière générale, les orophytes malgaches d'origine boréale ont des affinités africaines très étroites; que les genres ne soient représentés que par des espèces communes *(Juncus, Cerastium, Sanicula, Rumex, Ranunculus, Viola)* ou par des espèces communes et des espèces endémiques (*Carex* 1+1 asiatique et 26, *Wahlenbergia* 1 et 5, *Stellaria* 1 et 1, *Geranium* 1 et 1, *Hypericum* 2 et 2 dont *H.*

japonicum Thunb. à vaste répartition possède une sous-espèce endémique, *Epilobium* 1 et 2, *Anagallis* 1 et 3, *Alchemilla* 1 et 5, *Rubus* 3 et 5 dont une variété endémique de *R. pinnatus* Willd.) ou enfin seulement par des espèces endémiques (*Anthoxanthum* 1, *Brachypodium* 1, *Poa* 2, *Sedum* 1, *Ajuga* 3, *Stachys* 7, *Linum* 2, *Myrica* 5, *Pimpinella* 4 ou plus, *Peucedanum* 1, *Trifolium* 1, *Plantago* 1, *Lysimachia* 1, *Salix* 2, *Vaccinium* 4).

4.3.2. Affinités avec l'élément propre aux montagnes africaines

Les orophytes malgaches peuvent être proches de taxons africains strictement orophytiques; ce sont assez rarement des espèces communes: *Fuirena caerulescens* Steud., *Danthonia macowani* Stapf, *Ilex mitis* Radlk., *Hieracium capense* L., *Agauria salicifolia* Hook. fil., *Antherotoma naudini* Hook. fil., *Prunus africanus* (Hook. fil.) Kalk.

Ce sont plus souvent des espèces affines: *Cyperus myrianthus* Cherm. est proche de *C. aterrimus* Steud. (Afrique orientale et Cameroun), *C. nemoralis* Cherm. et alliés du groupe de *C. derreilema* Steud. (Afrique orientale, Cameroun et îles du Golfe de Guinée), *Helichrysum stilpnocephalum* H. Humb. de l'Andringitra est étroitement allié à *H. lentii* Volk. & Hoffm. du Kilimandjaro, *Senecio hirtocrassus* H. Humb. à *S. snowdenii* Hutch. (Afrique orientale), *Anthospermum emirnense* Bak. à *A. asperuloides* Hook. fil. (Cameroun) et *A. pachyrrhizum* Hiern (Ethiopie), etc.

Mais d'assez nombreuses orophytes malgaches appartiennent à des genres africains qui ne sont pas exclusivement de montagnes: *Acroceras, Geissorhiza, Kniphofia, Lightfootia, Amphidoxa, Stoebe, Athanasia, Alectra, Halleria, Sparmannia,* etc., beaucoup de ces genres ayant des représentants en Afrique australe. Il est d'ailleurs certain que l'élément austral joue un rôle important dans le peuplement des montagnes malgaches: *Restio madagascariensis* Cherm., *Gunnera perpensa* L. sont des orophytes stricts à Madagascar; moins stricts sont d'autres taxons austraux, tels *Faurea, Macadamia, Podocarpus.* Beaucoup d'espèces ont leurs représentants les plus proches en Afrique australe: *Andropogon humbertii* A. Cam. voisin de *A. purpureus* Stapf, *Gerbera elliptica* H. Humb. de *G. cordata* Jess., *Athrixia debilis* DC. du groupe de *A. angustissima* DC., etc.

4.4. Les différences

Les ressemblances ne doivent pas masquer les différences qui sont profondes.

Les familles

Au rang familial, la flore malgache doit son originalité à 8 familles endémiques, dont 6 indiscutées (Didiéréacées, Didymélacées, Diegodendracées, Geosiridacées, Rhopalocarpacées, Sarcolaenacées) et 2 discutées (Barbeuiacées, ou Phytolaccacées-

Barbeuiées; Humbertiacées, ou Convolvulacées-Humbertioïdées). Certaines de ces familles occupent une place importante dans la flore malgache en raison, soit de leur large diffusion et du nombre de leurs espèces (Sarcolaenacées), soit de leur morphologie très particulière et de leur forte représentation dans les paysages végétaux du S semi-aride de l'île.

La flore africaine comprend 2 groupes de petites familles endémiques. Dans la région guinéo-congolaise, les Cyanastracées (sensu Engler), Dioncophyllacées, Hoplestigmatacées, Médusandracées, Pandacées et Scytopétalacées, auxquelles on doit ajouter les Olacacées-Octoknémées (Octoknémacées), ne comptent que peu d'espèces et occupent une place discrète dans les grouepments forestiers. Dans l'Empire du Cap, les familles des Achariacées, Bruniacées, Geissolomatacées, Grubbiacées, Hétéropyxidacées, Mélianthacées,[1] Penaeacées et Roridulacées contribuent à marquer la flore d'un sceau profondément original.

La grande famille des Aizoacées, très abondamment représentée et si diversifiée en Afrique du Sud et du SW, ne compte que très peu d'espèces à Madagascar (6 genres et ±12 espèces: Humbert 1959). 285 espèces de Sélaginacées (Scrophulariacées-Sélaginoïdées) vivent en Afrique australe et orientale, 1 seulement à Madagascar (cf. p. 343).

Les familles des Broméliacées, Humiriacées, Rapatéacées et Vochysiacées, dont le centre de gravité est sud-américain, sont représentées en Afrique, chacune par un taxon endémique, mais font défaut à Madagascar.

La flore malgache, inversement, comprend des représentants endémiques de familles orientales qui font défaut à l'Afrique: Chloranthacées (*Ascarinopsis coursii* R. Cap.), Nepenthacées (*Nepenthes madagascariensis* Poir.), Winteracées (*Bubbia perrieri* R. Cap.; cf. p. 334).

Les genres

Le recensement analytique par Lebrun (1961), des genres soudano-zambéziens (eu-soudano-zambéziens, soudaniens, somaliens, orientaux, zambéziens, austro-kalaharien, subsoudano-zambéziens) et guinéens (éburnéo-libériens, nigéro-camerounais, congolais, subguinéens) représentés dans un échantillon de la flore afro-tropicale, montre qu'à l'endémique générique malgache répond un endémisme générique africain, peut-être d'importance comparable. Aux très nombreux genres africains cités par Lebrun (dont les listes sont loin d'être exhaustives), on doit en ajouter d'autres, surtout sud-africains, très significatifs: *Encephalartos* (15 espèces, réparties de l'Afrique du Sud au Ghana), *Stangeria, Welwitschia* et *Widdringtonia; Erica* (600 espèces, en grande majorité sud-africaines), *Leucadendron* (75 espèces), *Leucospermum* (40 espèces), *Protea* (200 espèces; l'aire du genre s'étend, vers le N, jusqu'au Loma), *Gasteria* (75 espèces), *Haworthia* (80 espèces), *Lachenalia* (60 espèces), etc. De ces grands genres qui manquent complètement à Madagascar, on peut rapprocher le genre *Pelargonium* (250 espèces, presque toutes sud-africaines) représenté, dans l'île, par 3 espèces seulement.

[1]On peut considérer le complexe des *Bersama* d'Afrique centrale et occidentale comme originaire du centre de gravité sud-africain.

Bien qu'elle soit très nettement africaine, la flore des montagnes est cependant beaucoup plus pauvre que celle des montagnes de l'Afrique; de nombreux genres ne franchissent pas la canal de Mozambique: *Lobelia* et *Senecio* arborescents d'abord, mais aussi *Luzula, Swertia, Arenaria, Dianthus, Sagina, Silene, Artemisia, Carduus, Centaurea, Echinops, Umbilicus, Scabiosa, Lythrum, Astragalus, Rosa, Rubia, Verbascum, Veronica, Erica,* etc.

Cependant, à côté des quelques endémiques qui confèrent aux montagnes malgaches une grande originalité, il faut signaler enfin les rares taxons ayant des affinités avec d'autres montagnes du monde, tels ces Composées citées par Humbert (1923): *Helichrysum hypnoides* R. Vig. & H. Humb. proche d'espèces d'Australie, Tasmanie et Nouvelle-Zélande ou les *Senecio* possédant des caractères de *Senecio* andins.

5. L'élément oriental (O)

La région du monde située à l'E de Madagascar est très hétérogène: elle comprend toute la partie orientale de l'Ancien Monde, prolongée par les îles océaniennes et même l'Amérique (taxons transpacifiques), et aussi l'Australie, à elle seule d'une profonde originalité. La notion d'élément oriental est cependant justifiée car des affinités floristiques existent effectivement entre Madagascar et les terres situées à l'E de l'île, sans qu'il soit toujours possible de distinguer parmi ces affinités celles qui sont plutôt asiatiques, ou plutôt australiennes.

Tous les intermédiaires existent entre les taxons strictement malagaso-orientaux, dont l'aire est bornée à l'W par Madagascar, et ceux dont l'aire (englobant ou non Madagascar) se termine à l'W sur la côte orientale de l'Afrique, ou dans les domaines orientaux ou centraux de la région soudano-zambézienne, ou même dans la région guinéo-congolaise. Aubréville (1969) a cité quelques exemples de ces éléments afro-orientaux: la liste complète ne peut en être dressée car des trouvailles inattendues l'allongent peu à peu: en 1967, Letouzey a découvert au Cameroun une espèce endémique d'*Aeginetia* (genre auparavant considéré comme monospécifique indo-malais); en 1968, Smith a décrit un représentant africain du genre *Givotia (G. gosai),* jusqu'alors considéré comme indo-malgache; en 1969, Farron a étendu à l'Afrique guinéo-congolaise l'aire du genre *Balanophora* (cf. p. 337, note 1).

Entre les taxons dont le centre de gravité est oriental et la représentation africaine réduite (SO; cf. p. 336), les taxons africains dont la représentation orientale est limitée à l'Inde et à Ceylan (SI), les taxons paléotropicaux (PL) à représentation afro-asiatique plus ou moins équilibrée, tous les intermédiaires existent aussi et la distinction est souvent difficile. Une analyse de ces liaisons chorologiques entre l'Afrique et l'Asie a été esquissée plus haut (pp. 336-338).

Dans l'exposé qui va suivre, il ne sera tenu compte que des taxons malagaso-orientaux s.str. Les taxons dont l'aire, principalement africaine, ne comprend qu'une région limitée de l'Asie ne seront pas considérés comme orientaux. Ne le seront pas non plus les taxons dont la représentation est équilibrée entre l'Afrique, Madagascar et l'Inde; tels sont par exemples les genres *Givotia* (2 espèces malgaches, 1 espèce soudano-zambézienne, 1 espèce indo-cinghalaise (Smith 1968) et *Moringa* (2 espèces malgaches; 1 espèce de Namibie; 1 espèce d'Ethiopie; 1 espèce des pays

riverains de la mer Rouge – Egypte à Somalie, Arabie – 2 espèces indiennes; Keraudren 1965a).

5.1. Les familles et sous familles

Six familles transpacifiques (Chloranthacées, Cunoniacées, Elaeocarpacées, Monimiacées, Myoporacées, Winteracées) représentées à Madagascar (Elaeocarpacées et Winteracées totalement absentes d'Afrique) confèrent à la flore de l'île un caractère très oriental; ces familles ont leur centre de gravité dans l'hémisphère austral et ont été précédemment étudiées (cf. pp. 331-334).

Deux sous-familles de Balanophoracées (Balanophoroïdées et Hélosidioïdées) appartiennent au même groupe chorologique (cf. p. 331; les Hélosioïdées sont totalement absentes d'Afrique).

Aucune autre famille plurigénérique[1] indiscutée ne témoigne d'affinités privilégiées entre Madagascar et l'orient. Parmi les familles paléotropicales précédemment énumérées (cf. p. 336), les Diptérocarpacées et les Pandanacées ont leur centre de gravité à l'E; mais les Diptérocarpacées sont moins représentées à Madagascar qu'en Afrique et les Pandanacées ne sont significatives qu'au niveau générique.

Le genre endémique malgache *Avetra* (monospécifique: *A. sempervirens*) appartient à un taxon considéré par Hutchinson (1959) et Takhtajan (1959) comme une famille (Trichopodiacées), par la plupart des systématiciens comme une tribu primitive (fleurs hermaphrodites) des Dioscoréacées. Quel que soit leur rang taxinomique, les Trichopodiacées (ou Trichopodées) ont une aire typiquement orientale; *Avetra sempervirens,* à la limite W de l'aire, vit dans les forêts du NE de Madagascar; l'aire, plus étendue, de *Trichopus zeylanicus* Gaertn. s'étend du S de l'Inde à Ceylan et à la péninsule malaise (limite E: cf. Burkill in "Flora Malesiana", 1/4: 299).

5.2. Les genres

Ils sont nombreux et variés. On en examinera successivement quelques exemples, présentés par ordre alphabétique.

1. Le centre de gravité du genre *Abacopteris* est asiatique et malais (péninsule malaise, Sumatra, Bornéo); 1 espèce de la forêt ombrophile malgache, *A. anjabanensis* Tard. marque la limite W de l'aire, Tardieu-Blot (1965).

2. Presque simultanément, Forman publiait (26 juillet 1965) la diagnose d'*Allantospermum borneense,* "nouveau genre d'Ixonanthacées" et Capuron (27 juillet 1965) celle de *Cleistanthopsis multicaulis,* découvert sur la côte orientale

[1] La famille orientale des Népenthacées est monogénérique (cf. p. 383).

de Madagascar, "nouveau genre d'Irvingiacées", famille nouvelle pour l'île. Deux ans plus tard (1967), Nooteboom constatait l'identité des 2 genres: *Cleistanthopsis multicaulis* R. Cap. devenait *Allantospermum multicaule* (R. Cap.) Nooteboom. Cette espèce est très proche d'*A. borneense* Form.; il est remarquable que deux représentants d'un genre nouveau aient été découverts en même temps à Madagascar et à Bornéo.[1]

3. *Anacolosa casearíodes* Cav. & Ker. et *A. pervilleana* Baill., Olacacées endémiques du domaine occidental de Madagascar (Capuron 1968), appartiennent à un genre oriental s.str.: une douzaine d'espèces depuis les Salomon et les Philippines jusqu'à la Malaisie, la Thaïlande, la Birmanie et l'Inde (Sleumer 1935).

4. Le genre *Angiopteris,* le plus important numériquement de la famille des Marattiacées, comprend une centaine d'espèces asiatiques; son aire s'étend du Japon et de la Polynésie sur toute l'Insulinde et l'Asie tropicale; la limite W est la région forestière orientale de Madagascar, où vit une espèce endémique (*A. madagascariensis* de Vriese).

5. L'aire transpacifique du genre *Ardisia* (250 espèces) s'étend de Madagascar, limite W (2 espèces endémiques: Capuron 1963a), à l'Asie tropicale, l'Océanie et l'Amérique tropicale.

6. L'aire du genre *Arthropodium* comprend l'Australie, la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie; la limite W est Madagascar, où le genre est représenté par une espèce endémique, *A. caesioides* H. Perr., du domaine du centre; cette espèce appartient à la section *Dichopogon,* dans laquelle n'est classée qu'une autre espèce, *A. cirrhatum* R. Br., de Nouvelle-Zélande (FMC).

7. Le centre de gravité du genre *Calophyllum* est l'Asie tropicale continentale et l'Insulinde (70 espèces environ); le genre est transpacifique (quelques espèces en Amérique tropicale) et n'est pas représenté en Afrique (*C. inophyllum* y est introduit). A Madagascar et dans la région malgache (Comores, Maurice, Seychelles) existent l'espèce thalassochore banale, *C. inophyllum* L., strictement localisée aux rivages, et quelques espèces endémiques (5 à Madagascar) vivant à l'intérieur des terres. Perrier de la Bâthie (1948) considère que ces endémiques se sont différenciées à partir de l'espèce littorale, avec laquelle elles présentent d'évidentes affinités: "L'histoire du peuplement des terres malgaches par *C. inophyllum* est celle, typique, du peuplement d'une île par une espèce littorale d'origine orientale, inapte à vivre dans les forêts de l'intérieur, mais dont les descendants, en acquérant des caractères biologiques nouveaux, ont pu peupler ces forêts jusqu'à 1500 m d'altitude".

8. Le genre *Cephalostachyum* comprend 15 espèces en Asie tropicale (jusqu'aux Philippines) et 4 espèces endémiques malgaches.

9. Le centre de gravité du genre *Cerbera* est oriental (8 espèces d'Asie, d'Océanie, et de Nouvelle-Calédonie); 1 espèce *(C. venenifera)* est commune à Madagascar et aux Seychelles.

---

[1] La position systématique du genre est très controversée. Nooteboom (1967) confirme l'appartenance aux Irvingiacées, tandis que Metcalf & al. (1968) admettent, provisoirement et sous toutes réserves, la liaison aux Ixonanthoïdées, proposée par Forman. Rojo (1968) ne se prononce pas.

10. Jusqu'en 1961, le genre *Chloroxylon* DC. (Rutacées-Flindersioïdées) n'était connu que par une seule espèce de l'Inde et de Ceylan. *C. swietenia* DC. Capuron (1961, 1967) a découvert ce genre à Madagascar, où il est représenté par 2 espèces endémiques, *C. faho* R. Cap. (voisin de l'espèce asiatique) et *C. falcatum* R. Cap. *Chloroxylon* et *Flindersia* (de Nouvelle-Calédonie) constituent, à eux seuls, la sous-famille des Flindersioïdées.

11. Le genre *Cornopteris* (Athyriacées) est surtout répandu (6 espèces) en Chine et au Japon; 2 espèces sont endémiques des forêts ombrophiles des montagnes malgaches; 1 espèce est commune à Madagascar et à l'Afrique orientale (Tardieu-Blot 1956b).

12. Le genre *Cycas* comprend une douzaine d'espèces, presque toutes d'Asie (Asie tropicale, Chine, Japon, îles du Pacifique austral, Australie). La seule exception est *C. thouarsii* Gaud. (= *C. circinalis* L., subsp. *thouarsii* (Gaud.) Engl.), endémique de Madagascar et des Comores, sous réserve de quelques stations littorales en Tanzanie et en Mozambique.

13. Le genre *Cynoctonum* est transpacifique: sur 7 espèces, 2 sont malgaches (endémiques), 3 indo-malaises (de l'Inde à la Nouvelle-Guinée) et 2 néo-tropicales (Amérique centrale et Colombie) (van Steenis 1962; avec carte de répartition).

14. Le genre *Dapania* comprend 2 espèces orientales (*D. racemosa* Korth., de Sumatra et Bornéo; *D. scandens* Stapf, de la péninsule malaise). En 1965, Capuron a découvert, à l'E de Madagascar, une troisième espèce, endémique de l'île, *D. pentandra* R. Cap. Des précisions ont été apportées par Veldkamp (1967) et par Huynh (1971): les caractères floraux et polliniques de *D. pentandra* rapprochent cette espèce des genres *Sarcotheca* et *Averrhoa,* qui sont asiatiques s.str.

15. Les aires des genres *Streptocarpus* et *Didymocarpus* sont quasi-vacariantes: les *Streptocarpus* (130 espèces) sont afro-malgaches (cf. p. 343), les *Didymocarpus* (120 espèces) essentiellement orientaux (Malaisie jusqu'à la Chine et l'Australie); 3 espèces endémiques malgaches de *Didymocarpus* (FMC) et 1-2 espèces sud-africaines marquent la limite W de l'aire.

16. Le genre *Dimeria* compte une vingtaine d'espèces en majorité orientales (S de la Chine et Tonkin; Philippines, Mariannes, Australie); la limite W de l'aire est Madagascar (3 espèces endémiques et 1 espèce polymorphe commune à l'ensemble de l'aire; Pilger 1940).

17. Le genre *Erythrospermum* comprend 6 à 7 espèces disséminées de Madagascar à la Chine, à Samoa et aux Fidji; 2 espèces endémiques malgaches sont citées dans la FMC. Il est vrai qu'elles sont "incomplètement connues, n'ayant été observées que par Chapelier, il y a plus d'un siècle, et non retrouvées depuis".

18. Le centre de gravité du grand genre *Evodia* (110 à 120 espèces) est oriental, de l'Indo-Malaisie à la Chine; 3 espèces appartiennent à la flore des Mascareignes et une quinzaine à la flore malgache (limite W de l'aire).

19. Le genre *Fatoua* est depuis longtemps connu par une espèce polymorphe (*F. pilosa* Gaud.) dont l'aire s'étend du Japon à l'Insulinde, la Papouasie et la Nouvelle-Calédonie. En décrivant une espèce endémique malgache *(F. madagascariensis),* Léandri (1948) a étendu l'aire du genre, vers l'W, jusqu'à la grande île.

20. Du genre *Foetidia,* on ne connaissait, en 1954 (FMC) que 4 espèces endémiques malgaches et 1 espèce endémique de Maurice; Perrier de la Bâthie, rédacteur des Lécythidacées dans cet ouvrage, paraît n'avoir pas eu connaissance de la présence d'une sizième espèce en Asie (*F. ophirensis* R. Knuth., du sommet du Mt Ophir, péninsule malaise: Knuth 1939).

21. Le centre de gravité du genre *Galeola* est malais (12 espèces), avec des irradiations vers le N (4 espèces de la Cochinchine à la Chine, à Formose et au Japon), vers le S (9 espèces australiennes) et vers l'W (3 espèces en Inde, 1 aux Seychelles, aux Comores et à Madagascar [*G. humblotii* Rchb. fil.]).

22. Le centre de gravité du genre *Gastonia* est la région malgache (2 espèces endémiques de Madagascar, 1 commune aux Mascareignes et aux Seychelles, 1 endémique des Seychelles). La limite orientale de l'aire est la Nouvelle-Guinée (1 espèce: *G. papuana* Miq.).

23. Le genre *Glochidion* (300 espèces) est transpacifique: la limite W est à Madagascar (7 espèces endémiques; FMC), le centre de gravité en Indo-Malaisie, avec des irradiations jusqu'au Japon, à l'Australie, à la Nouvelle-Calédonie et à l'Océanie; 5 espèces sont connues d'Amérique du Sud (Vénézuela, Guyanes, Amazonie).

24. Le genre *Gluta* comprend 6 espèces malaises, 1 indienne et 1 malgache, endémique du Sambirano (*G. tourtour* Marchand).

25. La section *Gymnosphaera* du genre *Cyathea* (Holttum 1963) compte une trentaine d'espèces réparties entre l'Inde, la Malaisie, la Nouvelle-Guinée et les Fidji; la limite W de l'aire est Madagascar (7 espèces endémiques).

26. Le centre de gravité du genre *Hedychium* (45 espèces) est asiatique (Malaisie, Indochine, Chine); 2 espèces, dont 1 endémique sont malgaches (Lourteig 1972).

27. Le grand genre *Hibbertia* a son centre de gravité en Australie (±100 espèces) et en Nouvelle-Calédonie (une vingtaine d'espèces); Madagascar, avec 1 espèce endémique polymorphe, *H. coriacea* Baill., marque la limite W de l'aire.

28. Le genre *Keraudrenia* est australien (6 espèces) et malgache (1 espèce endémique, *K. macrantha* J. Ar.).

29. Le genre *Macadamia* comprend ±9 espèces, toutes orientales (Australie, Nouvelle-Guinée, Sulawesi), sauf 1 espèce malgache, *M. alticola* R. Cap., à la limite W de l'aire.

30. Le centre de gravité du grand genre *Medinilla* (±300 espèces) se situe aux Philippines et en Nouvelle-Guinée, avec des irradiations en Malaisie et en Océanie. 70 espèces, toutes endémiques, ont été recensées à Madagascar et 1 à la Réunion. Madagascar serait la limite W de l'aire sans l'existence d'une espèce endémique à Fernando Po.

31. Le genre *Monogramma* est malais; l'espèce *M. graminea* Schkuhr. est commune aux Seychelles, à la Réunion et à Madagascar.

32. Le genre *Muellerargia* comprend 2 espèces: 1 localisée à l'Indonésie orientale, *M. timorensis* Cogn., et l'autre endémique malgache, *M. jeffreyana* Ker., les 2 espèces sont très affines (Keraudren 1965b).

33. L'aire du genre *Nepenthes* (±80 espèces) est typiquement orientale. La limite E est la Nouvelle-Calédonie, la limite W Madagascar, le centre de gravité Bornéo et Sumatra; le genre est représenté à Ceylan par 1 endémique, aux Seychelles par 1 endémique et à Madagascar par 2 endémiques, dont l'un *N. madagascariensis* est bien connu, tandis que l'autre, du NE (cap Masoala), depuis longtemps découvert, n'a pas encore été décrit.

34. Le genre *Oberonia* (±200 espèces) serait entièrement asiatique sans l'existence d'une espèce endémique de la région malgache (Madagascar et Mascareignes) et d'une autre espèce d'Afrique orientale.

35. Le genre *Ochlandra* comprend une quinzaine d'espèces, dont 2 malgaches, les autres étant malaises.

36. L'aire transpacifique du genre *Omphalea* s'étend de Madagascar, limite W (1 espèce endémique, *O. biglandulosa* (Pers.) Baill.), à l'Indonésie et à l'Amérique tropicale (Antilles et Amérique centrale) où vit la majorité des espèces.

37. Le genre *Pandanus* est, parmi tous ceux qui confèrent à la flore malgache un caractère oriental, l'un des plus importants. Le genre est paléotropical (il appartient à toutes les flores de l'Ancien-Monde tropical, Australie et Océanie comprises, et fait complètement défaut à l'Amérique). Mais son centre de gravité est dans les terres de l'Asie orientale, de la Papouasie et du Pacifique où sont aussi groupées les espèces appartenant aux autres genres de la famille. Sur environ 700 espèces de *Pandanus* connues, 550 au moins sont propres à l'Asie et à l'Océanie; 76 espèces, dont 5 particulièrement mal connues, presque toutes endémiques (2 seulement ne le sont pas), réparties en 11 sections (dont 6 endémiques) existent à Madagascar. Une trentaine d'espèces sont propres aux Mascareignes, aux Comores et aux Seychelles; soit plus de 100 espèces dans la région malgache. En Afrique, 22 espèces seulement ont été recensées, toutes endémiques; la plupart vivent en Afrique orientale et centrale; une seule espèce *P. candelabrum* P. Beauv. appartient à la flore de l'Afrique occidentale.

38. Le centre de gravité du genre *Potameia* (incl. *Syndiclis:* 21 espèces) est malgache (19 espèces endémiques); 2 autres espèces sont asiatiques.

39. Le genre *Pothos* (50 espèces), oriental, fait défaut à l'Afrique et à l'Amérique. Les *Pothos* sont des Aracées semi-épiphytiques qui, dans les forêts asiatiques, revêtent les troncs des arbres; la même niche est occupée principalement, en Afrique par les *Culcasia,* en Amérique par les *Philodendron.* A Madagascar, les troncs des arbres de la forêt orientale ombrophile sont revêtus par *P. chapelieri* Schott.

40. Le genre *Rhopalocnemis* ne comprend que 2 espèces: *R. phalloides* Jungh., de Java, et *R. malagasica* Jum. & Perr., de Madagascar.

41. Le centre de gravité du genre *Rulingia* est oriental (26 espèces réparties de l'Asie tropicale à l'Australie); 1 espèce est endémique malgache (*R. madagascariensis* Bak.).

42. Le genre *Sclerodactylon* a d'abord été créé pour une espèce endémique malgache (*S. juncifolium* Stapf); une deuxième espèce *(S. micrandrum)* a été décrite du Yunnan par Keng & Liou (1960). Il est vrai que de nouvelles observations seraient nécessaires afin de confirmer l'homogénéité du genre.

43. Au genre *Stenosemia* appartiennent 4 espèces, dont 3 orientales (Malaisie, Philippines, Salomon) et 1 endémique malgache, *S. waterlotii* Tard., "mal différenciée" (Tardieu-Blot 1965).

44. Le genre *Streblus* (sensu Corner, 1962: incl. *Bleekrodea*) comprend 22 espèces, dont la plupart d'Asie tropicale et d'Australasie; 3 espèces (dont 2 appartiennent à la section *Bleekrodea: S. insignis* (Bl.) Corner et *S. madagascariensis* (Bl.) Corner) sont endémiques malgaches.

45. Le grand genre *Strobilanthes* (±300 espèces) a son centre de gravité en Asie tropicale; 9 espèces endémiques ont été recensées à Madagascar, limite W de l'aire.

46. Le genre *Strongylodon* comprend quelques espèces orientales (de Ceylan à la Polynésie) et 3 espèces endémiques malgaches (Viguier 1944).

47. Le genre *Thuarea* groupe 2 espèces malgaches: *T. perrieri* A. Cam., endémique, et *T. involuta* (Forst.) R. Br., dont l'aire s'étend de Madagascar (limite W) à Ceylan, la Malaisie, les Philippines, la Polynésie et l'Australie.

48. Le genre *Trophis* (sensu Corner, 1962: incl. *Maillardia*) est transpacifique: 8 espèces à Madagascar (limite W), 2 à la Réunion, 3 en Malaisie, 3 en Amérique tropicale.

49. Le genre *Wormia* comprend environ 35 espèces, la plupart sont réparties entre l'Australie, l'Indonésie, l'Indochine, la Malaisie, Ceylan; des deux espèces les plus occidentales, 1 est endémique des Seychelles, l'autre de Madagascar (*W. madagascariensis* DC.).

50. Le genre *Zeuxine* groupe une cinquantaine d'espèces réparties depuis l'Asie tropicale jusqu'à la Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Calédonie; la limite W de l'aire est Madagascar (3 espèces endémiques).

Cette liste, qui n'est évidemment pas exhaustive (on trouvera d'autres exemples dans le livre de Perrier de la Bâthie [1936]), présente quelques exemples plus ou moins spectaculaires et persuasifs des étonnantes relations chorologiques existant, malgré la distance, entre Madagascar et les terres situées à l'E de l'océan Indien.[1] On remarquera que tous les genres cités sont représentés à Madagascar par des espèces endémiques.

---

[1] La liste précédente ne comprend pas les genres orientaux dont l'aire s'étend, vers l'W, jusqu'aux Seychelles et aux Mascareignes, sans atteindre Madagascar (p. ex.: *Geniostoma, Myoporum, Ochrosia, Soulamea, Sticherus,* etc.). Concernant les affinités entre les flores néo-calédonienne et malgache, cf. Good (1950); la courte note de Guillaumin (1948) n'apporte que peu d'informations.

Dès 1964, Croizat constatait que l'océan Indien "rapproche plutôt qu'il ne sépare l'Afrique de la Malaisie, de l'Australasie, etc."

5.3. Les espèces

Les espèces de la flore malgache appartenant à des taxons (genres ou sections) orientaux sont très peu nombreux si l'on écarte celles dont l'homme a manifestement assuré ou favorisé l'introduction.

On citera des Ptéridophytes de forêts denses, terrestres (*Ampelopteris prolifera* (Retz) Cop., *Cornopteris boryana* (Willd.) Tard., *Lindsaya cultrata* (Willd.) Sw., *Schizolegnia javanica* (Bl.) Alston) ou épiphytiques (*Ophioglossum pendulum* L.; cf. p. 335; l'aire de cette espèce orientale atteint l'archipel hawaïen), et quelques Angiospermes.

Afzelia bijuga A. Gray: l'aire de ce grand arbre caractéristique du domaine oriental malgache, trouve à la limite occidentale de l'aire générale, qui s'étend, par les Seychelles jusqu'à l'Asie tropicale, l'Indonésie et la Polynésie (Viguier 1944).

Carallia brachiata (Lour.) Merr.; l'aire, typiquement orientale, de cet arbre de forêts denses, s'étend de Madagascar (limite W) à l'Inde, Ceylan, l'Asie du SW, la Malaisie, l'Australie septentrionale et les Salomon (limite E).

Colubrina asiatica (L.) Brongn.; le genre est transpacifique; l'espèce, dont l'habitat est généralement littoral ou sublittoral, couvre une aire très vaste (de l'Afrique orientale à l'archipel hawaïen).

Dianella ensifolia (L.) Redouté; cette espèce, asiatique et océanienne, très polymorphe, vit à la lisière de la forêt et dans les clairières.

Dimeria filiformis (Roxb.) Hochst. (même aire que le genre; cf. p. 354).

Dracaena elliptica Thunb. (Madagascar, Ceylan, Indochine, Java: cf. FMC).

Halopyrum mucronatum (L.) Stapf (Madagascar, Afrique orientale, Arabie, Inde, Ceylan).

Lepironia mucronata L. (Madagascar, Ceylan, Indo-Malaisie, Australie, Fidji).

Pipturus argenteus Wadd. (Madagascar, Indonésie, Nouvelle-Guinée, Australie W, Océanie).

Quassia indica (Gaertn.) Nooteboom (genre pantropical; mais section *Samadera:* 2 espèces malagaso-orientale; l'espèce est autochtone à Madagascar, fide Capuron, dans le sous-bois des forêts de la côte orientale; Ceylan, Malaisie, Insulinde; carte de répartition, par Nooteboom, in "Flora Malesiana", 1/6).

Thuarea involuta (Forst.) R. Br. (aire précédemment définie; cf. p. 357).

Toddalia asiatica (L.) Lamk. (Afrique australe et orientale; Madagascar et Mascareignes, toute l'Asie tropicale.)

5.4. Les mangroves et marais littoraux

Les mangroves et les formations marécageuses littorales de Madagascar contiennent des éléments particuliers dont les affinités orientales ne sont pas discutables.

On sait que les mangroves de l'océan Indien, de l'Asie et des archipels prolongeant l'Asie à l'E sont caractérisés par une flore beaucoup plus riche que celle des man-

groves de l'Atlantique et du littoral occidental de l'Amérique. Parmi ces mangroves orientales, des ressemblances et des différences existent entre celles de l'Asie, de l'Australasie et celles, comparativement moins riches, des Seychelles, de Madagascar et de l'Afrique orientale.

Certains genres *(Kandelia, Nypa)* manquent à ces mangroves. Parmi les genres communs, la représentation asiatique est plus riche. Le genre *Avicennia* comprend 11 espèces, dont 1 propre aux mangroves de l'Atlantique, 1 commune à Madagascar et aux mangroves orientales *(A. marina = A. officinalis)* et 10 propres aux mangroves orientales, le genre *Bruguiera* 6 espèces, dont 5 propres à l'Asie, la sixième, *B. gymnorhiza* (L.) Lamk., étant commune à l'Asie, aux Seychelles, à Madagascar et à l'Afrique orientale; le genre *Ceriops* compte 2 espèces, une strictement orientale et une autre (*C. tagal* (Perr.) C. B. Rob.) malagaso-orientale, le genre *Lumnitzera* 2 espèces, l'une et l'autre orientales, *L. squamosa* Willd. étant seule afro-malgache; le genre *Rhizophora* comprend, dans le domaine indopacifique, 3 espèces, dont une seule, *R. mucronata* Lamk., à grande extension (de l'Océanie et l'Australie jusqu'aux Seychelles, à Madagascar et à la côte orientale d'Afrique), le genre *Sonneratia* 6 espèces, toutes orientales, une seule *S. alba* J. Sm., étant représentée aux Seychelles, à Madagascar et en Afrique orientale.

A la catégorie des helophytes littoraux et satellites des mangroves appartiennent 2 espèces de *Barringtonia, B. asiatica* (L.) Kutz. et *B. racemosa* (L.) Spreng., l'une et l'autre communes à l'Asie-Australasie et à Madagascar, tandis que la deuxième, seule, atteint l'Afrique orientale; mais le genre est représenté, en Asie-Australasie, par une quarantaine d'espèces dont beaucoup ne sont pas confinées à la frange littorale (Payens 1967).

Tristellateia australasiae A. Rich. existe, dans les mêmes biotopes, depuis les îles Mergui jusqu'à la Nouvelle-Calédonie et au Queensland; mais ce genre, au contraire du précédent, a son centre de gravité à Madagascar, où il est représenté par une vingtaine d'espèces, dont certaines très polymorphes, vivant dans des milieux très variés, depuis le littoral jusqu'à plus de 1000 m d'altitude; *T. africana* S. Moore est propre à l'Afrique orientale, où elle est localisée dans les mêmes habitats que l'espèce asiatique.

6. L'élément américain (Afr Am; Am)

La flore malgache comprend un contingent non négligeable de taxons communs avec l'Amérique, mais dont l'aire n'est ni pantropicale, ni cosmopolite. La plupart d'entre eux, manifestement austraux, ont été traités dans le chapitre 2.

Ces éléments austraux comprennent 13 familles, dont 2 (Trigoniacées et Canellacées) ont leur centre de gravité en Amérique. Deux genres communs à Madagascar et à l'Amérique *(Sloanea* et *Restio)* existent dans ces familles.

On connaît, dans d'autres familles, des genres communs à Madagascar et à l'Amérique, mais absents, ou très faiblement représentés, dans le domaine oriental. On citera: *Achyrocline, Adiantopsis*, Aneimia, Aspilia, Dorstenia, Genlisea, Melanthera, Mendoncia, Ocotea, Oliganthes, Oplonia*, Phenax*, Piriqueta, Raphia,*

Rheedia, Rhipsalis, Sabicea, Sorindeia, Stenocline, Symphonia, Trichilia.*[1] Les espèces malgaches appartiennent à des genres endémiques. Les genres marqués par un astérisque sont malagaso-américains (Am) seulement (sans représentation africaine).

A ces genres on peut ajouter quelques genres de Graminées: *Axonopus, Cenchrus, Ctenium, Sorghastrum* et *Trachypogon.* Ces genres ont leur centre de gravité dans le Nouveau Monde (généralement des Etats-Unis à l'Amérique australe) et sont représentés par un petit nombre d'espèces seulement en Afrique et à Madagascar (certains d'entre eux aussi en Orient par quelques espèces sububiquistes). L'aire du genre bispécifique *Redfieldia* est étrangement disjointe: *R. flexuosa* (Thunb.) Vasey aux Etats-Unis, *R. hitchkockii* A. Cam. à Madagascar; d'après Bosser (comm. pers.), il est possible que les ressemblances, indiscutables, ne soient qu'une convergence entre des genres distincts.

Enfin, quelques espèces d'affinités strictement américaines sont communes à Madagascar et à l'Amérique: presque toutes sont des représentants pantropicaux, hélophytiques ou subrudéraux, de genres sudaméricains. On citera *Axonopus compressus* (Sm.) P. Beauv., *Elephantopus scaber* Crantz, *Mikania scandens* Willd., *Neurotheca loeselioides* (Spruce) Baill., subsp. *leoselioides* A. Rayn., *Sparganophorus vaillantii* Crantz, *Spilanthes acmella* Murr. (taxon collectif polymorphe paraissant correspondre à plusieurs espèces disjointes; cf. la dernière édition de FWTA). *Christiana africana* DC. est probablement la seule espèce arborescente répandue dans les forêts de l'Amérique tropicale, de l'Afrique tropicale et de Madagascar.

On trouvera, dans le mémoire de Stearn (1971) une intéressante révision des affinités floristiques entre Madagascar et l'Amérique.

DEUXIÈME PARTIE: ÉVALUATIONS QUANTITATIVES

Il s'agit essentiellement, dans cette deuxième partie, d'obtenir une idée très approximative de la composition quantitative de la flore malgache, c'est-à-dire d'estimer, en ordres de grandeur, les proportions des divers éléments chorologiques: endémiques et non endémiques et, parmi ces derniers, des éléments cosmopolites-pantropicaux, paléotropicaux, africains (guinéens et soudano-zambéziens), orientaux, américains (taxons de liaison malagaso-afro-américains et taxons malagaso-américains). Les affinités australes n'ont pas été notées, les éléments austraux étant comptabilisés, suivant leur aire, avec les éléments soudano-zambéziens, orientaux et américains.

A partir d'un échantillon de sondage assez important et varié pour être représentatif, mais nécessairement incomplet et entaché d'erreurs en raison du caractère

[1] Les *Trichilia* malgaches sont classés par Harms (1940) dans la section *Lepidotrichilia;* Leroy (1958) a précisé la définition de ce taxon et l'a promu au rang de genre: *Lepidotrichilia* (Harms) J. F. Leroy rassemble des espèces malgaches et afro-orientales. Les affinités américaines subsistent.

encore insuffisant de nos connaissances, on s'est efforcé, par une méthode statistique, de découvrir ce que peut être l'ensemble réel de la flore malgache. L'avenir jugera du degré de réussite de cet essai, entièrement nouveau, et qui suppose qu'un certain ordre existe dans la composition d'une flore.

1. L'échantillon

Il comprend vingt familles dont le choix a été essentiellement dirigé par la composition présente de la "Flore de Madagascar et des Comores" seule base d'appréciation générale existant présentement.

Parmi les familles traitées dans cette Flore, treize contiennent plus de 100 espèces; toutes sont de grandes familles à distribution mondiale ou pantropicale; elles ont donc été d'abord retenues. En voici la liste: 1. Acanthacées (182e famille: tome I); 2. Composées (189e famille: tomes, I, II et III); 3. Cypéracées (29e famille); 4. Euphorbiacées (111e famille; les nombres des genres et d'espèces supposés présents à Madagascar sont ceux annoncés par Léandri (1958), page 2 du tome I, le seul publié); 5. Flacourtiacées (aux espèces énumérées dans le fascicule de la 140e famille ont été ajoutées des espèces nouvelles de *Calantica, Ludia* et *Tisonia* décrites par Sleumer en 1970 et 1972a et b); 6. Liliacées (40e famille); 7. "Malvabombacées" (Malvacées + Bombacées, 129e et 130e familles); 8. Mélastomacées (153e famille); 9. Myrsinacées (161e famille); 10. Orchidacées (49e famille: tomes I et II); 11. Palmiers (30e famille); 12. Sterculiacées (131e famille). Une treizième grande famille, bien que non traitée dans la FMC, a été prise en compte: les Graminées dont J. Bosser (1969) a publié une flore abrégée qui, sans être complète, est largement représentative de la plupart des sous-familles (Bambusoïdées exclues). Ces 13 familles forment un ensemble systématiquement quelque peu déséquilibré: 1540 Monocotylédones et seulement 2400 Dicotylédones (ordre de grandeur). On a donc sensiblement augmenté le poids de celles-ci en ajoutant 7 petites familles situées à tous les niveaux évolutifs: 13. Annonacées (78e famille) et 14. Lauracées (81e famille; il n'a pas été tenu compte des révisions récentes de Kostermans, 1957a-d, 1958); 15. Moracées (55e famille); 16. Icacinacées (119e famille); 17. Cucurbitacées (185e famille); 18. Ebénacées (163e famille); 19. Bignoniacées (178e famille).

Ainsi complété, l'échantillon correspond en ordre de grandeur, environ 310 genres et 2850 espèces de Dicotylédones, 230 genres et 1540 espèces de Monocotylédones, soit, approximativement, un tiers de la flore malgache.

Sauf chez les Flacourtiacées pour lesquelles il était facile de tenir compte de travaux récents, tous les genres et toutes les espèces ont été considérés tels que les présente la FMC; il est évident que cette présentation est retardataire, compte tenu des progrès accomplis, surtout dans certaines familles, depuis la parution des fascicules (découvertes d'espèces nouvelles; remaniements taxinomiques). Mais ces nouveautés ne bouleversent pas les ordres de grandeur: si l'on compare les Flacourtiacées malgaches telles qu'elles se présenteraient en 1946 (FMC) et telles qu'elles sont en 1972, après les révisions les plus récentes, le changement reste très inférieur à la fourchette résultant des calculs.

Quelle est la part du hasard dans ces choix? Question qui revient à poser celle-ci: quelle a été la part du hasard dans le choix des grandes familles traitées dans la FMC? La base ne pouvait être que la FMC, seul ouvrage d'ensemble. Un simple tirage au sort parmi les familles traitées eût risqué d'éliminer celles qui sont mondialement réparties et d'en sortir d'autres d'importance surtout régionale. Quoi qu'il en soit, le choix, fait en fonction de la seule source existante – la FMC dans son état présent – n'a été orienté par aucune préférence personnelle.

L'estimation des affinités chorologiques des genres a posé quelques problèmes. Il n'a pas été tenu compte des genres manifestement introduits par l'homme. Les affinités chorologiques des genres non endémiques autochtones (ou paraissant tels) sont celles analysées dans la première partie de ce mémoire où l'on retrouve les sigles (CPT, PL, G, GS, A, SO, O, Afram, Am) indiquant ces affinités. Dans les cas fréquents où celles-ci n'étaient pas notoires (les données chorologiques de la FMC sont généralement imprécises), il a été nécessaire de consulter des ouvrages spécialisés, tels les "Genera" de Bentham & Hooker (1862-1883), "Das Pflanzenreich" d'Engler, les "Genera", malheureusement inachévés, de Hutchinson (1964-1967), des Flores diverses, des mémoires biogéographiques, parmi lesquels ceux de Lebrun (1961) et de van Steenis (1962) ont été particulièrement utiles. Entreprendre une statistique comparable concernant les espèces aurait soulevé d'insurmontables difficultés.

2. Valeur des résultats de calcul

Les méthodes utilisées ci-dessous pour les évaluations quantitatives sont des méthodes statistiques qui supposent l'échantillon tiré par un procédé aléatoire dans la population sondée. En toute rigueur tel n'est pas le cas ici. Toutefois, comme il a été décrit ci-dessus l'échantillon utilisé a été obtenu par un prélèvement assez fortuit cherchant cependant à en préserver la représentativité. Pour les besoins du travail l'échantillon sera considéré comme extrait au hasard. De toute façon d'autres hypothèses seront faites ultérieurement dont on sait qu'elles ne sont pas non plus parfaitement vérifiées comme on le verra au moment de leur examen. Les causes d'erreurs sont assez nombreuses et trop de rigorisme dans l'utilisation de l'outil mathématique quant aux hypothèses interdirait tout calcul, stérilisant par là même l'effort tenté dans le domaine de l'évaluation quantitative.

Nous avons donc en définitive choisi de réaliser les calculs d'estimation sans toutefois considérer les résultats comme tels mais plutôt comme de simples évaluations sans leur attacher le sens statistique strict du terme.

3. Evaluation des effectifs totaux

Aucune méthode rigoureuse n'existe pour estimer l'effectif total de la population dans un cas de sondage exhaustif comme celui qui se présente ici. La voie choisie

est donc approximative et itérative: recherche de la borne supérieure de confiance pour le nombre moyen de genres (ou d'espèces) par famille à partir du nombre de familles pour lequel le nombre moyen actuel est connu, puis multiplication de cette borne par 180, nombre total de familles.

Dans le cas d'un sondage exhaustif de fraction sondée f la limite supérieure de confiance pour la moyenne, au niveau de confiance 0.95, est donnée par (formule pour grands échantillons);[1]

$$\bar{x} + 1.645 \frac{s}{\sqrt{n}} \sqrt{1 - f}$$

Le problème vient du fait que f n'est pas connu et ne peut être connu, $\bar{x}$ et s (moyenne et écart-type) étant obtenus sur l'échantillon de taille n. La démarche a donc été la suivante:

1. obtention d'une première évaluation N_0 de N, l'effectif total, à partir de la formule pour sondages non exhaustifs ($f = 0$ dans la formule ci-dessus).
2. à partir d'une première valeur $f_0 = n/N_0$ de f, calcul de N_1, seconde approximation de N par la formule ci-dessus.
3. reprise de 2. avec $f_1 = n/N_1$, puis $f_2 = n/N_2$ etc., jusqu'à stabilité de l'estimation.

3.1. Nombre de genres

Sur 166 familles on trouve une moyenne de 8.1928 genres/famille et un écart-type de 16.5402 genres/famille.

La première approximation N_0 est donnée par

$$180 \left(8.1928 + 1.645 \times \frac{16.5402}{\sqrt{166}} \right) = 1855 \text{ genres}$$

Au total 1360 genres figurent dans cet échantillon ce qui donne $f_0 = 1360/1855 = 0.73315$.

La seconde approximation est donnée par

$$180 \left(8.1928 + 1.645 \frac{16.5402}{\sqrt{166}} \sqrt{1 - 0.73315} \right) = 1671$$

Les calculs sont repris avec $N_1 = 1671$, puis N_2 etc. La stabilité est atteinte à 1630 genres que nous arrondirons à $N = 1600$.

[1]Nous rappelons au lecteur (afin de lui rendre plus claire la partie mathématique) que dans notre revue les fractions se composent de la manière suivante: un quart = 0.25, et les nombres (dès dix mille) 10 000 (note de la réd.).

3.2. Nombre d'espèces

Les mêmes calculs sont repris avec une moyenne de 54.9437 espèces/famille (8512 espèces au total pour 142 familles) et un écart-type de 136.397 espèces/famille.

La stabilité est atteinte à 12 700 espèces. Compte tenu de l'avis des spécialistes de la flore malgache qui situent le nombre d'espèces dans la fourchette 10 000-12 000 et de l'imprécision qui entache la notion d'espèce nous avons pris en définitive $N = 12\,000$ espèces.

Les distributions du nombre de genres et du nombre d'espèces par famille sont très dissymétriques, mais, compte tenu de la taille des échantillons, on peut considérer la moyenne comme à peu près normalement distribuée et appliquer la formule donnée ci-dessus pour trouver les limites.

3.3. Relation nombre de genres – nombre d'espèces

Aucune relation nette directe entre le nombre de genres et le nombre d'espèces par famille n'a pu être mise en évidence, d'autant plus qu'une très forte variabilité naturelle affecte ces données. En revanche, si pour une famille on se définit l'indice générique par le nombre moyen d'espèces par genre (nombre d'espèces de la famille divisé par le nombre de genres de la dite famille) on aboutit au tableau de fréquence suivant représenté par la figure 1.

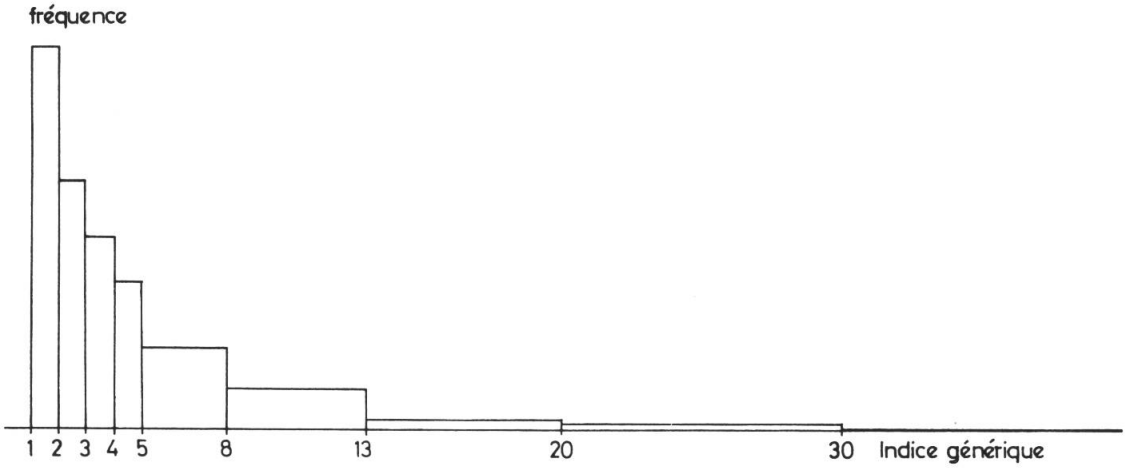

Fig. 1. – Histogramme de la distribution de l'indice générique.

Indice générique	*Effectif (nombre de familles)*
1 à moins de 2	34
2 à moins de 3	22
3 à moins de 4	17
4 à moins de 5	13
5 à moins de 8	22
8 à moins de 13	18
13 à moins de 20	6
20 à moins de 30	6
30 à moins de 50	2
50 à moins de 100	1
Total	141

Le diagramme a une allure très régulière et il paraît possible de bâtir un modèle pour le représenter. C'est effectivement le cas: si on appelle x l'indice générique d'une famille et $\Phi(x)$ la proportion de familles ayant un indice générique au moins égal à x, on a

$$\Phi(x) = e^{\alpha(1 - \sqrt{x})}$$

modèle simple à un paramètre comme le montre la figure 2: les points expérimentaux, correspondants au tableau de fréquence ci-dessus, sont bien alignés autour d'une droite $Ln\Phi = \alpha(1 - \sqrt{x})$. Etant donné que $\Phi(1) = 1$ (toutes les familles ont au moins une espèce par genre) la droite est entièrement définie par un seul paramètre: α.

Ce dernier peut être interprété de façon simple: c'est un indice de pauvreté générique d'une flore (par opposition à x, indice de pauvreté générique d'une famille): plus α est élevé, plus la pente de la droite est forte, plus le genre est, sur l'ensemble de la flore, pauvre en espèces.

Selon la méthode d'estimation utilisée (cf. Annexe) on trouve ici pour a, estimation de α: 0.82 par la moyenne des pentes et 0.83 par la méthode des moments. Faute de termes de comparaison il est impossible de dire si cette caractéristique est élevée ou faible. On peut toutefois penser qu'elle est assez forte car la flore malgache comprend de nombreux genres assez pauvres en espèces. On ne peut utiliser directement cette distribution pour l'estimation du nombre de genres ou du nombre d'espèces mais on peut penser que malgré la dissymétrie, étant donné la taille de l'échantillon, 141 familles, la moyenne est à peu près normalement distribuée. On arrive ainsi aux limites 4.86 et 7.71 (au niveau de confiance 95%) pour le nombre moyen d'espèces par genre, ce qui donne comme limite pour 1600 genres 7800 et 12 300 espèces environ: la valeur adoptée ci-dessus est compatible avec cette fourchette.

Pour les évaluations qui suivent nous considérerons donc que la flore malgache contient 12 000 espèces réparties en 1600 genres appartenant à 180 familles.

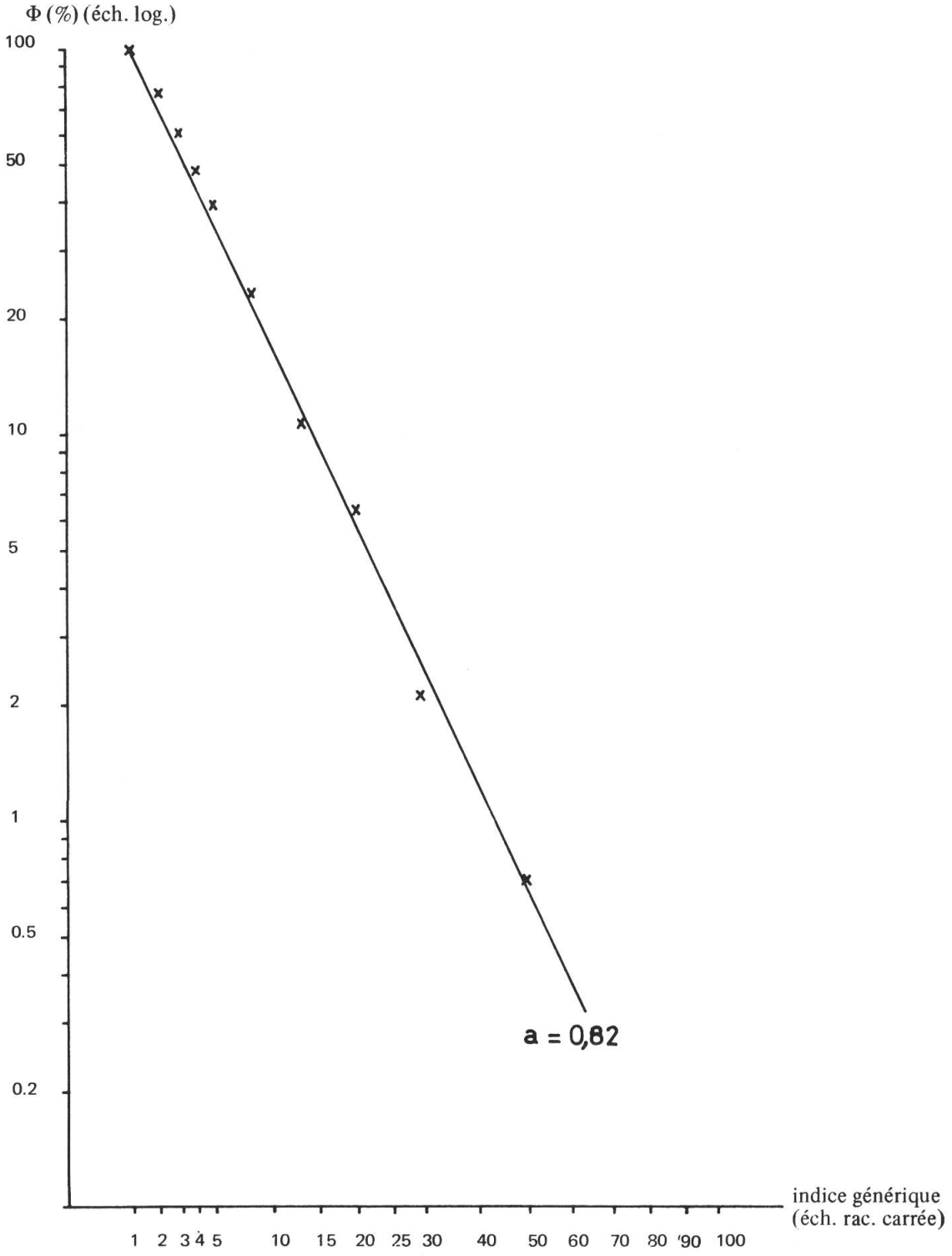

Fig. 2. – Cumul à partir du haut de la distribution de l'indice générique.

4. Evaluation des nombres limites

4.1. Hypothèses faites – Critique

Dans les calculs de limites réalisés ci-dessous famille par famille, chaque famille a été considérée comme une population sondée aux taux général de sondage, à savoir 1360/1600 = 0.8500 pour les genres et 8512/12 000 = 0.7093 pour les espèces.

Cette hypothèse n'est certainement vérifiée que de façon approximative. Il y a là une cause d'erreur qu'on ne peut éviter car il est impossible de connaître le taux de sondage réel de chaque famille en raison même des conceptions différentes des nombreux auteurs qui ont rédigé la FMC quant à la définition du genre et de l'espèce. Par ailleurs pour évaluer l'effectif total de chaque famille à partir des taux de sondage donnés ci-dessus il a fallu supposer que la répartition définitive en nombres de genres et d'espèces est identique à la répartition actuelle (p. ex.: une famille dont le nombre d'espèces dans l'échantillon représente 5% du total observé représentera également 5% de la flore totale). Cette hypothèse introduit également une certaine approximation car la découverte de nouvelles espèces et de nouveaux genres viendront modifier cette proportion, mais on ignore dans quelle mesure.

Enfin quelques autres causes d'erreurs, non statistiques, viennent s'ajouter à celles déjà citées: tel est le cas par exemple de l'imprécision liée à la notion de genre et d'espèce, que tous les botanistes ne conçoivent pas de la même façon; tel est le cas également de l'erreur possible sur l'endémisme de certains taxons qui peut être remis en cause à la suite des révisions (p. ex.: le cas du genre *Dichaetanthera;* cf. p. 327). Il reste encore à préciser que, pour l'appartenance géographique, chaque catégorie d'appartenance a été considérée isolément, opposée aux autres. La recherche d'hypervolumes de confiance considérant toutes les catégories simultanément est un problème inextricable qui n'aurait d'ailleurs pas permis de fixer des limites pour chaque catégorie puisque les limites pour l'une sont fonction des limites fixées pour les autres. Les pourcentages donnés ne cumulent donc pas à 100.

En définitive, et comme nous l'avons déjà souligné ci-dessus, compte tenu des approximations faites, nous considérons que les résultats de calcul présentés ci-dessous ne sont que des évaluations auxquelles il ne faut pas demander plus qu'une première idée sur la composition globale de la flore malgache.

4.2. Formules utilisées

Pour des tailles d'échantillons suffisamment grandes, nous verrons ci-dessous à quelle condition nous considérons un échantillon comme grand, l'approximation normale de la loi hypergéométrique (tirage exhaustif d'un échantillon) a été utilisée pour obtenir les limites gauche et droite qui nous intéressent.

Soit une urne (ici une famille) contenant N boules (ici genres ou espèces[1]) dont X sont blanches (ici endémiques p. ex.); de cette urne nous extrayons un échantillon de taille n (le nombre de genres ou d'espèces observés) dont x sont blanches (le nombre d'endémiques observés).

Dans le cas d'approximation normale la quantité

$$u = \frac{x - n\frac{X}{N}}{\sqrt{n\frac{X}{N}\frac{N-X}{N}\left(1 - \frac{n}{N}\right)}}$$

suit une loi normale centrée réduite et les limites seront données par résolution de l'inéquation:

$$\left| x - n\frac{X}{n} \right| < u_{1-\frac{\alpha}{2}} \sqrt{n\frac{X}{N}\frac{N-X}{N}\left(1 - \frac{n}{N}\right)}$$

$u_{1-\frac{\alpha}{2}}$ étant la valeur de la variable de Gauss centrée réduite au risque bilatéral α (1.96 au risque 5%).

Les solutions de l'inéquation ci-dessus sont:

$$X_g, X_d = \frac{N}{2k}\left[k + 2x - n \mp \sqrt{k^2 - \frac{2k}{n}\left[x^2 + (n-x)^2 \right] + (2x-n)^2} \right]$$

avec $k = n + (1 - \frac{n}{N})\, u^2_{1-\frac{\alpha}{2}}$

Pour améliorer quelque peu ces limites et surtout abaisser la limite de validité de l'approximation il a été tenu compte de la correction de continuité par remplacement de x par $x - 1/2$ pour le calcul de la limite gauche et $x + 1/2$ pour le calcul de la limite droite, ce qui conduit en définitive à:

---

[1] Le nombre N a été évalué, comme précisé ci-dessus, en supposant que chaque famille est sondée au même taux que toute la flore. Ceci entraîne le fait que le rapport de N à la totalité des genres (ou espèces) est le même que celui qu'on observe sur les données dont on dispose: soit T l'effectif total de la flore (1600 genres ou 12 000 espèces), t l'effectif total observé (1360 genres ou 8512 espèces) et n le nombre de genres (ou d'espèces) observé sur une famille.

On a, d'après l'hypothèse ci-dessus: $\frac{n}{N} = \frac{t}{T}$, d'où $N = n\,\frac{t}{T}$ ou encore $N = \frac{n}{t}\,T$ où n/t est le taux d'incidence observé.

$$X_g, X_d = \frac{N}{2k}\left[k + 2x - n \mp 1 \mp \sqrt{k^2 - \frac{2k}{n}\left[\left(x \mp \frac{1}{2}\right)^2 + \left(n - x \pm \frac{1}{2}\right)^2\right] + (2x - n \mp 1)^2}\right]$$

Les résultats obtenus par cette dernière formule sont considérés comme valables si les quatre quantités X_g, X_d, $N - X_g$, $N - X_d$ sont supérieures à 5: c'est la limite que nous fixons pour les grands échantillons.

Dans les cas où une de ces quatre quantités est inférieure ou égale à 5 la solution exacte a été adoptée et deux cas se présentent:

a) $x = 0$ ou $x = n$

Les deux cas sont symétriques et la solution pour $x = 0$ est valable pour $x = n$ à condition de permuter les deux catégories.

Si $x = 0$ évidemment $X_g = 0$ et seule doit être recherchée la limite X_d donnée par

$$Pr\{x = 0 \mid X = X_d\} = \frac{C^n_{N - X_d}}{C^n_N} \geqslant \frac{\alpha}{2}$$

Quelques manipulations simples montrent que l'inégalité peut s'écrire

$$\frac{N - n}{N} \times \frac{N - n - 1}{N - 1} \times \frac{N - n - 2}{N - 2} \times \ldots\ldots \times \frac{N - X_d - n + 1}{N - X_d + 1} \geqslant \frac{\alpha}{2}$$

soit $P \geqslant \alpha$

forme qui se prête bien au calcul itératif: la valeur de X_d sera atteinte dès que

$$P \times \frac{N - X_d - n}{N - X_d} < \frac{\alpha}{2}$$

Si D est la valeur du dénominateur de la fraction qui fait passer le produit P en dessous de $\alpha/2$ on a $X_d = N - D$.

b) $x \neq 0$ ou $x \neq n$

De même qu'en a) ci-dessus seul l'un des cas doit être considéré (x petit p. ex.) puisque la solution pour l'autre cas s'obtient par permutation des catégories. Appelons p_i la probabilité d'obtenir i individus de la catégorie qui nous intéresse sur les n individus tirés. Nous avons la loi hypergéométrique

$$P_i = \frac{C^i_X C^{n-i}_{N-X}}{C^n_N}$$

et les limites seront données par la résolution en X_g (et X_d) des équations:

. pour X_g

$$Pr\{i \geqslant x \mid X = X_g - 1\} = \sum_{i=x}^{n} p_i \mid X = X_g - 1 < \frac{\alpha}{2}$$

$$\text{et} \quad Pr\{i \geqslant x \mid X = X_g\} = \sum_{i=x}^{n} p_i \mid X = X_g \geqslant \frac{\alpha}{2}$$

utilisé sous la forme

$$\sum_{i}^{x-1} p_i \mid X = X_g - 1 > 1 - \frac{\alpha}{2}$$

$$\sum_{i}^{x-1} p_i \mid X = X_g \leqslant 1 - \frac{\alpha}{2}$$

à partir de la fonction de répartition

. pour X_d

$$Pr\{i \leqslant x \mid X = X_d + 1\} = \sum_{i}^{x} p_i \mid X = X_d + 1 < \frac{\alpha}{2}$$

$$\text{et} \quad Pr\{i \leqslant x \mid X = X_d\} = \sum_{i}^{x} p_i \mid X = X_d \geqslant \frac{\alpha}{2}$$

directement à partir de la fonction de répartition.

La résolution de ces équations se fait par approximations successives en partant de la relation de récurrence entre p_{i+1} et p_i:

$$p_{i+1} = \frac{(X-x)(n-x)}{[N-X-(n-x)+1](x+1)} p_i$$

et en commençant à

$$p_o = \frac{N-n}{N} \times \frac{N-n-1}{N-1} \times \frac{N-n-2}{N-2} \times \ldots\ldots \times \frac{N-X-n+1}{N-X+1}$$

lorsque p_o n'est pas nul (cas où $X \leqslant N-n$) ou en commençant à

$$p_{X-(N-n)} = \frac{C_X^{X-(N-n)}}{C_N^n} = \frac{n}{N} \times \frac{n-1}{N-1} \times \frac{n-2}{N-2} \times \ldots\ldots \times \frac{n-N+X+1}{X+1}$$

premier terme non nul de la série des p_i lorsque $X > N-n$.

Tous les calculs numériques, en général assez complexes, correspondant à la recherche des limites ont été éxécutés sur un calculateur programmable de bureau Wang 700C. Le risque adopté pour tous les calculs est de 5%. Il est de plus arrivé que la limite gauche trouvée soit inférieure de une unité à la valeur observée: dans de tels cas la valeur observée a été prise comme limite. La même position a été adoptée lorsque la limite droite s'est trouvée être supérieure (ici aussi de une unité) à la valeur observée.

FAMILLES	*Nombres observés*		*Proportion observée d'endémiques (%)*	*Nombres évalués*		
	Endémiques	*Total*		*Total*	*Endémiques*[1]	
					X_g	X_d
1. Acanthacées	12	31	38.7	36	12	17
2. Annonacées	0	9	0.0	11	0	1
3. Bignoniacées	7	9	77.8	11	7	9
4. Composées	13	73	17.8	86	13	19
5. Cucurbitacées	8	22	36.4	26	8	12
6. Cypéracées	0	29	0.0	34	0	1
7. Ebénacées	1	2	50.0	2	1	2
8. Euphorbiacées	10	59	16.9	69	10	15
9. Flacourtiacées	7	15	46.7	18	7	11
10. Graminées	8	100	8.0	118	8	13
11. Icacinacées	1	6	16.7	7	1	2
12. Lauracées	1	6	16.7	7	1	2
13. Liliacées	3	21	14.3	25	3	6
14. Malvabombacées	7	20	35.0	24	7	11
15. Mélastomacées	4	10	40.0	12	4	6
16. Moracées	2	11	18.2	13	2	4
17. Myrsinacées	3	8	37.5	9	3	4
18. Orchidacées	23	57	40.3	67	23	31
19. Palmiers	12	17	70.6	20	12	15
20. Sterculiacées	5	18	27.8	21	5	8
ENSEMBLE						
Pour les familles ci-dessus						
Nombre	127	523	24.3	615	140	159
%du total					22.8	25.8
Pour toutes les familles						
Nombre	—	—	—	1600	341	440
%du total					21.3	23.5

[1] X_g: limite inférieure; X_d: limite supérieure.

Tableau 1. — L'endémisme au niveau des genres.

4.3. Résultats

Trois tableaux présentent les résultats des calculs:

Tableau 1. – L'endémisme au niveau des genres.
Tableau 2. – L'endémisme au niveau des espèces.
Tableau 3. – Appartenance géographique des genres non endémiques.

FAMILLES	*Nombres observés*		*Proportion observée d'endémiques (%)*	*Nombres évalués*		
	Endémiques	*Total*		*Total*	*Endémiques*[1]	
					X_g	X_d
1. Acanthacées	159	171	93.0	241	218	229
2. Annonacées	86	88	97.7	124	118	122
3. Bignoniacées	66	66	100.0	93	91	93
4. Composées	460	527	87.3	743	636	660
5. Cucurbitacées	43	69	62.3	97	54	67
6. Ebénacées	96	97	99.0	137	132	136
7. Euphorbiacées	670	700	95.7	987	935	952
8. Flacourtiacées	100	102	98.0	144	138	142
9. Icacinacées	14	17	82.4	24	17	21
10. Lauracées	53	54	98.2	76	71	75
11. Malvabombacées	74	111	66.7	156	96	112
12. Mélastomacées	279	282	98.9	398	390	395
13. Moracées	42	42	100.0	59	57	59
14. Myrsinacées	118	119	99.2	168	163	167
15. Sterculiacées	264	279	94.6	393	365	378
16. Cypéracées	152	318	47.8	448	200	228
17. Graminées	95	298	31.9	420	122	147
18. Liliacées	91	103	88.4	145	122	133
19. Orchidacées	664	704	94.3	992	925	945
20. Palmiers	111	113	98.2	159	153	157
ENSEMBLE						
Pour les familles ci-dessus						
Nombre	3637	4260	85.4	6006	5092	5162
% du total					84.8	85.9
Pour toutes les familles						
Nombre	–	–	–	12 000	10 139	10 346
% du total					84.5	86.2

[1] X_g: limite inférieure; X_d: limite supérieure.

Tableau 2. – L'endémisme au niveau des espèces.

FAMILLES	Nombres limites	Appartenance géographique (voir le texte pour la signification des sigles)										
		CPT	PL	G	GS	S	SO	O	AFAM	AM	G + GS + S	SO + O
1. Acanthacées	19-24	5-8	5-8	0-1	5-8	1-3	0-1	1-3	2-4	0-1	6-9	1-3
2. Annonacées	10-11	1-3	4-6	0-1	2-4	0-1	0-1	1-3	1-3	0-1	2-4	1-3
3. Bignoniacées	2-4	0-2	1-2	0-2	0-2	1-2	0-2	0-2	0-2	0-2	1-2	0-2
4. Composées	67-73	18-25	11-16	0-1	0-1	11-16	4-7	4-7	7-11	2-4	11-16	8-13
5. Cucurbitacées	14-18	2-4	2-4	0-1	4-6	4-6	0-1	1-3	1-3	0-1	8-10	1-3
6. Cypéracées	33-34	18-24	1-3	0-1	1-3	5-8	2-4	2-4	0-1	0-1	6-9	4-7
7. Ebénacées	1-2	1-2	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1
8. Euphorbiacées	54-59	4-7	4-7	0-1	2-4	2-4	0-1	2-4	0-1	0-1	4-7	2-4
9. Flacourtiacées	7-11	2-3	1-2	0-1	1-2	2-3	1-2	1-2	0-1	0-1	3-4	2-3
10. Graminées	105-110	40-50	14-20	0-1	1-3	13-19	5-9	5-9	6-10	1-3	14-20	10-15
11. Icacinacées	5-6	0-1	3-4	1-2	1-2	1-2	0-1	0-1	0-1	0-1	3-4	0-1
12. Lauracées	5-6	3-4	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1	1-2	1-2	0-1	0-1	1-2
13. Liliacées	18-22	4-7	6-9	0-1	0-1	5-8	1-3	2-4	0-1	0-1	5-8	3-5
14. Malvabombacées	13-17	11-13	0-1	0-1	0-1	1-3	1-3	0-1	0-1	0-1	1-3	1-3
15. Mélastomacées	6-8	1-2	1-2	1-2	1-2	1-2	0-1	1-2	0-1	0-1	3-4	1-2
16. Moracées	9-11	2-4	1-3	0-1	2-4	0-1	0-1	3-5	1-3	0-1	2-4	3-5
17. Myrsinacées	5-6	1-2	2-3	0-1	1-2	0-1	1-2	0-1	0-1	0-1	1-2	1-2
18. Orchidacées	36-44	9-14	9-14	0-1	8-12	2-4	1-3	4-7	0-1	0-1	10-15	5-8
19. Palmiers	5-8	0-1	1-2	0-1	0-1	3-4	0-1	0-1	1-2	0-1	3-4	0-1
20. Sterculiacées	13-16	6-8	3-5	0-1	1-3	0-1	1-3	2-4	0-1	0-1	1-3	3-5
ENSEMBLE												
Pour les familles ci-dessus												
Nombre	456-475	140-157	74-89	2-5	30-41	55-68	17-25	30-41	20-28	3-6	91-107	49-62
% du total	74.1-77.2	22.8-25.5	12.0-14.5	0.3-0.8	4.9-6.7	8.9-11.1	2.8-4.1	4.9-6.7	3.2-4.6	0.5-1.0	14.8-17.4	8.0-10.0
Pour toutes les familles												
Nombre	1160-1259	446-577	229-337	2-26	88-165	166-263	44-104	88-165	54-119	4-32	285-401	148-241
% du total	72.5-78.7	27.9-36.1	14.3-21.1	0.1-1.6	5.5-10.3	10.4-16.4	2.7-6.5	5.5-10.3	3.4-7.4	0.2-2.0	17.8-25.0	9.2-15.1

Tableau 3. — Appartenance géographique des genres non endémiques, nombres limites pour chaque appartenance.

Ils donnent, dans le corps du tableau, les nombres limites de chaque catégorie pour chacune des familles retenues et, en marge inférieure, les totaux. A propos de cette marge inférieure il faut remarquer qu'elle ne donne qu'une indication globale car les familles sont hétérogènes: les nombres donnés n'ont donc pas le sens statistique précis de limites pour des populations homogènes. Par ailleurs le calcul de la ligne "pour toutes les familles" suppose que les familles retenues constituent un échantillon tiré aléatoirement dans la flore malgache; nous avons déjà examiné ce point et admis la représentativité de l'échantillon.

Il convient également de remarquer que le total des limites ne cumule pas avec les limites du total; ceci peut parfois provenir des arrondis mais provient surtout, selon le cas, soit du fait que les catégories ont été considérées une par une comme il a déjà été dit, soit surtout du fait que dans chaque regroupement les limites ont été calculées après regroupement des observations: le cumul des limites est donc différent des limites du cumul.

Enfin dans le tableau 3 des sigles ont été utilisées pour repérer l'appartenance géographique des genres non endémiques. Leur sens est le suivant:

Sigles	*Genres*
CPT	cosmopolites ou pantropicaux
PL	paléotropicaux
G	guinéens stricts
GS	guinéens et soudano-zambéziens
S	soudano-zambéziens sensu lato
SO	soudano-zambéziens et orientaux
O	orientaux stricts
AFAM	afro-américains
AM	américains
G + GS + S	africains au sens large
SO + O	orientaux au sens large

Annexe

Soit $\Phi(x)$ la probalité pour que X soit supérieure ou égale à x. Nous avons:

$$\Phi(x) = e^{\alpha(1-\sqrt{x})}$$

1. *Fractiles*

Le p^{me} fractile sera donné par

$$\Phi(x_p) = 1 - p$$

$$\alpha(1 - \sqrt{x_p}) = Ln\,(1 - p)$$

$$x_p = \left[1 - \frac{1}{\alpha} Ln\,(1 - p)\right]^2$$

2. *Densité*

La densité $f(x)$ est obtenue par dérivation:

$$f(x) = -\frac{d\Phi(x)}{dx}$$

$$f(x) = \frac{\alpha}{2}\,\frac{e^{\alpha(1-\sqrt{x})}}{\sqrt{x}}$$

3. *Mode et médiane*

Le Mode est $Mo = 1$ et la médiane est le 50me percentile:

$$M = \left(1 + \frac{0.69315}{\alpha}\right)^2$$

4. *Moyenne*

$$E\{X\} = \mu = \int_1^{+\infty} x\,f(x)dx$$

$$= \frac{\alpha}{2}\int_1^{+\infty} \sqrt{x}\,e^{\alpha(1-\sqrt{x})}dx$$

qui donne, après changement de variable et intégration par parties:

$$\mu = 1 + \frac{2}{\alpha} + \frac{2}{\alpha^2}$$

5. *Variance*

$$\sigma^2 = E\{X^2\} - \mu^2$$

$$E\{X^2\} = \int_1^{+\infty} x^2 f(x)dx = \frac{\alpha}{2}\int_1^{+\infty} (\sqrt{x})^3\,e^{\alpha(1-\sqrt{x})}dx$$

$$= 1 + \frac{4}{\alpha} + \frac{8}{\alpha^2} + \frac{16}{\alpha^3} + \frac{16}{\alpha^4}$$

d'où

$$\sigma^2 = 1 + \frac{4}{\alpha} + \frac{8}{\alpha^2} + \frac{16}{\alpha^3} + \frac{16}{\alpha^4} - \left(1 + \frac{2}{\alpha} + \frac{2}{\alpha^2}\right)^2$$

$$\sigma^2 = \frac{8}{\alpha^3} + \frac{12}{\alpha^4}$$

6. *Estimation de* α

a) Directement, à partir de l'expression de $\Phi(x)$ on tire

$$\alpha = \frac{-Ln\,\Phi(x)}{\sqrt{x} - 1}$$

d'où l'idée de prendre pour estimation de α la moyenne des quantités

$$-Ln\Phi(x)/(\sqrt{x} - 1)$$

autrement dit la moyenne des pentes des segments de droite joignant le point (1.0) au point $(x, Ln\Phi(x))$.

On trouve ici sur les données simplement groupées en classes de une unité $a_1 = 0.815$.

b) Par la méthode des moments, en égalant à $\bar{x}$ la valeur de μ on obtient

$$\bar{x} = 1 + \frac{2}{a} + \frac{2}{a^2}$$

$$\text{soit} \quad a = \frac{1 + \sqrt{2\bar{x} - 1}}{\bar{x} - 1}$$

Ici $\bar{x}$, calculée sur les données non groupées, vaut 6.2869, ce qui donne $a_2 = 0.833$.

Ces deux estimations ne sont très vraisemblablement pas sans biais (ce point n'à pas été examiné ici) mais il semble que ce biais soit faible compte tenu de la bonne concordance des deux estimations ci-dessus d'une part et de l'allure du graphique de la figure 2 d'autre part.

TROISIÈME PARTIE: CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Il reste, après avoir présenté des faits et des statistiques, à en dégager la signification.

1. Eléments autochtones, éléments introduits

L'appréciation des affinités naturelles de la flore malgache implique l'exclusion des espèces introduites par l'homme depuis le début du peuplement de l'île; or il est probablement impossible de les exclure complètement. Sur la voie de grandes

migrations d'hommes venus d'Asie et d'Afrique depuis quelques siècles, Madagascar est profondément marqué par l'occupation humaine. La flore malgache autochtone – différenciée pendant quelques dizaines de millions d'années (seul importe l'ordre de grandeur) dans des conditions d'isolement insulaire – extrêmement riche en endémiques, ne peut qu'être très exposée aux invasions d'espèces plus compétitives provenant de grands continents.

Ont été retirées des listes destinées aux comparaisons toutes les espèces strictement rudérales, qui sont très nombreuses. Colonisé par l'homme depuis moins de deux millénaires, Madagascar ne possède pas de rudérales qui lui soient propres, à l'exception de quelques Graminées endémiques en voie de rudéralisation (*Cyrtococcum bosseri*, A. Cam., *Digitaria humbertii* A. Cam., *Heteropogon betafensis* A. Cam.). Ont été retirées aussi toutes les espèces non rudérales manifestement introduites par l'homme (adventices) et toutes les plantes cultivées, dont aucune n'est autochtone. Mais existent sans doute beaucoup d'autres espèces anciennement transportées par l'homme, depuis longtemps naturalisées et désormais incorporées à la flore autochtone. Le risque d'erreurs serait considérable si l'on avait tenu compte seulement des espèces; or, toutes les évaluations et comparaisons ont été faites aussi au rang générique. Les chances d'introduction d'une espèce par l'homme sont beaucoup plus grandes que celles d'introduction d'un genre et l'on peut considérer, avec une suffisante approximation, que sont autochtones tous les genres représentés dans la flore malgache par des espèces non rudérales ni cultivées, ni manifestement échappées de champs ou de jardins.

2. Affinités chorologiques des taxons autochtones

L'analyse qualitative et l'évaluation quantitative sont très cohérentes.

Les évaluations quantitatives. – Les genres de la flore malgache concernés par ces évaluations ont été classés en 3 groupes; le deuxième groupe a été subdivisé en 3 catégories.

1. Un premier groupe, très nombreux, est constitué par les genres pantropicaux et cosmopolites (CPT).

2. Un deuxième groupe, beaucoup plus important, comprend les genres n'appartenant pas aux flores du Nouveau Monde. Dans ce deuxième groupe, on a distingué 7 sous-groupes, répartis en trois catégories.

a) Les paléotropicaux (PL) communs à l'Afrique ainsi qu'à l'Asie et à ses prolongements en Insulinde et en Océanie sont le sous-groupe le plus important.

b) Parmi les genres dont l'aire est moins étendue, la plupart d'entre eux sont communs avec l'Afrique: donnée sans nouveauté, conforme aux évaluations de Perrier de la Bâthie (1936) et à l'avis de tous ceux qui, après lui, ont considéré les affinités de la flore malgache (Humbert, Aubréville, etc.).

On remarque, cependant, que presque tous les genres afro-malgaches relèvent de la flore soudano-zambézienne (domaines soudano-zambéziens, centraux et orientaux S; domaines austraux A, éléments de liaison afro-asiatiques SO). Au contraire, la proportion des genres afro-malgaches existant dans les flores des domaines de la région guinéenne G est très faible; les quelques genres communs à Madagascar et à la région guinéenne sont des genres de liaison guinéo-congolais et soudano-zambéziens (GS).

c) Les genres malgaches dont les affinités sont strictement orientales (O), c'est-à-dire qui ne sont pas représentés en Afrique, mais appartiennent aux flores tropicales de l'Asie, de l'Insulinde, de l'Australie et de l'Océanie, sans être aussi nombreux que les précédents, constituent une fraction non négligeable, et très remarquable, de la flore malgache. Tous les auteurs précédents ont remarqué ces affinités, mais les ont sans doute sous-estimées: d'après Aubréville (1969), les taxons asiatiques ne représentent qu'"une part infime" de la flore de l'île. Il semble que de telles appréciations méconnaissent la réalité: d'après les 20 familles retenues pour le sondage, la proportion des genres orientaux stricts, comprises dans une fourchette de l'ordre de 4 à 6% s'éleverait à environ $^1/_3$ de celle des éléments africains sensu lato.

3. Un troisième groupe rassemble des genres présentant des affinités avec les flores du Nouveau-Monde. Les genres de liaison malagaso-afro-américains (Afr-Am) sont relativement nombreux, tandis que les affinités strictement américaines (Am) sont du même ordre de grandeur que les affinités strictement guinéennes.

L'analyse qualitative. – En plein accord avec les évaluations quantitatives, elle apporte une expression plus concrète des affinités de la flore malgache.

Les affinités africaines sont mises en évidence dans le chapitre 4. En 4.1. des exemples sont cités des faibles affinités guinéennes strictes et aussi des taxons de liaison guinéo-soudano-zambéziens-malgaches. En 4.2., les fortes affinités avec les flores soudano-zambéziennes sont explicitées par de nombreux exemples. La comparaison des flores africaines (soudano-zambézienne) et malgache révèle, avec un important contingent de taxons communs, un autre contingent, peut-être du même ordre de grandeur, de taxons propres à l'une ou l'autre des deux régions. De nombreux genres orophytiques africains ne franchissent pas le canal de Mozambique; la relative pauvreté de l'élément orophytique malgache n'est pas sans évoquer celle de la flore orophytique de la Corse vis-à-vis de la riche flore alpine: les montagnes de Madagascar, comme celles de la Corse, n'ont ni l'altitude, ni l'étendue de celles du continent voisin.

Des exemples précis ont été donnés des importantes affinités orientales. Aux genres appartenant aux 20 familles sondées s'ajoutent beaucoup d'autres et, surtout, des taxons de rang plus élevé (sous-familles et familles). Ce rassemblement, à Madagascar, de taxons orientaux est très significatif (cf. chapitres 2 et 5 de la première partie).

Les affinités néo-tropicales sont, dans l'ensemble plus considérables qu'il apparaît d'après le sondage: aux genres de liaison malagaso-afro-américains (type *Aspilia, Raphia, Symphonia*) et aux quelques genres malagaso-américains (*Oliganthes, Oplonia, Rheedia,* etc.), il faut ajouter tous les taxons à répartition transpacifique ou australe cités dans les chapitres 2 et 5.

3. Répartition des affinités dans les flores malgaches

La distinction, dans la flore malgache, des deux régions de l'est ("au vent"), et de l'ouest ("sous le vent") est classique. L'opposition entre les deux régions de l'E et de l'W est comparable à celle des "Deux Flores de l'Afrique" (Lebrun 1961): la flore de l'E malgache, surtout forestière, équivaut à la flore guinéo-congolaise, la flore de l'W, pays de forêts sèches et de savanes, à la flore soudano-zambézienne; le domaine central est intermédiaire.

Il faut remarquer que les éléments non endémiques d'affinités africaines sont surtout nombreux dans les domaines du centre et de l'ouest, les éléments d'affinités orientales dans le domaine de l'est. Certains de ceux-ci (Elaeocarpacées, *Medinilla, Pothos, Pandanus* de sous-bois, *Weinmannia,* etc.) sont effectivement très répandus dans les forêts humides de l'E, certains autres (*Cycas, Hibbertia, Nepenthes,* etc.) seulement dans les formations forestières littorales ou sublittorales de la côte orientale,[1] tous ces éléments suffisent à conférer aux forêts de l'E malgache une physionomie "orientale" perceptible pour ceux qui connaissent les forêts de Ceylan, de l'Asie du SE et de l'Indonésie.

Cette remarque n'a cependant qu'une valeur relative. De nombreux éléments "africains" (*Kalanchoë, Streptocarpus,* etc.) sont répandus dans les forêts humides de l'E. Inversement, certains éléments "asiatiques" appartiennent aux domaines du centre et de l'ouest: tels sont (leur rôle est important dans la physionomie des paysages) surtout les quelques espèces de *Pandanus* présentes au fond des thalwegs et dans les forêts et fourrés de l'ouest et même du sud de l'île.

4. Les origines de la flore malgache

Suivant une terminologie couramment admise par les géographes, Madagascar, fragment détaché de l'Afrique, est une île continentale (et non une île océanique, née, *de novo,* d'une éruption sous-océanique) et un fonds continental très ancien est donc à l'origine de sa flore.

Un premier élément de la flore malgache actuelle est donc d'origine autochtone. Cette flore primitive a évolué dans l'isolement depuis plusieurs dizaines de millions d'années (peut-être depuis la fin du Crétacé, c'est-à-dire pendant 70 millions d'années). Le jeu des processus de la spéciation a ainsi créé, à partir du capital initial, la plus grande partie du contingent endémique, largement majoritaire aujourd'hui. Mais la vitesse de la spéciation et de la diversification varie suivant les genres et les espèces et certains de ceux-ci peuvent n'avoir que peu ou très peu évolué depuis les origines: toute espèce non endémique n'est pas nécessairement importée et,

[1] *Cycas thouarsii* existe aussi, à l'intérieur des terres, dans le pays du Sambirano, dont les caractères floristiques, malgré la situation géographique, sont orientaux.

bien évidemment, cette remarque a plus de valeur encore pour les unités systématiques de rang supérieur (sous-genres, genres, sous-familles).

Un deuxième élément est constitué par les taxons introduits au cours des âges, avant l'arrivée de l'homme, quel que soit le mode d'introduction: courants océaniques, vents, oiseaux, "stepping stones" et ponts continentaux éventuels. Certains genres ou espèces depuis très longtemps naturalisés ont pu évoluer, se diversifier et devenir endémiques.

Le problème consiste donc, dans le cas de la flore malgache comme de n'importe quelle autre flore continentale, ou d'origine continentale, à rechercher la part de l'élément originel ayant plus ou moins évolué sur place, et celle de l'élément importé: problème particulièrement difficile dans le cas de Madagascar, séparé depuis très longtemps de son continent d'origine. Une méthode possible de discussion consiste à rechercher séparément les origines des différents éléments chorologiques de la flore malgache.

4.1. L'élément cosmopolite-pantropical

L'importance considérable de l'élément cosmopolite-pantropical dans la flore malgache doit être soulignée. L'existence de familles, de genres et même d'espèces à répartition continue ou disjointe, présents dans le monde entier ou dans toute la zone intertropicale, pose un redoutable problème, dont la solution a suscité les plus vives discussions.

L'une de ces solutions est le recours au fait que les semences sont transportées, à travers les océans, par les courants marins, les vents ou les oiseaux. Or, la probabilité d'une installation réussie, dans une terre nouvelle, d'organismes provenant de germes ayant traversé les océans ou accompli un long parcours aérien, est extrêmement faible.[1] Cette solution n'est, sauf exceptions, valable que pour certaines mauvaises herbes ou plantes des eaux douces, des plages, des mangroves, dont les diaspores sont construites pour supporter ces voyages, et dont les habitats sont spéciaux.

---

[1]Cette faible probabilité est évidente. Le transport des germes par les vents, les courants marins et les oiseaux est une indubitable réalité. Mais une autre indubitable réalité est la différence des flores et des faunes dans les régions géographiques isolées, toutes conditions du milieu étant les mêmes; ces différences sont l'effet de la spéciation divergente consécutive à l'isolement. Or des deux tendances, à la diffusion et à l'homogénéisation d'une part, à la divergence et à la diversification d'autre part, cette dernière l'emporte évidemment et ne cesse de s'affirmer avec le temps. En effet, le germe véhiculé ne supporte pas le voyage ou, s'il le supporte, n'a que peu de chances de trouver à l'arrivée une niche libre dans laquelle il puisse s'implanter. Dans un important mémoire, van Steenis (1962) a rassemblé de nombreux arguments démontrant l'inefficacité, ou la faible efficacité des transports, même à de faibles distances.

Les seules tendances à l'homogénéisation, très faibles encore, sont l'effet de l'action de l'homme qui partout contrarie le jeu des phénomènes naturels. L'homme, transporteur rapide et sûr, crée par des destructions de vastes espaces vacants, dans lesquels la concurrence des autochtones se trouve supprimée.

Une autre solution au problème des répartitions mondiales a été d'admettre que des ponts intercontinentaux, aujourd'hui disparus, ont autrefois mis en communication, pendant des périodes plus ou moins prolongées, des terres présentement isolées par des océans, terres dont la position n'aurait jamais varié ("steady state principle"); ces ponts auraient permis aux espèces dotées de moyens convenables de propagation, de migrer d'un continent à l'autre et, finalement, de se répandre partout. Cette théorie, dont van Steenis (1962) a été l'avocat, n'est manifestement plus soutenable. Le "steady state principle" ne peut plus être défendu. Des ponts imaginés par van Steenis dans l'Atlantique et le Pacifique, aucun vestige ne subsiste et, d'après Hallam (1972), Wegener aurait depuis longtemps démontré que les hypothèses de cette sorte sont contraires à certaines données fondamentales de la géophysique. Le renoncement au principe de la fixité des continents n'exclut d'ailleurs pas que certains ponts aient pu exister au cours de l'histoire géologique: l'isthme de Panama en est un exemple actuel.

Une troisième solution, la seule désormais admissible, réside dans l'existence, aujourd'hui prouvée, d'une ancienne "pangaea" rassemblant toutes les terres émergées, et dont la dislocation a commencé vers le début du Secondaire. Des aires floristiques continues ont été ainsi démembrées, disjointes. On comprend, dès lors, que de nombreux taxons anciens soient cosmopolites, ou pantropicaux, c'est-à-dire communs à des régions aujourd'hui séparées par de grandes distances. Que ces taxons soient, au moins au rang familial ou générique, beaucoup plus nombreux dans chaque territoire que les taxons endémiques de même rang différenciés après la séparation, donne la mesure de la lenteur de l'évolution dans beaucoup de lignées de Spermaphytes. De ces considérations il résulte aussi que les Angiospermes sont beaucoup plus anciennes que leurs premiers restes fossiles, datés du sommet du Crétacé inférieur.[1]

4.2. L'élément austral

La richesse de la flore malgache en éléments austraux est manifestement la conséquence de l'étroit rassemblement des terres australes jusqu'à la fin du Trias. L'aire des taxons austraux communs à Madagascar, à l'Australie, la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande, l'Amérique et l'Afrique du Sud, répond exactement à l'aire gondwanienne, dans laquelle ces terres étaient réunies au début du Secondaire, avec l'Inde et l'Antarctique. A partir de cette aire, certains taxons austraux ont pu migrer jusqu'en Afrique centrale et septentrionale, en Eurasie, jusqu'en Chine, et au Japon, ainsi qu'en Amérique du Nord (cf. cartes de Dietz & Holden 1970).

Le petit nombre ou l'absence, dans l'une ou l'autre des terres australes, de représentants de certains grands taxons austraux peuvent relever de deux causes

[1]On admettra peut-être difficilement que les taxons cosmopolites (ou leurs prototypes) sont très anciens; il est cependant impossible d'imaginer qu'ils se soient différenciés séparément sur des terres déjà très distantes, ou que, nés sur une terre isolée, leurs germes aient été disséminés partout.

distinctes. D'une part, la composition floristique résultant du jeu de la spéciation aux premiers âges de la diversification des Angiospermes n'a pas nécessairement produit partout les mêmes taxons; il est probable que dans l'immense territoire gondwanien des différenciations floristiques ont eu lieu. D'autre part, des indices existent de l'extinction de certains taxons, phénomène bien connu provenant de causes diverses. Il est possible que la rareté des Monimiacées en Afrique, ainsi que l'absence dans ce continent des Elaeocarpacées et d'autres familles austro-orientales aient été déterminées par cette dernière causalité.

4.3. L'élément paléotropical

On a recensé à Madagascar, situé au centre du monde paléotropical, entre l'Afrique et l'Asie, un très important contingent de taxons communs aux deux continents. D'autres taxons paléotropicaux, dont certains de rang taxonomique élevé (Ancistrocladacées) manquent à la grande île, que sa surface restreinte – comparée à celle des deux continents – et sa position australe, ont peut-être maintenue en marge de grands échanges floristiques.

L'importance de l'élément afro-asiatique montre clairement que la Téthys n'a pas été une barrière. Des cartes publiées par Dietz & Holden (1970), il ressort que vers la fin du Crétacé, à une période ou les Angiospermes étaient en plein épanouissement, de faciles communications existaient entre l'Afrique et l'Asie, par le Moyen Orient et l'Arabie, communications que les grands événements de la fin du Tertiaire et du Quaternaire (formation de la Mer Rouge, surrection des chaînes alpines, désertification du Sahara) ont ensuite restreintes ou interrompues.

L'analyse de l'élément paléotropical donne une idée du rôle limité des courants marins. Toutes les mangroves et formations marécageuses côtières de l'océan Indien sont caractérisées par certains genres (*Barringtonia, Bruguiera, Ceriops, Lumnitzera, Sonneratia,* etc.) dont le centre de gravité est asiatique et qui font défaut aux formations comparables de l'Atlantique. On peut raisonnablement supposer que les courants marins sont à l'origine de cette diffusion dans l'océan Indien; or, dans chaque genre, certaines espèces seulement existent partout sur les côtes bordées par cet océan; les autres espèces sont propres à l'Asie, de même que certains genres caractéristiques de la mangrove asiatique (*Hypa,* etc.). Malgré les courants, la mangrove et les marécages littoraux de l'Asie sont beaucoup plus riches en espèces que ceux de l'Afrique orientale et de Madagascar.

4.4. L'élément africain

Madagascar étant un fragment détaché de l'Afrique, la forte prépondérance africaine dans la flore malgache ne pose aucun problème. On remarquera, toutefois, que cette prépondérance africaine concerne presque exclusivement des taxons

soudano-zambéziens et des taxons de liaison soudano-zambéziens-guinéens (cf. pp. 339-341). La très faible affinité de la flore malgache avec la flore guinéenne est un fait important. Il semble que la différenciation des deux flores de l'Afrique ait été antérieure à l'isolement de Madagascar, c'est-à-dire très ancienne.

De nombreux genres afro-malgaches sont représentés dans l'île, par beaucoup plus d'espèces que sur le continent (cf. pp. 343-346). Ce fait ne signifie pas nécessairement que Madagascar est le berceau de ces genres; mais il témoigne de l'intensité de la spéciation dans l'île, phénomène très remarquable, commun à beaucoup d'îles, mais sans doute particulièrement marqué à Madagascar.

4.5. L'élément oriental

Les affinités orientales sont manifestées par les taxons paléotropicaux (cf. 4.3.) et par des taxons qui font défaut à l'Afrique, mais sont représentés en Asie tropicale, de Ceylan au Japon, à l'Océanie et à la Nouvelle-Calédonie, et dont certains sont transpacifiques. L'origine possible de ceux de ces éléments qui sont austraux, a été précédemment évoquée (cf. 4.2.). L'origine des éléments qui ne sont pas évidemment austraux soulève des difficultés particulières: une grande distance paraît avoir séparé Madagascar des terres orientales au cours de toute la période pendant laquelle les Angiospermes ont évolué.

Les transports par les courants marins, les vents, les oiseaux, sont en défaut lorsqu'il s'agit d'expliquer certaines répartitions remarquables, par exemple celle du genre *Nepenthes.* Perrier de la Bâthie (1936) considérant l'habitat sublittoral du *N. madagascariensis,* admettait que le genre aurait pu être introduit, de l'Insulinde jusqu'à Madagascar, par les courants de l'océan Indien. Cette conception est inadmissible: les *Nepenthes* ne sont pas thalassochores,[1] mais anémochores; le transport par le vent est cependant invraisemblable: comment admettre que des graines fragiles supportent un grand voyage aérien et, l'eussent-elles supporté, trouvent à l'arrivée des niches vacantes leur convenant? De plus, d'après les travaux de Schmid (1970), et Schmid-Hollinger (1971) les *Nepenthes* de Madagascar et des Seychelles, qui sont affines, présentent des caractères primitifs; si cette conclusion était confirmée, le genre se serait considérablement diversifié en Indonésie tandis qu'il n'aurait pas évolué sur les îles de l'océan Indien.

Il est donc nécessaire de rechercher des explications moins simplistes que celles du transport par les vents ou les courants marins. Il est dès lors impossible de négliger le fait que l'Inde, contiguë avec Madagascar et les Seychelles dans la "pangaea", s'en est séparée et, telle un radeau géant, est venue buter sur l'Asie (cf. cartes de McKenzie & Sclater 1973). Il est impossible que de nombreux représentants des anciennes flores de la région malgache du Gondwana n'aient pas été transportés en Asie. Il est bien évident que cette explication n'est pas suffisamment précise et que beaucoup d'inconnu subsiste dans l'histoire de l'océan Indien; mais

[1] Si les stations du *N. madagascariensis* sont proches du littoral, celles du *N. pervillei,* des Seychelles, se trouvent dans des régions élevées de l'île de Mahé.

le déplacement de l'Inde est un fait démontré, et dont les conséquences biogéographiques, considérables, doivent être inscrites dans les relations entre les flores de Madagascar et de l'Asie du SE.

Que des transports par la mer, les vents, ou les oiseaux aient pu réussir dans des conditions tout-à-fait exceptionnelles n'est évidemment pas exclu. Léandri (1963) rapporte que *Debregeasia velutina* Gaud., Urticacée ornithochore (fruits comestibles) d'Insulinde et d'Océanie, a été récoltée dans le massif du Tsaratanana; l'espèce n'a pas été observée ailleurs et n'a jamais été retrouvée. L'*Agyneia bacciformis* (L.) A. Juss., Euphorbiacée d'Inde et d'Indonésie, citée parmi les récoltes de Madagascar par A. de Jussieu et Müller Argoviensis, n'a pas été revue depuis 150 ans. L'espèce *Miliusa indica* Lesch. (le genre est réparti depuis Ceylan jusqu'à l'Australie) a sans doute existé à Madagascar, comme en font foi des échantillons d'herbier, mais paraît avoir disparu. On peut interpréter ces présences épisodiques comme témoignant d'introductions réussies à court terme, mais qui n'ont pu surmonter la concurrence des autochtones.[1]

4.6. L'élément néo-tropical

Certains éléments néo-tropicaux de la flore malgache sont manifestement austraux et leur origine a été discutée en 4.2. D'autres sont transpacifiques et posent le difficile problème des relations chorologiques entre l'Asie orientale et l'Amérique, problème que van Steenis (1962) s'est efforcé de résoudre en imaginant des ponts intercontinentaux. L'existence de ces ponts paraissant désormais invraisemblable, une autre explication doit être proposée. Il est possible que le problème ne soit pas sensiblement différent de celui posé par les taxons pantropicaux; on est conduit à admettre que les Angiospermes sont très anciennes et que les ancêtres de tous les grands groupes se trouvaient déjà largement répartis dans l'ensemble de la "pangaea".

Les taxons malagaso-afro-américains, ou malagaso-américains, qui ne sont ni évidemment austraux, ni transpacifiques (cf. 1.6.), n'ont sans doute pas traversé l'Atlantique; on est contraint d'admettre qu'ils préexistaient à la séparation des deux continents, conclusion invraisemblable lorsqu'il s'agit d'une espèce *(Christiana africana),* mais probablement vraie. Tel est, d'ailleurs, le point de vue de Stearn (1971): "Ces liaisons floristiques ont leur origine dans un passé lointain, sans doute longtemps avant la fin du Crétacé, quand la continuité de la terre amér-africaine... offrait encore la possibilité d'une expansion vers l'E de groupes originaires de l'W, et inversement. S'il en est bien ainsi, les groupes en question ont conservé leurs caractères génériques inchangés pendant plus de 90 millions d'année." D'après Stearn (l.c.), les répartitions malagaso-américaines résultent de l'extinction en Afrique de taxons autrefois répandus sur toute l'étendue du continent malagaso-afro-américain, et qui ne subsistent plus qu'aux deux ailes de l'ensemble disloqué.

---

[1] *Bubbia perrieri,* découvert par Perrier dans le Sambirano et déterminé par Capuron (1963a: 9) n'a pas été retrouvé non plus; mais la station où Perrier a rencontré cette plante est parfaitement définie, alors que les localisations d'*Agyneia* et de *Miliusa* n'ont pas été précisées. *Bubbia* a certainement existé à Madagascar et s'y trouve peut-être encore; sa disparition ne pourrait être imputée qu'à l'action de l'homme.

Un cas sans doute distinct est celui des taxons endémiques américains, apparemment différenciés dans le Nouveau Monde après la formation de l'Atlantique, et dont certains sont cependant représentés en Afrique et à Madagascar. Le cas typique est celui du *Rhipsalis baccifera* (J. S. Mill.) Stearn, seule Cactacée dont l'aire s'étend de l'Amérique à Ceylan à travers l'Afrique et Madagascar. Il n'est pas possible de discuter ici de la causalité de l'aire exceptionnelle de cette espèce.[1] Mais un fait remarquable doit être souligné: en Amérique, en Afrique, à Ceylan, le *R. baccifera,* épiphyte (rarement saxicole) de régions humides, est une espèce stable et bien définie; à Madagascar, au contraire, existent différents phénotypes de *Rhipsalis,* épiphytiques, saxicoles ou même terrestres, morphologiquement différenciés et pouvant être répartis en 3 catégories, dont l'une correspond au *R. baccifera* (Guillaumet 1972). Ces faits signifient qu'un centre secondaire de spéciation du genre *Rhipsalis* se constitue à Madagascar à partir du *R. baccifera.* En Amérique et en Afrique existe une seule espèce, bien définie de *Symphonia: S. globulifera* L. fil.; à Madagascar, ce genre est représenté par une multitude de phénotypes très différents, mais réunis par de nombreux intermédiaires, et que les systématiciens ont jusqu'à présent renoncé à classer. Ces faits sont importants car ils sont des exemples remarquables de cette tendance à une spéciation exacerbée dont la flore malgache, comme d'autres flores insulaires, offre de nombreux exemples.

[1]On peut imaginer un transport par les vents ou les oiseaux au-dessus de l'Atlantique encore étroit, et qui aurait miraculeusement réussi à l'arrivée. Mais on peut aussi envisager que les Cactacées (et les Bromeliacées et les Rapatéacées, familles aussi représentées par une seule espèce en Afrique, ainsi que d'autres familles: Humiriacées, Vochysiacées, etc., dont la répartition est analogue) ont commencé leur différenciation sur le continent afro-américain, puis pour des raisons qu'il est encore impossible de discerner, ne se sont pas développées en Afrique, ou s'y sont éteintes. Cette hypothèse permettrait aussi de rendre compte des lointaines mais probables affinités entre les Cactacées et les Didiéreacées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Airy Shaw, H. K. (1970) The genus Androstachys Prain in Madagascar. *Adansonia* 10: 519-524.

Arènes, J. (1948) Essai sur le peuplement en Malpighiacées de l'île de Madagascar et des régions tropicales asiatiques et océaniennes. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 79-100.

– (1950) 108e famille. – Malpighiacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Aubréville, A. (1964) Notes sur les Sapotacées. IV. La part malgache dans la distribution mondiale du genre Mimusops. *Adansonia* 4: 377-390.

– (1969) Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia* 9: 189-248.

– (1970) Vocabulaire de Biogéographie appliquée aux Régions tropicales. *Adansonia* 10: 439-497.

– (1972) Géophylétique des Buméliées et Sideroxylées. *Adansonia* 12: 181-185. 1972.

Baker, H. G. (1965) Characteristics and mades of origin of weeds. In H. G. Baker & G. L. Stebbins: *The Genetic of colonizing species...:* 147-172. New York.

Balle, S. (1964) 60e famille. – Loranthacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Berger, A. (1930) Crassulaceae, in A. Engler & K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Ed. 2. 18a: 352-483.

Bernardi, L. (1965) 93e famille. – Cunoniacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Bernardi, L. (1969) Weinmanniae species nova, isostemona, ex Madagascaria boreali. *Candollea* 24: 85-87.

Bizzari, M. P. (1970) Adumbratio Florae Aethiopicae 21. Primulaceae. *Webbia* 24: 635-698.

Boiteau, P. & E. Mannoni (1947-1949) Les plantes grasses de Madagascar. Le genre Kalanchoë. *Cactus* 12: 5-10; 13: 7-10; 14: 22-28; 15-16: 37-42; 17-18: 57-58; 19: 9-14; 20: 43-46; 21: 69-76; 22: 113-114.

Bosser, J. (1959) Découverte d'un trèfle endémique à Madagascar. *Nat. Malg.* XI: 33-36.

– (1969) *Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar.* Mémoire ORSTOM 35, Paris.

Brenan, J. P. M. (1965) The geographical relationships of the genera of Leguminosae in Tropical Africa. *Webbia* 19: 545-578.

Capuron, R. (1961) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. III. Sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar. *Adansonia* 1: 65-92.

– (1962a) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. VII. Présence à Madagascar du genre Alangium et description d'une espèce nouvelle. *Adansonia* 2: 283-284.

– (1962b) Révision des Rhopalocarpacées. *Adansonia* 2: 228-267.

– (1963a) Contribution à l'étude de la flore de Madagascar (XI. Macadamia, Protéacées; XII. Bubbia perrieri, Winteracées; XIV. Le genre Ardisia Swartz (Myrsinacées) à Madagascar; XV. Diegodendron, Diegodendracées...). *Adansonia* 3: 370-400.

– (1963b) Révision des Tiliacées de Madagascar et des Comores. *Adansonia* 3: 91-129. 1963.

– (1965) Une Irvingacée malgache. *Adansonia* 5: 213-220.

– (1966) Notes sur quelques Rhamnacées arbustives ou arborescentes de Madagascar. *Adansonia* 6: 117-141.

– (1967) Nouvelles observations sur les Rutacées de Madagascar. *Adansonia* 7: 479-500.

– (1968) *Olacacées, Opiliacées et Santalacées arbustives ou arborescentes de Madagascar.* CFTT, multigraph., Tananarive.

– (1969a) Observations sur le Grevea madagascariensis Baill. *Adansonia* 9: 511-514.

– (1969b) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. Sur la place du genre Kaliphora Hook. f. *Adansonia* 9: 395-397.

– (1970a) Observations sur les Sarcolaenacées. *Adansonia* 10: 247-265.

– (1970b) Notes sur les Icacinacées. *Adansonia* 10: 507-510.

– (1972a) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. D. Combinaisons et synonymies nouvelles. *Adansonia* 12: 386-387.

– (1972b) Myoporaceae, famille nouvelle pour Madagascar. *Adansonia* 12: 39-43.

– (1972c) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. A. Sur le Parapantadenia, genre nouveau d'Euphorbiacées malgaches. *Adansonia* 12: 205-208.

– (1972d) Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar. *Adansonia* 12: 375-388.

Cavaco, A. (1959) 80e famille. – Monimiacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1965a) Remarques sur les genres Alberta E. Mey. et Nematostylis Hook. f. (Rubiaceae). *Adansonia* 5: 515-518.

– (1965b) Quelques considérations à propos de la répartition géographique des Monimiacées (sensu lato). *Webbia* 19: 587-592.

Chevalier, A. (1948) Les apports africains de plantes cultivées à Madagascar et les analogies de physionomie agraire entre l'Afrique noire et la grande île. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 135-141.

Christensens, C. (1932) *The Pteridophyta of Madagascar.* Hagerup's Boghandel, Copenhague.

Corner, E. J. H. (1962) The classification of Moraceae. *Gard. Bull. Straits Settlem.* 19: 187-252.

Croizat, L. (1964) La distribution des Bombacacées: mise au point biogéographique. *Adansonia* 4: 427-456.

Cufodontis, G. (1965) The species of "Kalanchoë" occuring in Ethiopia and Somalia Republic. *Webbia* 19: 711-744.

Cusset, C. (1973) Révision des Hydrostachyaceae. *Adansonia* 13: 75-119.

Dietz, R. S. & J. C. Holden (1970) The breakup of pangaea. *Sci. Amer.* 125/10: 30-42.

Emberger, L. (1933) Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.* 45: 473-486.

Farron, C. (1969) Balanophora, genre nouveau pour l'Afrique continentale. *Adansonia* 9: 105-114.

Forman, L. L. (1965) A new genus of Ixonanthaceae with notes on the family. *Kew Bull.* 19: 517-526.

Friedmann, F. (1971) Sur de nouveaux nombres chromosomiques dans le genre Kalanchoë (Crassulacées) à Madagascar. *Candollea* 26: 103-107.

Good, R. (1950) Madagascar and New Caledonia. A problem in plant geography. *Blumea* 6: 470-479.

– (1964) *The geography of flowering plants.* Ed. 3, London.

Guillaumet, J. L. (1972) Les variations du genre Rhipsalis (Cactacées) à Madagascar. *Adansonia* 12: 433-445.

Guillaumin, A. (1948) Y a-t-il vraiment des rapports entre la flore néocalédonienne et la flore malgache? *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 133.

Hallam, A. (1972) Continental drift and the fossil record. *Sci. Amer.* 127/5: 56-69.

Harms (1935) Hydnoraceae, in A. Engler & K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien...* Ed. 2, 16b: 282-295. Leipzig.

– (1940) Meliaceae, in A. Engler & K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien...* Ed. 2, 19b1: 1-172. Leipzig.

Hauman, L. (1956) La région afro-alpine en phytogéographie centre-africaine. *Webbia* 11: 467-469.

– & S. Balle (1936) Les Alchemilla de l'Abyssinie et de Madagascar. *Bull. Jard. Bot. Etat* 14: 1-56.

Hedberg, O. (1961) The phytogeographical position of the afro-alpine flora. *Recent Advances Bot.* 1: 914-919.

Holttum, R. E. (1963) Cyatheaceae, in *Flora Malesiana* Ser. 2, vol. 1/2.

Humbert, H. (1923) Les Composées de Madagascar. *Mém. Soc. Linn. Normandie* 25: 1-336.

– (1928) La végétation des hautes montagnes. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.*

– (1954) 136e bis famille. – Diptérocarpacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1959) Origine présumée et affinité de la flore de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 9: 149-187.

– (1960, 1962, 1963) 189e famille. – Composées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Vol. 1, 2, 3. Paris.

– B. L. Burtt & M. Keraudren-Aymonin (1971) 180e famille. – Gesnériacées, in H. Humbert & J.-F. Leroy, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Hutchinson, J. (1959) The families of flowering plants, 2nd ed., Oxford.

Huynh, K. L. (1971) Etude du pollen des Oxalidacées. III. Le pollen du Dapania pentandra Capuron et sa position taxonomique. *Bot. Jahrb.* 90: 524-526.

Jacques-Félix, H. (1955) Note sur le genre Dichaetanthera Endl. = Sakersia Hook. f. = Barbeyastrum Cogn. (Mélastomatacées). *Bull. Soc. Bot. France* 102: 37-38.

– (1973) Contribution à l'étude du genre Rousseauxia (Mélast.). *Adansonia* 13: 177-194.

Jaeger, P. & J. G. Adam (1971) Contribution à l'étude de la végétation des Monts-Loma (Sierra Leone). *Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr.* 422-424: 77-103.

Jovet, P. (1947) Les Nuxia Malgaches. *Notul. Syst. (Paris)* 13: 97-108.

Jovet-Ast, S. (1948) Les Hépatiques de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 39-42. Les Mousses et les sphaignes de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 43-56.

Keng, P. C. & L. Liou (1960) A study of the tribe Eragrostideae and its two genera new to China. *Acta Bot. Sin.* 9: 48-75.

Keraudren, M. (1965a) Le genre Moringa en Afrique et à Madagascar (affinités systématiques, intérêt biogéographique). *Webbia* 19: 815-824.

– (1965b) Présence du genre indonésien Muelerargia (Cucurbitacées) à Madagascar. *Adansonia* 5: 421-424.

– (1967) Recherches sur les Cucurbitacées de Madagascar. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. B, Bot.* 16: 126-130.

Knuth, R. (1939) Lecythidaceae, in A. Engler, *Das Pflanzenreich. IV.* 219a. Leipzig.

Koechlin, J. (1969) Contribution à l'étude morphologique du genre Pachypodium. *Adansonia* 9: 403-420.

Kostermans, A. (1957a) Le genre Potameia à Madagascar. *Bijzondere Publ. Bosbouwproefstat.* 55.

– (1957b) Le genre Beilschmiedia à Madagascar. *Bijzondere Publ. Bosbouwproefstat.* 56.

– (1957c) Le genre Ocotea à Madagascar. *Bijzondere Publ. Bosbouwproefstat.* 60.

– (1957d) Le genre Cryptocarya à Madagascar. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27: 173-188.

– (1958) Le genre Ravensara à Madagascar. *Bull. Jard. Bot. Etat* 28: 173-191.

Kubitzki, K. (1969) Monographie der Hernandiaceen. *Bot. Jahrb.* 83: 78-209.

Laubenfels, O. J. de (1972) 18e famille. – Podocarpacées, in H. Humbert & J.-F. Leroy, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Léandri, J. (1948) Contribution à l'étude des Moracées de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 1-37.

– (1958) 111e famille. – Euphorbiacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1963) Notes sur les Urticacées malgaches. II. Sur la présence à Madagascar du genre Debregaesia Gaud. *Adansonia* 3: 37-38.

Lebrun, J. (1947) *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard.* Bruxelles.

– (1961) Les deux flores d'Afrique tropicale. *Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique,* 2e sér., 32, 81 p.

Leeuwenberg, A. J. M. (1969) The Loganiaceae of Africa VIII. Strychnos III. *Meded. Landbouwhogeschool* 69.

Leroy, J. F. (1949) Contribution à l'étude des Monochlamydées. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 21: 725-732.

– (1958) Sur un genre africano-malgache: Lepidotrichilia (Harms) J. F. Ler. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 247: 1025 et *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 5: 673-675.

– (1959) Sur une petite famille de Sapindales: les Ptaeroxylaceae. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 248: 1001-1003.

– (1968) Sur la présence d'un Brexia (Saxifragaceae sensu lato) dans la savane arborée sèche du plateau de l'Horombe (Madagascar). *Adansonia* 8: 461-465.

Leroy, J. F. (1972) René Capuron (1921-1971) fondateur de la botanique forestière de Madagascar. *Adansonia* 12: 13-18.

Letouzey, R. (1967) Présence d'un genre d'Orobanchacées d'Asie tropicale (Aeginetia Linn.) dans la flore d'Afrique continentale (Cameroun). *Adansonia* 7: 27-32.

Lourteig, A. (1972) Le genre Hedychium à Madagascar (Zingibéracées). *Adansonia* 12: 121-127.

McKenzie, D. P. & J. C. Sclater (1973) The evolution of the Indian Ocean. *Sci. Amer.* 128/5: 63-72.

Markgraf, F. & P. Boiteau (1972) Apocynacées: une espèce malgache du genre monotypique sud-africain Gonioma. *Adansonia* 12: 223-229.

Mattick, F. (1964) Uebersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. In A. Engler, *Syllabus der Pflanzenfamilien* 2: 626-629. Ed. 12. Berlin-Nikolassee.

Metcalfe, C. R., M. Lescot & D. Lobreau (1968) A propos de quelques caractères anatomiques et palynologiques comparés d'Allantospermum borneense Forman et d'Allantospermum multicaule (Capuron) Nooteboom. *Adansonia* 8: 337-351.

Monod, Th. (1957) *Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique.* (Yangambi, 29 juillet-8 août 1956). CSA/CCTA 24. Londres.

Mullenders, W. (1957) La végétation du Kaniama. *Publ. Inst. Natl. Etude Agron. Congo Belge, Sér. Sci.* 61.

Nooteboom, M. P. (1967) The taxonomic position of Irvingioideae, Allantospermum Forman and Cyrillopsis Kuhlm. *Adansonia* 7: 161-168.

Pax, F. & K. Hoffmann (1931) Euphorbiaceae, in A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Ed. 2, 19c: 11-233. Leipzig.

Payens, J. P. D. W. (1967) A monograph of the genus Barringtonia (Lecythidaceae). *Blumea* 15: 157-263.

Perrier de la Bâthie, H. (1933) Les Brexiées de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France* 80: 198-214.

– (1936) *Biogéographie des plantes de Madagascar.* Paris.

– (1938) 37e famille. – Commélinacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Tananarive.

– (1939) Les Orchidées de la région malgache (variation, biologie, distribution). *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.* 10: 237-298.

– (1942) Au sujet des affinités des Brexia et des Célastracées et de deux Brexia nouveaux de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France* 89: 219-221.

– (1946a) 118e famille. – Salvadoracées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Tananarive.

– (1946b) 33e famille. – Flagellariacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Tananarive.

– (1946c) 34e famille. – Restionacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Tananarive.

– (1948) Notes biogéographiques sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 113-132.

– (1950a) 42e famille. – Velloziacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores* Paris.

– (1950b) 155e famille. – Halorrhagacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1952) 89e famille. – Hydrostachyacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Pichon, M. (1949) Classification des Apocynacées. XI. Genre Alafia. XIV. Genres Christya et Roupellina. XVII. Genres Mascarenhasia et Echitella. XXI. Genre Pachypodium. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 2: 45-124.

Pichon, M. (1953) Monographie des Landolphiées. *Mém. Inst. Franç. Afrique Noire* 35.

Pilger, R. (1940) Gramineae III. Unterfamilie Panicioideae, in A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Ed. 2. Vol. 14e. Leipzig.

Poncinet, G. & G. Ourisson (1968) Les triperpènes du latex d'Euphorbia. Contribution à une étude chimiosystématique du genre Euphorbia. *Adansonia* 8: 227-239.

Raymond-Hamet, R. (1907-1908) Monographie du genre Kalanchoë. *Bull. Herb. Boissier* 7: 869-878; 8: 254-257.

Raynal, A. (1968) Les genres Neurotheca Benth. et Hook. et Congolanthus A. Rayn., gen. nov. (Gentianaceae). *Adansonia* 8: 45-68.

Raynal, J. (1968) Notes cypérologiques. XII. Trichoschoenus, nouveau genre malgache. *Adansonia* 8: 223-226.

Reynolds, G. W. (1966) *The Aloes of tropical Africa and Madagascar.* Mbabana, Swaziland.

Rojo, J. P. (1968) The wood anatomy of Allantospermum borneense Forman and Allantospermum multicaule (Capuron) Nooteboom. *Adansonia* 8: 73-83.

St John, H. (1965) La distribution mondiale du genre Pandanus. *Adansonia* 5: 307-308.

Schlittler, J. (1940) Monographie der Liliaceengattung Dianella Lam. *Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich* 163.

Schmid, R. (1970) Nepenthes-Studien. I. Homologien von Deckel (operculum, lid) und Spitzchen (calcar, spur.) *Bot. Jahrb.* 90: 275-296.

Schmid-Hollinger, R. (1971) Nepenthes-Studien II. Die Haare der Nepenthaceen und ihre Phylogenetetische Bedeutung. *Bot. Jahrb.* 91: 61-90.

Schulze-Menz, G. K. (1964) Rosales, in A. Engler, *Syllabus der Pflanzenfamilien* 2: 193-242. Ed. 12. Berlin-Nikolassee.

Sleumer, H. (1935) Olacaceae, in A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien...* Ed. 2. 16b: 5-32. Leipzig.

– (1970) Révision du genre Tisonia Baill. (Flacourtiacées). *Adansonia* 10: 339-346.

– (1972a) Révision du genre Ludia Comm. ex Jussieu (Flacourtiacées). *Adansonia* 12: 79-102.

– (1972b) Révision du genre Calantica Tul. (Flacourtiacées). *Adansonia* 12: 539-544.

Smith, A. R. (1968) An account of the genus Givotia Griff. (Euphorbiaceae). *Kew Bull.* 22: 493-503.

Stearn, W. Th. (1971) A survey of the tropical genera Oplonia and Psilanthela (Acanthaceae). *Bull. Brit. Mus. "Nat. Hist.", Bot.* 4: 259-323.

Steenis, C. G. G. J. van (1962) The land-bridge theory in Botany. *Blumea* 11: 235-542.

Summerhayes, V. S. (1957) The genus Eulophidium Pflitz. *Bull. Jard. Bot. Etat* 27: 391-403.

Takhtajan, A. (1959) *Die Evolution der Angiospermen.* Jena.

Tardieu-Blot, M.-L. (1948) Le peuplement ptéridologique de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég.* 1: 65-73.

– (1951) 1re à 4e famille. – Marattiacées à Cyathéacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1952) 6e à 11e famille. – Parkeriacées à Salviniacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

– (1956a) Sur quelques espèces de Fougères africano-malgaches à aire disjointe. *Bull. Soc. Bot. France* 103: 470-471.

– (1956b) Sur le genre Cornopteris Nakai et les Cornopteris malgaches. *Mém. Inst. Sci. Madagascar. sér. B, Biol. Vég.* 7: 27-32.

– (1960) 5e famille. – Polypodiacées, in H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores.* Vol. 2. Paris.

Tardieu-Blot, M.-L. (1965) A propos de quelques combinaisons et espèces nouvelles des Fougères africaines et malgaches. *Adansonia* 5: 493-502.

– (1971) 13e famille et 13e bis. – Lycopodiacées et Huperziacées, in H. Humbert & J.-F. Leroy, *Flore de Madagascar et des Comores.* Paris.

Tomlinson, P. B. (1962) Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical consideration. *Evolution* 16: 192-213.

Veldkamp. J. F. (1967) A revision of Sarcotheca Bl. and Dapania Korth. (Oxalidaceae). *Blumea* 15: 519-543.

Viguier, R. (1944) Les Légumineuses de Madagascar (mémoire posthume mis au point par R. Meslin). *Arch. Bot.* 6, 823 p.

– (1949) Observations sur les Clématites de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. B, Biol. Vég.* 2: 219-237.

White, F. (1965) The savanna woodlands of the zambezian and sudanian domains. *Webbia* 19: 651-681.

Adresses des auteurs: J. D.: Laboratoire de calcul, Services scientifiques centraux de l'O.R.S.T.O.M., Bondy. France.
J.-L. G.: Laboratoire de biologie végétale. Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive. Madagascar.
G. M.: Institut de botanique. Centre d'Orsay. Université de Paris XI. France.