



HAL
open science

Morphologie et phylogénomique au service de la protection de la biodiversité: systématique de *Dombeya* section *Dombeya* (Malvaceae).

Lucile Jourdain

► To cite this version:

Lucile Jourdain. Morphologie et phylogénomique au service de la protection de la biodiversité: systématique de *Dombeya* section *Dombeya* (Malvaceae).. Systématique, phylogénie et taxonomie. Muséum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2023. Français. NNT : 2023MNHN0011 . tel-04921343

HAL Id: tel-04921343

<https://theses.hal.science/tel-04921343v1>

Submitted on 30 Jan 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2023

N°attribué par la bibliothèque
□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Biologie des Organismes

Présentée et soutenue publiquement par

Lucile JOURDAIN FIEVET

Le 08/12/2023

**Morphologie et phylogénomique au service de la
biodiversité : systématique de *Dombeya* section *Dombeya*.**

Sous la direction de : **Monsieur Dubuisson, Jean-Yves, Professeur**

Co-encadrement : **Monsieur Le Péchon, Timothée, Chargé de recherche**

JURY :

Machon, Nathalie	Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris	Présidente du Jury
De Block, Petra	Directrice de recherche, Jardin botanique de Meise, Belgique	Rapporteuse
Munzinger, Jérôme	Chargé de Recherche IRD, AMAP, Montpellier	Rapporteur
Hardy, Olivier	Professeur, ULB, Belgique	Rapporteur
Malécot, Valéry	Maître de Conférences, Institut Agro, Rennes Angers	Examineur
Dubuisson, Jean-Yves	Professeur, Sorbonne Université, Paris	Directeur de Thèse
Le Péchon, Timothée	Chargé de recherche, Jardin botanique de Meise, Belgique	Co-encadrant
Boura, Anaïs	Maitresse de Conférences, Sorbonne Université, Paris	Invitée
Skema, Cynthia	Chargée de recherche, Université de Pennsylvanie, USA	Invitée

*“Connaître, c’est moins buter contre un réel que valider un possible en le
rendant nécessaire.”*

G. Canguilhem

Je tiens à remercier Nathalie Machon, Jérôme Munzinger, Olivier Hardy, Petra de Block, Valéry Malécot, Anaïs Boura et Cinthia Skema d'avoir constitué mon jury de thèse. Leur intérêt pour mon travail a fait émerger des questions, remarques et suggestions qui ont enrichi et consolidé la structure et le contenu de ma thèse.

Jean-Yves Dubuisson, je te remercie de m'avoir proposé un sujet de stage de master 2 sur les Dombeyoideae, ce qui était le premier pas vers un encadrement fructueux. Je te remercie pour tes conseils et ton suivi régulier pendant les trois années suivantes. Tu as choisi de faire attention à mon confort matériel et intellectuel, recette idéale pour un réaliser un doctorat dans de bonnes conditions. Je te remercie de m'avoir proposé de nombreuses opportunités dans les domaines de l'enseignement, je souhaite d'ailleurs continuer à échantillonner les pelouses normandes à tes côtés pendant de belles années encore !

Timothée Le Péchon, je te remercie d'avoir été aussi disponible et investi, d'avoir été très patient, ouvert à la réflexion, à la discussion. Merci d'avoir organisé une mission de terrain avec moi à l'île de la Réunion et de m'avoir conduit partout où poussent les Mahots tantan. Je te remercie pour ton empathie sincère et pour ta sensibilité. Scientifiquement, tu as su faire preuve d'une pédagogie remarquable, je te remercie de m'avoir fait confiance pour travailler sur les *Dombeya*, qui est un genre cher à tes yeux. Je suis très fière et reconnaissante d'avoir été ta première doctorante. Les suivants auront beaucoup de chance ! Je tiens à remercier ta famille qui m'a accueilli et entourée lors de moments de solitude dans la flandre fraîche d'hiver, et pluvieuse d'été.

Merci aussi à Cynthia Skema pour le prêt de son matériel, pour ses conseils précis et pour ses réflexions pertinentes lors de nos différentes collaborations. Je suis fière de pouvoir la qualifier de collègue et suis heureuse de collaborer avec une chercheuse d'une telle qualité.

Je remercie tous les membres de mon comité de thèse pour leur implication, notamment pendant les périodes de doutes. Merci Vincent Debat, merci Florent Martos.

Sophie Nadot, merci de m'avoir orientée dans mes études depuis ma licence à Orsay. Tu fais preuve de qualités humaines et scientifiques hors du commun.

Un grand merci à Florian Jabbour de m'avoir accueillie le premier au sein du Muséum national d'Histoire naturelle, lors d'un stage spontané de Licence 3. Tu m'as suivie et conseillée de plus ou moins loin pendant toutes ces années, et je t'en remercie sincèrement.

Un grand merci à toute l'équipe du jardin botanique de Meise, et particulièrement aux membres du laboratoire de biologie moléculaire qui ont su me donner les moyens d'exploiter des méthodes nouvelles au sein du laboratoire. Merci à Wim Baert d'avoir été aussi disponible et présent malgré mes quelques maladroresses en début de parcours. Je remercie Damien Ertz, Mario Amalfi, Jérôme Degreef, de m'avoir conseillée et d'avoir mis en place les moyens pour que mes séjours en Belgique se passent le mieux possible. Je remercie, bien sûr, Denis Diagre d'avoir enrichi ma culture épistémique et philosophique.

Je remercie l'équipe du Conservatoire botanique National Mascarin de m'avoir aidée lors de mes travaux de terrain sur l'île de la Réunion. Je salue à ce titre David Caron et le remercie pour ses magnifiques photographies.

Je remercie les membres de l'ISYEB de m'avoir incluse dans cette équipe de recherche brillante et dynamique. Un grand merci à Céline Bonillo, Pascaline Chifflet-Belle et tous les membres de SOS manips. Un grand merci à Jawad Abdelkrim et Agnès Dettai pour votre aide dans l'analyse de données moléculaires.

Je remercie tous les étudiants de l'herbier de phanérogamie pour leur bonne humeur et leur curiosité intellectuelle.

Maman, Pascal, la famille Pascolini, Nolwenn, Louis, Solène, Léo, Léandre, Gaspard, Laëtitia, Nicolas, Donald, Mathilde, tous les partisans de la cladistique et mes amis dont aucun n'est gradiste, je vous remercie de m'avoir soutenue à chaque étape de ma thèse, sans vous, ce travail n'aurait pas la même saveur. Merci à toute ma famille, mes proches, mes amis.

Paul Aubier, je te remercie pour tes discussions animées sur l'épistémologie et particulièrement sur la théorie cladistique et les enjeux de la recherche scientifique. Merci pour ton aide à l'analyse de données statistiques. Je te remercie d'être une personne aussi inspirante et un ami hors-pair. Salomé Strauch, merci de ta sensibilité, de ta vivacité d'esprit, et de ta générosité.

Richard, tu es entré dans ma vie et tu as ensoleillé mon monde. Je te remercie pour la gentillesse inépuisable dont tu fais preuve. Merci de me valoriser et de m'inspirer dans mes productions intellectuelles variées. J'ai fort hâte de vivre toutes les expériences qui nous attendent, à l'autre bout du monde ou à Paris, je serai toujours chez moi dans tes bras.

Puisque l'on me permet ici de m'exprimer, je souhaite avoir une pensée pour les femmes, les personnes queers, les personnes trans, les personnes racisées, les personnes en situation de handicap, toutes les personnes opprimées, dominées ou exclues. De leurs réflexions, revendications et leurs expériences naissent les plus belles idées philosophiques qui font avancer le Monde. Merci à vous de penser.

Table des Matières

Table des matières	1
Table des Figures	3
Table des Tableaux	4
I. Introduction	5
I.1. Contexte général.....	5
I.1.1. Malvaceae Jussieu, <i>nom. cons.</i>	5
I.1.2. Dombeyoideae Beilschm.	11
I.1.3. <i>Dombeya</i> Cav.....	22
II. Taxonomie et nomenclature de la section Dombeya : états des lieux.	24
II. 2. Les taxons mascarins	46
II. 2. Les taxons africains.....	50
II. 3. Les taxons malgaches	52
II. 4. Bilan	57
III. Etude Morphologique	58
III. 1. Introduction	58
III. 2. Matériels et méthodes	60
III.2.1. Échantillonnage des spécimens.....	60
III.2.2.1. Organes floraux	62
III.2.2.2. Appareil végétatif	65
III. 3. Résultats	66
III.3.1. Réexamen des caractères qualitatifs (végétatifs et floraux)	66
III.3.2. Approche quantitative (morphométrique)	80
III.3.2.1. Analyses statistiques sur les mesures de fleurs	80
III.3.2.2. Analyses statistiques sur les mesures de feuilles.....	87
III. 4. Discussion.....	88
III.4.1. Taxons mascarins.....	88
III.4.2. Taxons africains	89
III.4.3. Taxons malgaches.....	90
III. 5. Conclusion	92
IV. Etude phylogénomique	93
IV. 1. Introduction	93
IV. 2. Matériels et Méthodes.....	95
IV.2.1. Echantillonnage et extraction d'ADN	95
IV.2.2. Préparation des bibliothèques.....	104
IV.2.3. Capture ciblée et enrichissement	105
IV.2.4. Séquençage à haut-débit des regroupements de bibliothèques génomiques et de capture ciblée	107
IV.2.5. Analyses des séquences produites et assemblages des jeux de données chloroplastiques et ribosomiques.....	107

IV.2.5.1. Vérification de la qualité du séquençage et nettoyages des séquences	107
IV.2.5.2. Assemblage du jeu de données chloroplastiques	107
IV.2.5. Reconstruction du jeu de données ribosomiques	108
IV.2.6. Méthodes de reconstructions phylogénétiques	109
IV. 3. Résultats	110
IV.3.1. Résultats des séquençages	110
IV.3.2. Résultats des analyses phylogénétiques	111
IV. 4. Discussion	118
IV.4.1. Qualité et informations des séquences	118
IV.4.2. Relations de parenté	119
IV. 5. Conclusion	128
IV.5.1. Bilan et conclusion sur la phylogénie	128
IV.5.2. Perspectives	130
Références	131
Annexe I	147
Annexe II	162
Annexe III	163
Annexe IV	164
Résumé	166
Abstract	167

Table des Figures

Figure 1. Relations phylogénétiques au sein des Malvaceae s.l.	7
Figure 2. Distribution des Malvaceae s.s. (=Malvoideae Burnett).	8
Figure 3. "Bicolor unit".	9
Figure 4. Diversité florale des Malvaceae s.l.	10
Figure 5. Phylogénie des Dombeyoideae.	11
Figure 6. Distribution des Dombeyoideae.	12
Figure 7. Diversité florale chez les Dombeyoideae.	14
Figure 8. Estimation d'aires ancestrales des Dombeyoideae.	16
Figure 9. Distribution du genre <i>Dombeya</i> et de la section <i>Dombeya</i> (même distribution).	23
Figure 10. Dessin et photographies de <i>Dombeya acutangula</i> Cav.	49
Figure 11. Zone de distribution naturelle de <i>Dombeya acutangula</i> aux Mascareignes (l'espèce est également plantée dans les parcs et jardins).	49
Figure 12. Diversité des espèces africaines de la section <i>Dombeya</i> .	51
Figure 13. Dessin et planches d'herbier des espèces malgaches de la section <i>Dombeya</i> .	57
Figure 14. Planche de dissection de <i>Dombeya acutangula</i> .	62
Figure 15. Photographie des organes floraux avec méthode de prise de mesures.	64
Figure 17. Photographies de stipules de <i>Dombeya</i> sect. <i>Dombeya</i> .	69
Figure 18. Forme de jeunesse d'un <i>Dombeya greveana</i> malgache hétérophylle.	71
Figure 19. <i>Dombeya greveana</i> de Juan de Nova.	72
Figure 20. Schéma de la cyme bipare scorpioïde.	73
Figure 21. Photographies de bractéoles.	74
Figure 22. Fleur de <i>Dombeya acutangula</i> subsp. <i>rosea</i> (Maurice).	75
Figure 23. Pétale et sépale de <i>Dombeya greveana</i> .	76
Figure 24. Partie d'Androcée de <i>Dombeya acutangula</i> .	77
Figure 25. Gynécée de <i>Dombeya acutangula</i> .	78
Figure 26. Graphique des variables de l'analyse en composantes principales (ACP).	84
Figure 27. Représentation graphique d'une analyse factorielle discriminante (AFDM).	86
Figure 28. Schéma des étapes du protocole de capture-enrichissement (Daicel arbor biosciences).	106
Figure 29. Diagramme des ITS et ETS (Internal-External Transcribed Spacer).	108
Figure 30. Cladogramme ultramétrique de maximum de vraisemblance des chloroplastes.	112
Figure 31. Cladogramme ultramétrique de maximum de vraisemblance des données ribosomiques.	113
Figure 32. Cladogramme ultramétrique de ML et IB sur la matrice globale.	115
Figure 33. Caractères particuliers au clade 4.	123
Figure 34. Caractères particuliers au clade 5.	124
Figure 35. Spécimens et caractères du clade 6.	125

Table des Tableaux

Tableau 1. Synthèse issue de la Clé d'identification d'Arènes (1959a) présentant les caractères supposés diagnostiques pour les espèces malgaches de la section <i>Dombeya</i> .	52
Tableau 2. Résumé des caractères morphologiques pouvant différencier les taxons de la section <i>Dombeya</i> .	79
Tableau 3. Résumé des données quantitatives par taxon et par variable.	82
Tableau 4. Liste des échantillons vouchers.	96
Tableau 5. Résultats des séquençages.	110

I. Introduction

I.1. Contexte général

I.1.1. Malvaceae Jussieu, *nom. cons.*

Avec au moins 245 genres et plus de 4465 espèces décrites (APG IV 2016 ; The Plant List 2023 ; IPNI 2023), la famille des Malvaceae au sens large (Malvaceae *s.l.*, ici sensu APG IV 2016) possède le plus grand nombre d'espèces chez les Malvales. Largement cosmopolite, elle présente un fort intérêt économique. On peut citer quelques vedettes de la famille telles que le cacao (*Theobroma cacao* L.), les tilleuls (*Tilia* spp.), les Baobab (*Adansonia* spp.) et les 40 "mauves véritables" (*Malva* spp.).

L'immense famille des Malvaceae est bien connue de tous, ses membres comme le cacao et le coton sont en contact avec nous au quotidien. Pourtant, le nombre de sous-familles, genres et espèces est largement discuté, et les relations de parentés qui expliquent sa diversité sont encore débattues.

Les relations de parenté au sein de l'ordre des Malvales (voir APG IV 2016), et en particulier au sein des Malvaceae, ont été bouleversées par Alverson et al. (1999) et Bayer et al. (1999). Ils retrouvent dans leur étude un clade appelé par le passé "core Malvales", reposant sur quatre familles traditionnelles : les « Bombacaceae », les « Sterculiaceae », les « Tiliaceae » et les Malvaceae ici au sens strict (Malvaceae *s.s.*). Cependant, seule la dernière lignée apparaît monophylétique. Les trois autres familles perdent leur légitimité dans un cadre cladistique car elles apparaissent paraphylétiques. Elles ne sont donc plus utilisées. Afin de rendre compte des résultats phylogénétiques, une nouvelle taxonomie s'est avérée nécessaire. A ce titre, deux solutions ont été proposées et débattues : une taxonomie élevant chaque lignée en tant que famille (e.g., Heywood et al. 2007) ou une version étendue des Malvaceae (donc *s.l.*) incorporant l'ensemble des lignées monophylétiques précédemment incluses dans les anciennes familles para- ou polyphylétiques. Dans le second cas, les lignées retrouvées monophylétiques constituent ainsi des sous-familles. C'est cette seconde option qui est choisie par APG (APG IV 2016), faisant maintenant consensus, que nous allons détailler ci-après.

A l'échelle des *Malvaceae s.l.*, Alverson et al. (1999) et Bayer et al. (1999) ont publié concomitamment des phylogénies basées sur des gènes chloroplastiques, respectivement *ndhF* et *rbcL/atpB*. Les relations de parentés présentées dans ces deux travaux sont largement congruentes et confirment les résultats morphologiques de Judd et Manchester (1997). Alverson et al. (1999) ont utilisé le Phylocode (De Queiroz & Gauthier 1990, 1992, 1994) pour nommer trois nouveaux clades : les *Malvatheca* posant en groupe-frère les *Malvaceae s.s.* ou *Malvoideae* et les *Bombacoideae*, le clade *Byttneriina* regroupant les *Byttnerioideae* avec les *Grewioideae*, ainsi que le clade *Malvadendrina* regroupant les *Helicteroideae*, les *Dombeyoideae* qui nous intéressent plus précisément ici, les *Sterculioideae*, les *Brownlowioideae*, les *Tilioideae*, les *Bombacoideae* et les *Malvoideae* (Fig. 1). Cette dernière sous-famille correspond donc aux *Malvaceae* traditionnelles à distribution quasi cosmopolites (Fig. 2). Quelques années plus tard, Richardson et al. (2015) en échantillonnant plus de 200 genres de *Malvaceae s.l.*, confortent la monophylie de la famille et celle des 9 sous-familles suivies par APG (Fig. 1). Cependant, au sein des *Malvaceae*, les relations entre les neuf sous-familles ne sont pas encore congruentes et bien soutenues, malgré la diversité des données exploitées. Alverson et al. (1999) et Richardson et al., (2015) placent les *Dombeyoideae* et *Tilioideae* en groupes-frères selon le marqueur *ndhF*, alors que chez Hernández-Gutiérrez et Magallón (2019) qui ajoutent 6 autres marqueurs chloroplastiques à *ndhF*, les ITS (marqueur nucléaire) et *matR* (marqueur mitochondrial), les *Dombeyoideae* seraient groupe-frère des *Brownlowioideae*. Il en est de même pour la position des *Sterculioideae* retrouvées groupe-frère des (*Helicteroideae*, (*Brownlowioideae*, (*Dombeyoideae*, *Tilioideae*))) chez Richardson et al. (2015), et qui apparaissent groupe-frère des (*Malvoideae*, *Bombacoideae*) chez Hernández-Gutiérrez et Magallón, (2019).

Hernández-Gutiérrez et Magallón (2019) ont produit un grand travail sur les 10 familles des Malvales, avec un large échantillonnage de *Malvaceae s.l.* Ils datent l'émergence de la sous-famille à 98.9 Ma [102.8–94.6], soit entre la base du Crétacé supérieur et le début du Paléocène (ca. 100–62 Ma). Cette estimation est plus ancienne que les précédentes (i.e., 70.7 Ma [63.4–78.6 Ma]) chez Richardson et al. 2015 ; 74.69 Ma [67.59–81.59] chez Wang et al. (2019). Cvetković et al. (2021) ont travaillé sur des plastomes entiers et infèrent l'émergence des *Malvaceae* à 152 Ma. Ils n'utilisent que des datations primaires pour leurs calibrations, et leurs paramètres maximisent l'âge d'émergence de la famille, mais les âges de diversification ([93–66] Ma) sont proches de ceux inférés précédemment par des données chloroplastiques sur quelques gènes.

La récente étude de Hernández-Gutiérrez et al. (2022) propose d'évaluer les sources de discordance entre les résultats des différents sets de données génomiques et de vérifier si ces différences n'influent pas sur les estimations de datations. Ils ont utilisé 268 marqueurs nucléaires et les chloroplastes, et observent de nombreux cas de tri incomplet de lignées (ILS) et d'introgessions qui expliqueraient les grandes incongruences entre les topologies des phylogénies basées sur l'ADN chloroplastique et sur l'ADN nucléaire (i.e., Richardson et al., 2015 ; Hernández-Gutiérrez & Magallón 2019 ; Conover et al. 2019 ; Cvetković et al. 2021 ; Wang et al. 2021). C'est par exemple le cas pour les ensembles (Byttnerioideae-Brownlowioideae), (Bombacoideae-(Dombeyoideae + Brownlowioideae + Tilioideae) Byttnerioideae-Malvoideae, et Malvoideae-(Sterculioideae +Tilioideae).

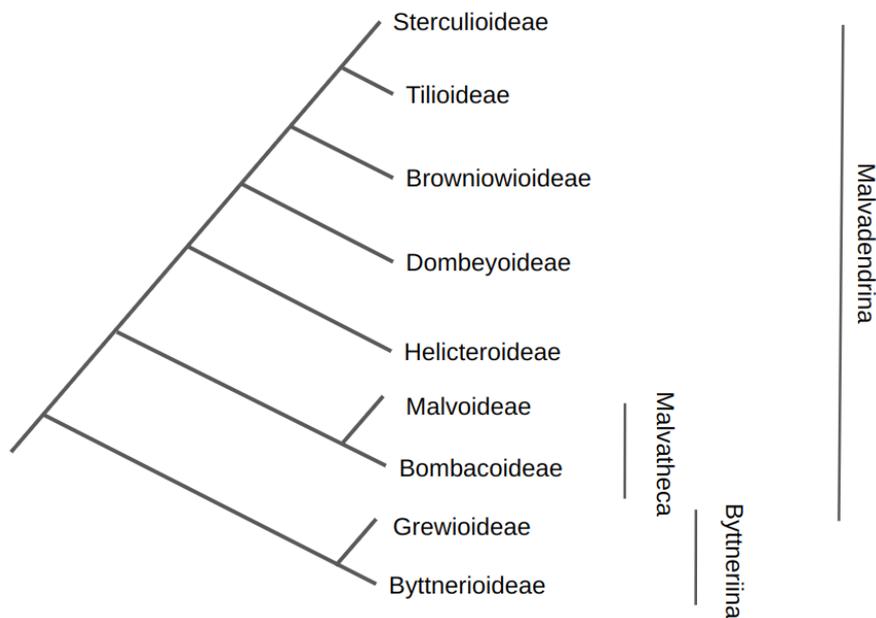


Figure 1. Relations phylogénétiques au sein des Malvaceae s.l.

D'après Hernández-Gutiérrez et al. (2022), modifié.

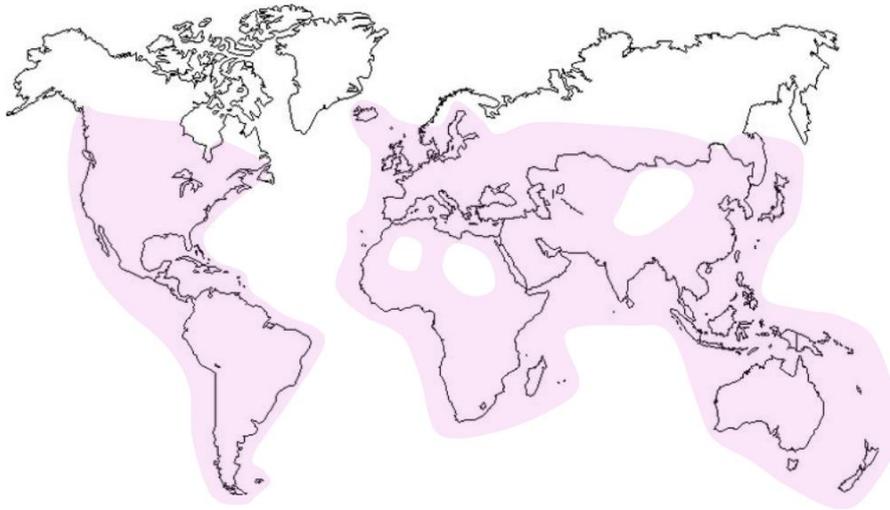


Figure 2. Distribution des Malvaceae s.s. (=Malvoideae Burnett).

D'après The Plant List (2023) et Christenhusz et al. (2017).

D'un point de vue morphologique, les Malvaceae étaient traditionnellement limitées aux taxons comprenant un grand nombre d'étamines monadelphes (Tang et al. 2009). En outre, les poils stellés ou lépidotes semblent très présents chez les Malvaceae s.l., sans que ce caractère ne soit apomorphe. Un autre caractère largement répandu dans la famille est la présence de mucilage, composé qui forme un gel en présence d'eau. C'est grâce au mucilage contenu dans les racines de la guimauve (*Althaea officinalis* L.) que l'on produit la confiserie du même nom. Par ailleurs, le phloème secondaire est souvent stratifié en couches fines et épaisses, et l'occurrence de phloème fibreux dans les racines est considérée comme une particularité des Malvaceae (Bayer & Kubitzki 2003).

En étudiant les "core Malvales" (Bayer et al. 1999), Bayer (1999) suggère une synapomorphie audacieuse au niveau de l'inflorescence des Malvaceae s.l. Il propose une structure ancestrale qu'il appelle "bicolor unit", expliquant la présence des trois bractées ou bractéoles, constituantes de l'épicalice des Malvaceae. Ce type d'inflorescence unique chez les plantes à fleurs résulterait d'une ancienne inflorescence aujourd'hui réduite à son calice. Lorsque les fleurs de Malvaceae sont elles-mêmes en inflorescence, l'épicalice se retrouve sur chacune des fleurs (Fig. 3, Fig. 4c). En outre, au niveau de la structure florale, les nectaires

floraux sont des trichomes nectarifères, qui peuvent prendre la forme de larges patches glandulaires (Vogel 2000). La diversité florale des Malvaceae *s.l.* est illustrée dans la Fig. 4.

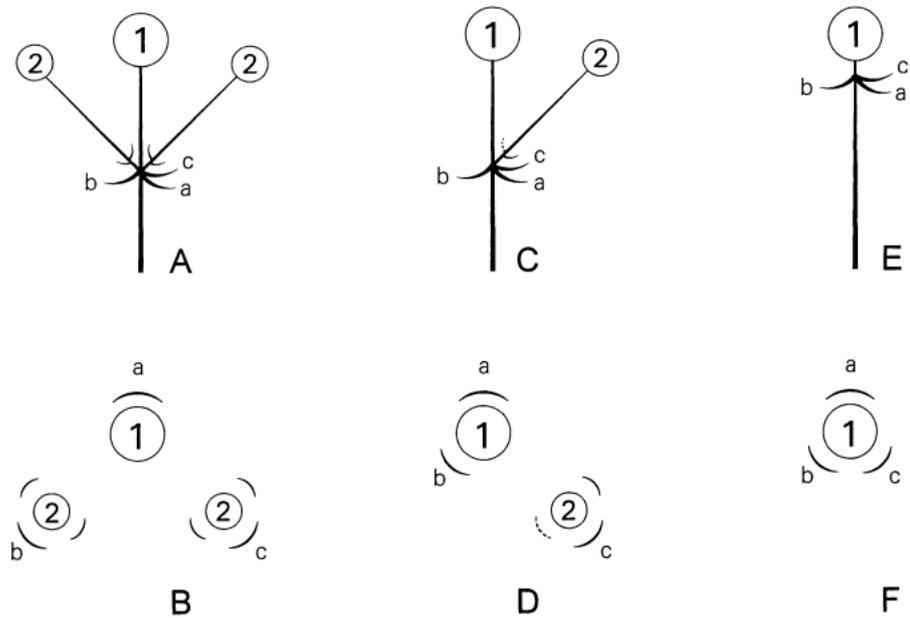


Figure 3. "Bicolor unit".

Inflorescence à 3 unités bicolores (A, B) réduite progressivement en une inflorescence à deux fleurs (C, D) avec trois bractées a, b, c, puis à une fleur unique (E, F) avec un épicalice de trois bractéoles stériles, homologues aux bractées de l'unité bicolor. D'après Bayer (1999).



Figure 4. Diversité florale des Malvaceae s.l.

a) *Theobroma cacao* L. (Byttnerioideae), barre d'échelle : 5 mm ; b) *Gossypium arboreum* L. (Malvoideae), barre d'échelle : 5 mm ; c) Épicalice de *Malva alcea* L. (Malvoideae), © Franck Le Driant, barre d'échelle : 10 mm ; d) *Bombax ceiba* L. (Bombacoideae), barre d'échelle : 1 cm ; e) *Tilia cordata* Mill. (Tilioideae), barre d'échelle : 5 mm ; f) *Grewia occidentalis* L. (Grewioideae), barre d'échelle : 1 cm. © Stewart R. Hinsley.

I.1.2. Dombeyoideae Beilschm.

Les Dombeyoideae étaient incluses au sein de la famille des « Sterculiaceae » obsolète car paraphylétique. Cette ancienne famille est aujourd'hui divisée en plusieurs clades : les Byttnerioideae, les Sterculioideae, les Tilioideae ainsi que les Dombeyoideae (Whitlock et al. 2001 ; APG IV 2016) (voir Fig. 1).

De nombreuses études phylogénétiques soutiennent la sous-famille des Dombeyoideae en tant que groupe monophylétique, avec de forts indices de soutien statistique (Alverson et al. 1998, 1999 ; Fay et al. 1998 ; Bayer et al. 1999 ; Savolainen et al. 2000 ; Soltis et al. 2000 ; Nyffeler et al. 2005) et l'étude de Skema et al. (2023, Annexe 1) discute des relations de parenté et précise les principales lignées au sein de la sous-famille (Fig. 5).

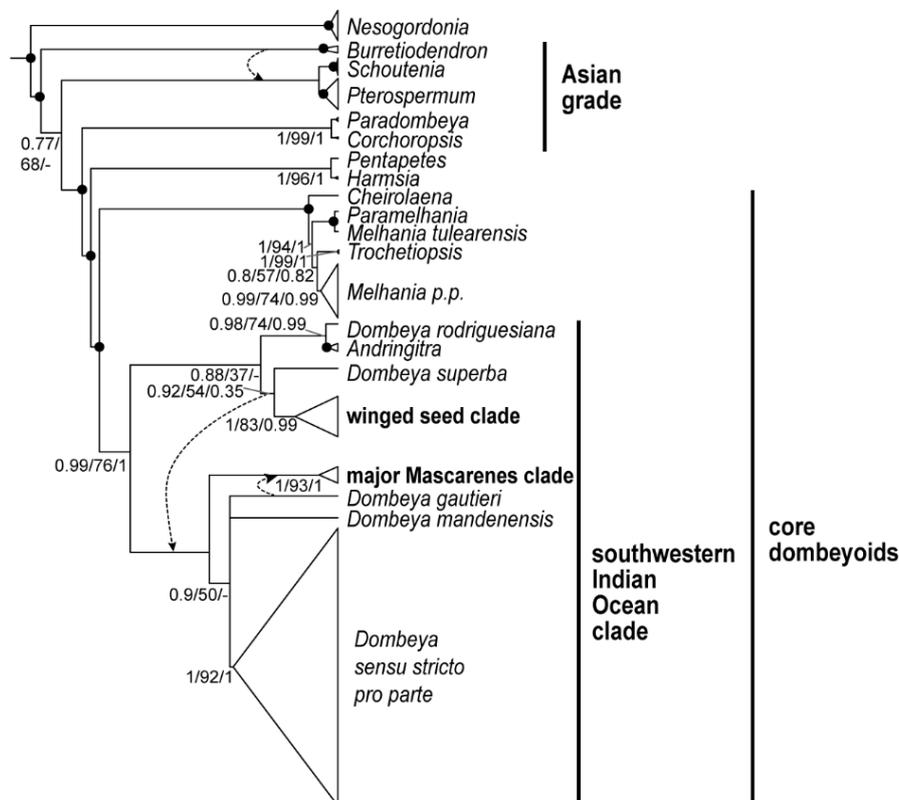


Figure 5. Phylogénie des Dombeyoideae.

D'après Skema et al. (2023).

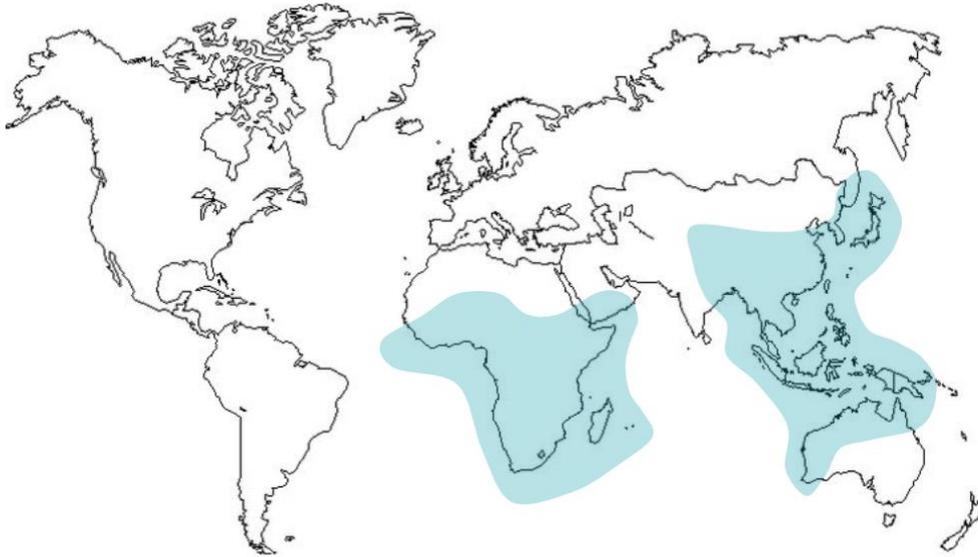


Figure 6. Distribution des Dombeyoideae.

D'après Le Péchon (2009), modifié.

Sa distribution paléotropicale couvre deux zones disjointes : une zone afro-malgache remontant sur la péninsule arabique, incluant l'île Saint-Hélène et une zone subtropicale asiatique qui s'étend jusqu'au Japon et l'Australie (Fig. 6).

En comparaison avec d'autres sous-familles de Malvaceae, la diversité des Dombeyoideae (20 genres et ca. 350 espèces, Bayer & Kubitzki 2003) peut sembler modeste. C'est sans prendre en compte la diversité spécifique et écologique de certains genres, et notamment celle du genre *Dombeya* Cav. qui représente près de 4% de la diversité totale de la famille des Malvaceae s.l. avec ses 215 espèces (Skema 2012). En effet, seuls les genres *Hibiscus* L. et *Sterculia* L. dépassent le nombre d'espèces de *Dombeya* Cav. au sein des Malvaceae s.l. (Christenhusz et al. 2017).

Certains taxons de Dombeyoideae se retrouvent au Japon (*Corchoropsis* Siebold & Zucc.) et en Australie (*Melhania* Forssk). Seuls deux genres se retrouvent à la fois en Afrique et en Asie : *Melhania* et *Eriolaena* DC. Ce dernier était exclusivement asiatique jusqu'à la description, en 2018, d'une nouvelle espèce africaine : *Eriolaena rulkensii* Dorr (Dorr & Wurdack 2018). Si l'Asie abrite le plus grand nombre de genres (Bayer & Kubitzki 2003), la

diversité spécifique est en fait concentrée à Madagascar avec 7 genres et 250 espèces décrites -dont près de 200 espèces de *Dombeya*-, ce qui représente 70% de la diversité spécifique mondiale des Dombeyoideae. Les espèces de *Dombeya* à Madagascar sont endémiques à 99% et le genre *Nesogordonia* Baill. l'est à 87% (Le Péchon 2009). La limite occidentale des Dombeyoideae se situe dans une île de l'Océan Atlantique, Sainte-Hélène, avec le genre endémique *Trochetiopsis* Marais (Fig. 7e). Les Dombeyoideae sont également connus pour présenter des fleurs à périanthe bien développé et généralement coloré (Fig. 7), ce qui en font des essences tropicales potentiellement intéressantes et recherchées en horticulture, pour les parcs et les jardins. Ainsi *Dombeya acutangula* Cav., appelé Mahot Tantan à la Réunion, espèce iconique que nous étudierons plus particulièrement ici, est prisé dans les jardins créoles pour ses grandes fleurs blanches ou roses.

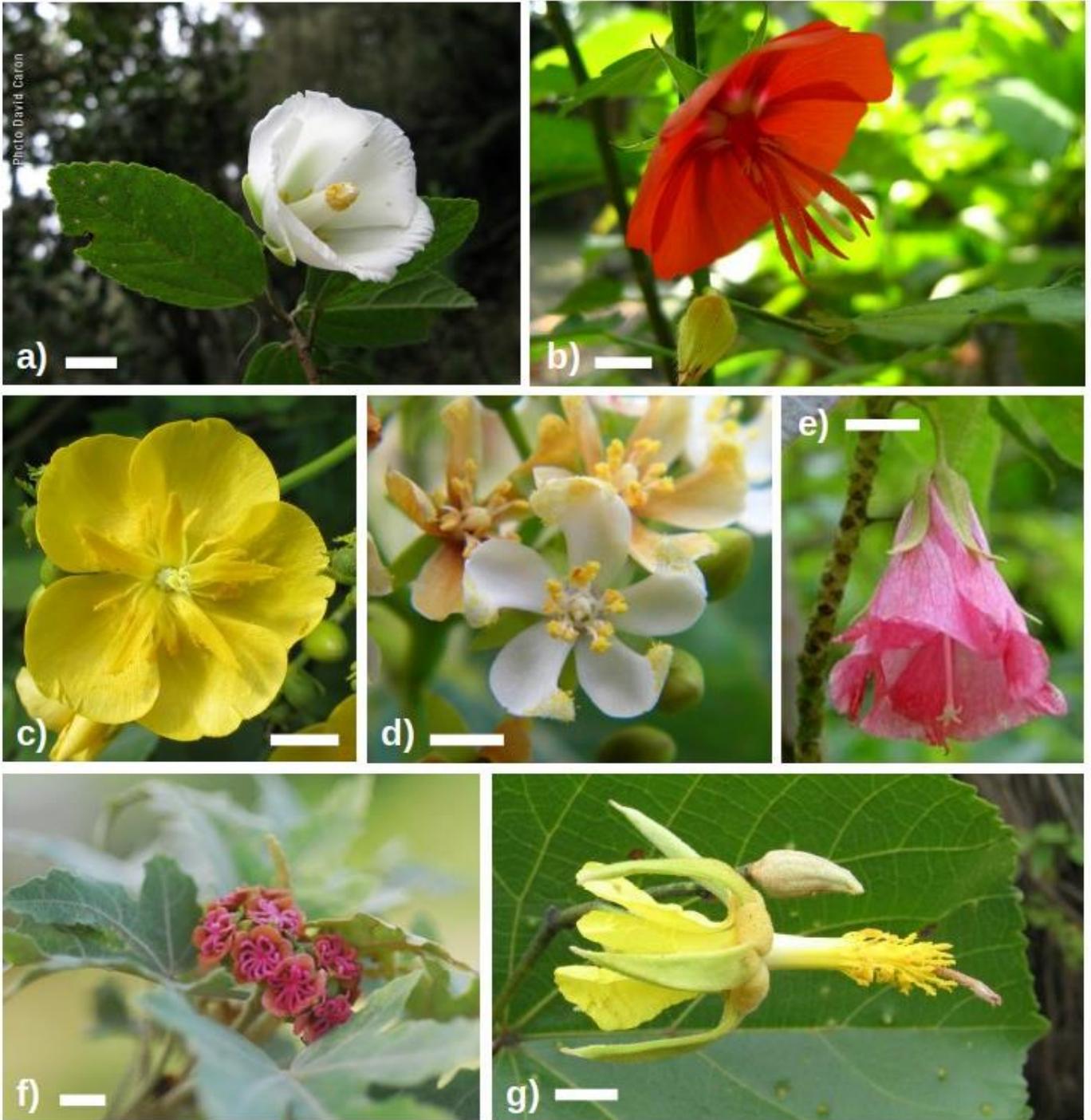
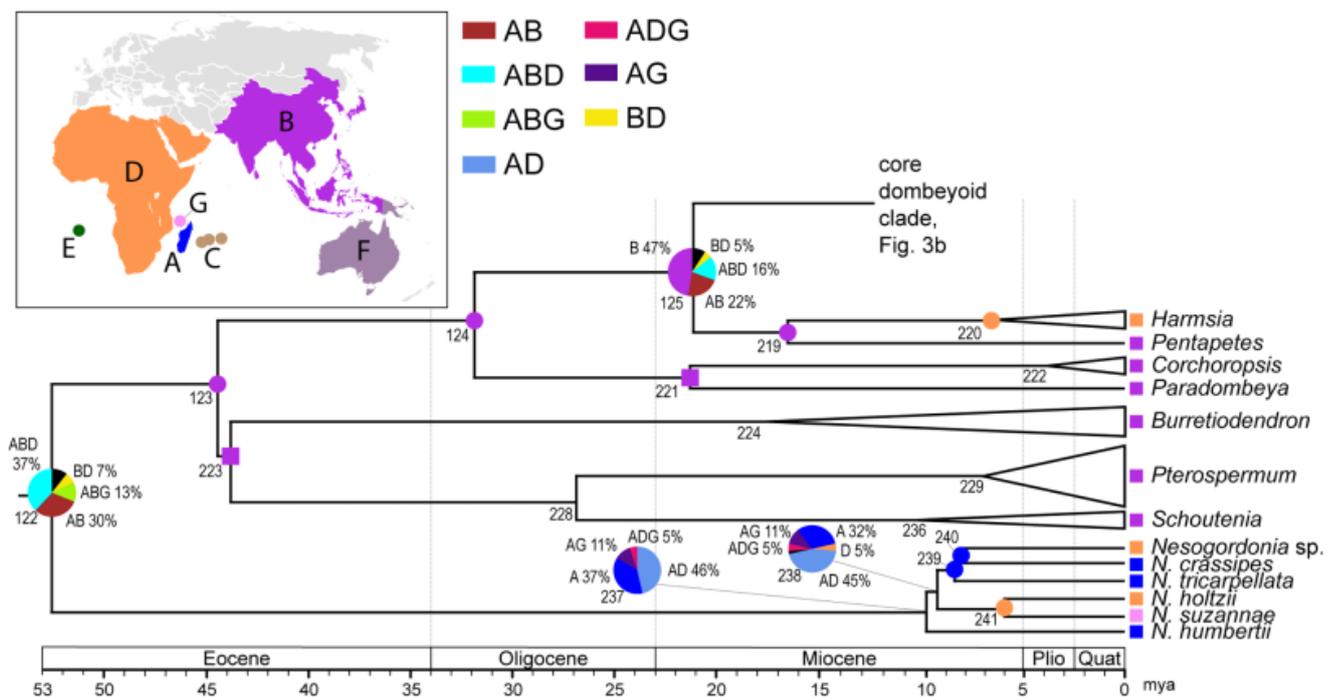


Figure 7. Diversité florale chez les Dombeyoideae.

a) *Trochetia granulata* Cordem., Réunion, © David Caron, barre d'échelle : 1 cm ; b) *Pentapetes phoenica* L., Asie, © Masum Parves Robin, barre d'échelle : 10 mm ; c) *Helmiopsiella madagascariensis* Arènes, Asie, barre d'échelle : 5 mm ; d) *Dombeya populnea* (Cav.) Cordem. (mâle), Réunion, © Timothée Le Péchon, barre d'échelle : 5 mm ; e) *Trochetiopsis erythroxyton* (Forst.) Marais, Ile Saint-Hélène, © Rebecca Cairns Wicks, barre d'échelle : 1 cm ; f) *Ruizia cordata* Cav. (femelle), Réunion, © David Caron barre d'échelle : 5 mm ; g) *Eriolaena hookeriana* Wight & Arn., Asie, © Vijayasankar Raman, barre d'échelle : 5 mm.

Présentes donc également dans l'archipel des Mascareignes (24 espèces), les espèces de Dombeyoideae revêtent une importance écologique fondamentale. Elles se trouvent dans la plupart des habitats de l'archipel, et sont parmi les espèces structurantes de la canopée des forêts tropicales nuageuses de l'île de la Réunion (Cadet 1980 ; Le Péchon 2009). De nombreuses espèces de *Dombeya*, de *Trochetia* DC. (Fig. 7a) ainsi que *Ruizia cordata* Cav. (Fig. 7f) ont en outre des statuts alertant concernant leur extinction (Le Péchon et al. 2011). *Astyria rosea* Lindl., espèce inféodée a priori aux milieux humides de l'île Maurice, est d'ailleurs aujourd'hui considérée comme disparue depuis 1867 (Friedmann 1987). Les recherches phylogénétiques récentes et en cours enrichissent les connaissances sur la diversité et les origines des Dombeyoideae. C'est le cas de nouvelles descriptions (e.g., Skema et Dorr 2010 ; Le Péchon et al. 2011 ; Skema 2012 ; Rakotoarivelo 2014), qui permettent aux autorités locales d'adapter les politiques de conservation.



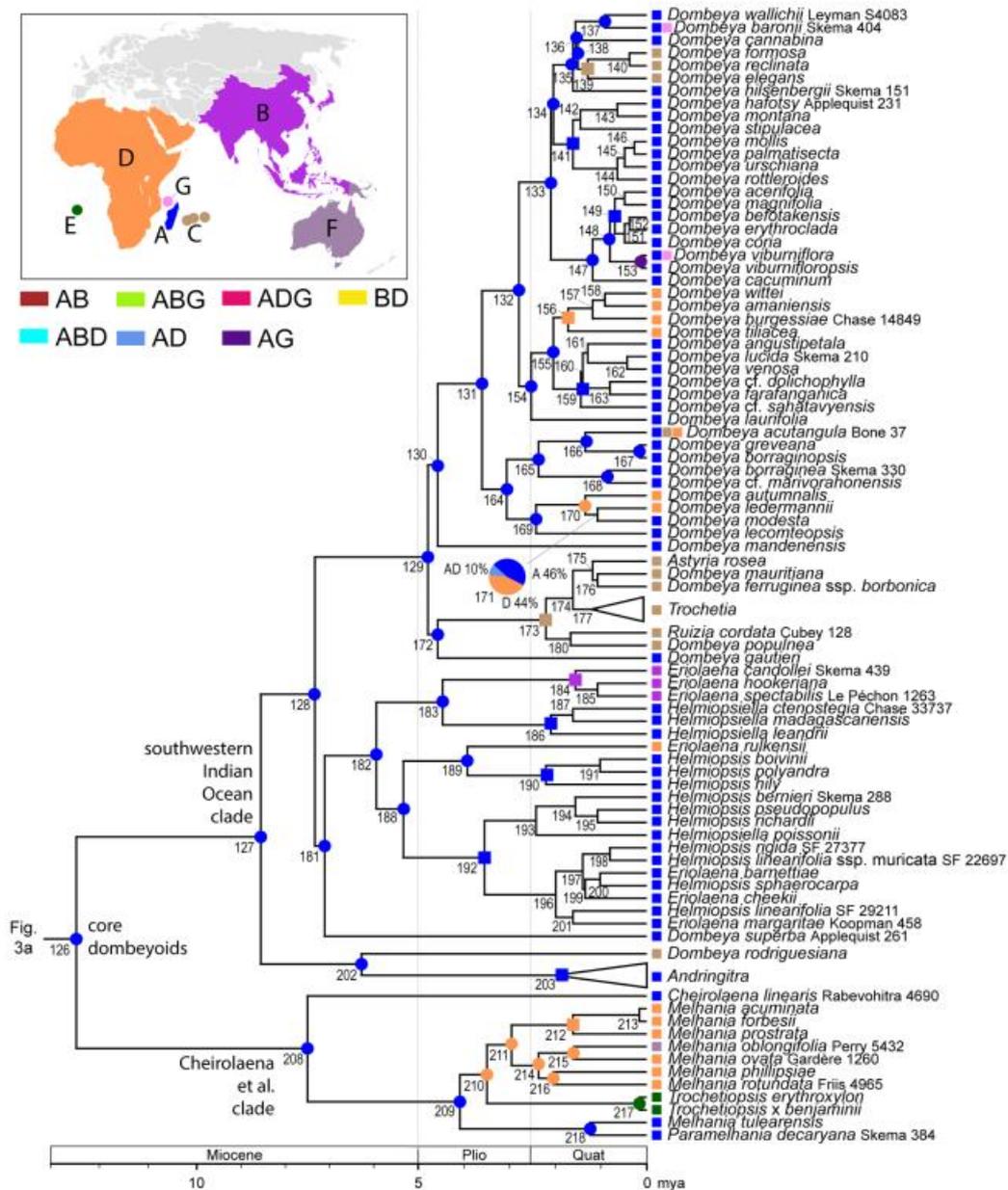


Figure 8. Estimation d'aires ancestrales des Dombeyoideae.

Échelle de temps (millions d'années, mya). Les aires géographiques sont Madagascar (A), l'Asie (B), l'archipel des Mascareignes (C), l'Afrique (D), l'île Sainte-Hélène (E), l'Australasie (F), et les Comores (G) ; voir la carte pour les couleurs. Les cercles aux nœuds montrent l'état le plus probable (>50%). Les carrés montrent les aires de distribution actuelles des taxons. Figure de Skema et al. (2023).

D'après Skema et al. (2023), les Dombeyoideae auraient divergé au sein des Malvaceae il y a environ 63 millions d'années ([48-77] Ma), et leur diversification commencerait à partir de 53 millions d'années ([38-67] Ma) (Fig. 8). Après cette émergence, la sous-famille se divise en deux lignées indépendantes aux origines biogéographiques différentes : l'une comprend un groupe afro-malgache (*Nesogordonia*) et l'autre inclut un "grade" asiatique (e.g., les genres *Pterospermum* Schreb., *Burretiodendron* Rehder, *Paradombeya* Stapf, *Corchoropsis* Siebold & Zucc.) et le reste des taxons de Dombeyoideae (e.g., *Pentapetes* L., *Harmsia* K.Schum., et le clade nommé Core Dombeyoids). Les âges d'émergence et de diversification obtenus dans cette étude sont trop jeunes pour être expliqués par un processus de vicariance gondwanienne ([165-155] Ma) ; un scénario impliquant des dispersions entre les trois grandes aires de distribution (i.e., Afrique, Madagascar, et l'Inde) semble plus vraisemblable pour expliquer l'Histoire de la sous-famille. L'Inde et Madagascar commencent leur déconnexion à partir de 88 Ma, ce processus de séparation est long et graduel. Jusqu'au début du Cénozoïque, les îles formées par le point-chaud de la Réunion ont été de potentiels relais de connexion entre l'Inde et Madagascar (Ali & Aitchison 2008). En effet, le point chaud qui est encore en activité sur l'île de la Réunion est aussi à l'origine de l'île Maurice. Dans l'intervalle de 45 à 66 millions d'années, il a aussi formé une série d'îles volcaniques et de plateaux sous-marins. Parmi les premières, on recense les îles Laquedives, les Maldives et l'archipel des Chagos. Ces îles ont potentiellement été colonisées par la faune et la flore indienne, formant des relais entre l'Inde et Madagascar.

D'un point de vue morphologique, la plupart des Dombeyoideae partagent deux caractères : la présence d'un pollen globuleux épineux et des cotylédons profondément bifides. *Nesogordonia*, en lignée sœur du clade regroupant les autres genres, est le seul à ne pas présenter ces caractéristiques morphologiques. Endémique de Madagascar et d'Afrique tropicale (18 espèces au total), *Nesogordonia* montre un pollen lisse et des cotylédons entiers (Barnett 1988b). La longue aile inférieure de la graine n'est en effet pas homologue aux graines des *Dombeya* (Barnett 1988b), dont les capsules possèdent des sutures carpellaires marquées et tronquées apicalement. Si le positionnement traditionnel de *Nesogordonia* avec les autres taxons de Dombeyoideae semble problématique d'un point de vue morphologique, son placement en lignée sœur dans les phylogénies moléculaires reste stable (e.g., Nyffeler et al. 1999 ; Skema 2012 ; Dorr 2021 ; Skema et al. 2023). L'étude biogéographique de Skema et al. (2023) propose une origine afro-malgache pour ce genre, aux alentours de 53 millions d'années.

Les “Core Dombeyoids” représentent la dernière lignée à diverger parmi les Dombeyoideae. La jeunesse relative de ce clade (12 Ma, [7-18] Ma) contraste avec son importante diversité ; ce groupe comprend près de 80% des espèces de la sous-famille. Son origine la plus probable serait issue d'une dispersion directe depuis l'Asie. L'hypothèse d'un tempo de diversification plus rapide pendant les 5 derniers millions d'années fait écho à ceux d'autres taxons malgaches (e.g., Fougères arborescentes, Janssen et al. 2008 ; Asteraceae, Strijk et al. 2012 ; Dryopteridaceae, Hennequin et al. 2017). Janssen et al. (2008) proposent l'hypothèse de modèles climatiques en jeu, résultant en des variations importantes du niveau des mers (Haq et al. 1987). Les oscillations climatiques pourraient avoir entraîné des fragmentations répétées des habitats, formant des refuges forestiers temporaires. Cet effet est documenté chez les vertébrés au Quaternaire comme une importante force de spéciation (Wilmé et al. 2006). Mais contrairement aux animaux, la dispersion des spores et des graines est moins altérée par la fragmentation des habitats.

Au sein des « Core Dombeyoids », ayant divergé il y a 12-21 Ma, on trouve le genre *Cheirolaena* Benth. dont l'aire de distribution est la plus vaste parmi les Dombeyoideae. Les « Core Dombeyoids » sont majoritairement malgaches, mais aussi africains et asiatiques. Ils comprennent deux genres malgaches endémiques monospécifiques, *Cheirolaena* et *Paramelhanina* Arènes, une espèce et un hybride (notho-espèce) du genre *Trochetiopsis* Marais, endémique de Sainte-Hélène, ainsi que le genre majoritairement afro-malgache *Melhanina*. La dispersion du clade comprenant *Trochetiopsis* vers Sainte-Hélène aurait eu lieu il y a 3,5 millions d'années. Un fossile de pollen de Dombeyoideae (Muir & Baker 1968), dont l'identification à un genre existant reste difficile, suggère la présence de lignées précédant le genre sur cette île, soutenant ainsi l'hypothèse que l'événement de dispersion pourrait être plus ancien.

Dans le southwestern Indian Ocean Clade, on observerait au moins trois événements de dispersion depuis Madagascar vers l'Afrique. Selon les modèles paléo-océanographiques d'Ali & Huber (2010), les courants marins ont au moins permis des mouvements occasionnels depuis l'Afrique vers Madagascar pendant l'Eocène et l'Oligocène ; du Miocène à aujourd'hui, ces courants sont inversés. Ces courants sont ainsi concordants avec les dispersions des “Core Dombeyoids”. En plus des dispersions vers l'Afrique, il est fort probable qu'une autre dispersion de Madagascar vers l'Asie ait eu lieu aux alentours de [1.55-4.4] Ma. On trouve les *Eriolaena*, en groupe-frère des *Helmiopsiella* Arènes, dont les graines ailées ont probablement aidé à la dispersion.

De nombreux taxons végétaux sont connus pour avoir colonisé les Mascareignes, supposément à partir de Madagascar (e.g., Rubiaceae, Wikström et al. 2010 ; Asteraceae, Strijk et al. 2012 ; Primulaceae, Strijk et al. 2014 ; Rubiaceae, Razafimandimbison et al. 2017 ; Ebenaceae, Linan et al. 2019). C'est le cas des Dombeyoideae pour le "major Mascarenes clade" qui aurait colonisé l'archipel il y a 1 à 6 millions d'années, datation congruente avec les âges des trois îles : [8-10] Ma pour Rodrigues, [7-8] Ma pour Maurice et [2-5] Ma pour la Réunion (McDougall et al. 1965 ; McDougall & Chamalaun 1969 ; Sheth et al. 2003). L'interprétation d'une colonisation directe est cohérente avec le travail de Le Péchon et al. (2010), mais entre en contradiction avec l'hypothèse aujourd'hui révoquée d'îles intermédiaires maintenant submergées, proposée par Le Péchon et al. (2015).

La diversification du plus grand genre de la sous-famille, *Dombeya*, est toujours débattu. Le genre pose en effet question car il n'apparaît pas monophylétique (Skema 2012 ; Dorr & Wurdack 2021 ; Skema et al. 2023). La première lignée du clade à diverger serait un *Dombeya* endémique de Rodrigues (*Dombeya rodriguesiana* F. Friedmann), groupe-frère du genre *Andringitra* C. Skema. De même pour *Dombeya superba* Arènes, qui se place en groupe-frère du clade à graines ailées (Fig. 8). La position de cette espèce serait à valider via des données moléculaires plus complètes. Les *Dombeya* s.s. (*stricto sensu*) excluent en tout quatre espèces de *Dombeya* (Fig. 8). Le clade des *Dombeya* s.s. aurait divergé il y a environ 4 Ma à Madagascar.

Outre le besoin critique d'un échantillonnage précis et complet des différentes sections du genre *Dombeya*, le travail de Skema et al. (2023) souligne encore une fois le fait que Madagascar se comporte comme une source émergente de biodiversité pour les continents, et non comme un milieu destinataire de celle-ci (e.g., Schatz 1996 ; Agnarsson & Kuntner 2012 ; Bacon et al. 2016 ; Bauret et al. 2017 ; Haber et al. 2017). En effet, 70% des événements de dispersion chez les Dombeyoideae proviendraient de Madagascar. L'île est ainsi indubitablement une région clef de l'évolution et de la diversification des Dombeyoideae.

Une révision taxonomique d'ampleur était ainsi nécessaire aussi bien au sein de la sous-famille des Dombeyoideae qu'au sein du genre *Dombeya* lui-même (Skema 2012 ; Le Péchon 2009 ; Le Péchon et al. 2011, 2015). Toutefois, l'échantillonnage taxonomique limité et la faible résolution phylogénétique dans l'ensemble de ces études contrarient les possibilités de nouvelles délimitations taxonomiques au sein des *Dombeya*. Une première étape de révision taxonomique à l'échelle de la section a été accomplie par Skema (2012),

qui a élevé au rang de genre *Andringitra*, les 6 taxons précédemment inclus au sein de la sous-section *Macranthae* Arènes. Bien que ce traitement maintienne *Dombeya* paraphylétique (Skema et al. 2023), le nombre d'espèces présentes au sein du genre se précise avec de solides arguments morphologiques et moléculaires.

En 2021, Dorr et Wurdack proposent une importante révision de la sous-famille en réduisant le nombre de genres de 20 à 14, avec un nouveau genre monospécifique : *Hafotra* Dorr. A ce titre, ils utilisent 5 marqueurs chloroplastiques combinés aux ITS afin de proposer une nouvelle phylogénie des Dombeyoideae complète au niveau générique. Les différents gènes utilisés sont les mêmes que pour les travaux précédents (Skema 2012, 2014) mais l'échantillonnage spécifique se veut plus large. La taxonomie proposée par Dorr et Wurdack ne fait pas consensus au sein des experts, et ses nouvelles combinaisons ne sont pas adoptées (e.g., Skema et al. 2023). En effet, ils résolvent les paraphilies au niveau générique par des extensions à d'autres genres dont nous discutons ci-après la validité taxonomique.

Le genre *Melhanina*, africain, inclurait alors le genre *Trochetiopsis* de Sainte-Hélène et le genre monospécifique asiatique *Paramelhanina*. Cette inclusion ne reflète pas les importantes différences présentes entre *Melhanina* et *Trochetiopsis* décrites respectivement par Forsskål et Marais, qui ont, selon Skema et al. (2023), une origine biogéographique bien différente. Inclure *Paramelhanina* à *Melhanina* est beaucoup moins problématique en ce sens. Par ailleurs, tout le clade mascalien, malgré sa grande hétérogénéité, la complexité de son histoire (Le Péchon 2009 ; Le Péchon et al. 2010, 2015), et ses 4 genres distincts, est renommé en un genre *Ruizia* Cav. étendu. Aucune synapomorphie solide n'est proposée pour soutenir le clade, c'est pourquoi nous préférons adopter ici la taxonomie de Friedmann (1987) utilisés par Le Péchon (2009) et Le Péchon et al. (2010, 2015).

Enfin, le clade à graines ailées devient *Eriolaena*, posant en synonymie *Helmiopsis* H.Perrier et *Helmiopsiella*. La proximité des trois genres avait déjà été discutée par Barnett (1988a, 1988b), mais des apomorphies justifient les rangs taxonomiques actuels (e.g., présence de poils glandulaires sur les pétales d'*Helmiopsis*). Nous considérons que la taxonomie de Dorr et Wurdack (2021) ne suit pas la règle de stabilité de taxonomie, et que l'état de l'art actuel ne suffit pas pour rassembler tous ces genres. Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour vérifier la paraphilie d'*Helmiopsis*.

Dombeya superba Arènes est placé au rang de nouveau genre monospécifique *Hafotra* avec l'espèce *Hafotra superba* (Arènes) Dorr.

Ainsi, le traitement taxonomique de Dorr et Wurdack semble une réponse trop précoce face aux questions phylogénétiques et biogéographiques que posent encore ces genres.

A ce jour, on compte donc deux principaux traitements du genre *Dombeya*, celui de Dorr & Wurdack (2021) qui restreignent le genre à un ensemble paraphylétique comprenant les "*Dombeya sensu stricto*" de Skema (2012) avec *Dombeya rodriguesiana*, et le traitement de Skema et al. (2023 ; voir Fig. 8) que nous adoptons ici. Le genre *Dombeya* est étudié en tant que clade élargi, correspondant au southwestern Indian Ocean Clade, intégrant plusieurs autres genres (e.g. *Ruizia*, *Astyria* Lindl., *Trochetia*, *Helmiopsis*, *Helmiopsiella*, *Eriolaena*, *Andringitra*).

L'approche que nous avons adoptée ici, et dans la continuité des travaux de Skema et al. (2023), est plus intégrative, car outre le réexamen morphologique détaillé des taxons à étudier, nous privilégierons en particulier l'utilisation de données moléculaires à l'échelle du génome chloroplastique et d'exons nucléaires, dans le but d'obtenir les topologies les mieux résolues qui soient. En outre, au sein des Dombeyoideae, nous nous restreindrons au genre *Dombeya* lui-même, tout au moins tel que circonscrit dans Skema et al. (2023).

I.1.3. *Dombeya* Cav.

Madagascar abrite une flore extrêmement riche, avec au moins 14 000 espèces natives de plantes vasculaires (82% étant restreintes à cette île), mais a souffert d'une déforestation sévère depuis plus d'un demi-siècle (Antonelli et al. 2022 ; Suzzi-Simons 2023). De plus, malgré tous les travaux réalisés en systématique, les connaissances taxonomiques de base font encore défaut pour plusieurs grands genres complexes, et c'est particulièrement le cas du genre paléotropical *Dombeya*. En effet, *Dombeya* (compris ici au sens large, et selon Skema et al., 2023) est le genre le plus diversifié parmi les Dombeyoideae. 19 espèces sont présentes en Afrique continentale, étendue à la péninsule arabique (Seyani 1991), 14 espèces aux Mascareignes (Le Péchon et al. 2011), et entre 100 et 150 espèces sont recensées à Madagascar selon diverses estimations (voir Skema 2012). Le genre est ainsi très diversifié, mais les datations de différentes études lui donnent un âge relativement jeune (~4 Ma), ce qui soutient l'hypothèse d'une radiation évolutive.

Comme précisé plus haut, l'étude des relations de parenté au sein du genre *Dombeya*, qui permettra d'en inférer l'histoire précise, doit reposer sur un échantillonnage le plus complet possible, et cet échantillonnage doit ainsi rendre compte des diverses sous-lignées au niveau infragénérique. Cela revient en quelque sorte à vérifier la validité des divers taxons infragénériques, principalement les sous-genres et/ou les sections, publiés depuis la description du genre par Cavanilles (1787). Comme une révision complète de l'ensemble des taxons infragénériques de *Dombeya* dépasse largement le cadre d'un travail de thèse, dans la continuité du remarquable travail de Skema (2014), nous avons sélectionné pour cette thèse une section en particulier : celle nommée *Dombeya*, et qui est donc la section incluant l'espèce type *Dombeya acutangula*. Celle-ci rassemblerait les *Dombeya* dont la cyme est bipare avec des unités terminales de type scorpioïdes (voir Fig. 20), caractère unique chez les Dombeyoideae. Son aire de répartition est identique à celle du genre (Fig. 9), indice de son importance dans l'histoire de la diversification des *Dombeya*.



Figure 9. Distribution du genre *Dombeya* et de la section *Dombeya* (même distribution).

Afrique tropicale orientale (Mozambique, Zambie, Malawi, Tanzanie), îlots du canal du Mozambique, (e.g., Juan de Nova) et ouest de l'océan Indien (Madagascar, Mascareignes).

La révision complète de la section *Dombeya* participe donc pleinement au projet de la révision globale du genre et des études sur son évolution et sa radiation dans la région afro-malgache. Cette révision globale est en outre attendue pour aider à la conservation de taxons largement menacés dans leurs habitats naturels.

Pour réaliser cette révision de la section, le travail a été effectué en 3 étapes, qui définissent chacune un chapitre. Le chapitre II poursuit la mise en contexte de cette introduction, une liste d'espèces appartenant à la section d'étude est ainsi proposée avec des notes nomenclaturales sur les types. Les taxons sont présentés et leurs caractères diagnostiques discutés. Dans un deuxième temps et dans le chapitre III, les hypothèses d'espèces développées au premier chapitre sont testées par une analyse quantitative statistique sur les organes de fleurs, traits variables et informatifs au niveau systématique à l'échelle de la sous-famille, et une analyse qualitative des organes végétatifs est menée en parallèle dans le but d'identifier des caractères diagnostiques complémentaires. Le chapitre IV est basé sur une approche de génomique, seconde méthode pour tester les hypothèses d'espèces et reconstruire les liens de parenté entre les taxons. Pour la révision taxonomique de cette section, le concept phylogénétique d'espèce sera suivi (Nixon & Wheeler 1990) en délimitant les espèces comme la plus petite unité supportant une combinaison unique de caractères.

II. Taxonomie et nomenclature de la section *Dombeya* : états des lieux.

Botany Letters 2024

Updated nomenclature and re-establishment of the genus *Dombeya* Cav. section *Dombeya* (Dombeyoideae, Malvaceae)

LUCILE JOURDAIN-FIEVET^{1,2,6*}, JEAN-YVES DUBUISSON^{1,7}, WENDY APPLEQUIST^{3,8},
CYNTHIA SKEMA^{4,9}, TIMOTHEE LE PECHON^{2,5,10}

¹ Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Sorbonne Université - SU, MNHN, CNRS, EPHE-PSL, 57 rue Cuvier, CP48, 75005 Paris, France.

² Meise Botanic Garden, Nieuwelaan 38, 1860 Meise, Belgium

³ William L. Brown Center, Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, U. S. A.

⁴ Morris Arboretum & Gardens of the University of Pennsylvania, 100 E. Northwestern Avenue, Philadelphia, Pennsylvania 19118, USA.

⁵ Fédération Wallonie-Bruxelles, Service Général de l'Enseignement supérieur et de la Recherche scientifique, Bruxelles, Belgium.

⁶ lucilejourdainfieviet@gmail.com ; 0000-0001-6959-5629

⁷ jean-yves.dubuisson@mnhn.fr ; 0000-0002-3050-1901

⁸ wendy.applequist@mobot.org ; 0000-0001-7509-0432

⁹ cks28@cornell.edu; 0000-0002-0574-3589

¹⁰ timothee.lepechon@plantentuinmeise.be; 0000-0003-3668-753X

* Author for correspondence. E-mail: lucile.jourdain@edu.mnhn.fr

Abstract

Here we provide a list of all the legitimate names and synonyms of the species and infraspecific taxa in *Dombeya* sect. *Dombeya*. This autonymic section includes 11 species, 2 subspecies and 6 varieties showing a unique trait within Dombeyoideae: a biparous cyme with scorpioid terminal units. These species were previously included in two sections: *Dombeya* sect. *Capricornua* Arènes and *D.* sect. *Paracapricornua* Arènes, though neither of these names followed nomenclatural rules. Four lectotypes (*Dombeya cincinnata* K.Schum., *Dombeya leucorrhoea* K.Schum., *Dombeya metameropsis* Hochr. var. *kitombaensis* Hochr., *Dombeya urenoides* Hochr.), and three second-step lectotypes (*Dombeya borraginopsis* Hochr., *Dombeya rubifolia* Baill., *Dombeya greveana* Hochr.) are designated here. This work constitutes the basis for a future integrative revision of section *Dombeya*.

Keywords: Africa, *Capricornua*, *Dombeya acutangula*, Madagascar, Mascarenes.

Introduction

Madagascar is home to an extremely rich flora, with at least 14,000 native species of vascular plants (82% restricted to this island), but has suffered from severe deforestation for at least half a century (Antonelli et al. 2022; Suzzi-Simons 2023). Moreover, despite remarkable and ongoing systematic research, basic taxonomic knowledge is still lacking for several large and complex genera, such as the palaeotropical genus *Dombeya* Cavanilles (1787, App. 4, *nom. cons.*) Dombeyoideae (Beilschmied 1833, p. 86-106), Malvaceae. This genus comprises about 2% of Madagascar's native flora, yet the taxonomy of *Dombeya* remains poorly known; estimates of the number of species for the genus range widely, from 150 to more than 200 (Kubitzki and Bayer 2003).

The last infrageneric taxonomic treatment for Malagasy species of *Dombeya* (i.e., Arènes 1959a) is considered by current specialists as inadequate (Le Péchon et al. 2009; Skema 2012; Applequist 2014). Indeed, recent molecular studies (Skema 2012) have found that the two traditional subgenera, subgenera *Dombeya* and *Xeropetalum* (Raffeneau-Delile 1826, p. 84) K. Schumann (1900, p. 20) as delimited by Arènes (1959a), are paraphyletic, with some traditional sections being paraphyletic as well. As such, one approach to tackle taxonomic work on this diverse and morphologically complex genus is to define smaller, manageable groups that are likely monophyletic on the basis of distinctive morphological traits and/or molecular phylogenetic relationships (e.g., Applequist 2014; Skema 2014).

A case in point is *Dombeya* section *Dombeya*. Planchon (1850) was the first to divide *Dombeya* into sections, thereby automatically creating the autonymic section *Dombeya* (Fig. 1). He incorrectly named it section *Eudombeya* Planchon (1850, p. 225), a name that is invalid through its violation of Articles 21.3 and 22.2 of the International Code of Nomenclature (Turland et al., 2018) but can be corrected to sect. *Dombeya*. In this section, Planchon included five species, morphologically characterized within *Dombeya* by their “bifid cymes similar to two bifid racemes” [sic] (i.e., flowers arranged in biparous scorpioid cymes, Fig. 1). The first species referable to this group, *D. palmata* Cavanilles (1787: App.[iv]) (= *D. acutangula* Cavanilles (1787: App.[iv])), is the type species of the genus. In his original manuscript, Cavanilles used the terms subcorymboid or raceme to describe the inflorescences of *D. palmata* and *D. acutangula*, respectively. However, Cavanilles certainly misinterpreted the architecture of the inflorescence as within *Dombeya* sect. *Dombeya*, flowers are typically arranged in biparous scorpioid cymes. The two type specimens described by Cavanilles (i.e., MA-01-00475632 and MA-01-00475627) exhibit without ambiguity this latter type of inflorescence (Fig. 1).

In treating *Dombeya* from Reunion Island (Indian Ocean), Jacob de Cordemoy (1895) recognized 3 sections, *Assonia* (Cavanilles) Cordemoy, *Dombeyella* Cordemoy, and “*Eudombeya* Cordemoy” [sic], with sect. *Eudombeya* further divided into two series, Serie A and Serie B. Jacob de Cordemoy placed several species referable to sect. *Dombeya sensu* Planchon into his Serie B on the basis of having a biparous scorpioid cyme. While working on African species, Schuman (1900) recognized two subgenera, *Dombeya* and *Xeropetalum*, which could be distinguished by their 5-carpellate versus 2- or 3-carpellate gynoecium, respectively. In his treatment, Schumann did not adopt any previous sectional classification, but discriminated in his identification key two species, *D. cincinnata* Schumann (1895, p. 270) and *D. polyphylla* Schumann (1900, p. 32,33), presenting a biparous “borraginoïd (sic)” cyme (*i.e.*, scorpioid). In his revision dealing with Malagasy species of *Dombeya*, Hochreutiner (1926) adopted the two subgenera (*Dombeya* and *Xeropetalum*) defined by Schumann (1900) and amended former sectional classifications (*i.e.*, Planchon, 1850; Jacob de Cordemoy 1895), following the third principle of the International Code of Nomenclature (Turland et al., 2018). Hochreutiner (1926) agreed with Jacob de Cordemoy’s Serie B (1895) and grouped nine species sharing biparous scorpioid cymes in his new section *Capricornua* Hochreutiner (1926, p. 10). Interestingly, this author so strongly prioritized the inflorescence architecture trait of a biparous scorpioid cyme over that of carpel number that he allowed the 3-carpellate *D. borraginea* Hochreutiner (1926, p. 62-63) to be placed in subg. *Dombeya* so as to retain its membership in sect. *Capricornua*.

The last complete treatment of *Dombeya* from Madagascar (Arènes 1958, 1959a) was directly inspired by Hochreutiner’s work. However, Arènes strictly followed the definition of the two subgenera, *Dombeya* and *Xeropetalum*, based on carpel number. Consequently, he created the new section *Paracapricornua* Arènes (1958, p. 359), belonging to subg. *Xeropetalum*, to accommodate species with biparous scorpioid cymes and a 2-3-carpellate gynoecium (*i.e.*, *D. borraginea* and *D. glaberrima* Arènes). Furthermore, Arènes (1958) divided sect. *Capricornua* into two subsections: subsect. *Greveanae* Arènes (1958, p. 297), encompassing 7 species (5 formerly included in sect. *Capricornua* by Hochreutiner), and subsect. *Rigidae* Arènes (1958, p. 296) with two species, *D. linearifolia* Hochreutiner (1907, p. 1) and *D. rigida* Baillon (1885, p. 487-488). According to Arènes (1958), subsect. *Rigidae* was distinguished from subsect. *Greveanae* by having papillose glands on the basal portion of the adaxial petal surface (versus glandular tissue on the basal adaxial portion of the calyx). After his work on *Dombeya* of Madagascar, Arènes (1959b) revised *Dombeya* in the Mascarene islands (Mauritius, Réunion, and Rodrigues) and included three species in his subsect. *Greveanae*: *Dombeya acutangula* Cav., *Dombeya triumfettifolia* Boj. and *Dombeya borraginopsis* Hochr.

It must be clarified that Arènes (1959a, p. 248) wrongly applied the name “sect. *Dombeya*” [sic] to the largest group of 5-carpellate species of *Dombeya*, those with biumbellate or sometimes cymose-umbellate inflorescences. As that group did not include the type of *Dombeya*, it cannot use the autonym and is instead correctly called sect. *Dombeyastrum* Planchon (1850, p. 225). Because Hochreutiner (1926) had not included the African type species in his circumscription, sect. *Capricornua* was indeed validly published. However, if African and Malagasy *Dombeya* with biparous scorpioid cymes are placed in the same section, the taxon must be called sect. *Dombeya*, as the autonymic name always has priority.

In revising *Dombeya* from the Mascarenes, Friedmann (1987) did not use any previously published infrageneric classification. In his treatment, he considered 14 species, of which one species is referable to section *Dombeya* (i.e., *D. acutangula* including two subspecies and two varieties). In the frame of a taxonomic revision of *Dombeya* species in Africa, Seyani (1991) adopted a broad definition of the concept *Dombeya acutangula*. He recognized only one widely distributed species, *D. acutangula*, in the south-western Indian Ocean region and Africa, noting that it was difficult to characterize the numerous taxa described by Arènes (1958, 1959a, b) and Hochreutiner (1926). As a consequence, taxa with biparous scorpioid cymes described by these two authors in Madagascar were all placed in synonymy with *D. acutangula*. Table 1 provides a list of all *Dombeya* species with biparous scorpioid cymes and corresponding infrageneric classification according to various authors.

Since Jacob de Cordemoy’s treatment (1895), this section was segregated from other sections by its distinctive inflorescence architecture organised in biparous scorpioid cymes. Molecular studies (Le Péchon et al. 2010; Skema 2012; Dorr and Wurdack 2021) have partially clarified some taxonomic uncertainties. For example, Skema (2012) transferred the morphologically distinctive species of subsection *Rigidae* Arènes to the genus *Helmiopsis*. H. Perrier (1944, p. 230), and Dorr and Wurdack (2021) have since placed them, along with other *Helmiopsis* species, into an expanded *Eriolaena* DC. (1823, p. 102). However, the monophyly of the remaining species with a scorpioid inflorescence is not yet fully confirmed by molecular studies, as many relationships within *Dombeya* are only weakly supported (Skema et al. 2023) and determining species delimitations within sect. *Dombeya* remain difficult. Phylogenies sampling faster evolving molecular markers may help clarify infrageneric relationships within *Dombeya*.

The present study is the first publication from an ongoing, integrative, taxonomic revision of sect. *Dombeya*. In this framework, we aim to clarify and to list all valid names of specific and infraspecific taxa that present the combination of traits (i.e., marcescent petals, glandular patches on the sepals, and biparous scorpioid cymes) characteristic of sect. *Dombeya*.

Results and discussion

Working under the hypothesis that the biparous cyme with a scorpioid ultimate unit supports the circumscription of an infrageneric taxon within *Dombeya*, we propose below a list of 19 valid taxa including 11 species, 2 subspecies and 6 varieties.

Family Malvaceae Juss., Gen. pl 271 (1789)

Subfamily **Dombeyoideae** Beilsch., in Flora Allg. bot. Ztg 86: 106 (1833)

Genus ***Dombeya*** Cav., Dissertatio botanica App. IV (1786), nom. cons.

Type species: *Dombeya palmata* Cav., Dissertatio botanica 3: 122 (1787), designated by Green International Botanical Congress of Cambridge. Nomenclature. Proposals by British Botanists. 105 (1929).

= *Dombeya acutangula* Cav., Dissertatio botanica 3: 123 (1787).

Section ***Dombeya*** sensu Planchon (1850), non Arènes (1959a).

= sect. *Capricornua* Hochr., Candollea 3: 59 (1926).

Notes – The section *Dombeya*, originally *Eudombeya*, is here named according to the International Code of Nomenclature, Turland et al. (2018). According to Article 21.3. “The epithet in the name of a subdivision of a genus is not to be formed from the name of the genus to which it belongs by adding the prefix *eu-*” [sic]. Thus, Planchon’s designation is not validly published, nor was a later superfluous publication of the same designation by Jacob de Cordemoy (1895, p. 308). The section renamed here is autonymic: it includes the type of the genus and must therefore bear its nomen according to Article 22.1 of the ICN. Autonymic taxa at infrageneric and infraspecific levels are not attributed to any authority.

1. *Dombeya acutangula* Cav., Dissertatio botanica 3: 123 (1787).

≡ *Cavanilla acutangula* (Cav.) J.F.Gmel., Syst. Nat. 3: 1037 (1792).

Type – REUNION. Without locality, *s. d.*, *Commerson s. n.* (holotype, MA 01-00475627 photo!).

= *Dombeya palmata* Cav., *Dissertatio botanica* 3: 122 (1787). ≡ *Cavanilla palmata* (Cav.) J.F.Gmel., *Syst. Nat.* 3: 1037 (1792).

Type – REUNION. Without locality, *s. d.*, *Commerson s. n.* (holotype, MA 01-00475632 photo!; isotype, P-JU 12497!).

Notes – The combination of Cavanilles' *Dombeya* taxa under *Cavanilla* by Gmelin (1792) is not correctly reported in the online databases (IPNI, Tropicos), which suggest that Gmelin's binomials were names of new taxa and had no original basionyms. We correct the attribution here.

Dombeya palmata and *Dombeya acutangula* were published simultaneously in (Cavanilles 1787, p. 122, 123) so were of equal priority. The description of *D. palmata* was based upon a young specimen of the species described as *D. acutangula*. *Dombeya palmata* was later put in the synonymy of *D. acutangula* (Baker 1877), so *D. acutangula* is the name that must be used for the species, although the type of the genus is still given as *D. palmata*, not *D. acutangula*.

Distribution: Reunion island, Mauritius, Rodrigues. The subspecific or varietal identity of the plants on Rodrigues is not known.

1.1. *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula*

1.1.1. *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula*

= *Dombeya tiliifolia* Cav., *Dissertatio botanica* 3: 124 (1787), as *tiliaefolia*. ≡ *Cavanilla tiliifolia* (Cav.) J.F.Gmel., *Syst. Nat.* 3: 1037 (1792), as *tiliaefolia*. ≡ *Dombeya acutangula* var. *tiliifolia* (Cav.) Arènes, *Mém. Inst. Sci. Madag.*, sér. B, 9: 198 (1959b), as *tiliaefolia*.

Type – REUNION. Without locality, *s. d.*, *Commerson s. n.* (holotype, MA 475636 photo!; isotype, P-JU 12500!).

= *Dombeya cordifolia* D.C., *Mém. Mus. natl. hist. nat.* 10: 499 (1823).

Type – Cult. Bengal, *s.d.*, *Leschenault de la Tour s.n.* (holotype, G 00208679 photo!).

Distribution: Endemic to Reunion island?

Notes – The name *Dombeya angulata* Cav. was considered as a synonym of *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula* by several authors (*i.e.*, Arènes 1959b; Baker

1877; Friedmann 1987; Seyani 1991). However, investigations of the type material of *D. angulata* suggested a different interpretation, which requires further investigations. Therefore, *D. angulata* is not listed as a synonym in the present study.

1.1.2. *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *palmata* (Cav.) Arènes, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 9: 198 (1959b). ≡ *Dombeya palmata* Cav. Arènes, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 9: 198 (1959b).

Type – REUNION. Without locality, s. d., Commerson s. n. (holotype, MA 475632, photo!).

= *Dombeya palmatifomis* Arènes, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 9: 209 (1959b).

Type – REUNION. Without locality, s. d., Commerson s. n. (holotype, P-JU 12497!; cited by Seyani [1991]).

Notes – Mauritius is also cited by Arènes as a locality, but *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* has not been collected on that island.

Distribution: Endemic to Reunion island?

1.2. *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* F. Friedmann, Adansonia, sér. 2, 20: 445 (1981).

Type – MAURITIUS. Mt Trois Mamelles Face Sud, s.d., F. Friedmann 2357 (holotype, P 00037287!).

Distribution: Endemic to Mauritius. All *Dombeya acutangula* specimens from Mauritius belong to this taxon.

2. *Dombeya borraginea* Hochr., Candollea 3: 58 (1926).

Type – MADAGASCAR. Ambongo, “anciennes dunes de la rive droite de la Mahavavy à Stampika [or Stampitso]” [sic!], May 1902, H. Perrier 1430 (lectotype, P 00039942!, designated by Arènes, Candollea 16: 360 [1958]; isolectotype, G 00015185 image!).

Notes – *Dombeya borraginea* was formerly placed within section *Capricornua* by Hochreutiner (see above). Later, Arènes (1958) excluded the species from the latter section, on the basis of the number of carpels (*D. borraginea* has 3 carpels, whereas the other species have 5). In this work, we followed Hochreutiner’s treatment: *Dombeya borraginea* is included in sect. *Dombeya* as it shows a biparous scorpioid cyme, the diagnostic character state of this section.

As for most of his new taxa, Hochreutiner (1926) cited the original material, “Perrier de la B., Pl. Mad. n. 1430” [sic], without specifying the herbarium or herbaria at which it was held. The only intact specimen is at P; however, there is a fragmentary duplicate at G, formerly filed in Herb. Delessert, which includes labelling with Hochreutiner’s handwritten determination and a sheet of sketches probably made by himself. Though this duplicate is far inferior, it was treated as a specimen and was not excluded from the citation, so both duplicates must be considered syntypes. Arènes (1958) included in his exsiccatae list “*Perrier 1430* (type, P.)” [sic], which at that time sufficed to designate the P specimen as lectotype.

Distribution: North-East Madagascar.

3. *Dombeya borraginopsis* Hochr., *Candollea* 3: 59 (1926).

Type – MADAGASCAR. Andringitra massif, “près des torrents” [sic!], April 1921, *H. Perrier 13734* (lectotype, P 00039944!, here designated from Arènes, *Candollea* 16: 299 [1958]; isolectotypes, G 00015183 photo!, P 00039943!).

Notes – As for *Dombeya borraginea*, above, Hochreutiner (1926) cited the collection *H. Perrier 13734* without specifying an herbarium. In this case, there are two intact duplicates at P and one at G. Arènes (1958) listed this specimen, the only known material, with the parenthetical “(type, P.)” [sic]. This constituted an effective first-step lectotypification under Art. 9.17 of the *ICN* (Turland et al. 2018), ensuring that the lectotype must be at P; however, since there are two duplicates at P, one of these should be further selected. The duplicate that has been treated as the type has far more complete labelling, so we select it to preserve that usage.

Distribution: Center of Madagascar.

4. *Dombeya cincinnata* K.Schum., *Pflanzenw. Ost-Afrikas* 2: 270 (1895).

Type – TANZANIA. Amboni, April 1894, *Holst 2204* (lectotype, K 000240989 photo! here designated; isolectotypes BM? n.v., HBG 512239 photo!).

Notes – This name was treated by Seyani (1991) as a synonym of his quite broadly defined *Dombeya acutangula*. Schumann cited *Holst 2204* without specifying a herbarium. Seyani reported that the type had been at B and destroyed (likely, as this was the fate of much of Schumann’s material) and that there were isotypes at K and BM, but without designating a lectotype. However, we failed to relocate the BM specimen in the online database. JSTOR Global Plants (2024) provides images of the isotype at K and an additional isotype at HBG; the one at K is in better condition so is selected as lectotype.

Distribution: Tanzania, Mozambique, Malawi, east Zambia.

4.1. *Dombeya cincinnata* var. *stuhmannii* (K. Schum.) K. Schum., Notizblatt des Konigl. Berlin: botanischen Gartens und Museums zu Berlin 2: 302 (1899).

≡ *Dombeya stuhmannii* K.Schum., Notizblatt des Konigl. Berlin: botanischen Gartens und Museums zu Berlin 2: 302 (1899).

Type – TANZANIA. “Landschaft Ukwira bei Kissima, im Buschwald” [sic!], fl. July 1894, *Stuhlmann 8414* (holotype, B†; isotype BR, lost?).

Notes – The typus of *Dombeya stuhmannii* at Berlin (*Stuhlmann 8414*) has been destroyed, and the only isotype at BR has probably been lost. Selection of a neotype will be necessary, but this should not be done until after a critical assessment of the taxonomy of the *D. acutangula* complex.

Distribution: Tanzania, Mozambique, Malawi, East Zambia.

5. *Dombeya greveana* Baill., Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1: 492 (1885).

Type – MADAGASCAR. Mouroundava, Békapé river, s.d., *Grevé 137* (lectotype, P 00042031!, here designated from Arènes, Candollea 16: 300 [1958]; isolectotypes, K 000241163 photo!, P 00042029!, P 00042030!).

Notes – In publishing *Dombeya greveana*, Baillon (1885) cited two collections, *Grevé 137* and *Grandidier 40*. The latter was excluded from the species by Hochreutiner (1926). Arènes (1958) stated that the lectotype was at P; this was a first-step lectotypification as there are actually three duplicates of *Grevé 137* at P. For a second-step lectotypification, we here select the duplicate barcoded P00042031 because it is in superior condition, having both a good number of flowers at anthesis and budding inflorescences that clearly display the scorpioid morphology.

Distribution: Center, East and South-west of Madagascar.

5.1. *Dombeya greveana* var. *greveana*

= *Dombeya metameropsis* Hochr., Candollea 3: 67 (1926). var. *kitombaensis* Hochr., Candollea 3: 67 (1926).

Type – MADAGASCAR. Kitomba, March 1890, *Grevé 66* (lectotype, G 00015196 photo!, here designated).

= *Dombeya metameropsis* var. *belambanensis* Hochr., Candollea 3: 68(1926).

Type – MADAGASCAR. Center, South-Betsiléo, Mt Belambana, near 1000m. alt, May 1912, *H.Perrier 5582* (holotype, G 00015195 photo!).

Note – In describing *Dombeya metameropsis* var. *kitombaensis*, Hochreutiner (1926) specified that the sole cited gathering, *Grevé 66*, was found “in Hb. Paris et Deless.” [sic]; those two duplicates are therefore syntypes. Arènes (1958, 1959a) neglected to comment on the type status of *Grevé 66*, so selection of a lectotype is still needed. The whereabouts of the P duplicate are unknown, whereas the G duplicate is in good condition and its image is available online; therefore the latter is selected.

Distribution: Center, East and South-west of Madagascar.

5.2. *Dombeya greveana* var. *metameropsis* (Hochr.) Arènes in Candollea 16: 301 (1958).

≡ *Dombeya metameropsis* Hochr., Candollea 3: 65-67 (1926).

≡ *Dombeya metameropsis* var. *metameropsis* (as *typica*, by Hochreutiner Candollea 3: 67 [1926]).

Type – MADAGASCAR. Ambongo, Manongarivo, July 1903, *H.Perrier 5540* (lectotype, P 00042033! designated by Arènes, Candollea 16: 301 [1958]; isolectotype, G 00015194 photo!).

Notes – In describing *Dombeya metameropsis*, Hochreutiner (1926) cited three gatherings. Arènes (1958) designated *Perrier 5540* at P as lectotype.

Distribution: West of Madagascar and cited in Juan de nova.

6. *Dombeya leucorrhoea* K.Schum., Bot. Jahrb. Syst., Pflanzengesch. Pflanzengeogr 30: 353 (1902).

Type – TANZANIA. Wetter gorges on the Rumbira, 800m alt., 13 May 1899, *Goetze 898* (B†, lectotype, BR 0000006290290!, here designated; isolectotypes, E 00200372 photo!, K 000240992 photo!, BM 013850065 photo!).

Notes – The original holotype was destroyed in the fires of 1944 which affected the Berlin Herbarium, hence a lectotype is designated here from among the existing isotypes.

7. *Dombeya marivorahonensis* Arènes, Candollea 16: 297-298 (1958).

Type – MADAGASCAR. “Centre: massif de Marivorahona, au S.-W. de Manambato (Haute Mahavavy du Nord, district d'Ambilobe), alt. 1750 m“ [sic!], 18–26 March 1951, *Humbert & Capuron 25666* (holotype, P 00044751!; isotypes, MO 176408 photo!, TAN 000711 photo!).
Distribution: North and Center of Madagascar.

8. *Dombeya quinquecostata* Arènes, *Candollea* 16: 298 (1958).

Type – MADAGASCAR. *s. l., s.d., Baron 6161* (holotype, P 00044934!).

Notes – This species is known from a single sheet (the holotype) which is in a poor state of preservation.

Distribution: Madagascar.

9. *Dombeya rubifolia* Baill., *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* 1: 487 (1885).

Type – MADAGASCAR. Diégo-Suarez Bay, *s.d., J. Bernier 343* (lectotype, P 00044953!, here designated from Arènes, *Candollea* 16: 298 [1958]; isolectotypes, G 00015380 photo!, P 00044954!).

Notes – Only 4 specimens of this species are known in collections. Baillon (1885) cited two gatherings for *D. rubifolia*, *Bernier “2nd envoi”* [sic] *348* and *Boivin 2602* (communicated by Bernier). For the former, the number *348* was an error for *343*, which appears on all three available duplicates. Arènes (1958) listed *Bernier 343* at P as the lectotype. There are two duplicates at P; the better duplicate, with more complete labelling, has been labelled in-house at P as the type and that is here confirmed by second-step lectotypification.

Distribution: South–West of Madagascar.

10. *Dombeya triumfettifolia* Bojer, *Rapp. a. Trav. Soc. Hist. nat. Ile Maurice* 11: 47 (1841), as *triumfettaefolia*.

Type – MADAGASCAR. “Legi in montibus calcareis locis aridis in sinu (St.-Augustin) dictv” [sic!]. fr. Nov., *Bojer s.n.* (holotype, G 00015377 photo!)

Notes – Bojer (1841) cited only a locality, but the collection was his own. Only a poor fragmentary specimen is known from G, where Hochreutiner (1926) reported the type to be located. Seyani (1991) claimed that the type was at P, though he did not see it, and that there was an isotype at K (which, implicitly, he should have seen). If either of those existed, they might be preferable lectotypes, but no such specimens have been located. Also, the original publication was issued in 1841. Hochreutiner and Arènes wrongly claimed that the first publication was published in 1883.

Distribution: Center-East, South of Madagascar, dry areas only.

11. *Dombeya urenoides* Hochr., Candollea 3: 61-62 (1926).

Type – MADAGASCAR, Ambovombe, Androy, 18th April 1924, *Decary 2565* (lectotype, P00046560!, here designated; isolectotypes, G00015422 photo!, P00046561!).

Notes – Hochreutiner (1926) specified that the type was *Decary 2565* “in Hb. Paris” [sic!]; there are actually two duplicates in P, which are therefore syntypes. The better, better-labelled syntype at P has been labelled as “type” [sic!] and the other as “isotype” [sic!], but no formal choice of lectotype has previously been published; we therefore select the better duplicate as lectotype. The isotype at G is fragmentary but accompanied by a large drawing.

Distribution: South of Madagascar, dry areas.

Conclusion

The list of names proposed here sets out a taxonomic framework, in which the vague concept of *Dombeya acutangula* is re-circumscribed. The autonymic section includes 11 species, 2 subspecies and 6 varieties showing a biparous cyme with scorpioid terminal units. The taxonomic ranks are clarified, making it now possible to study the species hypotheses of *Dombeya* section *Dombeya* in a future taxonomic revision.

Acknowledgments

We are grateful to all the curators and technicians of the following herbaria for providing help and HD-scans of the requested specimens: B, BE, P, MA, G, BM and K. Finally, we acknowledge the two reviewers for suggesting improvements to the manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding details

This work was supported by the Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB); the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), Sorbonne Université, the Botanical Garden of Meise; the Missouri Botanical Garden; Morris Arboretum & Gardens of the University of Pennsylvania and the Fédération Wallonie-Bruxelles.

ORCID

Lucile Jourdain Fievet <http://orcid.org/0000-0001-6959-5629>

Jean-Yves Dubuisson <http://orcid.org/0000-0002-3050-1901>

Wendy Applequist <http://orcid.org/0000-0001-7509-0432>

Cinthia Skema <http://orcid.org/0000-0002-0574-3589>

Timothée Le Péchon <http://orcid.org/0000-0003-3668-753X>

Author contributions

Conceptualization: LJF and TLP; investigation and contribution to the botanical content: LJF, TLP, JYD, WA and CS; draft preparation: LJF, TLP and JYD; writing, editing and reviewing of the manuscript: LJF, TLP, JYD, WA and CS.

Data availability statement

Digital data that support this study are openly available in Kew Herbarium's Digital Collection (<http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do>), the Digital collections of the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris (<https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/>), the collections of the Real Jardín Botánico de Madrid (<https://coleccion.es/rjb.csic.es/>), the Digital collection of the Botanic Garden of Meise (<https://www.botanicalcollections.be>) and the Natural History Museum of London (<https://data.nhm.ac.uk/>).

Non-digital data are curated at herbaria mentioned in the text.

References

Antonelli A, Smith RJ, Perrigo AL, Crottini A, Hackel J, Testo W, Farooq H, Torres Jiménez HMF, Andela N, Andermann T, et al. 2022. Madagascar's extraordinary biodiversity: Evolution, distribution, and use. *Science*. 378(6623): eabf0869.

Applequist WL. 2011. A revision of the *Dombeya rigida* complex (Malvaceae). *Adansonia*. 33(2): 249–262.

Applequist WL. 2014. A Taxonomic Revision of *Dombeya* Sect. *Decastemon* (Malvaceae) *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 99(4): 553–619.

Arènes J. 1958. Les *Dombeya* de Madagascar et des Comores. *Candollea*. 16: 247–449.

Arènes J. 1959a. Sterculiacées. In: Humbert H, editor. Flore de Madagascar et des Comores. Paris: Typographie Firmin-Didot et Cie; p. 247–449.

Arènes J. 1959b. Les *Dombeya* des îles des Mascareignes. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*. 9: 189–216.

Baillon H. 1885. Liste des plantes de Madagascar. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Paris*. 1: 465–472.

Baker JG. 1877. Flora of Mauritius and the Seychelles: Description of the Flowering Plants and Ferns of Those Islands. Mauritius: Authority of the Colonial Government of Mauritius.

Beilschmied CT. 1833. J. Flora oder Botanische Zeitung: welche Recensionen, Abhandlungen, Aufsätze, Neuigkeiten und Nachrichten, die Botanik betreffend, enthält. 16: 49–111.

Bojer W. 1837. Hortus Mauritianus: ou énumération des plantes, exotiques et indigènes, qui croissent à l'Île Maurice, disposées d'après la méthode naturelle. Mauritius: Imprimerie d'Aimé Mamarot et Compagnie.

Bojer W. 1841. Espèces nouvelles de plantes à Madagascar et aux îles Comores. *Rapport Annuel sur les Travaux de la Société d'Histoire Naturelle de l'Île Maurice*. 11: 44–47.

Bojer W. 1842. Descriptions de diverses Plantes nouvelles de Madagascar, des îles Comores et de l'île Maurice. *Annales des sciences naturelles. Botanique et biologie végétale*. 2: 184–192.

Cavanilles AJ. 1787. *Monadelphiae classis dissertations decem, tertia dissertatio botanica*. Paris: Apud F.A. Didot.

de Candolle AP. 1823. Sur quelques genres nouveaux de la famille des Buttnériacées. *Mémoire du Muséum d'Histoire Naturelle*. 10: 97–115.

Dorr LJ, Wurdack KJ. 2021. Indo-Asian *Eriolaena* expanded to include two Malagasy genera, and other generic realignments based on molecular phylogenetics of Dombeyoideae (Malvaceae). *Taxon*. 70(1): 99–126.

Friedmann F. 1981. Sterculiacées et Lecythidacées nouvelles aux Mascareignes. *Adansonia*. 20: 439–449.

Friedmann F. 1987. Sterculiacées. In: Bosser J, Cadet T, Guého J, Marais W, editors. *Flore des Mascareignes: La Réunion, Maurice, Rodrigues*. Vol. 53. Mauritius: The Sugar Industry Research Institute, p. 1–50.

GBIF: global biodiversity information facility. 2001-2023. [accessed 2023 Nov 1]. <https://www.gbif.org/>.

Gmelin JF. 1792. *Systema naturae per regna tria naturae : secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tome II. Leipzig: G.E. Beer.

Green ML. 1929. Proposed standard-species of nomina generica conservanda. In: International Botanical Congress of Cambridge, editor. *Nomenclature. Proposals by British Botanists*. London: Wyman & Sons, p. 97–109.

Hochreutiner BPG. 1907. *Malvaceae et Sterculiaceae novae*. *Annuaire Conservatoire du Jardin Botanique de Genève*. 11: 1–9.

Hochreutiner BPG. 1926. Monographie des *Dombeya* de Madagascar. *Candollea*. 3: 5–120.

IPNI. 2023. [accessed 2023 Nov 1]. <http://www.ipni.org/>.

Jacob de Cordemoy E. 1895. *Flore de l'Île La Réunion*. Paris: Klincksieck.

de Jussieu AL. 1789. *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. Paris: apud viduam Herissant et Theophilum Barrois.

JSTOR Global Plants. 2000–2023. ITHAKA. [accessed 2023 Nov 1]. <http://plants.jstor.org/>.

Le Péchon T, Dubuisson J-Y, Haevermans T, Cruaud C, Couloux A, Gigord LDB. 2010. Multiple colonizations from Madagascar and converged acquisition of dioecy in the Mascarene Dombeyoideae (Malvaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequence analyses. *Annals of Botany*. 106 (2): 343–357.

Le Péchon T, Pausé J-B, Dubuisson J-Y, Gigord LD, Haevermans A, Haevermans T, Humeau L. 2013. *Dombeya formosa* (Malvaceae s.l.): a new species endemic to La Réunion (Indian Ocean) based on morphological and molecular evidence. *Systematic Botany*. 38 (2): 424–433.

Planchon JE. 1850. *Dombeya ameliae*. Flore des serres et des jardins de l'Europe. 6: 225–227.

Raffeneau-Delile A. 1826. Centurie de plantes d'Afrique du voyage à Méroé. Paris: M. Cailliaud.

Seyani JH. 1991. The genus *Dombeya* (Sterculiaceae) in Africa. Meise: Opera Botanica Belgica.

Schumann K. 1895. Sterculiaceae. In: Engler A, editor. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Vol. 2. Berlin: D. Reimer; p. 269–272.

Schumann K. 1899. Sterculiaceae. In: Engler A, editor. Notizblatt des Königl. Berlin: botanischen Gartens und Museums zu Berlin. Vol 2. ; p. 302–308.

Schumann K. 1900. Monographien Afrikanischer Pflanzen-Familien und -Gattungen V. Sterculiaceae Africanæ. Vol. 5. Leipzig: W. Engelmann.

Schumann, K. 1902. Sterculiaceae. In: Engler A, editor. Botanische Jahrbücher für Systematik, A Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Vol. 30. Leipzig: W. Engelmann; p. 352–354.

Skema C. 2012. Toward a new circumscription of *Dombeya* (Malvales: Dombeyaceae): A molecular phylogenetic and morphological study of *Dombeya* of Madagascar and a new segregate genus, *Andringitra*. *Taxon*. 61(3): 612–628.

Skema C, Dorr LJ. 2010. *Dombeya gautieri* (Dombeyaceae), a remarkable new species from Madagascar. *Kew Bulletin*. 65 (2): 305–310.

Skema C, Dubuisson J-Y, Jourdain Fievet L, Le Péchon T. 2023. Out of Madagascar, repeatedly: The phylogenetics and biogeography of Dombeyoideae (Malvaceae s.l.). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 182: 107687.

Suzzi-Simmons A. 2023. Status of Deforestation of Madagascar. *Global Ecology and Conservation*. 42 : e02389. doi: 10.1016/j.gecco.2023.e02389

Thiers B. 2016. *Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff*. New York: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium; [accessed 2023 Oct 1]. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.

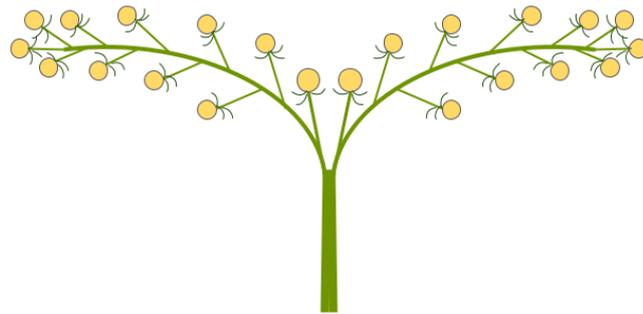
Tropicos. 2023. Saint Louis: Missouri Botanical Garden; [accessed 2023 Oct 1]. <https://tropicos.org/>.

Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Kusber W-H, Li D-Z, Marhold K, et al. editors. 2018. *Proceedings of the 19th International Botanical Congress Shenzhen; Jul 2017; China. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)*. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. doi: 10.12705/Code.2018

TABLE 1. List of *Dombeya* species with « biparous scorpioid cymes » and corresponding infrageneric classification according to various authors.

	Subgenus	Section	Subsection	Taxa
Planchon 1850		<i>Dombeya</i> Planch.		<i>D. acutangula</i> Cav. <i>D. palmata</i> Cav. (= <i>D. acutangula</i>) <i>D. tiliifolia</i> Cav. (= <i>D. acutangula</i>) <i>D. triumfettifolia</i> Boj.
De Cordemoy 1895 (only on Réunion taxa)		<i>Dombeya</i> Cordem.		<i>D. acutangula</i> <i>D. palmata</i> <i>D. tiliifolia</i>
Schumann 1900; Schumann 1901 (only on African taxa)	<i>Dombeya</i> (Planch.) K. Schum.			<i>D. cincinnata</i> K. Schum. <i>D. leucorrhoea</i> K. Schum.
Hochreutiner 1926 (only on Malagasy taxa)	<i>Dombeya</i> (Planch.) K. Schum.	<i>Capricornua</i> Hochr.		<i>D. borraginea</i> Hochr. <i>D. borraginopsis</i> Hochr. <i>D. greveana</i> Baill. <i>D. metameropsis</i> Hochr. (= <i>D. greveana</i>) <i>D. rubifolia</i> Baill. <i>D. triumfettifolia</i> <i>D. urenoides</i> Hochr.
Arènes 1958, 1959a, 1959b (excl. African taxa)	<i>Dombeya</i> (Planch.) K. Schum.	<i>Capricornua</i> Hochr.	<i>Greveanae</i> Arènes	Arènes <i>D. acutangula</i> <i>D. borraginopsis</i> <i>D. greveana</i> <i>D. quinquecostata</i> Arènes <i>D. marivorahonensis</i> <i>D. palmatiformis</i> Arènes (= <i>D. acutangula</i>) <i>D. rubifolia</i> <i>D. triumfettifolia</i> <i>D. urenoides</i>
	<i>Xeropetalum</i> (Planch.) K. Schum.	<i>Paracapricornua</i> Arènes		<i>D. borraginea</i>

FIGURE 1. Plan of a synflorescence, biparous, with scorpioid terminal units. Typical cyme of the *Dombeya* Planch. section. The yellow circles each represent a flower with a size proportional to the blooming time. The smallest circles are the flowers that bloom the latest. At the base of each flower, 3 bracteoles are represented by green semicircles.



L'étude ci-dessus expose les problématiques nomenclaturales posées par environ 200 ans de travaux sur la section autonymique *Dombeya* section *Dombeya*. Absolument nécessaire à l'entreprise d'un nouveau traitement taxonomique, ce travail n'évoque pas les problématiques taxonomiques au sens systématique. Il convient ici de revenir sur les 18 taxons proposés, qui incluent 11 espèces, 2 sous-espèces et 6 variétés, listés dans notre article. Un court historique taxonomique sera proposé par zone géographique, en plus de commentaires sur les types, leur état, et leur cohérence avec la description de l'auteur.

II. 2. Les taxons mascarins

Le genre *Dombeya* Cav. a été décrit en 1787 sur le type de l'espèce *Dombeya palmata* Cav. (Fig. 10a et 10b), aujourd'hui synonyme de *Dombeya acutangula*. Ce dernier est le nom conservé de l'espèce, autonymique du genre ainsi que de la section *Dombeya*. Après sa description, *D. acutangula* est largement étudié et répertorié dans les flores (Bojer 1837 ; Planchon 1850 ; Jacob de Cordemoy 1895 ; Arènes 1959b ; Friedmann 1981, 1987), ce qui justifie la conservation du nom *Dombeya acutangula*. Arènes (1959a, 1959b) propose un traitement taxonomique pour les *Dombeya* de sa section *Capricornua* Hochr., section représentée selon lui à Madagascar et aux Mascareignes. Le traitement taxonomique d'Arènes (1959b) sur les Mascareignes ne sera pas suivi dans cette thèse. Nous suivrons plutôt la taxonomie de Friedmann (1981, 1987). En revanche, le travail d'Arènes (1959a) à Madagascar sera largement discuté dans la partie suivante.

Aux Mascareignes, *D. acutangula* est la seule espèce acceptée de la section *Dombeya*, et elle se distribue normalement sur les trois îles (Fig. 11). Dans l'archipel sont présentes deux sous-espèces géographiques : *D. acutangula* subsp. *acutangula*, qui est endémique de la Réunion (Fig. 10d), et la sous-espèce *D. acutangula* subsp. *rosea* Friedmann, endémique quant à elle de l'île Maurice (Fig. 11c). Outre leur distribution, ces deux sous-espèces se distinguent par la couleur de leurs pétales (rose et blanc respectivement pour *D. acutangula* subsp. *rosea* et *D. acutangula* subsp. *acutangula*). La sous-espèce type collectée à la Réunion par Commerson présente des fleurs blanches. A l'île de la Réunion, il y a deux variétés distinctes selon le type d'hétérophyllie : *D. acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula* avec des feuilles de jeunesse palmatilobées (Fig. 10e) et *D. acutangula* subsp. *acutangula* var. *palmata* (Cav.) Arènes, avec des feuilles de jeunesse palmatisectées (Fig. 10f). Ce sont d'ailleurs ces deux variétés qui ont induit en erreur Cavanilles lors de la description des premières espèces de *Dombeya*. Il a décrit l'espèce *D.*

palmata sur la variété du même nom et *D. acutangula* sur la variété *acutangula*. A Rodrigues, le statut de variété n'est pas défini, du fait de l'infime nombre de spécimens.

Appelé aussi Mahot acutangulé, Mahot tantan, Bois de guinguade ou Mahot découpé, l'espèce type est considérée en danger critique d'extinction par l'IUCN.



Figure 10. Dessin et photographies de *Dombeya acutangula* Cav.

a) Dessin issu du protologue de Cavanilles (Cavanilles 1787), en haut, *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *palmata*, hétérophylle, les feuilles des plants juvéniles sont palmatisectées, en dessous, *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula*, aux feuilles de jeunesse palmatilobées, barre d'échelle : 1 cm ; b) Type de *Dombeya acutangula* Cav., autonymique, type du genre *Dombeya* Cav. (MA-475627) barre d'échelle : 1 cm ; c) *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* Friedmann, endémique de l'île Maurice, pétales roses, © Timothée Le Péchon, barre d'échelle : 1 cm ; d) *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula*, © David Caron, barre d'échelle : 1 cm ; e) Feuille juvénile de *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula*. © David Caron, barre d'échelle : 1 cm ; f) Feuille juvénile de *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* var. *palmata*. © David Caron, barre d'échelle : 1 cm.



Figure 11. Zone de distribution naturelle de *Dombeya acutangula* aux Mascareignes (l'espèce est également plantée dans les parcs et jardins).

Les hexagones jaunes correspondent à des observations de *Dombeya acutangula*, a) La Réunion, barre d'échelle : 10 km ; b) Maurice, barre d'échelle : 10 km ; c) Rodrigues, données manquantes, barre d'échelle : 2,5 km. Données obtenues sur GBIF (2023) et iNaturalist (2023).

II. 2. Les taxons africains

En comparaison des 2512 km² de l'île de la Réunion, les quatre pays d'Afrique où sont présents des *Dombeya* sect. *Dombeya* représentent une surface de 2,5 millions de kilomètres carrés. Pourtant, une à deux espèces seulement et deux variétés y ont été décrites. C'est Schumann (1895) qui propose l'espèce *Dombeya cincinnata* K. Schum. (Fig. 12b et 12c), présente en Afrique de l'Est : Tanzanie, Mozambique, Malawi et Zambie de l'Est. Quatre ans plus tard, Schumann (1899) déplace l'espèce *D. stuhlmannii* K. Schum. au rang de variété de son espèce *D. cincinnata* : *D. cincinnata* var. *stuhlmannii* (K. Schum.) K. Schum. (Fig. 12a). Cette variété se distinguerait de la variété *cincinnata* par des feuilles plus anguleuses, un lobe médian plus allongé et des lobes latéraux obtus, moins profondément crénelés que ceux de *D. cincinnata*. Trois années plus tard, Schumann (1902) décrit *D. leucorrhoea* K. Schum (Fig. 12d). Elle se distingue très difficilement de *D. cincinnata*. La forme du limbe est toujours le caractère diagnostique, les lobes trilobés ou subquinelobés acuminés sont acceptés alors que *D. cincinnata* a des feuilles ovales entières, angulées ou trilobées pointues : "*foliis [...] ovatis integris vel angulatis vel trilobis acuminatis*" (Schumann 1902).

Il faut attendre 90 ans pour que Seyani (1991) travaille sur ces diagnoses peu solides et ces taxons douteux. Sa thèse porte sur les *Dombeya* d'Afrique. Il reconnaît 19 espèces au total en Afrique, et lorsqu'il travaille sur le groupe à cyme bipare scorpioïde, il propose une large sélection de 23 taxons qu'il met en synonymie de *D. acutangula*. Ce *D. acutangula* ainsi élargi et qui a antériorité regrouperait ainsi toutes les autres espèces d'Afrique, de Madagascar et des Mascareignes. Bien que Seyani souligne l'aspect provisoire de sa sélection, les espèces africaines et malgaches sont renommées sur les parts d'herbier et sur les sites de recensement de spécimens (e.g., BR0000006290290 ; GBIF 2023). L'étude des spécimens décrits et classés par Arènes, Friedmann ou Schumann en a été touchée. Seyani montre dans sa thèse une large diversité de morphes foliaires, avec pas moins de 39 limbes différents dessinés. Il met en évidence dans ses dessins les différentes hétérophyllies que l'on retrouve en Afrique, à Madagascar et aux Mascareignes, qu'il qualifie de "striking". Selon lui, les populations malgaches semblent ainsi plus variables que celles d'Afrique. Dans le cadre de notre étude, nous n'adoptons pas pour nos hypothèses d'espèces le traitement de Seyani que nous pourrions qualifier de « super-lumping », mais nous ne pouvons pas l'ignorer ici. La variabilité florale que nous observons au niveau de l'aire de distribution concernée

suggère fortement qu'il puisse y avoir plus d'une espèce, mais la « super-espèce » de Seyani reste une hypothèse qui mérite aussi d'être confrontée aux autres hypothèses.



Figure 12. Diversité des espèces africaines de la section *Dombeya*.

- a) *Dombeya cincinnata* var. *stuhlmannii* (K. Schum.) K. Schum. (P06733427) barre d'échelle : 3 cm ;
 b) *Dombeya cincinnata* K. Schum. (BR0000019777092), barre d'échelle : 3 cm ; c) *Dombeya cincinnata* K. Schum. (BR0000019777146), barre d'échelle : 3 cm ; d) Holotypus de *Dombeya leucorrhoea* K. Schum. (BR629029), barre d'échelle : 3 cm.

II. 3. Les taxons malgaches

Arènes (1958 ; 1959a) publie un traitement taxonomique pour les *Dombeya* de sa section *Capricornua* Hochr., maintenant synonyme de la section *Dombeya*. C'est le plus récent des deux seuls ouvrages traitant de tous les *Dombeya* malgaches, avec Hochreutiner (1929). Il convient de présenter chaque taxon avec ses caractères diagnostiques, et de discuter de leur pertinence. Précisons que *Dombeya rigida* Baill. est exclu de la section car ses cymes sont paniculées, et non bipares scorpioïdes. En outre, *D. rigida* a été déplacée dans le genre *Helmiopsis* par Dorr (2001). *Dombeya glaberrima* Arènes ne présente pas non plus la cyme bipare scorpioïde et est un synonyme de *D. dolichophylla* Arènes. La publication d'Arènes s'accompagne d'une clé complète, qui est censée être *a priori* très utile pour identifier les très nombreux taxons malgaches du genre. Mais notre expérience d'utilisation de la clé montre qu'elle est difficile à utiliser et repose sur des caractères dont les différents états sont peu évidents à apprécier, comme nous le développerons plus tard. Le Tableau 1 synthétise pour les taxons de la section, les caractères supposés discriminants et la diversité des taxons malgache est illustrée dans la Fig. 13.

Tableau 1. Synthèse issue de la Clé d'identification d'Arènes (1959a) présentant les caractères supposés diagnostiques pour les espèces malgaches de la section *Dombeya*.

	Étamines 10	Étamines]10-15[Étamines 15	autres
<i>Dombeya marivorahonensis</i>	x			petite colonne styloïde
<i>Dombeya urenoides</i>		x		feuilles 5-palmatilobées
<i>Dombeya rubifolia</i>		x		inflorescences contractées
<i>Dombeya quinquecostata</i>		x		limbe autant poilu sur les deux faces
<i>Dombeya triumfettifolia</i>		x	x	limbe supérieur scabre
<i>Dombeya borraginopsis</i>			x	staminodes » étamines
<i>Dombeya greveana</i>			x	staminodes ≥ étamines

Dombeya borraginea Hochr. (Hochreutiner 1926: 58)

Note : seule espèce tricarpelée. Hétérophyllie présente.

Le caractère du gynécée soutiendrait l'hypothèse d'une espèce bien distincte (les autres taxons étant pentacarpellés).

Distribution : Nord-Est de Madagascar.

Dombeya borraginopsis Hochr. (Hochreutiner 1926: 59)

Note : Le caractère employé par Arènes pour distinguer cette espèce de *D. greveana* est un rapport entre la taille des staminodes et la taille des étamines. Si les staminodes sont plus grandes ou égales à celle des étamines, c'est *D. greveana*. Si les staminodes sont « largement supérieures » à la taille des étamines, il s'agit de *D. borraginopsis*. La présence de rapports « intermédiaires » rend le caractère moyennement utilisable.

Distribution : Centre de Madagascar.

Dombeya greveana Baill. (Baillon 1885: 492)

Note : Cette espèce est la plus représentée dans les herbiers. La clé de détermination d'Arènes (Tab. 1) oriente le plus souvent vers cette espèce, du fait des caractères douteux utilisés, et des adjectifs ou adverbes ne permettant pas une véritable diagnose. L'ovaire doit être "obovoïde" chez *D. greveana*, à distinguer de l'ovaire "subglobuleux" de *D. borraginopsis*. La colonne stylaire doit être "dilatée supérieurement", alors qu'elle n'est "pas, ou à peine dilatée supérieurement" chez *D. borraginopsis*. Les cinq branches qui surmontent la colonne stylaire sont "plus ou moins arquées" chez *D. greveana*, et "plus ou moins révolutes" chez *D. borraginopsis*. Les pétales obovales (6-8 mm de long x 4-5 mm) de *D. greveana* sont "largement obovales (8-9 mm de long x 7 mm)" chez *D. borraginopsis*. Enfin, les staminodes "spatulés, à peine plus longs que les étamines" de *D. greveana* sont "sublinéaires, nettement plus longs que les étamines" chez *D. borraginopsis*. Ces distinctions entre les deux espèces sont trop subtiles pour permettre une identification claire.

Distribution : Centre, Est et Sud-ouest de Madagascar.

Dombeya greveana var. *greveana*

Note : Arènes (1958) replace l'espèce *D. metameropsis* au rang de variété, ce qui entraîne de facto la variété autonymique *greveana*. Elle se différencie de la variété *metameropsis* par la taille des limbes inférieure à 8 cm de longueur et 6,5 cm de largeur.

Distribution : Centre, Est et Sud-ouest de Madagascar.

Dombeya greveana var. *metameropsis* (Hochr.) Arènes (Arènes 1958: 301)

Note : La variété est décrite par Arènes. Elle se différencie de la variété *greveana* par la taille des limbes ; supérieure à 8 cm de longueur et 6,5 cm de largeur.

Distribution : Ouest de Madagascar et cité à Juan de nova.

Dombeya marivorahonensis Arènes (Arènes 1958: 297-298)

Note : Arènes propose la diagnose de son espèce sur le nombre d'étamines inférieur ou égal à 10 ainsi qu'à une colonne styloïde presque nulle. Parmi les dissections effectuées pour l'étude morphométrique du chapitre suivant, notamment sur les spécimens identifiés par Arènes, de nombreuses fleurs peuvent avoir une petite colonne styloïde et aucun taxon n'a été observé avec moins de 15 étamines. Le taxon est donc douteux sur la base du nombre d'étamines.

Distribution : Nord et Centre de Madagascar.

Dombeya quinquecostata Arènes (Arènes 1958: 298)

Note : L'espèce n'est connue que d'un type, sans isotypes. Aucun spécimen n'a été retrouvé à Madagascar. Le type est en mauvais état, et aucune localité n'est spécifiée dans le protologue. Arènes distingue son espèce par le niveau de costation de l'ovaire, fortement 5-costé chez *D. quinquecostata*, ainsi que par la présence d'un indument brun et double, soit une couche de poils petits et denses, et une seconde à poils longs et potentiellement apprimés. Dans les collections, des spécimens de la section *Dombeya* peuvent montrer de nombreuses irrégularités dans le degré de costation de l'ovaire et dans son indumentation. Les caractères diagnostiques d'Arènes sont ici équivoques et le statut d'espèce de ce taxon est donc très douteux. Les limbes et pétioles ressemblent beaucoup à ceux de l'espèce *D. greveana*.

Distribution : Madagascar.

Dombeya rubifolia Baill. (Baillon 1885: 487)

Note : Il n'y a que 4 spécimens connus de cette espèce en parts d'herbier. La cyme bipare à unité terminale scorpioïde n'est visible sur aucune d'entre elles. Les inflorescences sont très

contractées sans être juvéniles. Arènes précise dans sa description que les inflorescences sont contractées et plus courtes que les pétioles. Les feuilles ont un limbe suborbiculaire, 3-lobé supérieurement, à lobes acuminés, aigus, le médian bien plus grand, à marges irrégulièrement dentées, dents aiguës et inégales. Le type de marge est unique dans la section *Dombeya*.

Distribution : Sud-Ouest de Madagascar.

Dombeya triumfettifolia Bojer (Bojer 1841: 47), décrit sous le nom *triumfettaefolia*.

Note : Le type est en mauvais état et l'espèce est représentée par peu de spécimens. Ici également, le nombre d'étamines est un caractère diagnostique, il doit être compris entre 10 et 15, et elles sont groupées par 2-3. Le second caractère diagnostique est délicat à justifier : les deux faces du limbe doivent être autant veloutées l'une que l'autre, non scabres. La distinction n'est pas possible sur les parts d'herbier sur la base de ce caractère.

Distribution : Centre-Est, Sud de Madagascar, dans les régions sèches.

Dombeya urenoides Hochr. (Hochreutiner 1926: 61-62)

Note : Ce taxon montre une hétérophyllie singulière. Arènes a décrit la totalité du taxon sur cette forme qui n'est présente qu'au stade juvénile. Les feuilles des spécimens juvéniles sont profondément 5-palmatilobées, à lobes lancéolés ou ovales, fortement contractés inférieurement, acuminés, à marges irrégulièrement dentées ou crénelées (Fig. 3a) ; à l'âge adulte, les feuilles sont similaires à celles de l'espèce *D. greveana*.

Distribution : Sud de Madagascar, régions sèches.

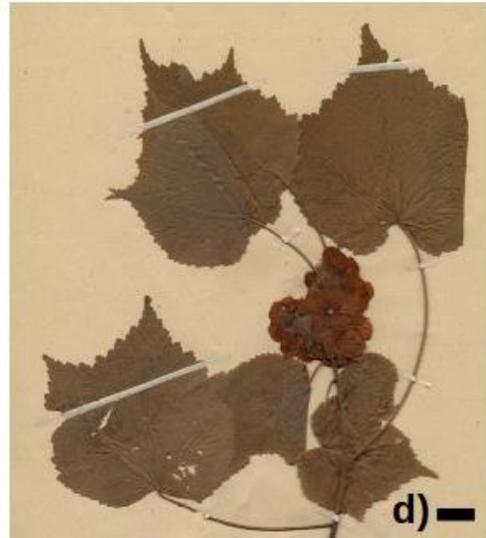


Figure 13. Dessin et planches d'herbier des espèces malgaches de la section *Dombeya*.

a) *Dombeya urenoides* Hochr., forme foliaire juvénile profondément 3-5-palmatilobées, P05351270, barre d'échelle : 1 cm ; b) Fleur de *Dombeya borraginea* Hochr., seule espèce tricarpelée, P00970719, barre d'échelle : 1 mm ; c) Dessins de J.S. Guéres, illustrant trois espèces décrites par Arènes (1959a), Séparées par des pointillés, en bas, *Dombeya marivorahonensis* Arènes, à gauche, *Dombeya urenoides* Arènes, à droite, *Dombeya rubifolia* Arènes, barre d'échelle : 1 cm ; d) *Dombeya rubifolia* Baill., P00044954, barre d'échelle : 1 cm ; e) *Dombeya quinquecostata* Arènes., limbe foliaire ovale, acuminé au sommet, cordé à la base, à marges denticulées, unique spécimen connu par son type, sans localité, dégradé, P00044934, barre d'échelle : 1 cm ; f) *Dombeya triumfettifolia* Bojer, feuilles ovales, cordées à la base, acuminées, irrégulièrement denticulées sur les marges, lobe médian plus long, P06704312, barre d'échelle : 1 cm ; g) *Dombeya borraginea* Hochr., feuilles ovales, indivises, indument étoilé, P00970719, barre d'échelle : 1 cm.

II. 4. Bilan

Les espèces malgaches proposées par Arènes sont difficiles à justifier en l'état. Il existe néanmoins une distinction certaine entre l'espèce tricarpelée *Dombeya borraginea* et les autres espèces qui sont pentacarpellées. Parmi les 7 espèces et deux sous-espèces, deux espèces sont décrites sur des types en mauvais état, et ces espèces disposent de très peu d'autres parts d'herbier pour compléter l'observation des caractères décrits. Le nombre d'étamines est un caractère diagnostique pour plusieurs espèces, or les spécimens observés dans les herbiers et sur le terrain ont un nombre d'étamines très peu variable, qui soit est de 15 ou soit, si en deçà, illustre des malformations. Aussi, Arènes a largement exploité les différents types d'indumentation pour distinguer ses espèces, or ce caractère peut parfois mener à différentes interprétations selon l'observateur. C'est le cas par exemple pour *D. triumfettifolia* dont les deux faces du limbe doivent être autant veloutées l'une que l'autre, alors que chez *D. borraginopsis*, la face du dessous doit être plus ou moins veloutée et celle du dessus doit être scabre. Par ailleurs, l'espèce *D. rubifolia* ne montre pas de cyme bipare à unités terminales scorpioïdes. Cette hypothèse d'espèce sera tout de même testée dans les chapitres suivants, avec un recul certain sur son inclusion dans la section *Dombeya*.

Les taxons africains proposés par Schumann manquent également de caractères diagnostiques solides. Le degré de lobation du limbe est pour l'instant le seul caractère sur lequel s'appuyer pour différencier les deux espèces et deux sous-espèces.

Finalement, seuls les taxons des Mascareignes semblent être bien soutenus.

Pour résoudre les problèmes taxonomiques que posent la grande majorité des espèces de la section *Dombeya*, il est donc nécessaire d'entreprendre des analyses complémentaires combinant des approches morphologiques et moléculaires. Les deux chapitres suivants se proposent donc respectivement d'approfondir l'observation de caractères floraux et végétatifs sur un maximum de spécimens accessibles et exploitables, et via la génétique d'étudier les relations de parenté des taxons de la section.

III. Etude Morphologique

III. 1. Introduction

Nous avons dans le chapitre précédent fait un état des lieux de la bibliographie traitant de la taxonomie de la section *Dombeya*, et listé au moins 18 taxons, qui incluent 11 espèces, 2 sous-espèces et 6 variétés. L'étude la littérature et en particulier du travail d'Arènes (1959a) montre que la discrimination sur la base des clés publiées ou même des descriptions elles-mêmes était problématique, et que certaines espèces semblaient douteuses.

Le but du présent travail est de réexaminer l'ensemble des caractères morphologiques, et plus particulièrement les caractères floraux. Il ne s'agit pas bien entendu d'entreprendre une étude *de novo* et *ex nihilo*. L'étude morphologique intégrera en grande partie les caractères des descriptions publiées et ceux utilisés dans la clé d'Arènes et les études plus récentes de Friedmann (1981, 1987). Mais ces caractères sont essentiellement qualitatifs et s'ils incluent des mesures, ces dernières ont été le plus souvent discrétisées avec des classes de tailles. Or la discrétisation des données continues ou quantitatives est souvent subjective et les auteurs peuvent choisir arbitrairement des classes qui « collent » avec l'idée qu'ils ont de la délimitation des espèces. Nous avons donc adopté une approche la plus objective possible, via non seulement le réexamen des états des caractères qualitatifs sur l'ensemble des spécimens exploitables, mais via surtout le traitement *a priori* « objectif » des données méristiques en utilisant une approche morphométrique et statistique.

Les études basées uniquement sur des caractères morphologiques discrets ou discrétisés ne sont pas toujours suffisantes pour délimiter les taxons (Galtier 2019 ; Lawley et al. 2022). C'est pourquoi nous couplons notre étude morphologique à une approche de morphométrie. La morphométrie s'attache à décrire, analyser et interpréter quantitativement des formes biologiques (Rohlf 1990), contrairement à la morphologie qualitative, où les structures sont décrites avec des mots (Wiens 2001). Selon Pimentel et Riggins (1987), le qualitatif et le quantitatif renvoient à des capacités méthodologiques ou techniques de délimitation des unités, et non à la nature des données. Les données quantitatives présentent l'avantage d'éviter l'ambiguïté générée par le langage qualitatif, et elles peuvent être analysées statistiquement (Wiens 2001). La morphométrie a beaucoup été utilisée pour définir

des limites d'espèces en utilisant des méthodes statistiques multivariées (e.g., Pimentel & Riggins 1987 ; Chandler & Crisp 1998 ; Díaz-Tapia & Verbruggen 2023). Dans de nombreux cas, les mesures de longueur et de largeur d'organes suffisent à différencier des morphes distincts dans un ensemble taxonomique flou (e.g., Orchidaceae, Araujo et al. 2023 ; Pessoa et al. 2021 - Verbenaceae, Sagaya & Abdulrahman 2023 - Malvaceae, Alzahrani et al. 2021 ; Chung & Soepadmo 2017).

La morphométrie est dite géométrique quand elle analyse directement la forme et les contours, en étudiant par exemple la localisation dans un espace défini de points d'intérêt (ou « landmarks ») au sein d'un organe ou d'une structure. La morphométrie que nous avons adoptée (pour le moment) est « standard » car elle ne s'intéresse qu'aux mesures (longueurs et largeurs) des organes ou structures.

Cette approche a déjà été utilisée avec succès pour les *Dombeya*, comme l'a montré Gardère (2013) dans son étude statistique des organes des fleurs des Dombeyoideae des Mascareignes, où chaque espèce se distingue sur le plan statistique par la taille de ses organes floraux.

Le réexamen des données qualitatives morphologiques (florales et végétatives) et l'analyse statistique des données quantitatives devraient ainsi nous permettre de définir des hypothèses de morpho-taxons que l'on pourra confronter aux taxons publiés.

III. 2. Matériels et méthodes

III.2.1. Échantillonnage des spécimens

Deux principaux herbiers ont permis d'étoffer l'échantillonnage de fleurs et de feuilles qui seront observés et surtout mesurés : l'herbier de P et BR. Plusieurs collaborateurs ont partagé leurs collections personnelles : Timothée Le Péchon du jardin botanique de Meise (BR), Cynthia Skema de l'Université de Pennsylvanie (PENN) et Ehoarn Bidault du Missouri botanical garden (MO). Une mission de terrain (05/2022) a permis de nombreuses récoltes à l'île de la Réunion et à l'île Maurice, avec un enrichissement des collections préexistantes. Cette mission justifie le nombre important de spécimens récoltés aux Mascareignes, et impose une attention particulière au risque de surinterprétation de la diversité d'un relatif petit territoire comme celui de l'île de la Réunion.

La composante africaine de la section est réduite à l'espèce *Dombeya cincinnata*, du fait de l'infime nombre de spécimens des autres espèces. L'échantillonnage des taxons malgaches et africains n'est pas exhaustif, car les espèces d'Arènes et de Schumann ne sont parfois pas suffisamment représentées dans les herbiers, ou uniquement par leurs types. Le prélèvement de fleurs sur les types n'a malheureusement pas été possible. Ainsi, les espèces *D. quinquecostata*, *D. leucorrhoea*, et la sous-espèce *D. cincinnata* var. *stuhlmannii* ne sont donc pas représentées dans nos mesures (voir sous-chapitre ci-après). Par ailleurs, le seul spécimen de *D. urenoides* dont les fleurs ont été mesurées était en fait mal identifié ; la dissection a montré que son nombre de carpelles était de 3, il s'agit donc d'un *D. borraginea*. Pour *D. marivorahonensis* et *D. rubifolia*, les fleurs de seulement 2 spécimens ont pu être collectées pour chacune des espèces. *Dombeya borraginopsis*, *D. greveana*, et *D. borraginea* sont représentés par respectivement 4, 31 et 10 spécimens. La composante africaine de la section est donc réduite à l'espèce *D. cincinnata* dont 20 spécimens ont été inclus. Pour les taxons mascarins, les deux sous-espèces sont en revanche bien échantillonnées : *D. acutangula* subsp. *acutangula* par 38 spécimens et *D. acutangula* subsp. *rosea* par 7 spécimens. Les variétés de la sous-espèce *acutangula* n'ont pas été testées du fait de la fugacité du caractère observable sur le terrain.

Les taxons peu représentés dans notre échantillonnage reflètent leur rareté dans les herbiers. Ils peuvent être des espèces rares et difficiles à trouver sur le terrain, mais aussi des taxons déterminés sur des caractères peu solides. Il s'agit donc de prendre un certain recul sur les résultats issus des statistiques que nous effectuerons sur les données pour ces groupes.

Chaque part d'herbier ayant subi un prélèvement de fleur s'est vu enrichi d'une planche de dissection, qui permet de visualiser de façon ordonnée l'ensemble, ici illustré, des pièces florales (Fig. 14).



Figure 14. Planche de dissection de *Dombeya acutangula*.

Les prises de mesure de feuilles, pétioles, stipules, et bractéoles ne requièrent pas de dégrader les parts d'herbier. 77 spécimens ont été mesurés directement sur les parts, ou grâce au logiciel Annotate (Ginsburg & Kambil 1999) sur scans lorsque l'accès aux spécimens n'a pas été possible. Les parts d'herbier dégradées (e.g., limbe mal séché ayant des crénelures, organes détruits, partiellement manquants ou manquants, etc..) n'ont pas été mesurées. Les mesures, dissections et prise de photographies d'organes ont été réalisées à l'Atelier d'Iconographie Scientifique, UAR 2700 2AD (Acquisition et Analyse de Données), plateau BAOBAB (Banc Assisté d'Optiques pour la Botanique et l'Archéo-Botanique), DIM-MAP Île-de-France, CNRS et MNHN.

III.2.2. Réexamen des caractères végétatifs et floraux (approche qualitative)

Nous avons ré-observé les caractères suivants : forme des feuilles, forme des stipules, indumentation des feuilles et stipules, organisation de l'inflorescence, forme des bractéoles, et caractères qualitatifs floraux (périanthe, androcée, gynécée).

III.2.2.1. Organes floraux

Les fleurs ont été réhydratées dans un grand volume d'eau avec quelques gouttes de glycérine pendant 48h à l'étuve à 60°C. Les dissections se sont déroulées sous un stéréomicroscope Nikon SMZ1000, avec un objectif P-Plan APO 1x ou 0.5x. Les caméras Nikon DS-Fi2 et DS-Fi3 ont permis de prendre les photos sur lesquelles les mesures ont été effectuées à l'aide du logiciel NIS Elements D v.5.02.

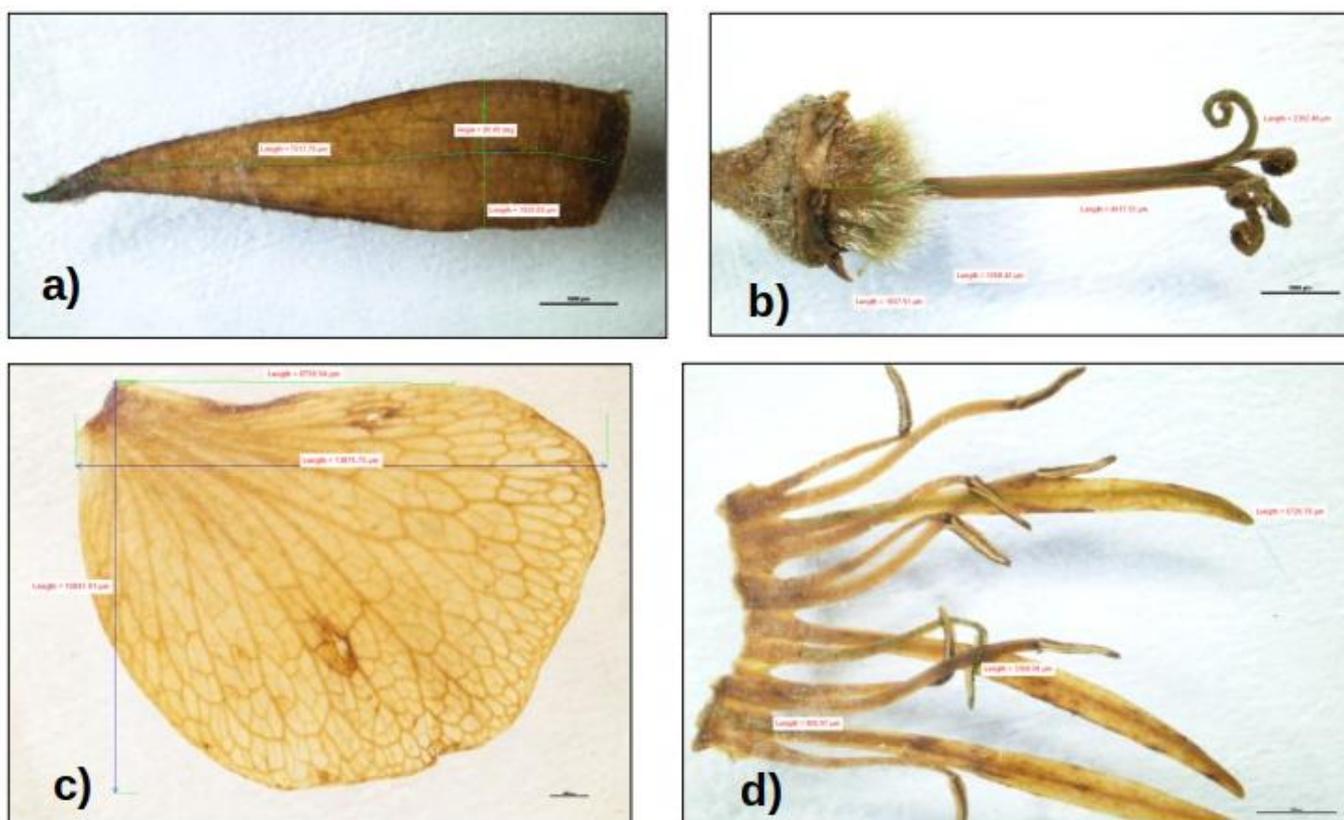


Figure 15. Photographie des organes floraux avec méthode de prise de mesures.

Mesures sous stéréo-microscope Nikon SMZ1000, avec objectif P-Plan APO 1x, logiciel NIS Elements D v.5.02, fleur fraîche de *Dombeya acutangula*, a) Sépale en face abaxiale, mesure de la longueur, puis prise de mesure de la largeur au point le plus large en perpendiculaire à la droite de la longueur, barre d'échelle : 1000 µm ; b) Gynécée, l'ovaire est mesuré en longueur, de la base du style, jusqu'au centre du pédoncule floral, et en largeur au niveau le plus large le long de la perpendiculaire à la droite de mesure de la longueur, le style est mesuré depuis son point d'insertion à l'ovaire jusqu'au point de division des stigmates, barre d'échelle : 1000 µm ; c) Pétale en face adaxiale, mesure de la longueur en suivant l'axe centre-extérieur, à partir de l'attache de la pièce florale jusqu'au point le plus éloigné du centre de la fleur, la largeur est mesurée au point le plus large sur la droite perpendiculaire à la longueur, barre d'échelle : 1000 µm ; d) Partie de l'androcée, le tube staminal est mesuré en son point le plus grand, les pièces mâles s'insèrent par 3, deux étamines de longueur irrégulière et un staminode, deux étamines ont été mesurées par fleur, et leur moyenne a été utilisée comme donnée statistique, barre d'échelle : 1000 µm.

Au total, 343 fleurs ont été disséquées pour 115 spécimens. Sur les 343, 271 fleurs sont issues de parts d'herbier des collections de BR et de P. 72 fleurs fraîches ont été récoltées sur le terrain. 24 fleurs sont issues de prêts de collaborateurs. En moyenne, 3 fleurs ont été étudiées par spécimen. Afin de tester l'effet de la réhydratation sur les fleurs préservées en parts d'herbier, le protocole suivant a été mené :

Trois fleurs ont été prélevées sur un spécimen d'herbier de *Dombeya acutangula* réunionnais (P00915266), dont la date de récolte est proche de celles effectuées pendant le projet Bacomar (Le Péchon et al. 2011). Les organes de la fleur ont été mesurés, et une ANOVA sur les mesures a permis de tester l'hypothèse nulle.

H0 : où la variance intra-groupe n'est pas supérieure à la variance inter-groupe. Ici l'intra-groupe correspond aux variances au sein des mesures des échantillons frais, et au sein des mesures d'échantillons réhydratés.

Les moyennes ne sont pas significativement différentes au seuil de signification à 0,05. L'hypothèse nulle est acceptée. Il convient donc de dire que le protocole de réhydratation redonne une forme significativement similaire à celle des fleurs fraîches.

Onze caractères quantitatifs et quatre caractères qualitatifs ont été définis : la longueur et la largeur des sépales, la longueur et la largeur des pétales, la longueur du tube staminal, des étamines et des staminodes, le nombre d'étamines, le nombre de staminodes, ainsi que la longueur et la largeur de l'ovaire, la longueur du style, la longueur du stigmate et le nombre de carpelles (Fig. 15). Le sépale et le pétale mesurés sous microscope sont ceux qui, à première vue, ont semblé être les plus grands. Pour tenir compte de la variabilité de la longueur des étamines, la plus courte et la plus longue ont été mesurées, avant d'en faire la moyenne. Les analyses statistiques (Anova et Test de student) ont été effectuées sur le logiciel R (<https://www.r-project.org/>), version 4.2.2 (R Core Team 2021).

Les groupes à comparer sont les données correspondant aux taxons proposés dans le chapitre II. Les caractères choisis sont des variables quantitatives pour les organes floraux, soit 3 discrètes et 11 continues. La normalité des données au sein des groupes est testée par un test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965), dans le cas où le nombre de spécimens par groupe est inférieur à 30. Des tests de comparaison multiples permettent d'évaluer les variabilités inter et intra groupes pour chaque caractères (analyses univariées). Il s'agit du test de Student (T test) pour les variables suivant une distribution normale, et du Least Significant Difference de Fisher (LSD) (Fisher 1935) pour celles n'ayant pas une distribution normale.

Enfin, une analyse multivariée sur l'ensemble des données a été réalisée via une FAMD (*Factor analysis of mixed data*, ou AFDM en français) en utilisant les packages FactomineR (Lê et al. 2008) et FactoExtra (Kassambara & Mundt 2017) sur R v.4.3.1. Cette méthode nous permettra d'analyser la similarité entre les individus grâce à notre set de données contenant à la fois des données quantitatives (e.g., longueur du style) et qualitatives (e.g., nombre de carpelles) (Pagès 2004).

III.2.2.2. Appareil végétatif

Les mesures de longueur du limbe ont été prises depuis l'apex de la feuille jusqu'à la partie la plus basale du limbe. Les mesures de longueur de la nervure médiane ont été faites de l'apex de la feuille au point d'insertion du limbe sur le pétiole. Les données végétatives ont été analysées statistiquement comme les données florales.

III. 3. Résultats

III.3.1. Examen des caractères qualitatifs (végétatifs et floraux)

Indumentation (Fig. 16)

Les trichomes des *Dombeya* sont traditionnellement appelés stellés -en forme d'étoile-, or, le terme correct pour décrire ces trichomes est -en touffe- "tufted" (Skema 2014). En effet, les rayons des poils, soit les cellules issues de la division d'une cellule de l'épiderme sur un plan perpendiculaire à la surface de l'organe, poussent dans toutes les directions chez les *Dombeya*. Les rayons des poils stellés poussent quant à eux bien parallèles à la surface de l'organe. Le terme traditionnel de poil stellé sera tout de même utilisé dans cette étude. Les catégories de taille ci-dessous seront utilisées pour décrire les rayons des poils ou les poils eux-mêmes dans le cas de poils simples, selon Skema (2014).

Longueur rayon (ou poil) :

très petit < 0.1 mm

petit $0.1 \leq l \leq 0.5$ mm

moyen $0.5 \leq l \leq 1$ mm

long ≥ 1 mm

Nombre de rayons :

pauciradié (moins de 4 rayons)

multiradié (4-10 rayons)

mégaradié (11 rayons ou plus)

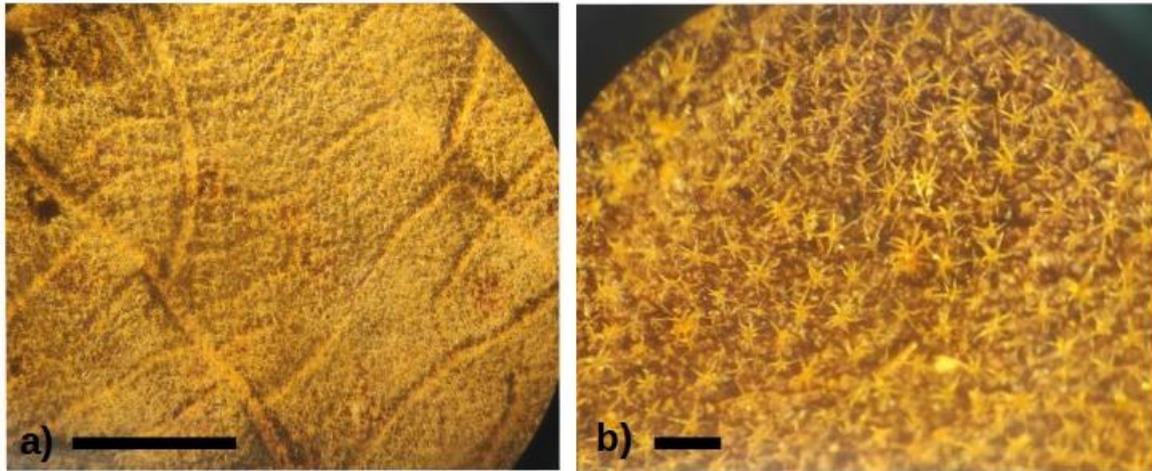


Figure 16. Poils stellés des *Dombeya*.

Surface abaxiale du limbe de *Dombeya greveana*, observés à la loupe binoculaire grossissement 2x et 4x, a) barre d'échelle : 0,5 cm ; b) barre d'échelle : 50 µm.

La section *Dombeya* a de nombreux poils stellés multiradiés petits à moyens (Jain & Singh 1973 ; Rao 1987). Les poils ont une apparence lustrée et brillante. Sur la face abaxiale du limbe, les poils sont moyens et plus nombreux sur les veines inférieures du limbe, la face adaxiale semble moins dense en général, mais c'est la longueur des poils qui est réduite : les poils y sont petits. Les jeunes pédoncules et les bractéoles sont recouverts de longs poils stellés, ils sont tellement denses qu'ils semblent simples à l'œil nu. Les stipules ont toutes des poils petits à moyens sur la face adaxiale. Seuls les taxons mascarins ont des stipules glabres sur la face abaxiale. Les espèces malgaches et africaines ont de longs poils simples sur la face abaxiale des stipules (Fig. 18).

Stipules

Les stipules sont présentes au sein de la section, mais elles sont généralement caduques. Leur observation se limite aux sommets des pousses. Leur chute laisse une cicatrice très fine, presque impossible à remarquer. La forme générale des stipules est falquée ou linéaire, acuminée à l'apex et la marge est entière (Fig.17). Chez les taxons des Mascareignes, les stipules sont falquées, fines et faiblement acuminées au bout. Le spécimen de *Dombeya greveana* de Juan de Nova a des stipules très similaires à ceux des mascarins (Fig.17 et 19). Les stipules de *D. greveana* varient en taille et en pilosité (Fig. 17 b et c). Les

espèces *D. borraginopsis*, *D. triumfettifolia*, *D. urenoides*, *D. marivorahonensis*, *D. quinquecostata* et *D. rubifolia* ont des stipules similaires à celles de *D. greveana*. Chez *D. cincinnata* (Fig. 20e), les stipules sont beaucoup plus larges à la base et longuement acuminées.



Figure 17. Photographies de stipules de *Dombeya* sect. *Dombeya*.

Stéréo-microscope Nikon SMZ1000, objectif P-Plan APO 1x, logiciel NIS Elements D v.5.02, a) *Dombeya borraginea* ; b) et c) *Dombeya greveana* deux stipules d'un même individu, la forme est semblable mais la taille et la densité de poils est différente ; d) face abaxiale et adaxiale d'une même stipule de *Dombeya acutangula* ; e) *Dombeya cincinnata*, barre d'échelle : 1000 μm .

Feuilles

Nous avons constaté que les *Dombeya* sect. *Dombeya* montrent de fortes disparités dans la forme des feuilles. En fonction de l'âge de la plante (i.e., hétérophyllie), les feuilles sont entières ou découpées à différents degrés, de palmatifide à palmatilobé. Comme vu précédemment, beaucoup de taxons ont été décrits majoritairement sur la forme du limbe (e.g., *Dombeya cincinnata* ; *D. cincinnata* var. *stuhlmannii* ; *D. leucorrhoea* ; *D. urenoides* ; *D. rubifolia*). Or, utiliser ce caractère semble peu pertinent, tant les morphes foliaires peuvent varier énormément d'un jeune spécimen à un autre plus âgé de la même espèce. Les descriptions des premières espèces du genre *Dombeya* n'ont pas tenu compte de cet aspect (voir chapitre II).

La seule hétérophyllie bien renseignée est celle des populations des Mascareignes (Friedmann & Cadet 1976). La variété *D. acutangula* subsp. *acutangula* var. *acutangula* a des feuilles de jeunesse palmatilobées (Fig. 10) et la variété *D. acutangula* subsp. *acutangula* var. *palmata* a des feuilles de jeunesse palmatisectées (Fig. 10). L'espèce *D. urenoides* a une forme caractéristique qui a été retrouvée lors de cette étude sur de jeunes spécimens malgaches de *D. greveana* (Fig. 18).

Dombeya rubifolia a elle aussi une forme singulière, tricuspidée et longuement acuminée à chaque pointe (Fig. 13d).

Enfin, le spécimen *D. greveana* récolté à Juan de Nova (Fig. 19) a une forme très particulière, et unique. Les limbes sont tricuspidés avec les trois pointes aiguës non acuminées. La marge est crénelée de façon irrégulière.

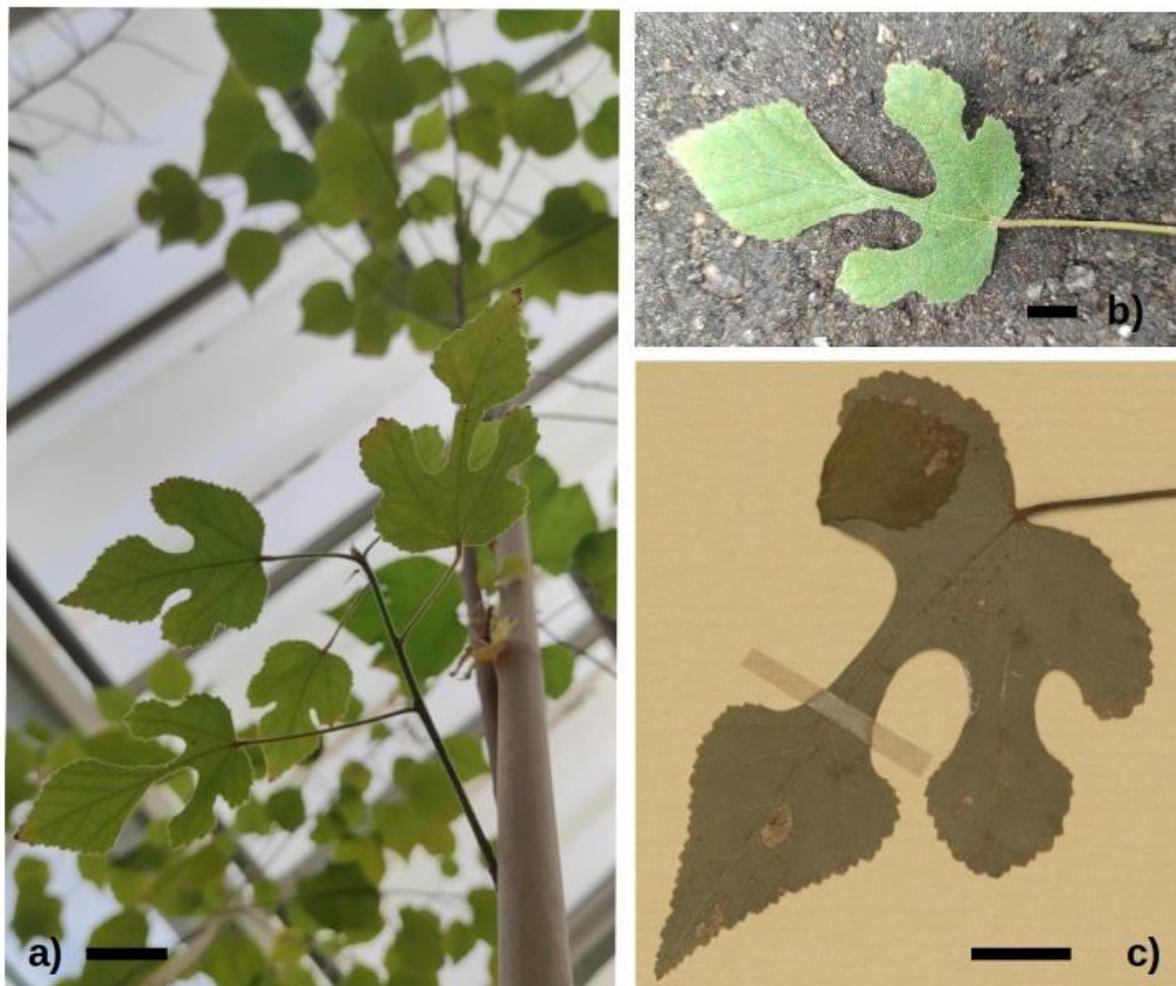


Figure 18. Forme de jeunesse d'un *Dombeya greveana* malgache hétérophylle.

a) jeune spécimen issu de graines récoltées sur le terrain, collections vivantes du Jardin botanique de Meise, barre d'échelle : 5 cm ; b) barre d'échelle : 1 cm ; c) Feuille de *Dombeya urenoides*, part d'herbier de Paris P05351271, barre d'échelle : 1 cm.

Des domaties ont été observées sur quelques individus mascarins déjà densément poilus. On les trouve surtout sur la zone de rencontre des veines primaires (i.e., sur la zone d'insertion du pédoncule) en face abaxiale.

La marge de la section *Dombeya* peut être denticulée, crénelée jusqu'à légèrement sinuée. Elle est glabre. Les dents sont rondes si elles sont présentes, et elles sont orientées apicalement. La marge de *D. rubifolia* a des dents plus profondes et plus régulières.

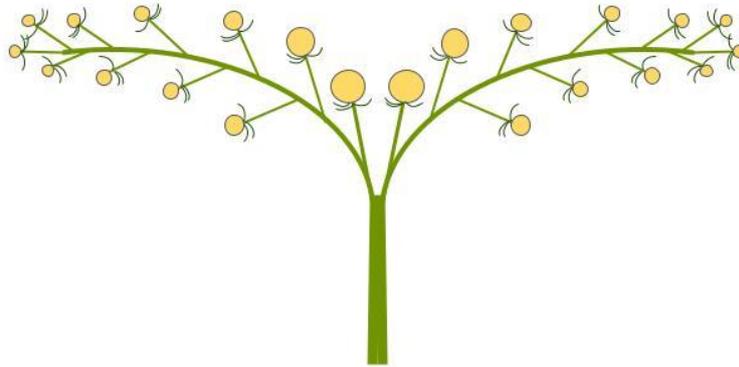


Figure 19. *Dombeya greveana* de Juan de Nova.

Barre d'échelle : 2 cm.

Inflorescences

Les inflorescences sont érigées, d'un type unique chez les Dombeyoideae : une cyme bipare dont les unités terminales sont scorpioïdes. Cette forme a un autre nom très évocateur "en cornes de bélier" (Arènes 1959b). Une inflorescence possède entre 2 et 40 fleurs. Les jeunes inflorescences sont généralement densément poilues, et les fleurs possèdent des bractéoles caduques recouvrant les fleurs.



114

Figure 20. Schéma de la cyme bipare scorpioïde.

Les cercles jaunes représentent les fleurs et les demi-cercles verts montrent les bractéoles. Les cercles les plus grands correspondent aux fleurs se développant le plus tôt au cours de la floraison.

Bractéoles

Les bractéoles sont circulaires à elliptiques, l'apex est apiculé, la base peut être asymétrique, cordée ou obtue. A l'instar des sépales, la face externe des bractéoles est couverte de poils simples orientés apicalement. La face interne comprend quelques rares poils simples. Les bractéoles sont de plus grande taille aux Mascareignes, puis en Afrique, et enfin elles ont une taille réduite à Madagascar. La forme des bractéoles est stable le long de l'inflorescence.

Il y a une grande variabilité de formes de bractéoles chez les *Dombeya greveana*, les morphes b) et e) de la Figure 21 illustrent en partie cette diversité. Chez *D. borraginea*, les bractéoles semblent plus petites et rondes ou ovées (Fig. 20c). Le spécimen de Juan de Nova a des bractéoles circulaires à base cordée, soit une forme très similaire aux bractéoles mascarins, mais réduite en taille.

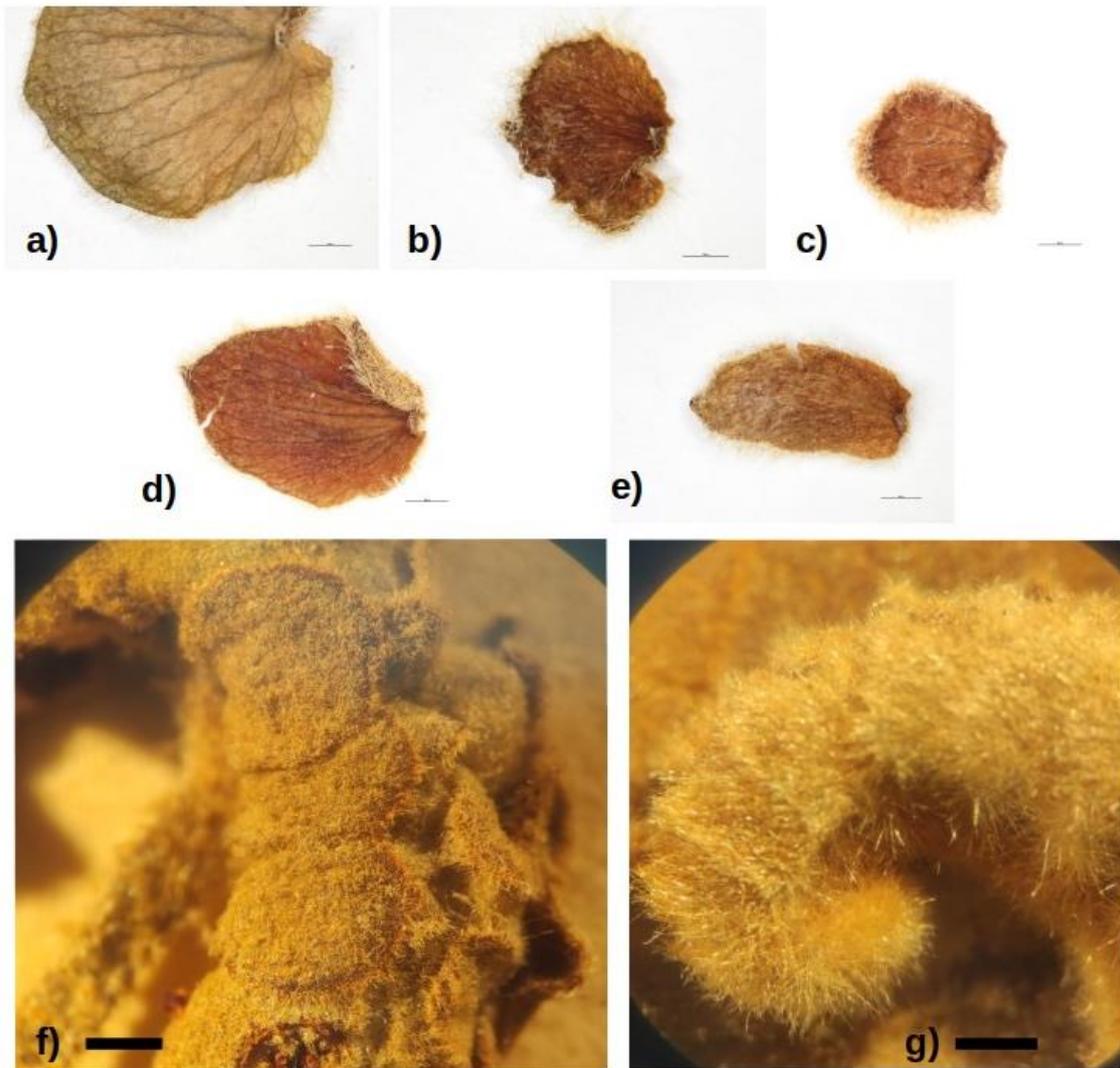


Figure 21. Photographies de bractéoles.

stéréo-microscope Nikon SMZ1000, objectif P-Plan APO 1x, logiciel NIS Elements D v.5.02 pour a) à e), a) *Dombeya acutangula*, la Réunion, barre d'échelle : 1000 µm ; b) *Dombeya greveana*, Madagascar, barre d'échelle : 1000 µm ; c) *Dombeya borraginea*, Madagascar, barre d'échelle : 1000 µm ; d) *Dombeya cincinnata*, Afrique, barre d'échelle : 1000 µm ; e) *Dombeya greveana*, face externe, Madagascar ; barre d'échelle : 1000 µm ; f) jeune inflorescence avec bractéoles de *Dombeya acutangula*, loupe binoculaire grossissement 2x, barre d'échelle : 0,5 cm ; g) jeune inflorescence avec bractéoles de *Dombeya greveana*, loupe binoculaire grossissement 4x, barre d'échelle : 0,5 cm.

Fleurs (caractères qualitatifs)



Figure 22. Fleur de *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* (Maurice).

Barre d'échelle : 0,5 cm. © Timothée Le Péchon

Fleurs actinomorphes hermaphrodites avec épicalice, pentamères, 5-cycliques, dialysépales, dialypétales, androcée avec 5 staminodes alternant avec 15 étamines (regroupées par 3) soudées à la base et formant un tube staminal, gynécée supère à 3 ou 5 carpelles soudés à 3 ou 5 loges et placentation axile.

Tous les organes floraux sont marcescents, c'est-à-dire que le calice, la corolle et l'androcée persistent lorsque le fruit est formé. Ces organes se densifient et se rigidifient à la fructification.

Les sépales sont soudés au pédoncule floral, orientés apicalement, puis réfléchis vers le bas et libres. La face abaxiale est recouverte de longs poils simples (Fig. 23) et la face

adaxiale est glabre. Les pétales des *Dombeya* sont souvent incurvés mais dans la section *Dombeya*, leur réflexion est accentuée et systématique (Fig. 23).



Figure 23. Pétale et sépale de *Dombeya greveana*.
stéréo-microscope Nikon SMZ1000, avec objectif P-Plan APO 1x, barre d'échelle : 1000 μm .

Androcée et Gynécée

Les filaments des étamines sont fusionnés à la base en un tube staminal dont la taille est irrégulière d'un bord à l'autre de la fleur. Les étamines sont groupées par trois, alternant avec un staminode (Fig. 24). Les cas de variations du nombre d'étamines sont extrêmement rares, et aucun spécimen n'a montré une constance du nombre d'étamines différent de 15.

Le gynécée est formé d'un ovaire à longs poils étoilés très denses, d'un style et de stigmates arqués (Fig. 25). Seul *Dombeya borraginea* possède trois carpelles et se différencie bien des autres taxons quintacarpellés au moins sur ce caractère.



Figure 24. Partie d'Androcée de *Dombeya acutangula*.

st: staminode, stéréo-microscope Nikon SMZ1000, avec objectif P-Plan APO 1x, barre d'échelle : 1000 μm .



Figure 25. Gynécée de *Dombeya acutangula*.

stéréo-microscope Nikon SMZ1000, avec objectif P-Plan APO 1x, barre d'échelle : 1000 μm .

Tableau 2. Résumé des caractères morphologiques pouvant différencier les taxons de la section *Dombeya*.

taxon	<i>Dombeya circinnata</i> K. Schum.	<i>Dombeya acutangula</i> subsp. <i>acutangula</i>	<i>Dombeya acutangula</i> subsp. <i>rosea</i> F. Friedmann	<i>Dombeya borraginopsis</i> Hochr.	<i>Dombeya greveana</i> Baill.	<i>Dombeya marivorahone</i> n. sp. Avènes	<i>Dombeya rubifolia</i> Baill.	<i>Dombeya borraginea</i> Hochr.	<i>Dombeya urenoides</i> Avènes
pliosité stipules	longs poils simples sur face abaxiale	face abaxiale glabre		longs poils simples sur face abaxiale					
forme stipules	grande taille, fortement falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués	linéaire/ falqués
limbe	forme ovée à palmatilobée	forme palmatisectée et palmatilobée	forme palmatisectée et palmatilobée	forme ovée	morphe variable	morphe variable	tricuspidé aux pointes acuminées	morphe variable	fortement 5-palmatilobés
marge du limbe	faiblement denticulée			crênélée à denticulée	crênélée à denticulée	crênélée à denticulée	fortement et régulièrement dentée, dents aiguës	crênélée à denticulée	dents aiguës régulières
bractéoles	elliptique	grande taille, base cordée	grande taille, base cordée	elliptique à ronde	elliptique à ronde	elliptique à ronde	elliptique à ronde	elliptique à ronde	elliptique à ronde

III.3.2. Approche quantitative (morphométrique)

III.3.2.1. Analyses statistiques sur les mesures de fleurs

Le tableau 3 résume pour chaque variable, la médiane et l'écart-type des mesures par taxon. A partir du caractère longueur des pétales, on discrimine cinq groupes : *D. cincinnata* africain différent de *D. acutangula* subsp. *acutangula* de la Réunion, différent de *D. acutangula* subsp. *rosea* de Maurice, différent de *D. rubifolia* et *D. borraginea* de Madagascar, eux-mêmes différents d'un dernier groupe comprenant plusieurs espèces malgaches (i.e., *D. greveana*, *D. marivorahonensis* et *D. borraginopsis*). Les deux sous-espèces de *D. acutangula* ne sont pas discriminées l'une de l'autre par la longueur des pétales. Sur la variable largeur de pétales, on distingue *D. marivorahonensis*, avec les plus petites valeurs, des autres taxons. *Dombeya borraginea*, *D. rubifolia*, *D. greveana* et *D. borraginopsis* sont significativement différents de *D. acutangula* subsp. *acutangula*, *D. acutangula* subsp. *rosea* et *D. cincinnata*. On notera ici que bien qu'ayant été mesurés, les taxons *D. triumfettifolia* et *D. urenoides* n'ont pas été inclus dans les analyses comparatives car n'étant représentés chacun que par un unique spécimen.

La largeur des sépales discrimine presque les mêmes groupes que la longueur des sépales. On retrouve pour cette variable deux groupes distincts : un premier incluant les deux sous-espèces de *D. acutangula* et *D. cincinnata*, un second groupe comprend un ensemble d'espèces malgaches (i.e., *D. greveana*, *D. borraginea*, *D. borraginopsis* et *D. rubifolia*). Le rapport entre la longueur et la largeur des sépales permet de distinguer les deux sous-espèces de *D. acutangula*. Les *D. cincinnata* ont un rapport proche de 3, et les espèces malgaches ont un rapport inférieur ou égal à 3. *Dombeya rubifolia* présente lui un rapport très élevé (≥ 4).

La longueur du tube staminal distingue *D. marivorahonensis*, avec ses petites valeurs, des autres taxons. La longueur des staminodes rapproche *D. acutangula* subsp. *acutangula* de *D. cincinnata*. *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* est discriminé seul par ses grandes valeurs. Les cinq espèces malgaches se regroupent entre elles, avec *D. greveana* qui présente le plus de variabilité pour ce caractère. La longueur des étamines rapproche aussi *D. acutangula* subsp. *acutangula* de *D. cincinnata*. *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* est discriminé seul avec ses grandes étamines. Les espèces malgaches forment deux groupes pour cette même variable : *D. greveana*, *D. borraginea*, *D. marivorahonensis* et *D.*

borraginopsis, puis en second groupe *D. rubifolia* et *D. cincinnata*. La longueur de l'ovaire forme un continuum de valeurs avec le taxon *D. marivorahonensis* aux valeurs les plus faibles et *D. acutangula* subsp. *rosea*, taxon aux valeurs les plus grandes.

Tableau 3. Résumé des données quantitatives par taxon et par variable.

Par ligne, une lettre différente correspond à un groupe significativement différent d'un autre (P<0,05) selon un T test ou un LSD.

taxon	<i>Dombeya greveana</i> Baill.		<i>Dombeya marivorahonensis</i> Avenès		<i>Dombeya rubrifolia</i> Baill.		<i>Dombeya borraginopsis</i> Hochr.	
	médiane	écart-type	médiane	écart-type	médiane	écart-type	médiane	écart-type
longeur pétale	4,61	1,22 d	4,78	0,33 d	9,22	0,74 a	6,77	1,34 ad
largeur pétale	8,07	1,81 b	3,08	0,01 c	7,01	1,04 b	4,81	1,81 b
longeur sépale	4,99	1,09 c	2,71	0,05 d	6,83	0,2 a	5,35	0,72 c
largeur sépale	1,7	0,33 b	1,04	0,01 c	1,7	0,13 b	1,75	0,22 b
[Lsep/sep]	3	0,57	2,61	0,07	4,39	0,22	2,73	0,45
longeur tube staminal	0,91	0,37 a	0,27	0,18 b	0,83	0,15 c	0,97	0,48 a
longeur staminodes	4,05	1,19 c	2,49	0,2 d	5,09	0,13 c	4,13	0,68 c
longeur étamine	2,39	0,68 c	1,65	0,46 c	3,75	0,08 a	2,34	0,41 c
longeur ovaire	2,45	1,17 ab	1,7	0,27 b	1,77	0,58 ab	2,82	0,69 a
largeur ovaire	2,82	1,1 abc	2,42	0,14 b	1,65	0,49 c	3,59	0,71 a
longeur style	3,66	1,09 cd	0,32	0,08 e	4,98	0,96 d	2,66	0,84 c
longeur stigmaté	1,47	0,88 ad	1,62	0,16 ad	2,04	0,4 a	1,32	0,27 c
nombre étamines	15	0	15	0	15	0	15	0
nombre staminodes	5	0	5	0	5	0	5	0
nombre carpelles	5	0	5	0	5	0	5	0
taxon	<i>Dombeya cincinnata</i> K. Schum.		<i>Dombeya acutangula</i> subsp. <i>acutangula</i>		<i>Dombeya acutangula</i> subsp. <i>rosea</i> F. Friedmann		<i>Dombeya borraginea</i> Hochr.	
	médiane	écart-type	médiane	écart-type	médiane	écart-type	médiane	écart-type
longeur pétale	10,47	2,41 a	14,59	3 b	18,6	1,76 c	8,28	2,61 a
largeur pétale	10,19	2,39 a	12,14	2,05 a	13,37	2,02 a	7,14	1,71 b
longeur sépale	7,97	1,04 a	9,69	1,69 ab	12,37	2,12 b	5,02	1,35 c
largeur sépale	2,46	0,36 a	3,32	0,53 a	3,51	0,47 a	2,02	0,5 b
[Lsep/sep]	3,08	0,46	2,85	0,33	3,45	0,48	2,69	0,34
longeur tube staminal	1,47	0,45 ac	1,45	0,25 ac	1,28	0,31 a	0,7	0,33 a
longeur staminodes	7,44	1,2 a	8,75	1,47 ab	11,48	1,79 b	4,31	0,98 c
longeur étamine	4,09	0,69 a	4,75	1,81 ab	6,33	1,23 b	2,93	0,83 c
longeur ovaire	2,85	0,92 ab	2,36	0,65 ab	2,45	0,3 a	2,11	0,94 ab
largeur ovaire	3,55	1,27 ab	3,27	0,82 ab	3,12	0,81 ab	2,99	0,77 ab
longeur style	6,27	1,4 ab	5,64	1,5 b	9,515	2,26 a	3,06	1,02 cd
longeur stigmaté	2,33	0,46	3,79	0,76 b	3,62	0,4 b	1,62	0,48 a
nombre étamines	15	0	15	0	15	0	15	0
nombre staminodes	5	0	5	0	5	0	5	0
nombre carpelles	5	0	5	0	5	0	3	0

En utilisant les valeurs de largeur de l'ovaire, plusieurs grands groupes se distinguent : *D. marivorahonensis* qui a un ovaire étroit, *D. rubifolia* qui a lui-aussi des largeurs d'ovaire faibles, mais intermédiaires, puis *D. borraginea*, *D. borraginopsis* et les deux sous-espèces de *D. acutangula* qui ont des ovaires larges. *Dombeya cincinnata* est l'espèce avec l'ovaire le plus large. La longueur du style discrimine particulièrement *D. marivorahonensis* avec un style très court. *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* a quant à lui les styles les plus longs. Les groupes malgaches se regroupent entre eux sur les longueurs de style. Les longueurs de stigmates sont très petites à Madagascar et chez *D. cincinnata*. Les deux sous-espèces des Mascareignes se distinguent l'une de l'autre sur cette variable, et elles se distinguent aussi du reste des taxons. *Dombeya rubifolia*, *D. borraginea* et *D. cincinnata* se rassemblent et se distinguent de *D. borraginopsis*. Ces valeurs sont élevées chez les deux sous-espèces des Mascareignes. Le nombre d'étamines et de staminodes sont les mêmes quelles que soient les espèces. Les carpelles sont au nombre de cinq sauf pour l'espèce malgache *D. borraginea* qui est la seule espèce étudiée à trois carpelles.

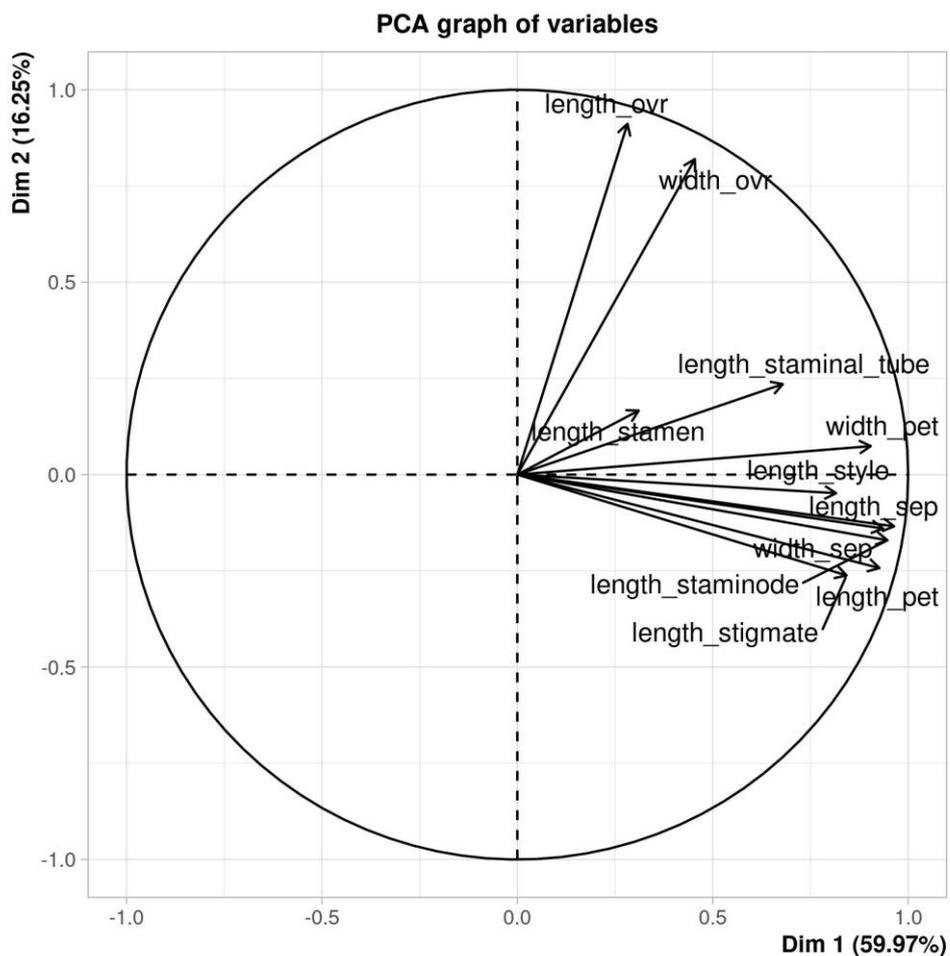


Figure 26. Graphique des variables de l'analyse en composantes principales (ACP).

Chaque variable est représentée par un vecteur plus ou moins grand, orienté selon son influence sur les axes 1 et 2.

Une analyse à composante principale (ACP), préalable à l'AFDM, sur les caractères quantitatifs nous permet de trouver les variables qui influent le plus sur chaque axe de l'espace morphométrique expliquant la variabilité des mesures (Fig. 26). Seulement les deux premiers axes suffisent à expliquer 76,22 % de la variabilité, nous ne prendrons donc pas en compte les autres axes qui apportent bien moins d'informations. Pour l'axe 1, c'est la longueur des sépales, la largeur des pétales et la longueur du style qui influent le plus sur la distribution des points dans l'espace morphologique, et pour l'axe 2, c'est la longueur et la largeur de l'ovaire.

Sur les figures 27 et 28 (AFDM), on a globalement 3 groupes, avec quelques recouvrements, qui correspondent à la fois à des regroupements taxonomiques (Fig. 27) et des regroupements géographiques (Fig. 28), donc ici 3 régions : Afrique, Madagascar et Mascareignes.

A gauche de l'axe 1 on trouve les taxons malgaches qui correspondent à des fleurs dont les sépales ont une longueur inférieure à 7,03 mm, une largeur inférieure à 1,97 mm, des pétales moins larges que 9,89 mm et un style d'une longueur inférieure à 5,94 mm.

Au sein des taxons malgaches, aucun taxon ne se discrimine et *D. greveana* présente la plus grande variabilité.

A droite de l'axe 1, se trouvent les taxons mascarins, avec des fleurs dont la longueur des sépales est supérieure à 8,00 mm, la largeur des sépales est supérieure à 2,79 mm, les pétales ont une largeur supérieure à 10,09 mm et un style plus long que 4,14 mm.

Les deux sous-espèces de *D. acutangula* ne semblent pas s'individualiser sur la figure 26, mais les caractères de longueur du style et longueur de pétale sont significativement différents selon la sous-espèce. La sous-espèce *rosea* a des pétales strictement plus longs que 16,84 mm, sinon, il s'agit de la sous-espèce *acutangula*. De même pour les styles de *D. acutangula* subsp. *rosea* qui sont plus longs que 7,25 mm, sinon, il s'agit de *D. acutangula* subsp. *acutangula*.

Montrant des valeurs moyennes pour la longueur [6,93 ; 9,01] et la largeur des sépales [2,10 ; 2,82], la largeur des pétales [7,80 ; 12,58] et la longueur du style [4,87 ; 7,67], les individus de *D. cincinnata* se retrouvent au centre de l'axe 1.

L'axe 2 seul n'est pas discriminant car l'ensemble des taxons présentent des longueurs et largeurs d'ovaire hautement variables et majoritairement recouvrantes.

Sur la Fig. 27, on voit que l'individu récolté à Juan de Nova, identifié comme *D. greveana*, se positionne bien dans l'espace occupé par les autres individus de l'espèce, à la limite de l'espace occupé par les individus africains.

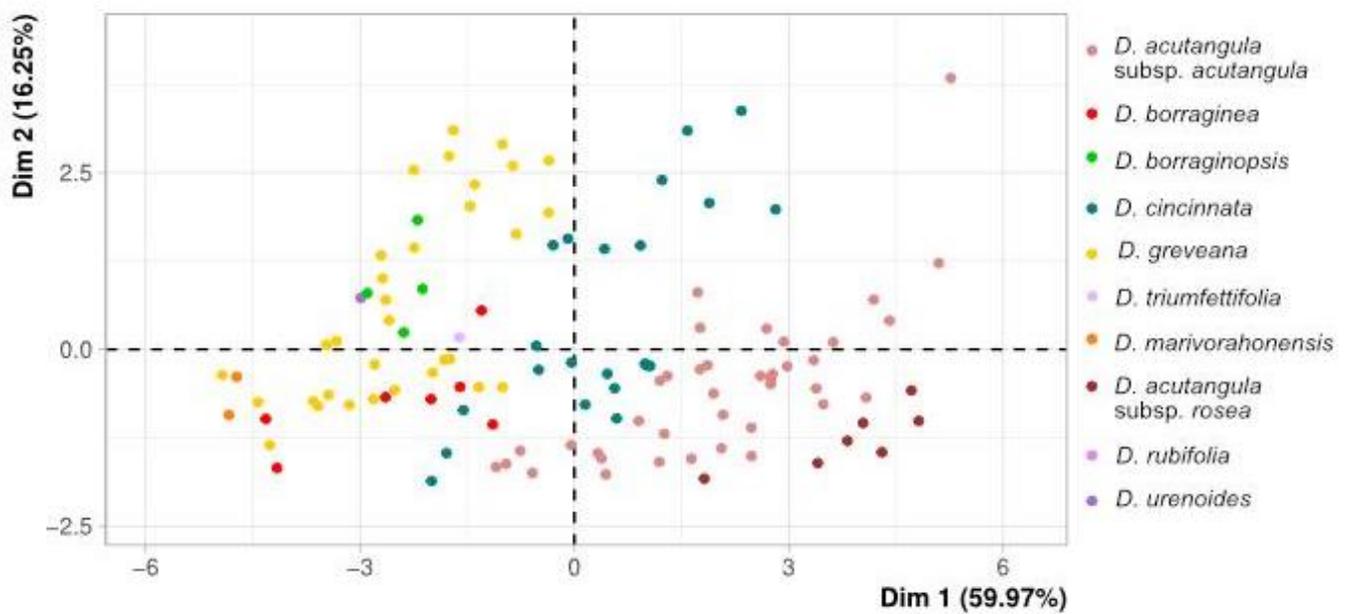


Figure 27. Représentation graphique d'une analyse factorielle discriminante (AFDM) basée sur 13 caractères pour 115 spécimens de 10 taxons.

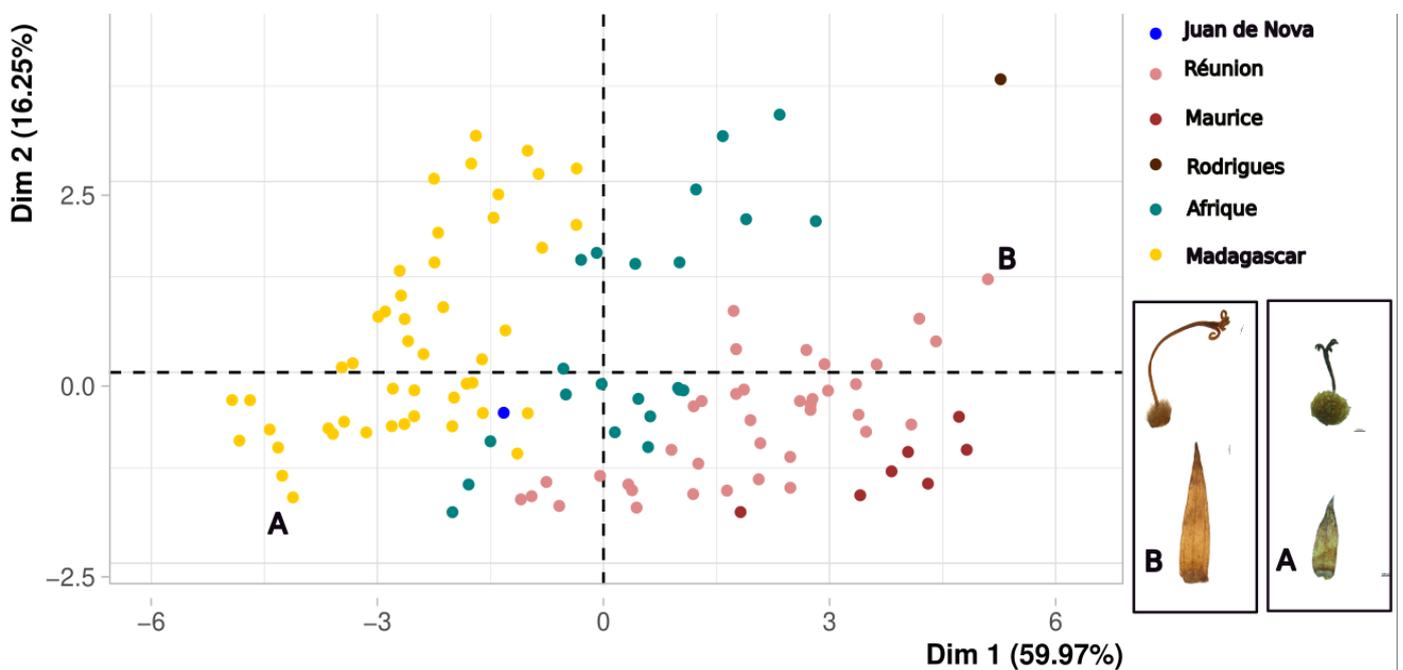


Figure 28. Distribution des taxons selon une analyse discriminante (AFDM).

Analyse factorielle discriminante basée sur 13 caractères pour 115 spécimens de 10 taxons. Les localités représentées sont : Madagascar (48 individus), Afrique (20 individus), la Réunion (38 individus), Maurice (7 individus), Rodrigues (1 individu) et Juan de Nova (1 individu). Les groupes géographiques sont représentés par couleur ; Morphes extrêmes A. *Dombeya greveana* Baill., spécimen malgache issus des collections (P006700552) ; barre d'échelle : 1000 μ m ; B. *Dombeya acutangula* Cav. subsp. *rosea*, spécimen récolté à la Réunion, LJF 12, barre d'échelle : 1000 μ m.

III.3.2.2. Analyses statistiques sur les mesures de feuilles

Les analyses quantitatives sur les mesures de feuilles n'ont pas permis de distinguer de groupes morphologiques, ni selon la taxonomie, ni selon les aires de distribution. Les caractères choisis (i.e., longueur et largeur du limbe, longueur du pétiole, nombre de veines primaires et nombre de lobes) ne donnent pas d'arguments en faveur de l'existence de plusieurs espèces au sein de la section *Dombeya* (voir Annexe II).

III. 4. Discussion

III.4.1. Taxons mascarins

Les deux îles des Mascareignes rassemblent les spécimens dont les sépales sont particulièrement longs et les pétales larges. L'ovaire y est d'une taille plutôt petite et étroite en largeur. En haut à droite de l'espace morphologique (voir Fig. 28), on trouve néanmoins un individu isolé des autres, il s'agit du *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* issu de l'île Rodrigues, dont l'ovaire est à la fois large et long par rapport à ceux des autres taxons mascarins. Cet individu correspond à un spécimen dont les mesures ont été prises tard dans la floraison, les fleurs étaient proches de la fructification. Cela biaise son placement sur l'axe 2. En revanche, sa position par rapport à l'axe 1 n'est pas influencée par la taille de l'ovaire. Il est donc possible de l'interpréter. Sur l'axe 1, le *D. acutangula* subsp. *acutangula* de l'île Rodrigues se trouve à droite des *D. acutangula* subsp. *rosea* de Maurice, qui indique des pétales très longs et des sépales très larges. Cette position pose question, car la sous-espèce *acutangula* est distribuée sur deux zones distinctes. Il faut évidemment étoffer l'échantillonnage des *D. acutangula* de Rodrigues avant de tirer des conclusions sur ce seul spécimen, mais il est possible que la sous-espèce distribuée sur l'île Rodrigues ait des caractéristiques florales uniques.

L'AFDM (Fig. 28) soutient les résultats issus du tableau 2 : les deux sous-espèces de *D. acutangula* présentent des différences suffisantes pour se distinguer dans l'espace morphométrique de l'ACP. Par ailleurs, les Mascareignes exploitent un large espace morphométrique, presque aussi important que celui de l'Afrique ou de Madagascar (Fig. 27 et Fig. 28). Ce résultat est à pondérer avec l'importante quantité de données récoltées pour les Mascareignes. Néanmoins, les deux sous-espèces de *D. acutangula* semblent bien se distinguer entre elles sur des longueurs d'organes comme les staminodes, les étamines, le style et la couleur des pétales. La sous-espèce *rosea* a toujours de plus grandes valeurs que la sous-espèce *acutangula*. Le rapport de longueur et de largeur de sépale discrimine aussi bien les deux sous-espèces. Ces résultats apportent un argument en faveur de la taxonomie de Friedmann.

III.4.2. Taxons africains

L'AFDM (Fig. 27) montre que les individus identifiés comme l'espèce africaine *Dombeya cincinnata* sont localisés au milieu de l'espace morphologique, ce qui indique globalement des valeurs moyennes pour les caractères mesurés. Le rapport entre la longueur des sépales et la taille de la fleur entière (Tab. 2) permettrait de discriminer l'espèce africaine des autres taxons, mais la discrimination reste cependant difficile à cause de quelques recouvrements, en particulier avec des individus malgaches.

Morphologiquement, les caractères spécifiques aux spécimens de la section *Dombeya* en Afrique sont les stipules (Fig. 17). Elles sont beaucoup plus larges à la base et brusquement acuminées par rapport aux stipules des autres régions. En outre, les bractéoles sont très similaires aux bractéoles malgaches mais d'une taille légèrement supérieure.

Les différentes formes de limbes ne suffisent pas à justifier à eux seuls les espèces décrites par Schumann. Étant lui-même l'auteur des 2 espèces et 2 variétés supposées présentes en Afrique, aucun autre botaniste n'a travaillé sur cette section en particulier en Afrique. Seyani (1991) dans « *Dombeya in Africa* » précise son étonnement face à la faible diversité des morphes à cyme bipare scorpioïde en Afrique face à celle présente Madagascar. Ayant travaillé sur les *Dombeya* d'Afrique, son échantillonnage est cependant meilleur que le nôtre pour cette région.

III.4.3. Taxons malgaches

Sur l'AFDM (Fig. 27), *Dombeya greveana* occupe un large espace morphométrique, où les spécimens ont des sépales fins et des pétales étroits. Toutes les espèces malgaches sont confondues dans ce même espace morphologique où l'on retrouve donc *D. borraginopsis*, *D. triumfettifolia*, *D. urenoides*, *D. rubifolia*, *D. borraginea* et *D. marivorahonensis*. L'analyse morphométrique conforte l'hypothèse d'un complexe d'espèces très proches morphologiquement. Aucun taxon ne se distingue strictement d'un autre sur les mesures florales.

Dombeya greveana présente la plus grande variabilité, et c'est bien cette espèce qui est sur-représentée dans les herbiers. En outre, cette grande variabilité semble intégrer celle des autres espèces malgaches, que nous discuterons ci-après.

Arènes (1958) a décrit *D. marivorahonensis* sur les parts d'herbier de Paris, et seulement deux d'entre elles ont pu subir des prélèvements et mesures. On retrouve dans ces mesures une taille réduite du tube staminal, état de caractère utilisé par Arènes pour décrire son espèce. Le nombre de spécimens prélevés est trop faible pour lier la longueur du tube staminal à l'espèce. Tous les *D. marivorahonensis* observés n'ont pas ce tube staminal réduit sur toutes leurs fleurs. Le caractère ne semble pas assez constant pour justifier le soutien d'une espèce. De même pour le nombre d'étamines, qui, comme précisé précédemment, est constant. D'ailleurs, aucun autre caractère morphologique ne permet de distinguer *D. marivorahonensis* de *D. greveana*, son statut en tant qu'espèce distincte est donc fortement discutable.

Dombeya urenoides se distingue d'après Arènes par la forme de ses limbes : profondément 5-palmatilobées, à lobes lancéolés ou ovales, fortement contractés inférieurement, acuminés, et à marges irrégulièrement dentées ou crénelées (Fig. 18). Or, parmi les *Dombeya*, il n'est pas rare de trouver des espèces dont la forme des spécimens juvéniles est différente de celle des adultes, le meilleur exemple est celui de *D. palmata* et *D. acutangula* explicitée dans le chapitre II.

La forme spécifique de *D. urenoides* a été retrouvée sur de jeunes spécimens malgaches sauvages, et sur des spécimens issus de graines provenant de différentes localités à Madagascar. Le caractère spécifique pourrait alors être "forme hétérophyllé type *urenoides*",

mais le caractère est peu stable, et, comme aux Mascareignes, pourrait être amené au rang de variété pour préserver la forme hétérophyllie unique du taxon *urenoides*.

D'autres formes sont particulières, comme celles observées sur les spécimens d'herbier de Juan de Nova (Fig. 19). La particularité de la forme tricuspidée à apex aigu, avec une marge crénelée soutiendrait une nouvelle sous-espèce de *D. greveana*.

Dombeya rubifolia ne montre sur aucune des parts d'herbier une cyme bipare à unités terminales scorpioïde, mais ses limbes sont caractéristiques du taxon. Pourtant, les mesures sur les organes floraux ne soulignent pas de différences significatives dans sa morphologie florale. En outre, si on fait exception des feuilles, les autres caractères végétatifs sont très semblables à ceux des autres espèces malgaches. Dans l'hypothèse où *D. rubifolia* serait inclus dans un complexe *D. greveana*, cela indiquerait un fort polymorphisme foliaire à l'échelle du complexe. La distinction de *D. rubifolia* devra être vérifiée, si possible, génétiquement.

A la fois selon les mesures et l'analyse morphologique, *D. borraginopsis* ne se différencie pas de *D. greveana*.

Dombeya quinquecostata n'a pas été mesuré, mais son statut d'espèce reste très douteux. Les caractères diagnostiques reposant sur l'indumentation n'ont pas permis de discriminer les ensembles décrits par Arènes (voir Tab. 1).

Dombeya borraginea est un taxon malgache qui semble bien se distinguer de *D. greveana* et des autres espèces malgaches via son gynécée à 3 carpelles. En revanche, il est difficile de trouver d'autres caractères morphologiques le discriminant. Deux hypothèses sont alors envisageables : les caractères quantitatifs morphométriques et morphologiques ne sont pas suffisants pour limiter des espèces, au moins à Madagascar. Il faut alors utiliser d'autres types de données pour confirmer ou infirmer l'utilisation du taxon spécifique *D. borraginea*. Deuxième hypothèse, le nombre de carpelles est variable, et ne permet pas de distinguer des espèces, nous serions face à un complexe *D. greveana* dont les carpelles peuvent varier entre 3 et 5.

III. 5. Conclusion

La morphologie et la morphométrie soutiennent trois groupes distincts :

- Un groupe africain ici représenté par *D. cincinnata*, dont les stipules sont bien plus grandes que celles des autres espèces, avec une forme falquée.
- Le deuxième groupe mascalin correspond à *D. acutangula*, dont les bractéoles sont de grande taille à base cordée, les stipules glabres sur la face abaxiale et les fleurs sont de taille particulièrement grande. Les deux sous-espèces *D. acutangula* subsp. *rosea* et *D. acutangula* subsp. *acutangula* se discriminent bien, notamment par la couleur des pétales.
- Le troisième groupe est malgache avec potentiellement au moins deux espèces, *D. greveana* et *D. borraginea*, qui sont respectivement quintacarpellée et tricarpellée.

Après avoir mis en évidence ces trois groupes, il s'agit de tester leur monophylie, et de vérifier le nombre d'espèces présentes dans chaque groupe géographique, par l'utilisation de données moléculaires.

IV. Etude phylogénomique

IV. 1. Introduction

L'ADN chloroplastique a été la première source de données moléculaires utilisée chez les Malvaceae pour les inférences phylogénétiques (Bayer et al. 1999 ; Alverson et al. 1999). Le génome chloroplastique, aussi appelé plastome, est plus conservé que le génome nucléaire car très contraint au niveau fonctionnel (Erixon & Oxelman 2008). Par exemple, les gènes plastidiques ayant le plus évolué (e.g., *matK*, *ndhF*, *ycf1*) sont soumis à d'importantes pressions de sélection, ce qui leur permet de potentiellement résoudre des relations relativement anciennes (Carbonell-Caballero et al. 2015 ; Hu et al. 2015). Cependant, transmis par la mère seulement, l'ADN chloroplastique ne renseigne que sur la lignée maternelle des taxons, ainsi des conflits phylogénétiques avec des topologies reconstruites à partir de régions moléculaires d'origine nucléaire sont fréquents et bien renseignés dans la littérature (Hardig et al. 2000 ; Zhang et al. 2010 ; Stull et al. 2020) et pourraient illustrer des événements anciens d'hybridations. Hernández-Gutiérrez et al., (2022) illustrent parfaitement ces conflits chez les Malvales ; les phylogénies issues des données chloroplastiques seules ne sont pas entièrement congruentes avec celles des données nucléaires. Hernández-Gutiérrez et al., (2022) avancent comme hypothèse les Tris de Lignées Incomplet (Incomplete Lineage Sorting) et introgressions pour expliquer en grande partie ces différences.

La phylogénie la plus complète du genre *Dombeya* a été publiée par Skema (2012). Neuf spécimens de la section *Dombeya* y sont présents, mais sont placés dans une polytomie, et la monophylie de la section *Dombeya* n'est ainsi pas vérifiée. Pourtant, cette phylogénie s'appuie sur 5 marqueurs chloroplastiques et l'ensemble ITS (Fig. 29). La matrice complète (incluant marqueurs chloroplastiques et nucléaire) de Skema comprenait un total d'environ 6000 paires de bases nucléotidiques. Posant les bases de la phylogénie des Dombeyoideae, cette étude (dont les données seront reprises et complétées par Dorr & Wurdack en 2021 et Skema et al. en 2023) reste cependant limitée par son échantillonnage moléculaire.

Au cours de la dernière décennie, le coût du séquençage par base nucléotidique a chuté, notamment grâce au séquençage à haut débit, permettant de générer d'immenses jeux de données pour un moindre coût. Appliquées au séquençage d'ADN génomique total, ces solutions (souvent appelées "*genome skimming*") ont été utilisées afin d'obtenir des données chloroplastiques et reconstruire des plastomes entiers. De nombreuses copies de ce génome sont en effet présentes dans la cellule, facilitant ainsi son séquençage. En parallèle, de nouvelles techniques ont permis d'optimiser la sélection de régions moléculaires nucléaires afin de réduire la taille des données à analyser, tout en garantissant la comparaison et la reproductibilité entre les différentes études phylogénétiques. La capture ciblée de gènes nucléaires permet d'obtenir des matrices moléculaires couvrant des centaines, voire des milliers de régions. Combinant en une seule réaction de séquençage la capture ciblée et le "*genome skimming*", l'approche Hyb-seq (Weitemier et al. 2014 ; Dodsworth et al. 2019) a été mise en application sur les plantes afin de générer à la fois de larges jeux de données nucléaires et chloroplastiques. La concaténation et la confrontation de phylogénies moléculaires dont les données proviennent d'origines différentes (chloroplastiques versus nucléaire) nous permettra ainsi (I) de mieux résoudre les relations de parentés au sein de *Dombeya*, (II) de tester la monophylie de la section *Dombeya* (III) de confronter les lignées moléculaires à leurs attributs morphologiques, (IV) et d'identifier d'éventuels phénomènes d'introgession ou d'ILS. *In fine*, par une approche holistique, nous chercherons à produire une révision de la section *Dombeya*, la plus intégrative possible.

IV. 2. Matériels et Méthodes

IV.2.1. Echantillonnage et extraction d'ADN

En gardant nos objectifs principaux à l'esprit (e.g., reconstruction des liens de parenté au sein du genre *Dombeya*, et test de la monophylie de la section autonome), l'échantillonnage taxonomique s'est concentré sur la section *Dombeya*. Malheureusement, comme pour les études détaillées dans le chapitre précédent, le prélèvement de matériel n'a pas toujours été possible, notamment pour les espèces représentées par peu de spécimens -souvent anciens- dans les herbiers. Ainsi, *Dombeya triumfettifolia*, *D. urenoides*, *D. quinquecostata*, *D. cincinnata* var. *stuhlmannii* et *D. leucorrhea* ne sont pas inclus dans notre échantillonnage. Nous avons vu dans les chapitres précédents que la délimitation et l'identification de certains taxons malgaches pouvaient poser problème, et à ce titre on pourrait nommer tous les spécimens quintacarpellés malgaches échantillonnés *D. cf. greveana*. Nous avons néanmoins conservé les noms des taxons non *greveana* pour des spécimens d'herbier et certains spécimens récemment récoltés (tels ceux de C. Skema), en vérifiant *a posteriori* qu'ils portaient bien les caractères *a priori* diagnostiques selon la littérature justifiant leur épithète spécifique.

Pour tester la monophylie de la section *Dombeya*, un nombre important d'espèces de *Dombeya* extérieurs à la section a été ajouté (Tab. 4). Nous avons donc tenté d'échantillonner le maximum de taxons au sein du genre *Dombeya*, notamment dans chaque zone géographique, et nous avons également sélectionné des taxons de plusieurs clades à l'extérieur du clade *Dombeya stricto sensu* (cf. Fig. 5).

Les phylogénies ainsi produites ont été par la suite enracinées en utilisant deux taxons différents : pour les reconstructions basées sur le génome nucléaire ribosomique, nous avons utilisé le genre asiatique de Dombeyoideae, *Burretiodendron* Rehder ; pour les reconstructions utilisant le génome chloroplastique et celles combinant le plastome et les marqueurs nucléaires, nous avons également ajouté le genre de Malvaceae *Cola* Schott & Endl. (i.e., *C. caricifolia* (G. Don) K. Schum.) (Tab. 4). Notre matrice moléculaire finale inclut 64 échantillons répartis dans 30 taxons. L'ADN a été extrait de 27 échantillons conservés en silica-gel et 36 issus de prélèvements de parts d'herbier.

Pour les échantillons issus de collecte de terrain, la matière fraîche a été déshydratée avec du silica-gel juste après la collecte, puis conservée à température ambiante ou au congélateur (-20°C). Les échantillons ont été broyés en poudre fine à l'aide d'un homogénéisateur TissueLyser (Qiagen), en présence de billes de Tungsten Carbide de 3 mm de diamètre. L'ADN a été extrait à partir de 20 à 23 mg de tissu foliaire déshydraté en utilisant une version modifiée du protocole du CTAB (Doyle & Doyle 1987). Par la suite, la qualité de l'ADN (concentration et la distribution des fragments en fonction de leur longueur) a été estimée par Advanced Analytical's Fragment Analyzer™. La concentration en ADN des différents échantillons a été déterminée par Qubit 2.0 fluorometer (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA). L'ADN total extrait a été conservé dans 50 à 100 µL de TE à -20°C.

Tableau 4. Liste des échantillons vouchers.

(%N) correspond au pourcentage d'incertitudes dans la matrice moléculaire globale. Le nom d'espèce est celui donné par le collecteur.

Nom de la séquence	Taxon	Voucher	Collecteur	Numéro de collecte	Barcode herbier	Pays de récolte	Lieu de récolte	% N
Burretiodendron hsienmu M21-178	<i>Burretiodendron hsienmu</i>	TLP1253	T. Le Péchon	1253	NA	Chine	NA	2,2
Cola caricifolia M21-173	<i>Cola caricifolia</i>	2009043283	T. Le Péchon	NA	2009043283	Afrique	Afrique	2,8
Dombeya acutangula M21-180 Maurice	<i>Dombeya acutangula</i>	1003TLP	T. Le Péchon	1003	NA	Maurice	Maurice	0,4
Dombeya acutangula M19-512 Réunion	<i>Dombeya acutangula</i>	Fontaine sn	Fontaine	sn	NA	Réunion	Réunion	0,6

Dombeya acutangula M19-513 Réunion	<i>Dombeya acutangula</i>	P0091526 1	T. Le Péchon	43	P009152 61	Réunion	Cap noir	1
Dombeya acutangula M19-514b Réunion	<i>Dombeya acutangula</i>	P0091526 6	T. Le Péchon	58	P009152 66	Réunion	Ravine Ermitage	0,5
Dombeya acutangula M19-521 Réunion	<i>Dombeya acutangula</i>	Pailler206	Pailler	206	NA	Réunion	Réunion	0,6
Dombeya acutangula M22-1493 Rodrigues	<i>Dombeya acutangula</i>	rod	CBNM	sn	NA	Rodrigues	CBNM	0,5
Dombeya acutangula M22-1522	<i>Dombeya acutangula</i>	TLP1883	T. Le Péchon	1583	NA	Réunion	Réunion	0,5
Dombeya befotakensis M21-1285	<i>Dombeya befotakensis</i>	TLP1661	T. Le Péchon	1661	NA	Madagascar	Madagascar	0,5
Dombeya blattiolens M19-519	<i>Dombeya blattiolens</i>	TLP1121	T. Le Péchon	1121	NA	Réunion	Réunion	0,7
Dombeya blattiolens M21-176	<i>Dombeya blattiolens</i>	1014FM	T. Le Péchon	1014	NA	Réunion	Réunion	0,8
Dombeya borraginea M22-1514 Antsiranana	<i>Dombeya borraginea</i>	Skema330	C. Skema	330	NA	Madagascar	Antsiranana Fokontany	0,5

Dombeya borraginea M22-1518 Antsiranana	<i>Dombeya borraginea</i>	Skema315	C. Skema	315	NA	Madagascar	Antsiranana	0,7
Dombeya borraginopsis M21-1272 Tuléar Sakaraha	<i>Dombeya borraginopsis</i>	P0671041 7	Service Forestier de Madagasc ar	22237	P067104 17	Madagascar	Tuléar, Sakaraha	0,7
Dombeya borraginopsis M22-1513 Tuléar	<i>Dombeya borraginopsis</i>	Skema378	C. Skema	378	NA	Madagascar	Tuléar	0,5
Dombeya cf. marivorahone nsis M22- 1515 Antsiranana	<i>Dombeya cf. marivorahonen sis</i>	Skema323	C. Skema	323	NA	Madagascar	Antsiranana	0,7
Dombeya cf. marivorahone nsis M22- 1516 Antsiranana	<i>Dombeya cf. marivorahonen sis</i>	Skema322	C. Skema	322	NA	Madagascar	Antsiranana	0,7
Dombeya cf. marivorahone nsis M22- 1517 Antsiranana	<i>Dombeya cf. marivorahonen sis</i>	Skema319	C. Skema	319	NA	Madagascar	Antsiranana	0,7
Dombeya cf. sect. <i>Hilsenbergia</i> M19-535	<i>Dombeya cf. sect. Hilsenbergia</i>	MO- 2650225	?	?	MO- 2650225	Madagascar	?	0,6
Dombeya ciliata M21- 174	<i>Dombeya ciliata</i>	FM1012b	T. Le Péchon	1012b	NA	Réunion	Réunion	0,5

Dombeya ciliata M21-175	<i>Dombeya ciliata</i>	FM1011	T. Le Péchon	1011	NA	Réunion	Réunion	0,5
Dombeya ciliata M21-191	<i>Dombeya ciliata</i>	TLP1675	T. Le Péchon	1675	NA	Réunion	Réunion	0,5
Dombeya cincinnata M21-1276 Malawi	<i>Dombeya cincinnata</i>	BR0000019777085	G. Pope, A.R. Smith & D. Goyder	2345	BR0000019777085	Malawi	Karonga Distr.	9,5
Dombeya cincinnata M21-1295 Tanzanie	<i>Dombeya cincinnata</i>	BR0000019777368	H. Faulkner	3563	BR0000019777368	Tanzanie	Tanga Distr.	7,3
Dombeya coria M8209	<i>Dombeya coria</i>	Rakotonirina 573	Rakotonirina	573	NA	Madagascar	Madagascar	0,7
Dombeya elegans M8211	<i>Dombeya elegans</i>	TLP60	T. Le Péchon	60	NA	Réunion	Réunion	0,6
Dombeya ferruginea M8482	<i>Dombeya ferruginea</i>	TLP1008	T. Le Péchon	1008	NA	Réunion	Réunion	0,7
Dombeya greveana M19-528 Sakaraha	<i>Dombeya greveana</i>	MO-2852412	T. Randrianarivony	534	MO-2852412	Madagascar	Sakaraha	0,7
Dombeya greveana M19-540 Juan de Nova	<i>Dombeya greveana</i>	Gigord1185	L. Gigord	1185	NA	Juan de Nova	NA	0,6
Dombeya greveana M19-559 Fianarantsoa	<i>Dombeya greveana</i>	P06700004	J.S. Miller	6269	P06700004	Madagascar	Fianarantsoa	0,9

Dombeya greveana M21-1511 Behara	<i>Dombeya greveana</i>	P06700583	Service Forestier de Madagascar	5282	P06700583	Madagascar	Behara	0,6
Dombeya greveana M21-1512 Beharona	<i>Dombeya greveana</i>	P06700584	Service Forestier de Madagascar	9830	P06700584	Madagascar	Beharona	4,2
Dombeya greveana M21-1515 Ambatoboeny	<i>Dombeya greveana</i>	P06700590	Réserves Naturelles de Madagascar	2924	P06700590	Madagascar	Ambato Boeny	2,7
Dombeya greveana M21-1516 Ambato Boeny	<i>Dombeya greveana</i>	P06700591	Réserves Naturelles de Madagascar	2925	P06700591	Madagascar	Ambato Boeny	10,1
Dombeya greveana M21-1517 Ankarafantsika	<i>Dombeya greveana</i>	P06700592	Service Forestier de Madagascar	11	P06700592	Madagascar	Ankarafantsika	2,4
Dombeya greveana M21-1518 Vohémar	<i>Dombeya greveana</i>	P06700593	Service Forestier de Madagascar	15960	P06700593	Madagascar	Vohémar	1,4

Dombeya greveana M21-1520 Ambato Boeny	<i>Dombeya greveana</i>	P06700596	Réserves Naturelles de Madagascar	4924	P06700596	Madagascar	Ambato Boeny	20
Dombeya greveana M21-1521 Mahajanga	<i>Dombeya greveana</i>	P06700601	C. Birkinshaw	1489	P06700601	Madagascar	Mahajanga	0,7
Dombeya greveana M21-1526 Fiherenana	<i>Dombeya greveana</i>	P06700618	H. Humbert	20105	P06700618	Madagascar	Fiherenana	1
Dombeya greveana M22-1519 Antananarivo	<i>Dombeya greveana</i>	Skema103	C. Skema	103	NA	Madagascar	Antananarivo	0,5
Dombeya greveana M21-1509 Soalala	<i>Dombeya greveana</i>	P06700574	Réserves Naturelles de Madagascar	6368	P06700574	Madagascar	Soalala	1,4
Dombeya longipes M19-531	<i>Dombeya longipes</i>	MO-2652061	R. Bernard	1467	MO-2652061	Madagascar	Anosy	0,8
Dombeya mauritiana M21-181	<i>Dombeya mauritiana</i>	TLP129	T. Le Péchon	129	NA	Maurice	Maurice	0,7
Dombeya mauritiana M22-1527	<i>Dombeya mauritiana</i>	TLP1204	T. Le Péchon	1204	NA	Maurice	Maurice	0,8
Dombeya montana M19-533	<i>Dombeya montana</i>	MO-2650260	W.L. Applequist	267	MO-2650260	Madagascar	Vatovavy-Fitovinany	0,7

Dombeya populnea M22-1528	<i>Dombeya populnea</i>	TLP1303	T. Le Péchon	1303	NA	Réunion	Réunion	0,6
Dombeya populnea M8175	<i>Dombeya populnea</i>	TLP1092	T. Le Péchon	1092	NA	Réunion	Réunion	0,6
Dombeya rariflora M21-1283	<i>Dombeya rariflora</i>	TLP1627	T. Le Péchon	1627	NA	Madagascar	Madagascar	0,9
Dombeya reclinata M8212	<i>Dombeya reclinata</i>	TLP1214	T. Le Péchon	1214	NA	Réunion	Réunion	0,6
Dombeya rubifolia M21-1275 DiegoSuarez	<i>Dombeya rubifolia</i>	P0673765 9	L.A. Boivin	2602	P067376 59	Madagascar	Diego Suarez	0,6
Dombeya rubifolia M22-1521	<i>Dombeya rubifolia</i>	Burke_69	Burke	69	NA	Madagascar	Miandravajo	0,5
Dombeya sevathianii M21-182	<i>Dombeya sevathianii</i>	TLP1026	T. Le Péchon	1026	NA	Maurice	Maurice	0,6
Dombeya sp. M22-1520 Antsiranana	<i>Dombeya sp.</i>	Skema_29 0	C. Skema	290	NA	Madagascar	Antsiranana	1,7
Dombeya sp. M8171 Tuléar	<i>Dombeya sp.</i>	MO- 2652284	Rakotovao	4590	MO- 2652284	Madagascar	Tuléar	0,8
Dombeya tiliacea M21-172	<i>Dombeya tiliacea</i>	19547152	T. Le Péchon	s.n.	1954715 2	Afrique	Afrique	0,5
Dombeya tremuliformis M21-1281	<i>Dombeya tremuliformis</i>	TLP1550	T. Le Péchon	1550	NA	Madagascar	Madagascar	0,9

Dombeya tremuliformis M8156	<i>Dombeya tremuliformis</i>	MO-2852640	M.F. Randriatsi very	364	MO-2852640	Madagascar	Anosy	1,1
Dombeya umbellata M21-188	<i>Dombeya umbellata</i>	TLP1230	T. Le Péchon	1230	NA	Réunion	Réunion	0,5
Dombeya wittei M21-170	<i>Dombeya wittei</i>	19615720	T. Le Péchon	s. n.	NA	Afrique	Afrique	0,5
Ruizia cordata M8495	<i>Ruizia cordata</i>	TLP790	T. Le Péchon	790	NA	Réunion	Réunion	0,7
Trochetia boutoniana M21-1288	<i>Trochetia boutoniana</i>	TLP127	T. Le Péchon	127	NA	Maurice	Maurice	2,5
Trochetia boutoniana M8481	<i>Trochetia boutoniana</i>	1073TLP-B	T. Le Péchon	1073	NA	Maurice	Maurice	0,7

IV.2.2. Préparation des bibliothèques

Pour le séquençage haut-débit sur plateforme Illumina, il est nécessaire de préparer les ADN extraits et de réaliser des bibliothèques génomiques. Les séquenceurs nouvelles générations ne peuvent décoder que de courtes portions d'ADN (en moyenne 150 à 300 bp), il est donc nécessaire pour les échantillons à longs fragments (le plus souvent ceux qui ont été conservés dans du silicagel) de fractionner nos extraits génomiques en fragments plus courts. Cette opération a été effectuée au service Génomique du GIGA de l'Université de Liège à l'aide d'un Bioruptor® Pico (Diagenode). Le programme de fragmentation incluait 2x3 cycles comprenant 30s de fragmentation suivie de 90s de repos.

L'ADN des échantillons issus de parts d'herbier étaient pour la plupart déjà fortement fragmentés, leur taille convenait pour le séquençage. Pour initier la préparation des bibliothèques -aussi appelées banques d'ADN-, une quantité de départ comprise entre 300 ng, et 500 ng et 1 µg a été éluée dans 100 µL. Les protocoles modifiés de Meyer et Kirscher (2010) et de Kircher et al. (2012) ont été suivis. Brièvement, après avoir été fragmentés, les ADN génomiques ont été réparés (étape de blunt-end repair), et pour chacune des portions d'ADN, les adaptateurs nécessaires pour le séquençage ont ensuite été accrochés aux extrémités 3' et 5' (étape de ligation), et chaque adaptateur a été complété (étape d'adaptateur fill-in). Puis, les fragments compris entre 400-700 bp ont été conservés grâce à une sélection de taille effectuée avec des billes SPRI (Solid Phase Reversible Immobilization). Les billes SPRI ont aussi été utilisées pour purifier les ADN entre les différentes étapes. Les échantillons issus de part d'herbier n'ont pas subi de sélection de taille pour éviter toute perte de diversité génétique. Une dernière PCR sur chacun des échantillons a été effectuée afin de "doublement" indexer spécifiquement chaque ADN et ainsi permettre le "multiplexage" pour le séquençage. En fonction des banques génomiques entre 8 et 14 cycles ont été nécessaires pour cette dernière étape. Ainsi préparées, les bibliothèques génomiques ont été directement séquencées, mais utilisées également pour de la capture sélective de gènes nucléaires.

IV.2.3. Capture ciblée et enrichissement

La capture de séquences est une approche permettant d'isoler des régions ciblées de l'ensemble du génome (Grover et al. 2012). Pour nos expérimentations, nous avons choisi la méthode utilisant des "hameçons" constitués de l'ARN complémentaire des zones recherchées.

Cette approche a été réalisée en suivant le protocole développé par Daicel Arbor Biosciences (anciennement Mybaits) qui se déroule en quatre grandes étapes (cf. Fig. 28). Les banques génomiques sont multiplexées et combinées avec les bloqueurs des adaptateurs (Fig. 28a). Cet ensemble est ensuite dénaturé, pour permettre aux bloqueurs de se fixer sur les adaptateurs (Fig. 28b) ; les sondes permettant de cibler les gènes d'intérêt sont ajoutées et peuvent s'hybrider aux régions cibles pendant plusieurs heures (24 heures dans notre cas, Fig. 28c). La récupération du complexe gènes cibles-sondes est obtenue via l'utilisation de billes magnétiques spécifiques des sondes. La majeure partie de l'ADN non spécifique est écartée, les gènes cibles sont ensuite amplifiés par PCR et séquencés à haut-débit (Fig. 28d).

Dans des expérimentations de capture et enrichissement, la mise au point des sondes ARN constitue une étape critique qui requiert de fortes compétences en bioinformatique. Une stratégie pourrait être de développer des sondes spécifiques au taxon étudié (ici les *Dombeya*). Cependant, dans le cadre des travaux de cette thèse, il nous est vite apparu compliqué de constituer un tel jeu de sondes dans le temps imparti. Aussi nous avons fait le choix d'utiliser un groupe d'"hameçons" déjà publié et largement testé : le kit Angiosperm 353 développé par Daicel Arbor Biosciences en collaboration avec le Royal botanic Gardens, Kew. Ce kit devrait nous permettre de capturer environ 353 gènes nucléaires par réaction.

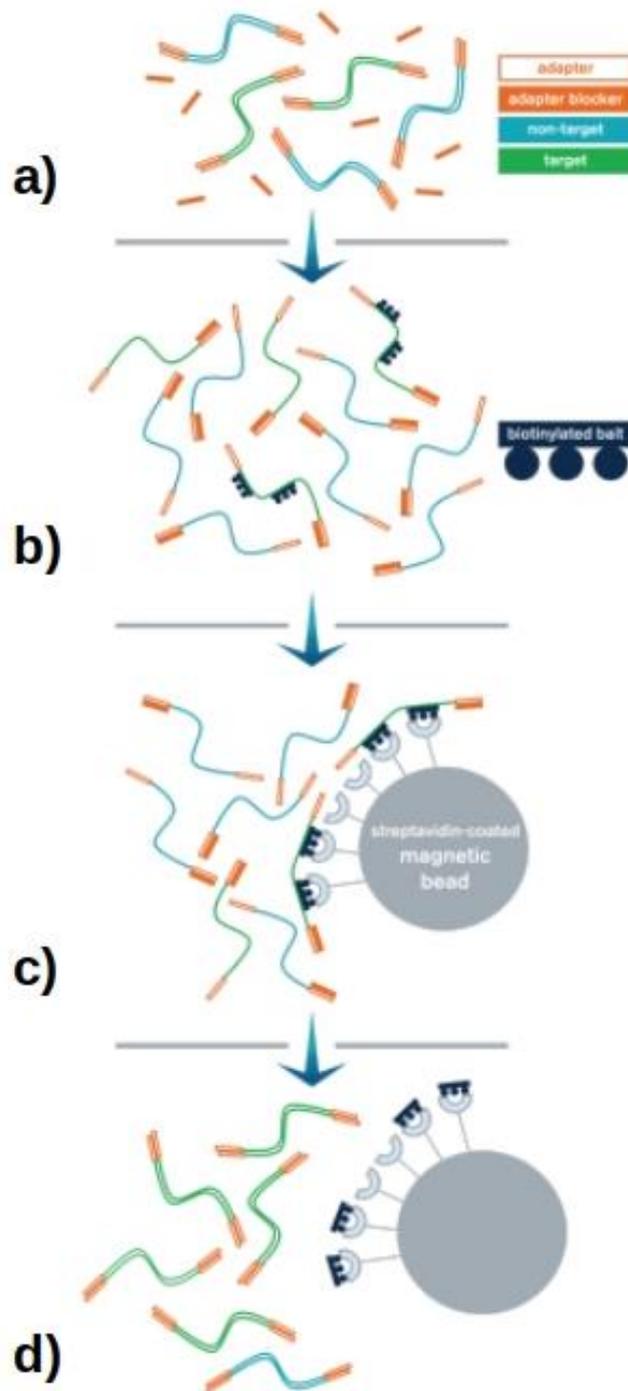


Figure 28. Schéma des étapes du protocole de capture-enrichissement (Daicel arbor biosciences).

a) Les bibliothèques amplifiées sont mises en contact avec des adaptateurs et des bloqueurs d'adaptateurs, empêchant la polymérisation d'adaptateurs ; b) Les bibliothèques sont dénaturées, permettant aux bloqueurs d'adaptateur de s'hybrider avec les adaptateurs. Les amorces s'hybrident ensuite avec les ADNs cibles pour plusieurs heures ; c) Les produits de l'hybridation issus des capture-cibles sont liés à des billes magnétiques de streptavidine, puis elles sont extraites de la solution avec un aimant ; d) Les ADNs non ciblés sont nettoyés, la banque restante est amplifiée et prête au séquençage, © Daicel Arbor Biosciences.

IV.2.4. Séquençage à haut-débit des regroupements de bibliothèques génomiques et de capture ciblée

Au cours de ce projet de thèse, nous avons procédé à 3 séquençages indépendants sur deux plateformes Illumina. Les deux premières analyses ont eu lieu sur des séquenceurs NextSeq500 MidOutput v2.5 produisant environ 130 millions de séquences, avec des configurations différentes : la première avec un séquençage d'une longueur de 150 bp, en 5' uniquement (single end) et la deuxième analyse avec un séquençage en 5' et 3' (paired ends) d'une longueur de 2 x 75 bp. Le dernier séquençage a été réalisé via un NovaSeq 6000 SP V1.5 Kit produisant environ 800 millions de séquences avec la configuration suivante : séquençage en 5' et 3' (paired ends) d'une longueur de 2 x 150 bp.

IV.2.5. Analyses des séquences produites et assemblages des jeux de données chloroplastiques et ribosomiques

IV.2.5.1. Vérification de la qualité du séquençage et nettoyages des séquences

Le logiciel FastQC v.0.12.0 (Brown et al. 2017) a été utilisé comme outil de contrôle de qualité du séquençage et des séquences produites (que nous appellerons parfois reads pour éviter les redondances). Les reads ont été triés grâce au module de Geneious BBduk trimmer v. 1.0 (5) avec les paramètres par défaut. Ce module permet à la fois le tri des séquences de mauvaise qualité, mais également la suppression des adaptateurs ajoutés lors de la préparation des banques génomiques.

IV.2.5.2. Assemblage du jeu de données chloroplastiques

La reconstruction des chloroplastes par de novo (i.e., GetOrganelle) est la méthode idéale aujourd'hui. Elle permet d'éviter les constructions artificiellement similaires. Le de novo est cependant très coûteux en ressources informatiques (en particulier en mémoire vive), et cette méthode peut prendre un temps précieux. Nous avons donc reconstruit les chloroplastes sur Geneious R11 v.11.0.4 (Kearse et al. 2012) grâce à un mapping sur

référence avec un score de qualité de mapping minimum à 50. Les autres paramètres sont ceux par défaut. La référence utilisée pour le chloroplaste est celui d'*Eriolaena spectabilis* (*Eriolaena spectabilis* (DC.) Planch. ex Mast., China (Yunnan), Strijk 4474 (BGT), MZ901898, MZ782419 ; Cvetković et al. 2022). Dans les chloroplastes, deux régions répétées inversées d'environ 25000 paires de bases au total n'ont pas été reconstruites.

L'objectif de la reconstruction étant phylogénétique, nous avons laissé ces parties, notamment par manque de temps.

IV.2.5. Reconstruction du jeu de données ribosomiques

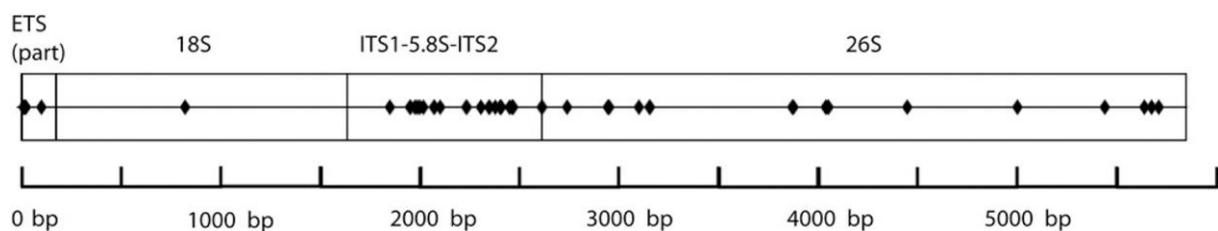


Figure 29. Diagramme des ITS et ETS (Internal-External Transcribed Spacer).

Partie du ribosome reconstruite par GetOrganelle, comprenant une petite partie d'ETS, le 18S, l'ITS1, le 5.8S, l'ITS2 et le 26S. Les losanges représentent les zones riches en SNPs (d'après Kane et al., 2012).

Les données ribosomiques ont été reconstruites sur GetOrganelle v.1.7.0 (Jin et al. 2020, Annexe III), en utilisant les paramètres par défaut sur la majorité des échantillons. Sur les échantillons avec une très grande quantité de reads, et une très petite quantité, les flags respectifs "--reduce-reads-for-coverage" et "--max-reads" ont été utilisés. Les séquences ribosomiques ont été reconstruites sur une longueur d'environ 11000 paires de bases, comprenant une partie des ETS, le 18S, l'ITS 1, le 5.8S, l'ITS 2 et le 26S (Fig. 29). Ensuite, le logiciel de visualisation interactive Bandage v.0.9.0 (Wick et al. 2015) a permis d'annoter, vérifier et corriger leur structure.

IV.2.6. Méthodes de reconstructions phylogénétiques

Les alignements ont été réalisés sous MAFFT v.7.475 (Kato & Standley 2014), puis retravaillés à la main sur Geneious. L'alignement des parties de plastome a considérablement réduit la taille de la matrice, du fait de la mauvaise qualité des extrémités du ribosome. Nous avons dû supprimer une partie des ETS initialement reconstruits par GetOrganelle.

Les modèles d'évolution des deux partitions ont été inférés sur jModelTest 2 v.2.1.10. (Darriba et al. 2012) grâce au critère AIC (critère d'information d'Akaike ; Akaike 1974) et au BIC (Bayesian Information criterion) pour l'analyse bayésienne.

Nous avons réalisé un RaxML v.8.2.12 (Stamatakis 2014) préliminaire, indépendamment sur chaque partition (modèle GTR+I+G), afin de vérifier leur influence sur la matrice globale. Les deux out-groupes *Cola* et *Burretiodendron* ont été utilisés pour la partition chloroplastique. En revanche, la partition nucléaire n'a pas pu inclure *Cola*, trop variable pour s'aligner avec les *Dombeya*.

Une recherche RAxML a ensuite été lancée sur CIPRESS XSEDE (Miller et al 2010). sous le modèle GTR+I+G pour les deux partitions, avec 1000 réplicats de bootstraps. Une inférence bayésienne sous le modèle TVM+G pour les chloroplastes, et GTR+I+G pour les ribosomes a ensuite été lancée sur MrBayes v.3.2.7a (Ronquist et al. 2012) avec deux runs concurrents, 4 chaînes de Markov (trois froides et une chaude), un coefficient de température de 0,2 et un échantillonnage toutes les 1000 générations sur 100 millions de générations. Les résultats ont été vérifiés grâce au logiciel Tracer v1.7. (Rambaut et al. 2018).

IV. 3. Résultats

IV.3.1. Résultats des séquençages

Trois séquençages différents ont été réalisés (Tab. 5) : un Nextseq 150 en simple indexage en 2020, un Nextseq 2*75 en double indexage en 2022 et un Novaseq 2*150 en double indexage en 2023. Le premier séquençage de 2020 avait pour objectif de vérifier la qualité des banques d'ADN, préparées pour la première fois par l'équipe. Le double indexage s'est avéré nécessaire pour les banques suivantes, du fait de la présence d'incertitudes dans certains reads séquencés. Les reads séquencés en 2022 ont donc été doublement indexés. La capture a, pour la première fois, pu être séquencée, et la quantité de reads obtenue montre que le matériel génétique issu des 353 gènes capturés est présent, mais la longueur des reads (75 pb) empêche une reconstruction correcte par les pipelines exploitées (SeCapr, Andermann et al. 2018). Il en résulte un nombre nul ou très faible de contigs de petite taille. Le troisième et dernier séquençage a donné de très bonnes statistiques, c'est d'ailleurs de celui-ci que sont issues les données ribosomiques. Les résultats de capture sont quant à eux en cours de traitement.

Tableau 5. Résultats des séquençages.

	Nextseq 2020	Nextseq 2022	Novaseq 2023
objectif	vérifier la qualité des librairies	test méthode capture-enrichissement	échantillonnage de <i>Dombeya</i>
nombre d'échantillons	27	58	63
longueur reads	152 pb	76 pb	151 pb
indexage	simple	double	double
nombre de reads moyen par échantillon	5,40E+05	2,87E+05	7,10E+04
nombre de reads	1,40E+07	1,67E+07	4,50E+07

IV.3.2. Résultats des analyses phylogénétiques

La matrice de caractères issue des ribosomes compte 6028 pb avec 37,9 % de sites variables soit 2285 pb. La matrice chloroplastique compte 124022 pb avec 49 % de sites variables, soit 60770 pb. L'analyse de maximum de vraisemblance des données chloroplastiques a produit une topologie (Fig. 30) qui a une structure très différente de la topologie issue des données ribosomiques (Fig. 31). Les soutiens aux nœuds des arbres phylogénétiques sont beaucoup plus faibles sur les données ribosomiques que sur les données chloroplastiques. La structure de la matrice elle-même peut jouer sur les résultats obtenus : une plus grande matrice de caractères a tendance à augmenter les soutiens statistiques. Par ailleurs, la proportion de sites variables est proportionnellement plus importante dans la matrice chloroplastique que dans la matrice nucléaire. Les 2285 paires de bases nucléotidiques variables des ribosomes ne semblent pas apporter une structure solide, ni une quantité de variabilité suffisamment informative pour comparer les taxons échantillonnés. Les branches du phylogramme y sont en effet très courtes, si bien que pour pouvoir lire l'arbre phylogénétique de maximum de vraisemblance (Fig. 30), le phylogramme initial a été converti en cladogramme ultramétrique.

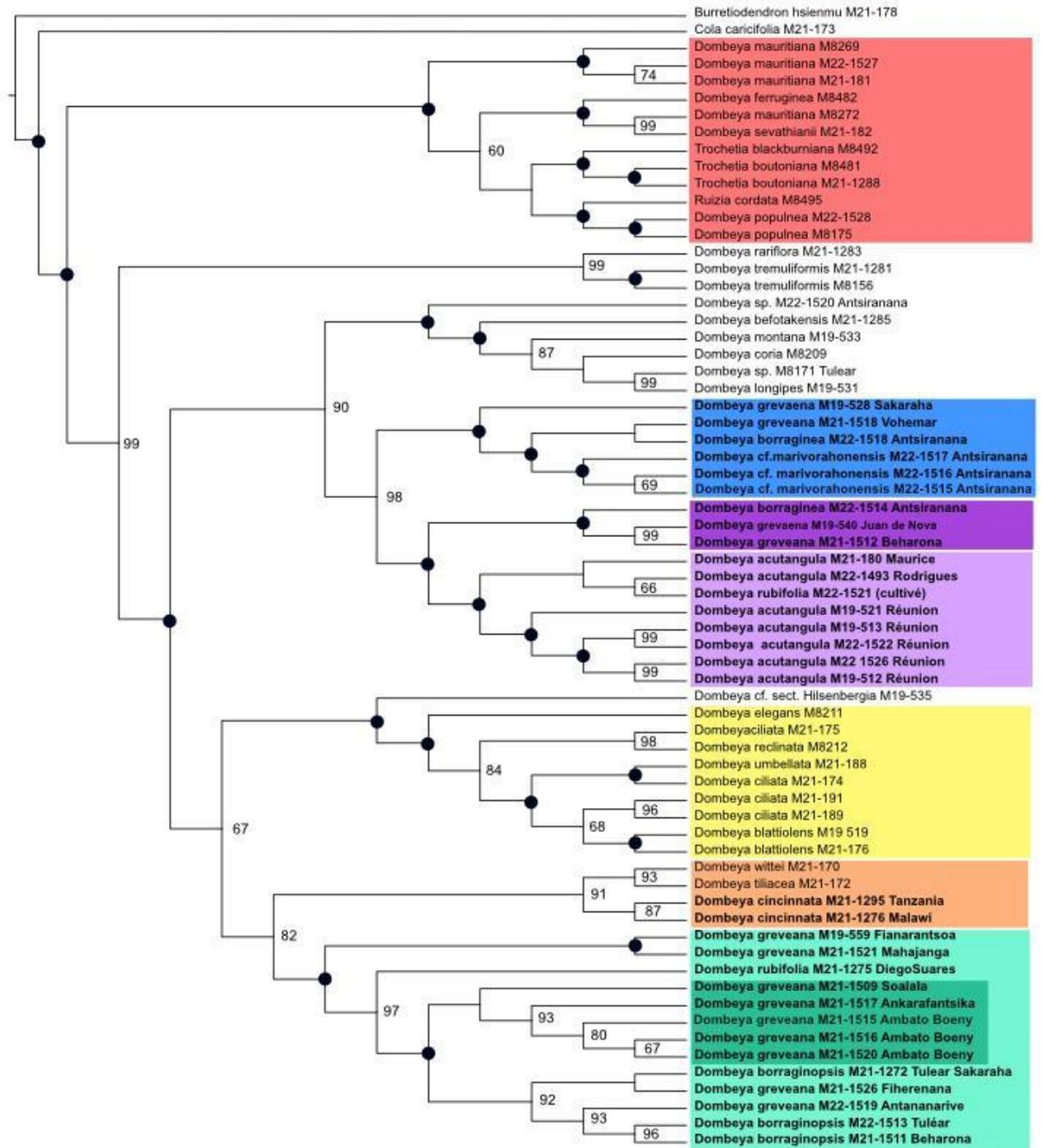


Figure 30. Cladogramme ultramétrique de maximum de vraisemblance des chloroplastes.

Matrice de 124022 paires de bases nucléotidiques, avec 49 % de sites variables. Les soutiens aux nœuds représentent les valeurs de bootstrap (%) de 1000 réplicats, les valeurs inférieures à 60 ne sont pas notées, un point noir correspond à une valeur de 100%. Les noms en gras sont des spécimens à cyme bipare à unités terminales scorpioides. Pour ces spécimens, les localités sont notées à la fin des noms.

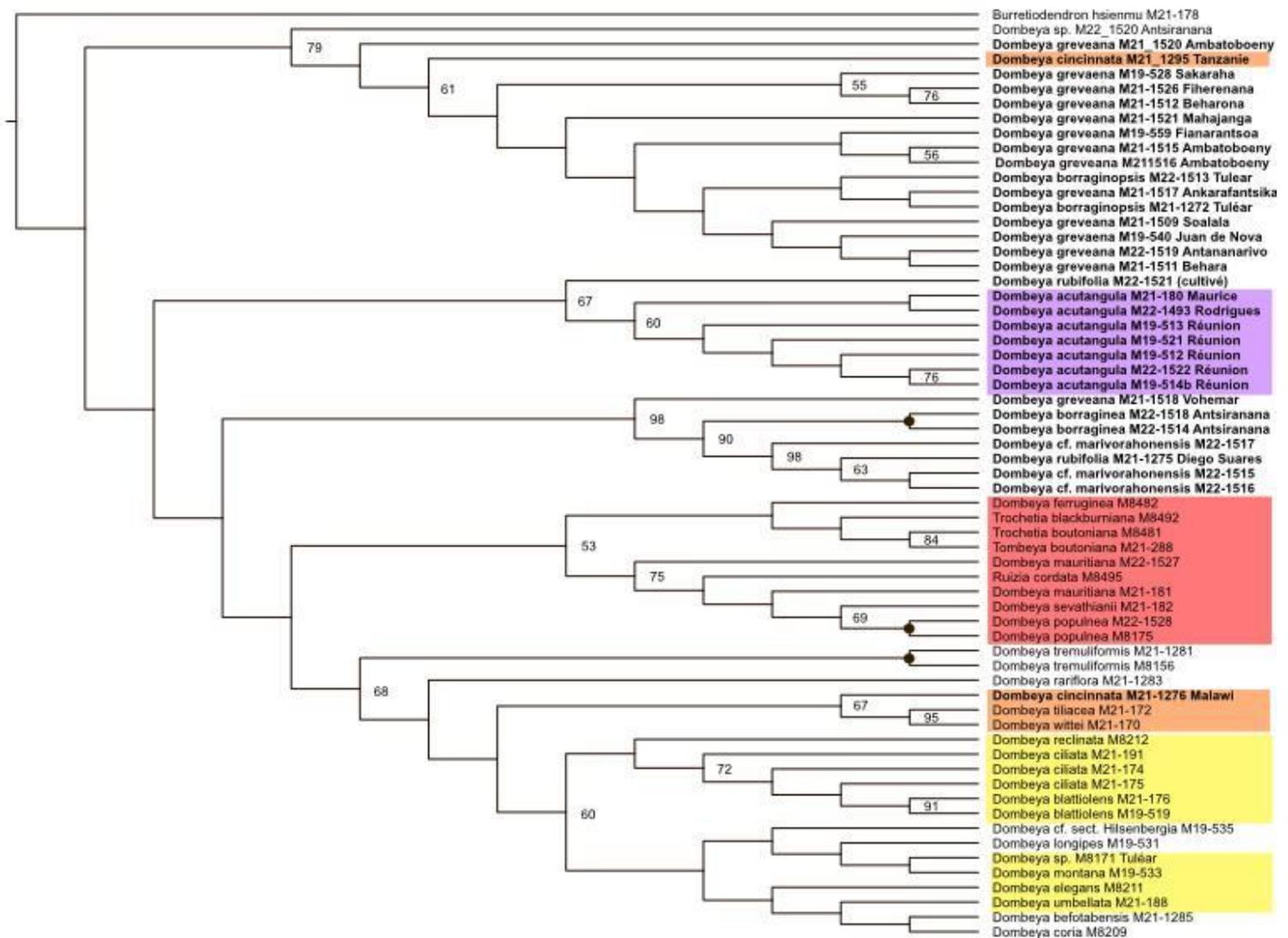


Figure 31. Cladogramme ultramétrique de maximum de vraisemblance des données ribosomiques.

Matrice de 6028 paires de bases nucléotidiques, avec 37,9 % de sites variables. Les soutiens aux nœuds représentent les valeurs de bootstrap (%) de 1000 répliques, les valeurs inférieures à 50 ne sont pas annotées, un point noir correspond à une valeur de 100%. Les noms en gras sont des spécimens à cyme bipare à unités terminales scorpioïdes. Pour ces spécimens, les localités sont notées à la fin des noms. Les encadrés de couleur correspondent aux mêmes clades nommés sur la matrice totale (cf. Fig. 31).

Sur les chloroplastes, on retrouve la section dans trois clades, dont les espèces sœurs proviennent de la même zone géographique (e.g., Afrique, Mascareignes, Madagascar). Le génome nucléaire rassemble les spécimens à cyme bipare à unité terminale scorpioïde dans un groupe émergent en premier au sein du genre *Dombeya*. Un élément curieux dans cet arbre issu des données ribosomiques, est la position des deux *Dombeya cincinnata* africains : le premier est inclus au sein du clade de la section *Dombeya*, parmi les *Dombeya greveana* malgaches, et le second se place au sein du clade africain. Nous reviendrons sur ce résultat étonnant, qui invite à revenir aux alignements génétiques.

En concaténant les deux partitions, il faut prendre en compte l'impact de la taille de la partition chloroplastique sur l'ensemble de la matrice. Mais le cladogramme issu de la matrice totale n'apparaît pas pleinement identique à celui des chloroplastes (Fig. 32).

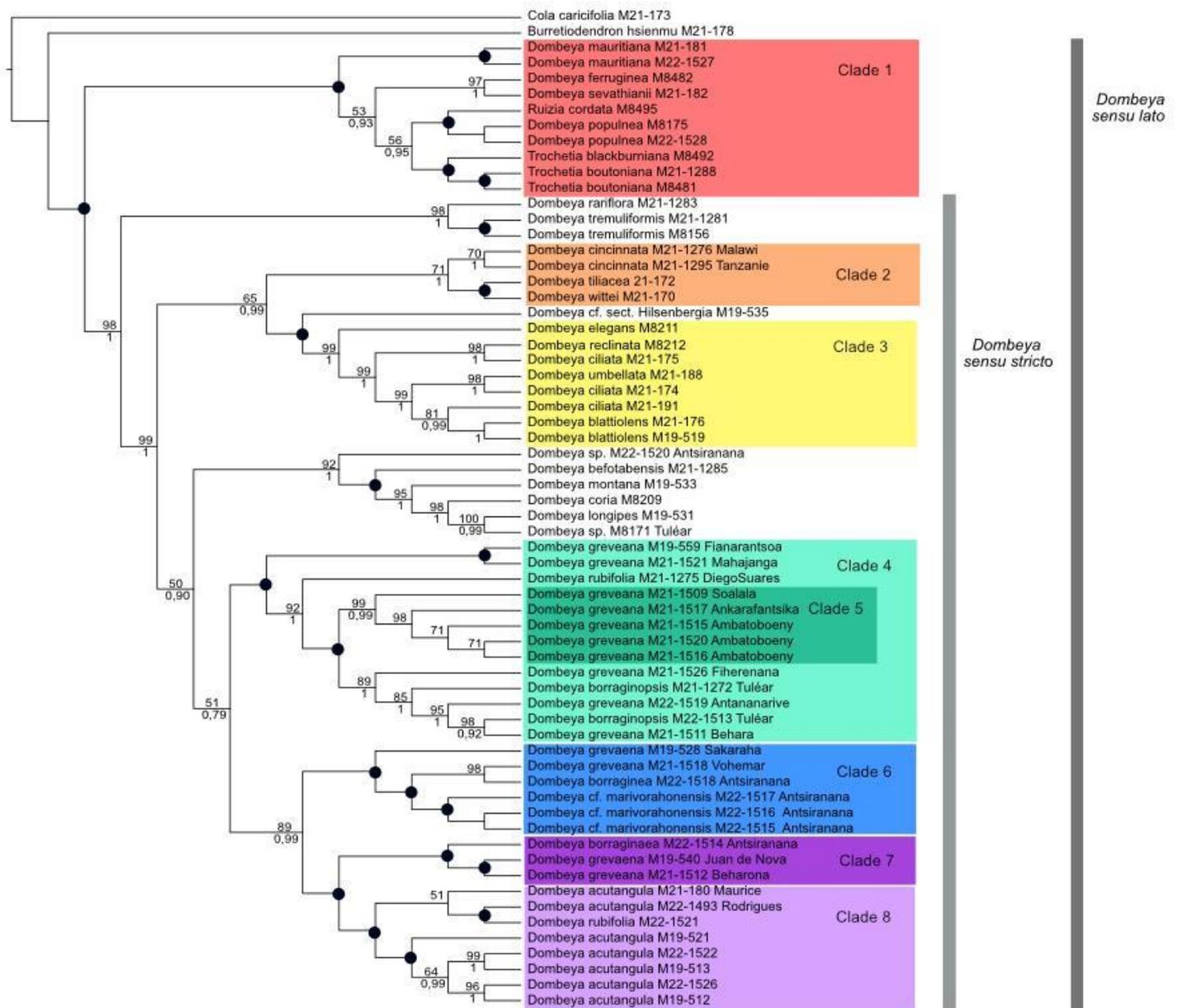


Figure 32. Cladogramme ultramétrique de ML et IB sur la matrice globale.

Les soutiens de bootstrap de maximum de vraisemblance (BM) sont annotés en haut des nœuds, en pourcentage, les soutiens inférieurs à 50 ne sont pas montrés. Les soutiens probabilité a posteriori (PP) sont annotés en dessous du nœud. Un point noir au nœud correspond à un soutien de BL=100 et PP=1. Les noms en gras sont des spécimens à cyme bipare à unités terminales scorpioïdes. Pour ces spécimens, les localités sont notées à la fin des noms.

Les analyses Bayésiennes et de ML sont regroupées sur une seule phylogénie (Fig. 31), car leur topologie est identique.

La position des deux groupes externes soutient notre groupe interne, le premier clade *Dombeya sensu lato* comme monophylétique (BL = 100 ; PP = 1). *Cola caricifolia* (G. Don) K. Schum. est une Malvaceae externe aux Dombeyoideae et *Burretiodendron hsienmu* Chun & F. C. How est une Dombeyoideae asiatique émergent assez tôt au sein de la sous-famille (Fig. 8).

Le premier clade à diverger dans notre étude est un clade Mascarin : le clade 1, très bien soutenu (BL= 100 ; PP= 1).

Émergent ensuite les *Dombeya tremuliformis* en groupe-frère de *Dombeya rariflora*, deux espèces malgaches qui n'ont pas été incluses dans les travaux précédents (BL= 98 ; PP= 1). Ces espèces et les suivantes définissent le clade *Dombeya sensu stricto*, très bien soutenu (BL= 98 ; PP=1). Le groupe suivant à diverger au sein des *Dombeya sensu stricto* est un clade africain : le Clade 2, soutenu plus faiblement par le bootstrap de vraisemblance que par les probabilités à posteriori de l'analyse bayésienne (BL= 71 ; PP= 1).

Ce clade-ci inclut les deux spécimens *Dombeya cincinnata* de la section *Dombeya*, soutenus ensembles (BL= 70 ; PP= 1).

Le clade 3 est fortement soutenu (BL= 100 ; PP= 1) et inclut des espèces endémiques de La Réunion. Au sein de ce groupe monophylétique, les spécimens de *D. blattiolens* Frapp. ex Cordem. forment un sous-clade présentant de hautes valeurs de soutien (BL= 100 ; PP= 1). A l'inverse, l'espèce *D. ciliata* Cordem. représentée par 3 spécimens dans notre échantillonnage n'est pas retrouvée monophylétique : le premier spécimen se place en groupe-frère de *D. reclinata* Cordem., le second en groupe-frère de *D. umbellata* Cav., et le dernier en groupe-frère des deux *D. blattiolens*.

Le clade 4 est une première unité taxonomique de *Dombeya* section *Dombeya* malgache, fortement soutenu (BL= 100 ; PP= 1). Le clade comprend 10 spécimens de *D. greveana*, un de *D. rubifolia* et deux de *D. borraginopsis*. Un deuxième clade se dessine à l'intérieur du clade 4, le clade 5, également fortement soutenu (BL= 99 ; PP= 0,99), incluant des *D. greveana* de la côte nord-ouest de Madagascar.

On retrouve ensuite le clade 6, autre unité taxonomique des *Dombeya* section *Dombeya* malgaches, fortement soutenu (BL= 100 ; PP= 1). Il comprend deux *D. greveana*, un *D. borraginea* et trois *D. cf. marivorahonensis*. Ces derniers sont d'ailleurs monophylétiques et très bien soutenus (BL= 100 ; PP= 1).

En groupe frère du clade 6, diverge un petit groupe malgache (clade 7) incluant le *D. greveana* de Juan de Nova (BL= 100 ; PP= 1) et un *D. borraginea*.

Enfin, le clade 8, qui regroupe les *D. acutangula* des Mascareignes, est très bien soutenu (BL= 100 ; PP= 1). On remarque que les *D. acutangula* de Maurice et de Rodrigues se placent en groupe-frère des autres *D. acutangula* réunionnais (BL= 100 ; PP= 1).

IV. 4. Discussion

IV.4.1. Qualité et informations des séquences

Proportionnellement, Skema (2012) trouve moins de sites variables dans ses séquences partielles d'ITS. Elle note déjà dans son étude des incongruences entre les arbres d'ITS et les arbres chloroplastiques. Elle les qualifie pourtant de "soft" (e.g., le placement d'un taxon ou un ensemble de relations est fortement soutenu par une partition, mais la position conflictuelle ou un ensemble relationnel conflictuel n'est pas ou très faiblement soutenu par l'autre partition ; Seelanan et al. 1997). Les deux partitions soutiennent des histoires phylogénétiques différentes : le chloroplaste transmis par la mère retrace une identité géographique alors que les grandes distances parcourues par les pollens ne sont pas héritées. Et à ce titre, de nombreux cas d'introgression et de Tri incomplet de lignées sont documentés sur le chloroplaste (Xu et al. 2012 ; Baldwin et al. 2023).

Puisque des cas d'introgression ont très probablement dû arriver chez *Dombeya*, la phylogénie chloroplastique a ses limites et ne saurait correspondre exactement aux localités géographiques, comme observé dans d'autres taxons ayant subi de l'introgression (e.g., Echinaceae, Flagel et al. 2008 ; Pinaceae, Helman et al. 2017 ; Malvaceae, Xu et al. 2023). Les ITS sont des marqueurs moléculaires parmi les plus utilisés pour étudier les analyses phylogénétiques sur les plantes, même s'ils doivent être couplés à d'autres sets de données pour éviter les incohérences phylogénétiques (Álvarez & Wendel 2003 ; Feliner & Rosselló 2007).

Les faibles taux de polymorphisme que nous trouvons au sein de *Dombeya* sont congruents avec les études précédentes (Skema 2010, 2012 ; Le Péchon et al. 2010, 2015 ; Dorr & Wurdack 2021 ; Skema et al. 2023). Les faibles soutiens reflètent à la fois des caractères conflictuels, mais aussi des manques d'informations (ITS).

IV.4.2. Relations de parenté

Paraphylie du genre *Dombeya*

La paraphylie du genre *Dombeya* n'est ni nouvelle (Le Péchon 2009 ; Le Péchon et al. 2010, 2015 ; Skema 2010, 2012 ; Dorr & Wurdack 2021 ; Skema et al. 2023), ni étonnante, au vu de l'immense diversité morphologique au sein du genre. Le clade *Dombeya sensu lato* (qui inclut tous les *Dombeya*, mais aussi les genres *Ruizia* et *Trochetia* ; Fig. 31) n'est par ailleurs soutenu par aucune synapomorphie morphologique non ambiguë mais est cependant moléculairement bien défini. Son nom provient du travail de Skema (2012), et il se retrouve dans différents travaux (Clade A, Le Péchon et al. 2010 ; Noeud 129 de la phylogénie de Skema et al. 2023). Les soutiens statistiques que nous obtenons au sein de ce clade sont en outre globalement meilleurs que ceux des études précédentes (Le Péchon et al. 2010 ; Skema 2012 ; Dorr & Wurdack 2021 ; Skema et al. 2023).

Clade 1, endémique de La Réunion et Maurice

Le clade 1 est cohérent et retrouvé dans diverses études (Clade C, Le Péchon et al. 2010 ; major Mascarene clade, Skema 2012 ; *Ruizia*, Dorr & Wurdack 2021 ; major Mascarenes clade, Skema et al. 2023). Mais on ne retrouve pas les sous-clades (C1 et C2) définis par Le Péchon et al. (2010). Cependant, avec de meilleurs soutiens aux nœuds et une topologie plus claire, nous appuyons la monophylie du genre *Trochetia* (BL= 100 ; PP= 1), celle de l'espèce *Dombeya mauritiana* F. Friedmann (BL= 100 ; PP= 1) et celle de *Dombeya populnea* (Cav.) Baker (BL= 100 ; PP= 1). Le clade 1 a été divisé en deux sous-clades par Le Péchon et al. (2010). Le premier rassemble *Ruizia cordata*, *D. populnea* (section *Assonia* Cordem.), *D. mauritiana* et *D. sevathianii* Le Péchon & Baider. Au niveau morphologique, ces quatre espèces partagent une structure unique de l'épicalice. Le second sous-clade comprend *D. ferruginea* et le genre *Trochetia*. Les positions de *D. sevathianii* et *D. mauritiana* ne permettent pas de retrouver les deux sous-clades dans notre étude.

Au sein du clade 1, les soutiens des nœuds intermédiaires sont faibles : deux nœuds successifs à (BL≤ 60 ; PP≤ 0,95) n'assurent pas suffisamment la topologie de l'arbre. Par ailleurs, les résultats obtenus dans d'autres zones de l'arbre phylogénétique nous poussent à penser que les données doivent être retravaillées sur plusieurs niveaux, car d'autres taxons

que nous abordons plus loin ont des positions curieuses. Une investigation doit être menée sur la qualité des alignements, mais aussi sur la qualité du séquençage, et sur de potentielles contaminations.

Nous retrouvons néanmoins le genre *Trochetia*, endémique de l'île Maurice et de La Réunion, comme monophylétique et parfaitement soutenu (BL= 100 ; PP= 1), dont deux espèces sur quatre sont représentées. Le genre est morphologiquement homogène grâce à son épicalice spathiforme, qui renferme entièrement le bouton floral. De plus, au sein des Dombeyoideae des Mascareignes, seul *Trochetia* possède des inflorescences organisées en cymes uni ou tri-flores (Le Péchon et al. 2010).

Dombeya sensu stricto

Dombeya tremuliformis apparaît monophylétique dans notre étude, positionnée en groupe-frère de *D. rariflora*. Cette branche marque le début du clade des *Dombeya* au sens strict. Ce clade est retrouvé dans plusieurs études (*Dombeya sensu stricto*, Skema 2012 ; Clade D, Le Péchon et al. 2010 ; *Dombeya*, Dorr & Wurdack 2021 ; *Dombeya sensu stricto pro parte*, Skema et al. 2023). Les synapomorphies soutenant ce clade sont les patches glandulaires sur le calice ainsi que la persistance des pétales après la fructification.

Clade 3, endémique de la Réunion

Ce clade est composé de *Dombeya* réunionnais très variables morphologiquement et a été mis en évidence dans une étude antérieure (clade F, Le Péchon et al. 2010). Seule la structure de l'inflorescence reste constante : une pseudo-cyme ombellée avec un seul axe de floraison (Le Péchon et al. 2010 ; Bayer 1999). Il ne s'agit cependant pas d'une synapomorphie car cette structure se retrouve en dehors du clade (e.g., *D. brevistyla*). Les espèces de ce clade se retrouvent dans divers habitats écologiques, de 800 m à 2000 m d'altitude. Ces écosystèmes se retrouvent à la Réunion, mais sont absents à Maurice et à Rodrigues. Les espèces du clade 3 sont principalement réparties dans les forêts pluviales de montagne "au vent" (e.g., *D. ficulnea*, *D. elegans*), mais elles se trouvent aussi dans les forêts pluviales de montagne "sous le vent" (e.g., *D. delislei*, *D. punctata*). Cette diversification, à la fois écologique et taxonomique, illustre probablement un événement important de radiation adaptative (Le Péchon et al. 2010).

Paraphylie de *Dombeya* section *Dombeya*

Dans sa phylogénie, Skema (2012) ne retrouve pas la monophylie de la section *Dombeya*, caractérisée par des inflorescences organisées en cyme bipare à unités terminales scorpioïdes. Nos topologies montrent (avec une meilleure résolution et des indices de soutien des nœuds plus forts) que la section *Dombeya* au sens de Planchon est paraphylétique ; les espèces montrant ce type d'inflorescence sont distribuées au sein de plusieurs lignées (les clades 2, 4, 6, 7 et 8). Il en découle que l'architecture spécifique de l'inflorescence apparaît donc homoplasique et aurait émergé de façon répétée (au moins deux fois) au sein du genre *Dombeya*. La paraphylie de la section *Dombeya* n'est pas étonnante, au regard des résultats des analyses morphométriques et morphologiques du chapitre III. En effet, les mesures de fleurs ont montré une distinction des spécimens africains au sein d'analyses discriminantes. Ceux-ci ont en effet de grandes stipules falquées, tout à fait différentes en forme et en taille, des stipules des spécimens malgaches et mascarins. Ce caractère unique (Fig. 17e) fait ainsi office de synapomorphie pour l'espèce *D. cincinnata*.

Clade 2 : clade africain

Ce clade est retrouvé dans une étude antérieure (continental African *Dombeya* subgenus *Dombeya*, BL= 53, Skema 2012). Le clade d'Afrique continentale place notre espèce nouvellement incluse, *D. cincinnata*, comme monophylétique. Les deux spécimens proviennent d'un pays différent : la Tanzanie et le Malawi. Leur proximité phylogénétique est soutenue modestement (BL= 70 ; PP= 1). Cela peut en partie être expliqué par la fréquence assez élevée (7,3% et 9,5 %) de bases nucléotidiques indéterminées (marquées par un N dans les matrices moléculaires) dans les deux séquences (Tab. 4). On note ici un conflit entre l'arbre des données ribosomiques et celui des données concaténées (i.e., ribosomiques et chloroplastiques) quant au positionnement du spécimen tanzanien. Ce dernier se place au sein d'un groupe contenant des individus malgaches dans le cladogramme reconstruit à partir des données ribosomiques. Le spécimen tanzanien possède 1,9% de N dans sa séquence nucléaire, et le spécimen malawite 1,1 % de N. Les données manquantes des chloroplastes sont quant à elles de 7,6 % pour le spécimen tanzanien, et de 10 % pour le malawite. Or, quelques paires de bases peuvent structurer radicalement différemment une phylogénie. Nous supposons que les résultats de capture sauront apporter une autre source d'information nucléaire. L'échantillonnage de quelques *D. cincinnata* supplémentaires permettrait aussi d'appuyer la position phylogénétique de l'espèce.

Clade 4 : clade *rubifolia/borraginopsis*

Le résultat le plus inattendu est la distribution des taxons malgaches de la section *Dombeya* dans 3 principales lignées. Le clade 4 est un premier clade, qui rassemble des spécimens distribués à l'Est, Nord-Est et au Sud de Madagascar.

Le spécimen de *Dombeya rubifolia* (P06737659, Fig. 33) identifié par Arènes lui-même est retrouvé dans ce clade. Les caractères morphologiques proposés par Arènes pour distinguer cette espèce de *D. greveana* ne sont pas congruents avec sa position phylogénétique. Au vu des résultats morphométriques, morphologiques et moléculaires, il semble que *D. rubifolia* puisse être considérée comme une forme de jeunesse des *D. greveana* du clade 4. En ce sens, la forme de limbe de certains spécimens de ce clade (e.g., P06710417) évoque la forme tricuspidée du *D. rubifolia* (Fig. 33). Les bractéoles de ce clade sont elliptiques à apex aigu non acuminé et les stipules sont linéaires. Les limbes sont orbiculaires acuminées, sauf sur les jeunes spécimens, où une forme tricuspidée est observable. La marge est aussi plus intensément dentée chez les juvéniles.

Les deux spécimens de *D. borraginopsis* échantillonnés sont retrouvés dans le clade 4. Malgré leur localisation proche (tous deux viennent de Tuléar), ils ne forment pas une entité monophylétique. Aucune des deux partitions génétiques ne soutient d'ailleurs cette hypothèse, et idem pour la morphologie. Nous proposons donc de rassembler les spécimens *D. borraginopsis* et *D. rubifolia* pour adopter une taxonomie uniforme correspondant aux membres du clade 4.

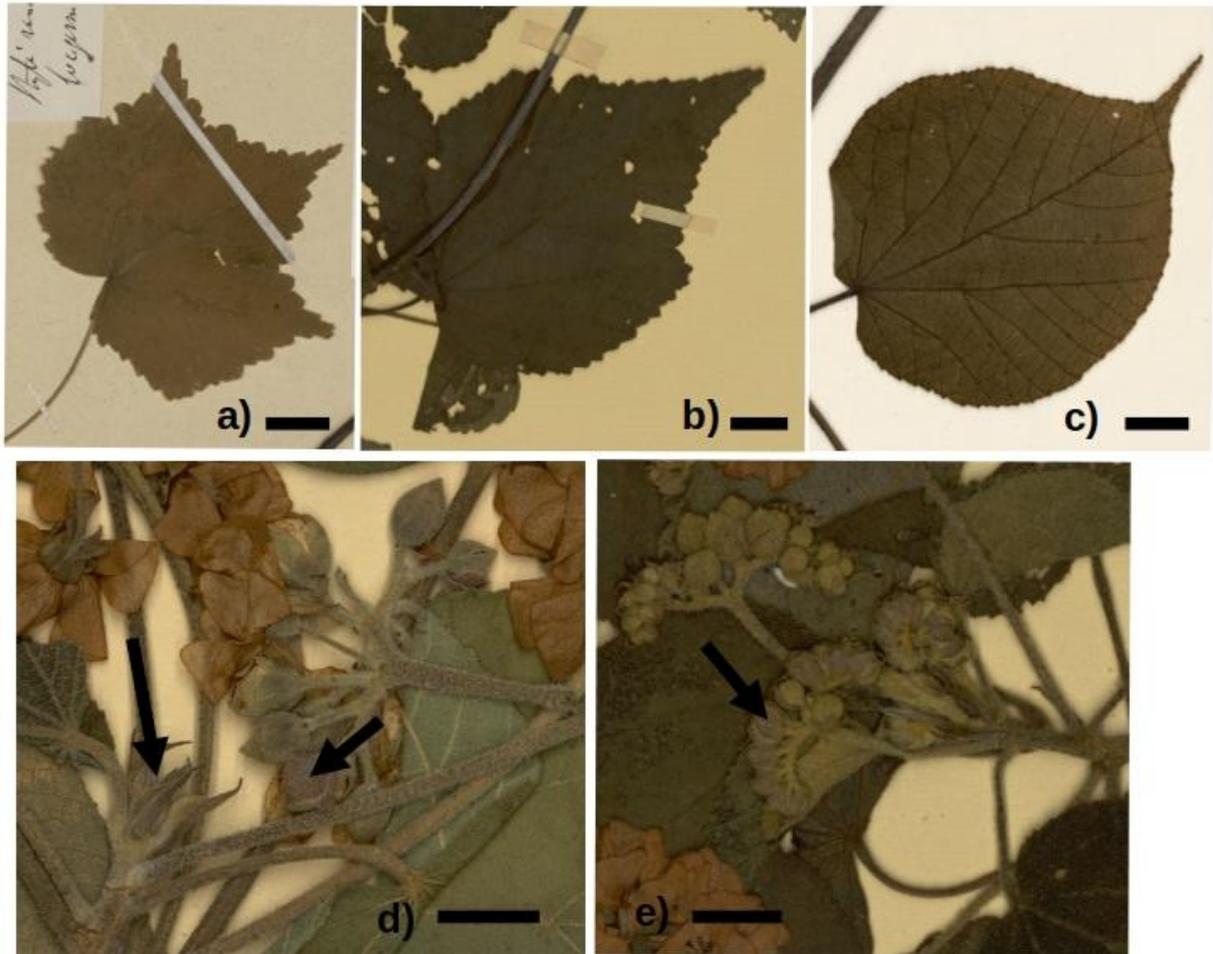


Figure 33. Caractères particuliers au clade 4.

a) feuille de jeunesse (P06737659), barre d'échelle : 1 cm ; b) feuille intermédiaire (P06710417), barre d'échelle : 1 cm ; c) feuille de spécimen adulte (P06700601), barre d'échelle : 1 cm ; d) et e) stipules et bractéoles du clade 4 (P06700004 et P06710417), barre d'échelle : 1 cm.

Le Clade 5 : Les spécimens de la région Boeny

Le clade 5 rassemble cinq spécimens ayant divergé au sein du clade 4. Situés sur la côte Nord-Ouest de Madagascar, ils se développent sous un climat de savane à hiver sec et été très humide, (Aw) selon la classification de Köppen-Geiger. Les bractéoles de ce clade sont orbiculaires avec une marge irrégulière et un apex acuminé (Fig. 21b et Fig. 34). Les stipules y sont particulièrement larges à l'apex et fortement poilus (Fig. 34). A la vue de leur morphologie particulière, ces spécimens pourraient constituer une sous-entité taxonomique particulière au sein du clade 4.



Figure 34. Caractères particuliers au clade 5.

a) bractéoles et stipules du clade 5 (P06700574), barre d'échelle : 1 cm ; b) limbe et pétiole du clade 5 (P06700590), barre d'échelle : 1 cm.

Clade 6 : Le cas de *D. marivorahonensis*

Le Clade 6 rassemble des spécimens récoltés dans des zones généralement dégradées de l'extrême nord ou de l'extrême Sud (e.g., Antsiranana, Sakaraha). Sont rassemblés, deux *D. greveana*, un *D. borraginea* et trois *D. cf. marivorahonensis*. Ces trois derniers proviennent de localités extrêmement proches, et l'identification reste peu certaine, comme l'indique le "confère" dans le nom. Il est probable que les trois spécimens proviennent d'une même population, et ne confortent en aucun cas la monophylie du taxon *D. marivorahonensis*, qui, comme nous l'avons détaillé au chapitre précédent, ne se distingue sur aucun caractère morphologique ou morphométrique. Comme illustré sur la Fig. 35, le clade 6 trouve une cohérence morphologique par la forme des feuilles : aussi larges que hautes, avec une base cordée, et par les bractéoles elliptiques à apex brièvement acuminé, et des stipules fines et falquées.

Sur les ribosomes, les *D. borraginea* sont monophylétiques avec des soutiens statistiques assez élevés (BL= 70 ; PP= 1). Il est très étonnant de les trouver paraphylétiques dans les séquences chloroplastiques et dans la matrice totale. De surcroît, les deux

spécimens ont été échantillonnés dans des localités très proches, et la similarité morphologique des spécimens est frappante (Fig. 35). Morphologiquement, le spécimen de *D. borraginea* se trouve dans une position congruente avec son signal phylogénétique, car il ressemble aux *D. greveana* du clade 6.



Figure 35. Spécimens et caractères du clade 6.

a) Inflorescences et bractéoles du clade 6 (P06700593), barre d'échelle : 1 cm ; b) bractéole elliptique du clade 6 (CS319), barre d'échelle : 1 cm ; c) *Dombeya borraginea* du clade 6 (CS315), barre d'échelle : 3 cm, © C. Skema ; d) *Dombeya borraginea* du clade 7 (CS330), barre d'échelle : 3 cm, © C. Skema.

Clade 7 : des spécimens *impromptus*

Le Clade 7 se positionne en groupe-frère des *Dombeya acutangula* Mascariens. Le spécimen de Juan de Nova (Fig. 19), dont les caractères morphologiques sont décrits au chapitre III, a une position phylogénétique congruente avec sa taxonomie : il a été identifié sur le terrain comme *D. greveana*. Les mesures d'organes floraux ont donné des résultats en ce sens : il a des fleurs similaires aux *D. greveana* malgaches. Cependant, ses bractéoles, et dans une moindre mesure, ses stipules, ressemblent plutôt aux organes de *D. acutangula* des Mascareignes. Sa position en groupe-frère du clade 8 confirme génétiquement sa proximité avec le clade mascarin. Comme détaillé dans le chapitre précédent, le spécimen a une morphologie unique qu'il convient de souligner dans la taxonomie. Afin de valoriser la forme hétérophyllie des îles éparses, nous proposons de lui attribuer un rang infraspécifique propre.

Malheureusement, la présence des deux autres spécimens du clade est difficile à interpréter. Le premier est un *D. borraginea*, et à l'inverse de celui du clade 6, ses caractères morphologiques ne le rapprochent pas du spécimen de Juan de Nova, ou du troisième membre du clade (*D. greveana*). Les deux *D. borraginea* placés paraphylétiques dans notre phylogénie sont pourtant extrêmement similaires. Nous ne nous avancerons pas plus sur l'hypothèse d'espèce de *D. borraginea*, pour le moment mise en suspens, dans l'attente de résultats complémentaires. Mais une hypothèse qui sera également à tester serait de proposer le caractère tricarPELLÉ comme non associé à une espèce mais s'intégrant dans un taxon variable ayant des individus majoritairement quintacarpellés, et présentant quelques exceptions tricarPELLÉES.

Le dernier membre du clade 7 est un *D. greveana* aux stipules, bractéoles et feuilles très similaires à ceux du clade 5. La position de ce spécimen peut être due à des erreurs d'alignements ou une contamination.

clade 8 : les *Dombeya acutangula*

Les *Dombeya acutangula* sont monophylétiques et parfaitement soutenus, comme déjà proposé (clade E, Le Péchon et al. 2010). Deux clades se distinguent chez les *D. acutangula* : les réunionnais avec des indices de soutien maximum (BL= 100 ; PP= 1), et en groupe-frère, un petit clade non soutenu (BL= 51) qui comprend un *D. acutangula* de Maurice, un *D. acutangula* de Rodrigues, et un spécimen cultivé au Fairchild Botanical Garden

(Floride), identifié comme *D. rubifolia* (*Dombeya rubifolia* M22-1521). Ce dernier spécimen présente une morphologie atypique (i.e., inflorescence très contractée à l'architecture intermédiaire entre la cyme bipare à unité terminale scorpioïde et la cyme bipare à unité terminale ombelliforme, des fleurs de taille imposante et des pétales de couleur rouge carmin). En outre, l'origine de cet individu n'est pas renseignée. Ces éléments suggèrent que ce spécimen cultivé pourrait avoir une origine hybride et son inflorescence contractée a entraîné des erreurs quant à son identification. Les spécimens d'origine hybride peuvent générer des difficultés lors des reconstructions phylogénétiques et cette hypothèse devra être confirmée par l'apport de données nucléaires complémentaires. Pour l'heure, il convient d'extraire ce spécimen de la phylogénie pour vérifier si les taxons de Maurice et Rodrigues partagent plus de similarité entre eux qu'avec les taxons de la Réunion. Si c'est le cas, la taxonomie infraspécifique utilisée pour le *D. acutangula* de Rodrigues mérite d'être révisée. Les résultats morphométriques ont confirmé la distinction entre les *D. acutangula* réunionnais et celui de Rodrigues. Nous pensons qu'une sous-espèce particulière à cette île permettrait de valoriser les *D. acutangula* de forme unique, présents sur ce petit territoire à la biodiversité fragile. Cependant, notre échantillonnage taxonomique provenant de Rodrigues (un seul spécimen) devra être largement complété. Cet ajout de matériel complémentaire est d'autant plus urgent que *D. acutangula* est malheureusement devenu extrêmement rare sur cette île.

IV. 5. Conclusion

IV.5.1. Bilan et conclusion sur la phylogénie

Pour les Dombeyoideae, la matrice générée dans le cadre de cette thèse constitue en termes de nombre de caractères échantillonnés le plus large jeu de données existant actuellement (près de 120000 caractères) provenant de deux génomes différents. Les analyses phylogénétiques de ces données confirment la présence de plusieurs clades déjà révélés via d'anciennes études moléculaires (Le Péchon et al. 2010, 2015 ; Skema 2010, 2012 ; Dorr & Wurdack 2021 ; Skema et al. 2023). Cinq clades déjà connus, sont maintenant soutenus avec de fortes valeurs statistiques.

Il s'agit de notre *Dombeya sensu lato* (Clade A - Le Péchon et al. 2010 ; Noeud 129 de la phylogénie de Skema et al. 2023), de notre Clade *Dombeya sensu stricto* (*Dombeya sensu stricto*, Skema 2012 ; Clade D, Le Péchon et al. 2010 ; *Dombeya*, Dorr & Wurdack 2021 ; *Dombeya sensu stricto pro parte*, Skema et al. 2023), de notre Clade 1 (Clade C, Le Péchon et al. 2010 ; major Mascarene clade, Skema 2012 ; *Ruizia*, Dorr & Wurdack 2021 ; major Mascarenes clade, Skema et al. 2023), de notre Clade 2 (continental African *Dombeya* subgenus *Dombeya*, Skema 2012), de notre Clade 3 (clade F, Le Péchon et al. 2010) et du Clade 8 (clade E, Le Péchon et al. 2010).

Le but premier de ce travail était de réviser la taxonomie de la section *Dombeya* selon Planchon, qui regrouperait les espèces à inflorescences à cymes bipares et unités terminales scorpioïdes. Notre échantillonnage élargi en taxons *a priori* de cette section, nous a permis de tester l'hypothèse de sa monophylie. Avec les données concaténées, cette hypothèse n'est pas vérifiée ou serait restreinte aux taxons malgaches et mascarins. Ainsi on conserverait la section *Dombeya* en y excluant l'africain *D. cincinnata*, dont l'inflorescence analogue aurait été acquise par convergence.

Au sein de la section *Dombeya* nouvellement circonscrite, seule l'espèce des Mascareignes *D. acutangula* est retrouvée monophylétique et bien soutenue morphologiquement. Les autres espèces s'insèrent dans un complexe paraphylétique où se distribuent l'ensemble des spécimens de *D. greveana* échantillonnés. Nous avons en

introduction de ce document indiqué que nous suivrons le concept phylogénétique d'espèce. A ce titre, *D. greveana* ne serait pas valide car non monophylétique.

Une stratégie possible pour réviser le complexe *D. greveana*, est de considérer chacun des 3 clades (que nous avons numérotés 4, 6 et 7) comme une espèce distincte, en attribuant au clade 5 un statut infragénérique au sein de l'espèce 4. En effet, certains des groupements moléculaires sont morphologiquement cohérents.

Ainsi, le clade 4 rassemble les spécimens possédant des bractéoles elliptiques à apex aigu, non acuminé et des stipules linéaires. L'espèce *D. rubifolia* semble n'être qu'une forme de jeunesse de ce clade, et n'ayant aucun caractère morphologique légitimant son statut d'espèce, nous proposons de ne pas en rendre compte. Les individus de *D. borraginopsis* aussi sont retrouvés dans ce clade. Paraphylétiques et soutenus par des caractères phénotypiques ambigus, leur statut spécifique est difficilement justifiable. A contrario, les spécimens du clade 5 proviennent tous de la région malgache de Boeny et ont des caractéristiques communes : des bractéoles orbiculaires avec une marge irrégulière et un apex acuminé, et des stipules particulièrement larges à l'apex. La proximité géographique, morphologique et phylogénétique de ce clade pourrait justifier son statut infragénérique. Les *greveana* de ce clade étant distribués sur l'ensemble de l'île incluant les régions où ont été collectés les types (espèce et variétés), et comme ils partagent les caractères diagnostiques de l'espèce, ce clade pourrait donc correspondre à l'espèce elle-même.

Le clade 6 rassemble également des spécimens à l'écologie et aux morphes très similaires. Ils proviennent de régions malgaches très sèches (extrême nord sud-est). Les feuilles sont rondes à base cordée, les bractéoles elliptiques à apex brièvement acuminé, et les stipules sont fines et falquées. L'espèce *D. marivorahonensis*, qu'aucun caractère morphologique ne différencie de *D. greveana*, tombe dans ce clade. Il convient d'uniformiser le nom du clade. Une hypothèse serait d'utiliser le nom de *Dombeya marivorahonensis* en définissant précisément les limites de cette espèce. L'espèce *D. borraginea* n'a pas été trouvée monophylétique, car un spécimen tombe dans le clade 6, et un autre dans le clade 7. Le caractère tricarpellé et l'aspect général de cette espèce marquent de solides différences face aux autres taxons, et nous supposons que la qualité de l'alignement a pu altérer les positions de nos deux spécimens dans la phylogénie. Il convient de retravailler sur les séquences alignées, et, si possible, d'inclure un plus grand nombre de spécimens.

Le Clade 7 est plus difficile à justifier morphologiquement. Il rassemble un *D. borraginea*, dont la situation a été discutée, un *D. greveana* très similaire à ceux du clade 5, et le *D. greveana* de Juan de Nova. Ce dernier a la position la plus cohérente parmi les 3 spécimens du clade. Les stipules et bractéoles du spécimen des îles éparses le rapprochent de *D. acutangula*, mais ses organes floraux sont similaires à ceux de *D. greveana*. Son hétérophyllie est quant à elle unique. Nous serions adeptes de créer un nouveau rang taxonomique pour les *D. greveana* de l'île de Juan de Nova, afin de valoriser et décrire leur unicité.

Le Clade 8 n'est pas nouveau, mais sa circonscription, son large échantillonnage et sa position phylogénétique sont inédites. Il semble que les *D. acutangula* se rapprochent phylogénétiquement selon leur localisation géographique : le rodriguais est plus proche du mauricien qu'ils ne le sont des réunionnais. Or, le statut de sous-espèce est défini comme identique pour les *D. acutangula* réunionnais et rodriguais. La première solution serait d'apposer le nom de variété des *D. acutangula* subsp. *rosea* aux *D. acutangula* de Rodrigues. Cette proposition ne doit pas être adoptée au regard des résultats morphologiques : les *D. acutangula* de Rodrigues ont des tailles d'organes floraux significativement différentes de celles de Maurice. Nous pourrions proposer de donner un nouveau nom à la sous-espèce de Rodrigues.

Il convient cependant de noter que les hypothèses exposées ci-dessus reposent pour une grande part sur les premières analyses, exploratoires donc, de notre jeu de données moléculaires. Ces analyses, comme nous le préciserons ci-après, mériteraient d'être encore fortement améliorées. Nous avons mis en évidence des tendances et des délimitations qui nous semblent justifiables, mais cela reste des hypothèses à tester.

IV.5.2. Perspectives

Au niveau des analyses morphométriques, les fleurs de *Dombeya* s'avèrent une nouvelle fois être des objets biologiques pertinents à étudier pour délimiter les taxons. Un échantillonnage incluant au moins un spécimen de *D. triumfettifolia*, *D. leucorrhea*, et *D. cincinnata* var *stulmanii* permettrait de confirmer l'hypothèse qu'il n'existe qu'une seule espèce africaine. L'analyse statistique des mesures sur les caractères végétatifs à l'échelle de la section d'étude n'avait pas fourni de résultats concluants pour la délimitation des taxons. Mais des analyses plus approfondies au niveau des spécimens malgaches pourraient révéler des regroupements locaux liés à la forme des feuilles et/ou à l'hétérophyllie qui pourraient traduire

des adaptations aux climats des régions. Pour tester cela, il faudrait au sein du complexe *greveana* réaliser un échantillonnage équilibré et représentatif des diverses régions où sont présentes les populations naturelles, et éventuellement introduire des méthodes de morphométrie géométrique pour caractériser précisément la forme des limbes et inférer les potentielles transformations de forme qui relieraient ou délimiteraient les groupes. Cette approche populationnelle pourra en outre s'inscrire dans un cadre de biologie de la conservation au niveau de la grande île.

La première tâche à effectuer pour améliorer nos résultats phylogénétiques est de retravailler minutieusement la matrice de caractères moléculaires totale. Ensuite, nous serons en mesure de traiter les résultats des captures d'exons nucléaires et d'en faire une nouvelle analyse phylogénétique. Ces résultats compléteront le set de données déjà important, tout en renforçant (ou infirmant) les hypothèses d'espèces déjà discutées plus haut.

L'échantillonnage génétique devra à ce titre être également complété : au moins un spécimen de *D. cincinnata* var. *stuhlmannii*, *D. leucorrhea*, *D. quinquecostata* et *D. triumfettifolia* devront être inclus, ainsi que plusieurs *D. cincinnata*, *D. acutangula* de Rodrigues, *D. borraginea* et *D. borraginopsis* pour appuyer nos positions déjà discutées sur les hypothèses d'espèces.

L'échantillonnage complété et de nouvelles analyses permettront ainsi d'aborder le volet de l'histoire biogéographique de nos taxons, qui nécessite de disposer d'un cadre phylogénétique daté. Les méthodes de datation, utilisant des calibrations avec des fossiles et des calibrations secondaires, ont déjà été utilisées pour inférer les aires ancestrales au sein des *Dombeya sensu lato* (Skema et al. 2023). Elles pourront ainsi être appliquées à notre nouveau jeu de données. La compréhension du tempo de diversification de la section *Dombeya* apportera des éléments de réponse concernant l'évolution actuelle du genre *Dombeya* lui-même. En cherchant dans quel(s) environnement(s) paléogéographique(s) le genre *Dombeya* s'est différencié à Madagascar et en Afrique, et en se demandant quelles adaptation(s) morphologique(s) clé(s) ont favorisé sa diversification, il sera possible d'entreprendre une révision taxonomique à l'échelle générique.

Références

Agnarsson, I. & Kuntner, M. (2012) The generation of a biodiversity hotspot : biogeography and phylogeography of the western Indian Ocean islands. *In: K. Anamthawat-Jónsson (Ed.) Current Topics in Phylogenetics and Phylogeography of Terrestrial and Aquatic Systems.* InTech China, Shanghai, pp. 33–82.

Akaike, H. (1987) Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika* 52: 317–332.

Ali, J. R. & Aitchison, J. C. (2008) Gondwana to Asia: Plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian subcontinent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma). *Earth-Science Reviews* 88(3-4): 145–166.

Ali, J. R. & Huber, M. (2010) Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature* 463(7281) 653–656.

Álvarez, I. J. F. W. & Wendel, J. F. (2003) Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular phylogenetics and evolution* 29(3): 417–434.

Alverson, W. S., Karol, K. G., Baum, D. A., Chase, M. W., Swensen, S. M., McCourt, R. & Sytsma, K. J. (1998) Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from rbcL sequence data. *American Journal of Botany* 85(6): 876–887.

Alverson, W. S., Whitlock, B. A., Nyffeler, R., Bayer, C. & Baum, D. A. (1999) Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. *American journal of Botany* 86(10): 1474–1486.

Alzahrani, D. A., Albokhari, E. J. & Khoj, A. (2021) Taxonomic studies on some members of the genus *Abutilon* Mill. (Malvaceae). *American Journal of Plant Sciences* 12(02): 199–220.

Andermann, T., Cano, Á., Zizka, A., Bacon, C. & Antonelli, A. (2018) SECAPR—a bioinformatics pipeline for the rapid and user-friendly processing of targeted enriched Illumina sequences, from raw reads to alignments. *PeerJ* 6: e5175.

Angiosperm Phylogeny Group, Chase, M. W., Christenhusz, M. J., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E. & Stevens, P. F. (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical journal of the Linnean Society* 181(1): 1–20.

Antonelli, A., Smith, R. J., Perrigo, A. L., Crottini, A., Hackel, J., Testo, W., Farooq, H., Torres Jiménez, H. M. F., Andela, N., Andermann, T., Andotiana, M., Andriamanohera, A. M., Andriambololona, S., Bachman, S. P., Bacon, C. D., Baker, W. J., Belluardo, F., Birkinshaw, C., Borrell, J. S., Cable, S., Canales, N. A., Carrillo, J. D., Clegg, R., Clubbe, C., Cooke, R. S. C., Damasco, G., Dhanda, S., Edler, D., Faurby, S., Ferreira, P. de L., Fisher, B. L., Forest, F., Gardiner, L. M., Goodman, S. M., Grace, O. M., Guedes, T. B., Henniges, M. C., Hill, R., Lehmann, C. E. R., Lowry, P. P., Marline, L., Matos-Maraví, P., Moat, J., Neves, B., Nogueira, M. G. C., Onstein, R. E., Papadopulos, A. S. T., Perez-Escobar, O. A., Phelps, L. N., Phillipson, P. B., Pironon, S., Przelomska, N. A. S., Rabarimanarivo, M., Rabehevitra, D., Raharimampionona, J., Rajaonah, M. T., Rajaonary, F., Rajaovelona, L. R., Rakotoarinivo, M., Rakotoarisoa, A. A., Rakotoarisoa, S. E., Rakotomalala, H. N., Rakotonasolo, F., Ralaiveloarisoa, B. A., Ramirez-Herranz M., Randriamamonjy, J. E. N., Randriamboavonjy, T., Randrianasolo, V., Rasolohery, A., Ratsifandrihamanana, A. N., Ravololomanana, N., Razafiniary, V., Razanajatovo, H., Razanatsoa, E., Rivers, M., Sayol, F., Silvestro, D., Vorontsova, M. S., Walker, K., Walker, B. E., Wilkin, P., Williams, J., Ziegler, T., Zizka, A. & Ralimanana, H. (2022) Madagascar's extraordinary biodiversity: Evolution, distribution, and use. *Science* 378(6623): eabf0869.

Araújo, A. M. D., Pessoa, E. & Giacomini, L. (2023) Is the labellum informative to distinguish species of *Scaphyglottis* (Orchidaceae)? Insights from geometric morphometrics. *Acta Botanica Brasilica* 37: e20230017.

Arènes, J. (1958) Les *Dombeya* de Madagascar et des Comores. *Candollea* 16: 247–449.

Arènes, J. (1959a) Sterculiacées. In: Humbert, H. (Ed.) *Flore de Madagascar et des Comores*. Typographie Firmin-Didot et Cie, Paris, pp. 247–449.

Arènes, J. (1959b) Les *Dombeya* des îles des Mascareignes. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, 9: 189–216.

- Bacon, C. D., Simmons, M. P., Archer, R. H., Zhao, L. C. & Andriantiana, J. (2016) Biogeography of the Malagasy Celastraceae: Multiple independent origins followed by widespread dispersal of genera from Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 365–382.
- Baillon, H. (1885) Liste des plantes de Madagascar. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Paris* 1: 465–472.
- Baldwin, E., McNair, M. & Leebens-Mack, J. (2023) Rampant chloroplast capture in *Sarracenia* revealed by plastome phylogeny. *Frontiers in Plant Science* 14: 1237749.
- Barnett, L.C. (1988a) New combinations in the genus *Helmiopsiella* (Sterculiaceae). *Adansonia* 10: 69–76.
- Barnett, L. C. (1988b) *Systematics of Nesogordonia Baillon (Sterculiaceae)*. University of Texas, Austin, Texas.
- Bauret, L., Gaudeul, M., Sundue, M. A., Parris, B. S., Ranker, T. A., Rakotondrainibe, F., Hennequin, S., Ranaivo, J., Selosse, M.-A. & Rouhan, G. (2017) Madagascar sheds new light on the molecular systematics and biogeography of grammitid ferns: new unexpected lineages and numerous long-distance dispersal events. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 111: 1–17.
- Bayer, C. (1999) The bicolor unit—homology and transformation of an inflorescence structure unique to core Malvales. *Plant Systematics and Evolution* 214: 187–198.
- Bayer, C., Fay, M. F., De Bruijn, A. Y., Savolainen, V., Morton, C. M., Kubitzki, K., Alverson, W. S. & Chase, M. W. (1999) Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid atpB and rbcL DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129(4): 267–303.
- Bayer, C. & Kubitzki, K. (2003) Malvaceae. In: Bayer, C. & Kubitzki, K. (Eds.) *The Families and genera of vascular plants*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 225–311.

Bojer, W. (1837) *Hortus Mauritianus: ou énumération des plantes, exotiques et indigènes, qui croissent à l'Île Maurice, disposées d'après la méthode naturelle*. Imprimerie d'Aimé Mamarot et Compagnie, Maurice, 455 pp.

Bojer, W. (1841) Espèces nouvelles de plantes à Madagascar et aux îles Comores. *Rapport Annuel sur les Travaux de la Société d'Histoire Naturelle de l'Île Maurice* 11: 44–47.

Brown, J., Pirrung, M. & McCue, L. A. (2017) FQC Dashboard: integrates FastQC results into a web-based, interactive, and extensible FASTQ quality control tool. *Bioinformatics* 33(19): 3137–3139.

Cadet, T. (1980) *La végétation de l'île de La Réunion. Étude phytoécologique et phytosociologique*. Imprimerie Cazal, Saint-Denis de La Réunion, 262 pp.

Carbonell-Caballero, J., Alonso, R., Ibañez, V., Terol, J., Talon, M. & Dopazo, J. (2015) A phylogenetic analysis of 34 chloroplast genomes elucidates the relationships between wild and domestic species within the genus *Citrus*. *Molecular biology and evolution* 32(8): 2015–2035.

Cavanilles, A.J. (1787) *Monadelphiae classis dissertations decem, tertia dissertatio botanica*. Apud F.A. Didot, Parisii[Paris], 199 pp.

Chandler, G. T. & Crisp, M. D. (1998) Morphometric and phylogenetic analysis of the *Daviesia ulicifolia* complex (Fabaceae, Mirbelieae). *Plant Systematics and Evolution* 209: 93–122.

Chung, R. C. K. & Soepadmo, E. (2017) *Brownlowia latifiana* (Malvaceae-Brownlowioideae), a new species from Terengganu, Peninsular Malaysia. *Phytotaxa* 298(2): 134–146.

Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F. & Chase, M.W. (2017) *Plants of the World*, An illustrated encyclopedia of vascular plants, Kew Publishing, The university of Chicago Press, Kew, 1-792. Accessible depuis: <https://powo.science.kew.org/> (visite: 20 septembre 2023).

Cvetković, T., Hinsinger, D. D., Thomas, D. C., Wieringa, J. J., Velautham, E. & Strijk, J. S. (2022) Phylogenomics and a revised tribal classification of subfamily Dipterocarpoideae (Dipterocarpaceae). *Taxon* 71(1): 85–102.

Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and high-performance computing. *Nature methods* 9(8): 772.

Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical bulletin* 19(1): 11–15.

Jacob de Cordemoy, E. (1895) *Flore de La Réunion*. Klincksieck, Paris, 574 pp.

De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1990) Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic zoology* 39(4): 307–322.

De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1992) Phylogenetic taxonomy. *Annual review of ecology and systematics* 23(1): 449–480.

De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1994) Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology & Evolution* 9(1): 27–31.

Dorr, L. J. (2001) A new combination in the endemic Malagasy genus *Helmiopsis* (Malvaceae-Dombeyoideae). *Adansonia* 23(1): 151–153.

Dorr, L. J. & Wurdack, K. J. (2018) A new disjunct species of *Eriolaena* (Malvaceae, Dombeyoideae) from Continental Africa. *PhytoKeys* 111: 11–16.

Dorr, L. J. & Wurdack, K. J. (2021) Indo-Asian *Eriolaena* expanded to include two Malagasy genera, and other generic realignments based on molecular phylogenetics of Dombeyoideae (Malvaceae). *Taxon* 70(1): 99–126.

Erixon, P. & Oxelman, B. (2008) Reticulate or tree-like chloroplast DNA evolution in Sileneae (Caryophyllaceae)? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48(1): 313–325.

Fay, M. F., Bayer, C., Alverson, W. S., de Bruijn, A. Y. & Chase, M. W. (1998) Plastid *rbcl* sequence data indicate a close affinity between *Diegodendron* and *Bixa*. *Taxon* 47(1): 43–50.

Feliner, G. N. & Rosselló, J. A. (2007) Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. *Molecular phylogenetics and evolution* 44(2): 911–919.

Flagel, L. E., Rapp, R. A., Grover, C. E., Widrechner, M. P., Hawkins, J., Grafenberg, J. L., Alvarez, I., Chung, G. Y. & Wendel, J. F. (2008) Phylogenetic, morphological, and chemotaxonomic incongruence in the North American endemic genus *Echinacea*. *American Journal of Botany* 95(6): 756–765.

Fisher, R. A. (1935) The logic of inductive inference. *Journal of the royal statistical society* 98(1): 39–82.

Friedmann, F. & Cadet, T. (1976) Observations sur l'hétérophyllie dans les Iles Mascareignes. *Adansonia* 2(4): 423–440.

Friedmann, F. (1981) Sterculiacées et Lecythidacées nouvelles aux Mascareignes. *Adansonia* 20: 439–449.

Friedmann, F. (1987) Sterculiacées. In: Bosser, J., Cadet, T., Guého, J. & Marais, W. (Eds.) *Flore des Mascareignes: La Réunion, Maurice, Rodrigues*. The Sugar Industry Research Institute, Mauritius, pp. 1–50.

Galtier, N. (2019) Delineating species in the speciation continuum: A proposal. *Evolutionary applications* 12(4): 657–663.

Gardère, M. (2013) Contribution à l'amélioration de la base de connaissances des Dombeyoideae des Mascareignes. Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 55 pp.

Holman, G., Del Tredici, P., Havill, N., Lee, N. S., Cronn, R., Cushman, K., Mathews, S., Raubeson, L. & Campbell, C. S. (2017) A new species and introgression in eastern Asian hemlocks (Pinaceae: *Tsuga*). *Systematic Botany* 42(4): 733–746.

GBIF (2023) *The Global Information Facility*. Global core Biodata Resource, Copenhagen, Denmark. Accessible depuis: <https://www.gbif.org/> (visite: 01 novembre 2023).

Ginsburg, M. & Kambil, A. (1999) Annotate: A web-based knowledge management support system for document collections. In: HICSS-32 (Eds.) *Proceedings of the 32nd Annual Hawaii International Conference on Systems Sciences*. HICSS-32, Maui, pp. 10.

Grover, C. E., Salmon, A. & Wendel, J. F. (2012) Targeted sequence capture as a powerful tool for evolutionary analysis. *American journal of botany* 99(2): 312–319.

Haber, E. A., Kainulainen, K., Van Ee, B. W., Oyserman, B. O. & Berry, P. E. (2017) Phylogenetic relationships of a major diversification of *Croton* (Euphorbiaceae) in the western Indian Ocean region. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 532–544.

Haq, B. U., Hardenbol, J. A. N. & Vail, P. R. (1987) Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235(4793): 1156–1167.

Hardig, T. M., Soltis, P. S. & Soltis, D. E. (2000) Diversification of the North American shrub genus *Ceanothus* (Rhamnaceae): conflicting phylogenies from nuclear ribosomal DNA and chloroplast DNA. *American Journal of Botany* 87(1): 108–123.

Hennequin, S., Rouhan, G., Salino, A., Duan, Y.-F., Lepeigneux, M.-C., Guillou, M., Ansell, S., Almeida, T. E., Zhang, L.-B. & Schneider, H. (2017) Global phylogeny and biogeography of the fern genus *Ctenitis* (Dryopteridaceae), with a focus on the Indian Ocean region. *Molecular phylogenetics and evolution* 112: 277–289.

Hernandez-Gutierrez, R. & Magallon, S. (2019) The timing of Malvales evolution: incorporating its extensive fossil record to inform about lineage diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 140: 106606.

Hernández-Gutiérrez, R., van den Berg, C., Granados Mendoza, C., Peñafiel Cevallos, M., Freire M, E., Lemmon, E. M., Lemmon, A. R. & Magallón, S. (2022) Localized Phylogenetic Discordance Among Nuclear Loci Due to Incomplete Lineage Sorting and Introgression in the Family of Cotton and Cacao (Malvaceae). *Frontiers in Plant Science* 13: 850521.

Heywood, V. H., Brummitt, R. K., Culham, A. & Seberg, O. (2007) *Flowering plant families of the world*. Firefly books, Ontario, 424 pp.

Hochreutiner, B.P.G. (1926) Monographie des *Dombeya* de Madagascar. *Candollea* 3: 5–120.

Hu, H., Al-Shehbaz, I. A., Sun, Y., Hao, G., Wang, Q. & Liu, J. (2015) Species delimitation in *Orychophragmus* (Brassicaceae) based on chloroplast and nuclear DNA barcodes. *Taxon* 64(4): 714–726.

iNaturalist (2023) *iNaturalist*. San Rafael, USA. Accessible depuis: <https://www.inaturalist.org/> (visite: 30 septembre 2023).

IPNI (2023) *International Plant Names Index*. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Herbarium. Accessible depuis: <http://www.ipni.org/> (visite: 30 septembre 2023).

Jain, D. K. & Singh, V. (1973) Structure and development of hairs in *Agrimonia eupatorium* L.(Family Rosaceae). *Current Science* 42(12): 434–436.

Janssen, T., Bystrakova, N., Rakotondrainibe, F., Coomes, D., Labat, J.-N. & Schneider, H. (2008) Neoendemism in Madagascan scaly tree ferns results from recent, coincident diversification bursts. *Evolution* 62: 1876–1889.

Jin, J. J., Yu, W. B., Yang, J. B., Song, Y., DePamphilis, C. W., Yi, T. S. & Li, D. Z. (2020) GetOrganelle: a fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes. *Genome biology* 21: 1–31.

Judd, W. S. & Manchester, S. R. (1997) Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological, and chemical characters. *Brittonia*, 49: 384–405.

Katoh, K. & Standley, D. M. (2014) MAFFT: iterative refinement and additional methods. *Multiple sequence alignment methods* 131–146.

Kassambara, A. & Mundt, F. (2017) Package ‘factoextra’. Extract and visualize the results of multivariate data analyses, R Package, version 1.0.7. Accessible depuis: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra> (visite: 20 septembre 2023).

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. & Drummond, A.

(2012) Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1647–1649.

Kircher, M., Sawyer, S. & Meyer, M. (2012) Double indexing overcomes inaccuracies in multiplex sequencing on the Illumina platform. *Nucleic acids research* 40(1): e3.

Lawley, J. W., Gamero-Mora, E., Maronna, M. M., Chiaverano, L. M., Stampar, S. N., Hopcroft, R. R., Collins, A. G. & Morandini, A. C. (2022) Morphology is not always useful for diagnosis, and that's ok: Species hypotheses should not be bound to a class of data. Reply to "Brown and Gibbons". *South African Journal of Science*, 118(9-10):1–3.

Linan, A. G., Schatz, G. E., Lowry II, P. P., Miller, A. & Edwards, C. E. (2019) Ebony and the Mascarenes: the evolutionary relationships and biogeography of *Diospyros* (Ebenaceae) in the western Indian Ocean. *Botanical Journal of the Linnean Society* 190: 359–373.

Lê, S., Josse, J. & Husson, F. (2008) FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software* 25: 1–18.

Le Péchon, T. (2009) *Systématique des dombeyoideae (Malvaceae, ex-" Sterculiaceae") des Mascareignes: approches morphologique et moléculaire*. Université Paris 6, Paris, 288 pp.

Le Péchon, T., Dubuisson, J.-Y., Haevermans, T., Cruaud, C., Couloux, A. & Gigord, L. D. B. (2010) Multiple colonizations from Madagascar and converged acquisition of dioecy in the Mascarene Dombeyoideae (Malvaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequence analyses. *Annals of Botany* 106(2): 343–357.

Le Péchon, T., Humeau, L., Gigord, L., Pause, J. B., Caron, D., Baider, C., Gigord, L., Grosser, D., Hansen, D. & Sevathian, J. C. (2011) Les Mahots des Mascareignes, base de connaissances sur les Dombeyoideae des Mascareignes. Accessible depuis: <http://mahots.univ-reunion.fr> (visite: 1 novembre 2023).

Le Péchon, T., Dai, Q., Zhang, L.-B., Gao, X.-F. & Sauquet, H. (2015) Diversification of Dombeyoideae (Malvaceae) in the Mascarenes: old taxa on young islands? *International Journal of Plant Sciences* 176(3): 211–221.

McDougall, I., Upton, G. J. & Wadsworth, W. J. (1965) A geological reconnaissance of Rodriguez Island, Indian Ocean. *Nature* 206: 26–27.

McDougall, I. & Chamalaun, F. H. (1969) Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius, Indian Ocean. *GSA Bulletin* 80(8): 1419–1442.

Meyer, M. & Kircher, M. (2010) Illumina sequencing library preparation for highly multiplexed target capture and sequencing. *Cold Spring Harbor Protocols* 6: t5448.

Miller, M. A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) *Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees*. Gateway Computing Environments, New Orleans, Los Angeles, 8 pp.

Muir, M. D. & Baker, I. (1968) The early pliocene flora of St. Helena. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 5(3): 251–268.

Nixon, K. C. & Wheeler, Q. D. (1990) An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6(3): 211–223.

Nyffeler, R., Bayer, C., Alverson, W. S., Yen, A., Whitlock, B. A., Chase, M. W. & Baum, D. A. (2005) Phylogenetic analysis of the Malvadendrina clade (Malvaceae s/l) based on plastid DNA sequences. *Organisms Diversity & Evolution* 5(2): 109–123.

Pagès, J. (2004). Analyse factorielle de données mixtes: principe et exemple d'application. *Revue de statistique appliquée* 52(4): 93–111.

Planchon, J.E. (1850) *Dombeya ameliae*. *Flore des serres et des jardins de l'Europe* 6: 225–227.

Pessoa, E. M., Cordeiro, J. M., Felix, L. P., Almeida, E. M., Costa, L., Nepomuceno, Á., Souza, G., Chase, M. W., Alves, M. & Van den Berg, C. (2021) Too many species: morphometrics, molecular phylogenetics and genome structure of a Brazilian species complex in *Epidendrum* (Laeliinae; Orchidaceae) reveal fewer species than previously thought. *Botanical Journal of the Linnean Society* 195(2): 161–188.

Pimentel, R. A. & Riggins, R. (1987) The nature of cladistic data. *Cladistics* 3(3): 201–209.

R Core Team. (2021) *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Accessible depuis: <https://www.R-project.org/> (visite: 28 octobre 2023).

Rakotoarivelo, N., Andriambololona, S., Phillipson, P. B. & Callmander, M. W. (2014) Une espèce nouvelle du genre *Nesogordonia* Baill. (Malvaceae) endémique du Nord de Madagascar. *Candollea* 69(2): 165–170.

Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M. A. (2018) Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic biology* 67(5): 901–904.

Rao, S. S. R. (1987) Structure, distribution and classification of plant trichomes in relation to taxonomy: Sterculiaceae. *Feddes Repertorium* 102(5-6): 335–344.

Razafimandimbison, S. G., Kainulainen, K., Wikström, N. & Bremer, B. (2017) Historical biogeography and phylogeny of the pantropical Psychotrieae alliance (Rubiaceae), with particular emphasis on the Western Indian Ocean Region. *American Journal of Botany* 104(9): 1407–1423.

Rohlf, F. J. (1990) Morphometrics. *Annual Review of ecology and Systematics* 21(1): 299–316.

Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61(3): 539–542.

Richardson, J. E., Whitlock, B. A., Meerow, A. W. & Madriñán, S. (2015) The age of chocolate: a diversification history of *Theobroma* and Malvaceae. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3(120): 1–14.

Sagaya, A. & Abdulrahman, A. A. (2023) Morphometric Studies of Accessions of *Duranta erecta* L. (Verbenaceae) Complex in Nigeria. *Borneo Journal of Resource Science and Technology* 13(1): 108–119.

Savolainen, V., Chase, M. W., Hoot, S. B., Morton, C. M., Soltis, D. E., Bayer, C., Fay, M. F., De Bruijn, A. Y., Sullivan, S. & Qiu, Y. -L. (2000) Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic biology* 49(2): 306–362.

Schatz, G. E. (1996) Malagasy/Indo-Australo-Malesian phytogeographic connections. *In: W. R. Lourenço (Ed.) Phytogeographic connection*. Éditions de l'ORSTOM, Paris, pp. 73–83.

Schumann, K. (1895) Sterculiaceae. *In: Engler, A. (Ed.) Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete*. D. Reimer, Berlin, pp. 269–272.

Schumann, K. (1899) 5. Sterculiaceae. *In: Engler, A. (Ed.) Notizblatt des Konigl. Botanischen Gartens und Museums zu Berlin*, Berlin, pp. 302–308.

Schumann, K. (1902) Sterculiaceae. *In: Engler, A. (Ed.) Botanische Jahrbücher für Systematik, A Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. W. Engelmann, Leipzig, pp. 352–354.

Seyani, J.H. (1991) *The genus Dombeya (Sterculiaceae) in Africa*. Opera Botanica Belgica, National Botanical Garden of Belgium, Meise, 186 pp.

Seelanan, T., Schnabel, A. & Wendel, J. F. (1997) Congruence and consensus in the cotton tribe (Malvaceae). *Systematic Botany* 22: 259-290.

Shapiro, S. S. & Wilk, M. B. (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3–4): 591–611.

Sheth, H. C., Mahoney, J. J. & Baxter, A. N. (2003) Geochemistry of lavas from Mauritius, Indian Ocean: mantle sources and petrogenesis. *International Geology Review* 45: 780–797.

Skema, C. (2010) *The systematics of Dombeya Cav. and its near relatives (Dombeyaceae)*. Cornell University, New York, 220 pp.

Skema, C. (2012) Toward a new circumscription of *Dombeya* (Malvales: Dombeyaceae): A molecular phylogenetic and morphological study of *Dombeya* of Madagascar and a new segregate genus, *Andringitra*. *Taxon* 61(3): 612–628.

Skema, C. (2014) Reevaluation of species delimitations in *Dombeya* section *Hilsenbergia* (Dombeyaceae). *Systematic Botany* 39(2): 541–562.

Skema, C., Jourdain-Fievet, L., Dubuisson, J. -Y., Le Péchon, T. (2023) Out of Madagascar, repeatedly: The phylogenetics and biogeography of Dombeyoideae (Malvaceae s/l). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 182: 107687.

Suzzi-Simmons, A. (2023) Status of Deforestation of Madagascar. *Global Ecology and Conservation* 42: e02389.

Soltis, D. E., Soltis, P. S., Chase, M. W., Mort, M. E., Albach, D. C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W. H., Hoot, S. B., Fay, M. F., Axtell, M., Swensen, S. M., Prince, L. M., Kress, W. J., Nixon, K. C. & Farris, J. S. (2000) Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133(4): 381–461.

Stamatakis, A. (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312–1313.

Strijk, J. S., Noyes, R. D., Strasberg, D., Cruaud, C., Gavory, F., Chase, M. W., Abbott, R. J. & Thébaud, C. (2012) In and out of Madagascar: dispersal to peripheral islands, insular speciation and diversification of Indian Ocean daisy trees (*Psiadia*, Asteraceae). *Plos one* 7(8): 1–17.

Strijk, J. S., Bone, R. E., Thébaud, C., Buerki, S., Fritsch, P. W., Hodkinson, T. R. & Strasberg, D. (2014) Timing and tempo of evolutionary diversification in a biodiversity hotspot: Primulaceae on Indian Ocean islands. *Journal of Biogeography* 41: 810–822.

Stull, G. W., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Gitzendanner, M. A., & Smith, S. A. (2020) Nuclear phylogenomic analyses of asterids conflict with plastome trees and support novel relationships among major lineages. *American Journal of Botany* 107(5): 790–805.

Tang, Y. A., Gao, H. & Xie, J.-S. (2009) An embryological study of *Eriolaena candollei* Wallich (Malvaceae) and its systematic implications. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204(8): 569–580.

The Plant List (2023) *The plant list* v 1.1. Cambridge, U.K. Accessible depuis: <http://www.theplantlist.org/> (accès le 8 septembre 2023).

Vogel, S. (2000). The floral nectaries of Malvaceae *sensu lato* - A conspectus. *Kurtziana* 28: 155–171.

Wang, J. H., Moore, M. J., Wang, H., Zhu, Z. X. & Wang, H. F. (2021) Plastome evolution and phylogenetic relationships among Malvaceae subfamilies. *Gene* 765: 145103.

Weitemier, K., Straub, S. C., Cronn, R. C., Fishbein, M., Schmickl, R., McDonnell, A. & Liston, A. (2014) Hyb-Seq: Combining target enrichment and genome skimming for plant phylogenomics. *Applications in plant sciences* 2(9): 1400042.

Whitlock, B. A., Bayer, C. & Baum, D. A. (2001) Phylogenetic relationships and floral evolution of the Byttnerioideae (“Sterculiaceae” or Malvaceae s) based on sequences of the chloroplast gene, *ndhF*. *Systematic Botany* 26(2): 420–437.

Wick, R. R., Schultz, M. B., Zobel, J. & Holt, K. E. (2015) Bandage: interactive visualization of de novo genome assemblies. *Bioinformatics* 31(20): 3350–3352.

Wiens, J. J. (2001) Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* 50(5): 689–699.

Wikström, N., Avino, M., Razafimandimbison, S. G. & Bremer, B. (2010) Historical biogeography of the coffee family (Rubiaceae, Gentianales) in Madagascar: Case studies from the tribes Knoxieae, Naucleaeae, Paederieae and Vanguerieae. *Journal of Biogeography* 37: 1094–1113.

Wilmé, L., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. (2006) Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science* 312(5776): 1063–1065.

Xu, B., Wu, N., Gao, X. F., & Zhang, L. B. (2012). Analysis of DNA sequences of six chloroplast and nuclear genes suggests incongruence, introgression, and incomplete lineage sorting in the evolution of *Lespedeza* (Fabaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 346–358.

Xu, Y., Wei, Y., Zhou, Z., Cai, X., Boden, S., Umer, M. J., Safdar, L. B., Liu, Y., Jin, D., Hou, Y., Wang, Y., Wall, S. B., Wang, K., Yu, S., Zhang, B., Peng, R. & Liu, F. (2023) Widespread Incomplete Lineage Sorting and Introgression Shaped Adaptive Radiation in the *Gossypium* genus. *Plant Communications*.

Zhang, Z., Li, C. & Li, J. (2010) Conflicting phylogenies of Section *Macrantha* (*Acer* Aceroidae, Sapindaceae) based on chloroplast and nuclear DNA. *Systematic Botany* 35(4): 801–810.



Contents lists available at ScienceDirect

Molecular Phylogenetics and Evolution

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ympev

Out of Madagascar, repeatedly: The phylogenetics and biogeography of Dombeyoideae (Malvaceae s.l.)

Cynthia Skema^{a,1,*}, Lucile Jourdain-Fievet^{b,c}, Jean-Yves Dubuisson^b, Timothée Le Péchon^{c,d,1}

^a Morris Arboretum of the University of Pennsylvania, 100 E. Northwestern Avenue, Philadelphia, PA 19118, USA

^b Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Sorbonne Université, MNHN, CNRS, EPHE, Université des Antilles, CP 48, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

^c Meise Botanic Garden, Nieuwelaan 38, 1860 Meise, Belgium

^d Fédération Wallonie-Bruxelles, Service Général de l'Enseignement supérieur et de la Recherche scientifique, 1 rue A. Lavallée, 1080 Bruxelles, Belgium

ARTICLE INFO

Keywords:

Island biogeography
Dispersal
Madagascar
Mascarenes
Africa
Indian Ocean
Dating analyses

ABSTRACT

Dispersals have been shown to be critical to the evolution of the long isolated but megadiverse flora of Madagascar and the surrounding islands of the western Indian Ocean, but we are just beginning to understand the directionality of these dispersals. With more than half of its species occurring in the western Indian Ocean region (WIOR), the paleotropical subfamily Dombeyoideae provides a particularly useful case study through which to better understand the biogeography of the WIOR, and yet its biogeography is poorly understood. Here we sampled six molecular markers from all 20 genera in the Dombeyoideae to reconstruct the most complete phylogeny to date for the subfamily. From this, divergence times, calibrated with three fossils (two dombeyoid, one malvoid), and ancestral range estimations were hypothesized. Biogeographic stochastic mapping (BSM) analyses on the maximum clade credibility tree were completed and compared to BSM analyses on 1,000 trees randomly sampled from the posterior distribution of trees resulting from the dating analysis. We found the Dombeyoideae crown node diverged ca. 53 million years ago out of a broad ancestral range involving all three major areas of its distribution: Madagascar, Africa, and Asia. The majority of diversification and dispersals in the subfamily occurred within the last ca. 10 million years, mostly from the Pliocene onwards. There were roughly five dispersals from Madagascar to Africa (and only one in reverse), at least six from Madagascar to surrounding islands of the WIOR (Mascarenes and Comoros), and one dispersal from Madagascar to Asia (and ca. 1 in reverse). Other long-distance dispersals included one from Africa to St. Helena and one from Africa to Australasia, both from within the most widespread clade, the *Cheirolaena* & allies clade, and one dispersal from Asia to Africa. Critically, the Dombeyoideae provide strong evidence for considering the island of Madagascar as a source for the colonization of continents, as well as the surrounding islands of the WIOR. Furthermore, narrow sympatry was a key process in the evolution of the subfamily, particularly in Madagascar and the Mascarenes.

1. Introduction

As the keystone of the western Indian Ocean region (WIOR), Madagascar is famous for the fascination it holds for naturalists, who seek to understand the relationships of its amazing flora and fauna to the rest of the world given the long isolation (~88 million years ago (mya); Storey et al., 1995) of this continental island from other land masses (Yoder and Nowak, 2006). For the biota of Madagascar, its affinities to continental Africa have long been understood and there is an appreciation for its connections to Asia, though the relative importance of each element has been debated and differently estimated (e.g., Perrier de la

Bâthie, 1936; Schatz, 1996; Yoder and Nowak, 2006; Warren et al., 2010). For the past two decades or so, a growing body of molecular phylogenies have provided evidence for these continental-scale, biogeographic relationships (reviewed in: Yoder and Nowak, 2006; Warren et al., 2010; Agnarsson and Kuntner, 2012; Buerki et al., 2013; and, e.g., Hong-Wa and Besnard, 2013; Müller et al., 2015; Gamisch et al., 2016; Gostel et al., 2016; Janssens et al., 2016; Babineau and Bruneau, 2017; Bauret et al., 2017; Haber et al., 2017; Hackel et al., 2018; Choo et al., 2020; Larridon et al., 2020), as well as outlining the more “local” interchange within the WIOR, between Madagascar, Mascarenes, Comoros and Seychelles (e.g., Wikström et al., 2010; Strijk

* Corresponding author.

E-mail address: cks28@cornell.edu (C. Skema).

¹ Both authors have contributed equally to this work.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107687>

Received 11 May 2022; Received in revised form 23 November 2022; Accepted 22 December 2022

Available online 26 December 2022

1055-7903/© 2022 Published by Elsevier Inc.

et al., 2012; Strijk et al., 2014; Linan et al., 2019; reviewed in Agnarsson and Kuntner, 2012).

From these studies, those that included dated phylogenies are beginning to supply a time frame, and thus context, for these biotic exchanges, while those with explicit biogeographic analyses begin to show directionality. *Takhtajania* (Winteraceae) and possibly the endemic families of Sarcocaulaceae and Sphaerosepalaceae are Malagasy taxa that show a possible signature of Gondwanan vicariance in their biogeography (Thomas et al., 2014; Hernández-Gutiérrez and Magallón, 2019). In contrast, most clades studied evolved near or after – some well after – the end of the Cretaceous, post-dating Madagascar's separation from other major land masses. Thus, to explain these more recent biotic exchanges, land bridges, low ocean levels, and long distance dispersal have all been invoked (e.g., Ali et al., 2012; Zhou et al., 2012; Ali et al., 2013; Chen et al., 2015; Federman et al., 2015; Bacon et al., 2016; Ruhfel et al., 2016; Viruel et al., 2016; Kainulainen et al., 2017; Razafimandimbison et al., 2017; Bauret et al., 2018; Verano-Libalah et al., 2018; Cardinal-McTeague et al., 2019). Ongoing obstacles to these biogeographic studies of the WIOR, as in many other regions, revolve around complete taxon sampling within phylogenies and robust calibration points for dating phylogenies, but both are improving.

The subfamily Dombeyoideae (in Malvaceae *sensu lato*; alternatively, as family Dombeyaceae *nom. cons.*), with 20 genera and roughly 375 species, has a predominantly paleotropical distribution that extends into Australia, temperate Asia, and to the island of St. Helena. Roughly half of the diversity of the subfamily (by both number of genera and number of species) resides in the WIOR, making it a particularly useful case study to better understand the biogeography of this region. Here, we sample all 20 genera in Dombeyoideae to hypothesize a molecular phylogeny and provide the first estimates of ancestral ranges and diversification dates for the subfamily. Given the relatively young time frame for evolution estimated for Malvaceae (Hernández-Gutiérrez and Magallón, 2019) and the paleotropical distribution of Dombeyoideae, we hypothesize a significant role for relatively recent transoceanic dispersal events in dombeyoid evolution. With this first study of the where and when of dombeyoid evolution, we specifically aim to investigate (1) the directionality of these proposed dispersal events, (2) any potential synchronicity in the dispersals, and (3) which role – source or sink – Madagascar played more frequently in these dispersal events.

2. Materials and methods

2.1. Taxon sampling

With a focus on the biogeographical history and evolutionary trends in Dombeyoideae, we gathered a dataset that represents the taxonomic diversity and critically samples representatives for the entirety of the geographic distribution of this subfamily. Sequences were analyzed for 180 accessions from 128 species of ca. 375 spp. (~34%) from all 20 genera in the Dombeyoideae, creating the most complete phylogenetic dataset on the subfamily to date. We followed a traditional taxonomy (Bayer and Kubitzki, 2003; Skema, 2012) and treated *Excentrodendron* as a synonym of *Burretiodendron* (Zhuge, 1990). We included 11 outgroup accessions from Malvaceae *sensu lato*, representing 6 of the 8 other subfamilies: *Bombax* (Bombacoideae); *Theobroma* (Byttnerioideae); *Entelea*, *Luehea* (Grewioideae); *Gossypium*, *Hibiscus*, *Kokia* (Malvoideae); *Brachychiton*, *Sterculia* (Sterculioideae); and *Craigia*, *Tilia* (Tilioideae). Excluding outgroups, 161 newly published sequences for 36 accessions for 30 species were generated for this study, to which were added previously published sequences from Dombeyoideae studies, as follows: 6 accessions for 5 species (Le Péchon et al., 2010), 84 accessions for 65 species (Skema, 2012), and 41 accessions for 23 species (Dorr and Wurdack, 2020). An additional 13 sequences/accessions were added from various other sources (Li et al., 2004; Tripathi et al., 2013; Skema, 2014; Liu et al., 2015). See the Appendix for details on these samples.

Two hybrid species are included in the phylogenetic analyses: one

accession of *Trochetiopsis* × *benjaminii* and two accessions (from two individuals) of *Dombeya* × *cayeuxii*. We are confident that neither hybrid had unanticipated effects on our phylogenetic reconstruction, as detailed below, and thus included them in an effort to create the most complete phylogenetic dataset on the subfamily to date. The choice of which cloned accessions and which markers were included in the study for the two samples of *Dombeya* × *cayeuxii* obviated any negative effect of this hybrid taxon on the phylogenetic reconstruction, as detailed (along with the parentage of this cultivated cross) in a previous study (Skema, 2014). *Trochetiopsis* × *benjaminii* is a naturally occurring hybrid between *T. ebenus* and *T. erythroxyton*, two species that we argue are sister species based on morphology. Given the rarity of material for this genus, we felt inclusion of the *T.* × *benjaminii* sample was useful to the study, particularly in that its inclusion could have no ill effects on the biogeographic results presented here. However, it is possible its inclusion may have led to an underestimate of the crown age of the genus *Trochetiopsis* in our dating analyses – an outcome that is accommodated in our interpretation of results (as detailed in section 4.4 below).

2.2. Molecular methods

Total genomic DNA was extracted from freshly collected leaves, field-collected leaves dried on silica, or herbarium specimens. Various extraction methods were used, including those described in Le Péchon et al. (2010) and Skema (2012), or a modified version of the CTAB protocol (Doyle and Doyle, 1987; Janssens et al., 2006). Some extractions were carried out using the Zymo Plant/Seed DNA Miniprep kit (Zymo Research Corp., Irvine, CA, USA), following kit instructions, with these exceptions: the use of 20–30 mg of tissue from herbarium samples, the addition of 5–10 µL of 2-mercaptoethanol per sample to the BashingBead buffer, an increased centrifuge spin of 5 min in Step 3 (prior to Zymo-Spin filtering), and final elution in 50 µL buffer.

Molecular markers were selected to maximize the quantity of sequence data already available from previously published studies. Six markers were sequenced: one nuclear, ITS (or the internal transcribed spacer 1, gene 5.8S, internal transcribed spacer 2), and five from the plastid, the four spacers *trnC-ycf6*, *ycf6-psbM*, *psbM-trnD* and *petL-psbE*, and the intron of *ndhA*. Sequence for plastid markers only were gathered for the outgroups, through direct sequencing (6 accessions, 3 genera) or from GenBank. Roughly 50% of the accessions had zero entire markers as missing data, while 72% of the accessions had two or less markers as missing data. Primers and PCR protocols used are detailed in Le Péchon et al. (2010) and Skema (2012). A subset of PCR products were cleaned with an ExoSap digest (Exonuclease I and shrimp alkaline phosphatase, Fermentas, Glen Burnie, Maryland, USA), then Sanger sequenced using the BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Foster City, California, U.S.A.) and run on an ABI3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) at the Massey Genome Service (Palmerston North, New Zealand). The remaining PCR products were purified and then Sanger sequenced by Invitrogen (Shanghai, China) and through CES Services (Macrogen, Seoul, Korea).

2.3. Phylogenetic analyses

Sequences were aligned using the default parameters in Muscle v.3.7 (Edgar, 2004), and then checked and edited by eye using Bioedit (Hall, 1999) or Winclada (Nixon, 2004). Insertion-deletion events (gaps) were treated as missing data. Molecular partitions used in the analyses were generally delimited by molecular region, as follows: ITS, *psbM-trnD*, *psbE-petL*, *ndhA* intron, *trnC-ycf6*, *ycf6* gene, *ycf6-psbM*. Maximum likelihood (ML) analyses were completed in RAxML v.8.2.12 (Stamatakis, 2014) on a concatenated matrix with all seven partitions, using the model GTR + I + G for each partition. The concatenated matrix of all markers was also analyzed using Bayesian inferences (BI) as implemented in MrBayes ver. 3.2.7a (Ronquist et al., 2011), wherein each molecular partition was allowed to have independent parameters and

Table 1

Details of the calibration scheme used in the dating analysis of the Dombeyoideae phylogeny. Numbers in the “Node calibrated” entries refer to node numbers in circles in Fig. 1.

Calibration point	Calibration nature	Node calibrated	Prior distribution	References	Constraint Details	
					Calibration Parameters	Age (mya)
Crown group Malvaceae	Secondary calibration	Root (# 1)	Uniform	Hernández-Gutiérrez & Magallón, 2019	Maximum	95.5
<i>Malvaciphyllum macondicus</i>	Fossil	Stem node Eumalvoideae (# 2)	Uniform	Carvalho et al., 2011	Minimum	58
<i>Burretiodendron parvifructum</i>	Fossil	Stem node <i>Burretiodendron</i> (# 3)	Uniform	Xu et al., 2020	Minimum	28.1
<i>Pterospermumocarpon kalviwadiensis</i>	Fossil	Stem node <i>Pterospermum</i> (# 4)	Uniform	Srivastava et al., 2012	Minimum	5.33

the overall rate was allowed to differ across partitions. To choose the best-fit likelihood model for partitions in MrBayes we used the Akaike Information Criterion, as implemented in jModelTest 2 (Darriba et al., 2012), with 3 substitution schemes possible. The model GTR + G was chosen for all partitions except ITS (GTR + I + G) and the *ycf6* gene (F81). MrBayes analyses were performed using four chains (i.e., three heated, one cold) of Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo (MCMC) for 20 million generations, sampling every 1000th generation. After checking the convergence of parameter traces among generations with Tracer (Drummond and Rambaut, 2007), the first 25% of sampled trees were discarded as the “burn-in” and remaining trees were used to calculate the majority consensus tree.

2.4. Divergence time estimation

Age estimates were calculated using a Bayesian uncorrelated lognormal relaxed clock under a birth–death speciation process (Drummond et al., 2006). Eight independent chains of MCMC analyses (100 million generations each, sampling every 1,000) were performed in BEAST 2.5 (Bouckaert et al., 2019), using the same models and partitions as for the MrBayes analysis. Each run was analyzed in TRACER 1.7 (Rambaut et al., 2018) to ensure there was MCMC chain convergence and sufficient effective sample size for parameters, then the first 25% of sampled trees was discarded as “burn-in.” Remaining trees (600,000) were then resampled at a lower frequency (by a factor of 10) and combined using logcombiner v. 2.5.2 (Bouckaert et al., 2019). From the resulting 60,000 trees, the maximum clade credibility (MCC) tree was constructed with TreeAnnotator v.2.5.2 (Bouckaert et al., 2019). Analyses using Muscle, RAxML, jModelTest, MrBayes, and BEAST were run on the CIPRES cluster (Miller et al., 2010).

To estimate divergence times, four temporal constraints were used and each was assigned to a uniform age prior. Three primary calibrations from the fossil record were used as constraints, employing the geological timescale of Gradstein et al. (2012) to convert stratigraphic ages into absolute ages. A single secondary calibration was applied to the root node. All the calibrations are explained in more detail in section 2.5 and summarized in Table 1.

2.5. Calibrations for dating analysis

Malvaceae s.l. has an ample fossil record that largely consists of pollen and wood samples (Friis et al., 2011). A clear taxonomic assignment for these kind of fossils is often complicated as several subfamilies – not necessarily closely related – share common morphological and/or anatomical features. Hence, the number of fossil taxa undoubtedly attributed to Dombeyoideae remains scarce; our survey of the palaeobotanic literature returned three reliable fossils to use as calibrations, as follows.

The fossil *Malvaciphyllum macondicus* M. Carvalho consists of several leaf compressions collected in the Cerrejón Formation (mid-late Paleocene) in northern Colombia. These leaf fossils show clear affinities to Malvaceae and, in particular, the Eumalvoideae as they share the synapomorphy of this clade, distal and proximal bifurcations of the costal secondary and agrophic veins (Carvalho et al., 2011). Consequently, *M. macondicus* was used to constrain the stem node of Eumalvoideae (circled node 2, Fig. 1a, Table 1) to which a conservative minimum age of 58 mya was applied.

The fossil record of the extant genus *Burretiodendron* has been reported from the early Oligocene (Xu et al., 2020) and the early Miocene (Lebreton Anberre et al., 2015). The oldest occurrence, *Burretiodendron parvifructum* J. Lebreton Anberre and Z. K. Zhou, is composed of fossilized fruits that were discovered in the lower Oligocene Shangcun formation of Maoming Basin, Guangdong, China (Xu et al., 2020). Using a statistical approach based on morphological characters, Xu et al. (2020) unambiguously assigned these fruit fossils to the genus *Burretiodendron sensu* Zhuge (i.e., including *Excetrodendron*; Zhuge, 1990). This fossil was therefore used to constrain the stem node of the clade *Burretiodendron* with a minimum age of 28.1 mya (circled node 3, Fig. 1a, Table 1).

The fossil *Pterospermumocarpon kalviwadiensis* R. Srivast., R. K. Saxena and Gaurav Srivast. was described from the Sindhudurg Formation of Maharashtra, India of the Miocene (5.33–23.03 mya; Srivastava et al., 2012). This fossil taxon consists of a dehiscent, pentalocular, carbonized capsule with five distinct sutures and imprints of winged seeds in the locules (Srivastava et al., 2012). These different morpho-anatomical features are shared with the genus *Pterospermum* that occurs in India to South-East Asia (Ganesan et al., 2020). Based on this morphological evidence, *Pterospermumocarpon kalviwadiensis* was used to constrain the stem node of *Pterospermum* (circled node 4, Fig. 1a, Table 1) to a conservative minimum age of 5.33 mya.

To complete the calibration strategy, the root node of the phylogeny was constrained using the crown group age of Malvaceae, as determined through a literature survey of molecular dating studies. Hernández-Gutiérrez and Magallón (2019) estimated the divergence times in Malvales using different calibration schemes and dating strategies, resulting in a crown node age of Malvaceae from 79.8 to 95.5 mya. In a broad survey of angiosperm diversification, Li et al. (2019) found younger age estimates for this family (61.1–84.7 mya). Earlier studies reported even younger divergence time estimates for Malvaceae (e.g., Wikström et al., 2001; 34–41 mya). Therefore, we applied to the root node of our phylogeny (circled node 1, Fig. 1a, Table 1), a maximum constraint of 95.5 mya, corresponding to the upper estimates found by Hernández-Gutiérrez and Magallón (2019), which we believe to be a conservative estimate.

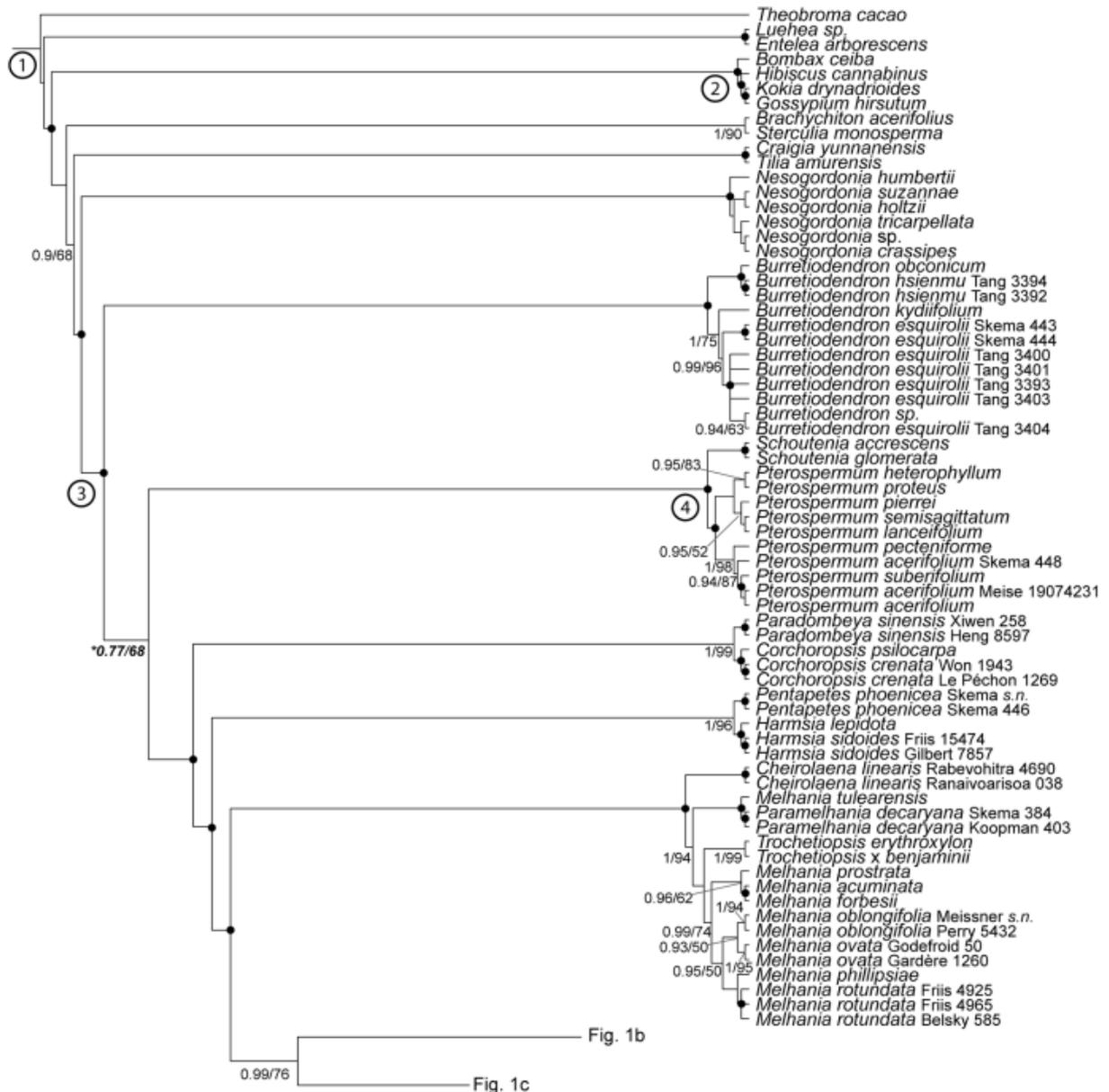


Fig. 1a. Part one of the majority rules consensus tree from Bayesian analysis with MrBayes. Posterior probabilities (PP) are shown below each branch along with corresponding bootstrap values from maximum likelihood analysis (ML BS), except where their topologies differ (see ML tree in Supporting Information Fig. 1), as “PP/ML BS.” A black circle at descendant node signifies PP = 1.0 and ML BS = 100% for a branch. Support values only shown for branches where PP >= 0.9, except where relevant to discussion. Support values marked with an asterisk are related to changes in topology between the MrBayes, ML, and BEAST analyses. Node numbers in circles refer to calibrations for the dating analysis (see text for details). The primary collector’s last name and collector number are included to differentiate between accessions within species where necessary.

2.6. Biogeographic analysis

Seven biogeographical areas were defined based on the distribution of dombeyoids in our sampling: (A) Madagascar, (B) Asia, (C) the Mascarene Islands (Réunion, Mauritius, Rodrigues), (D) Africa (continental Africa plus the Arabian Peninsula), (E) Saint Helena island, (F) Australasia (Australia, Papua New Guinea), and (G) Comoros. The distribution for *Melhania ovata* was coded as Africa alone (D), based on the hypothesis that it is native only to Africa and has been introduced to both Asia (Pakistan) and Australasia (Australia) (Atlas of Living

Australia, 2022; Flora of Pakistan, 2022). All other taxa were coded with their current distribution, based on the literature and our observations, where possible.

The biogeographic history was inferred using the MCC tree derived from the dating analyses in BEAST. Multiple accessions of the same taxon, which are not specifically designed to represent different areas for widespread species, may cause bias in biogeographic analyses. Consequently, only one accession per species was kept in the MCC (hereafter, “reduced MCC”) for the biogeographic analyses here. Ancestral range estimation (hereafter, ARE) was performed using the R package

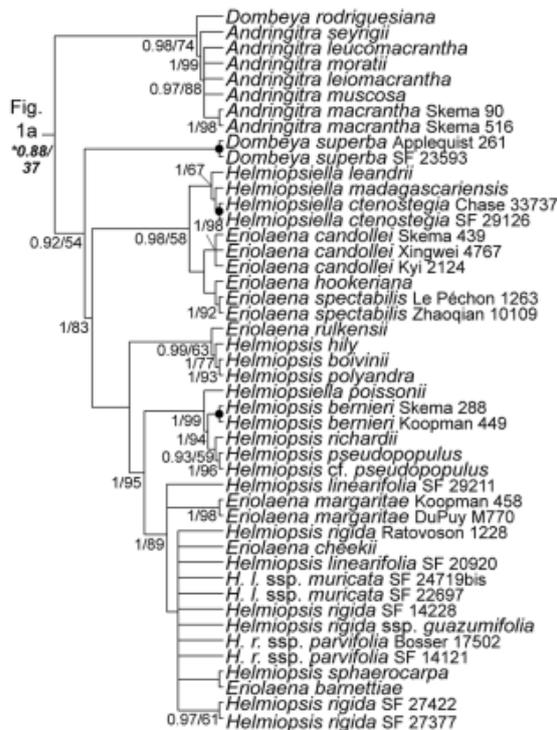


Fig. 1b. Part two of the majority rules consensus tree from Bayesian analysis with MrBayes. Posterior probabilities (PP) are shown below each branch along with corresponding bootstrap values from maximum likelihood analysis (ML BS), except where their topologies differ (see ML tree in Supporting Information Fig. 1), as “PP/ML BS.” A black circle at descendant node signifies PP = 1.0 and ML BS = 100% for a branch. Support values only shown for branches where PP >= 0.9, except where relevant to discussion. Support values marked with an asterisk are related to changes in topology between the MrBayes, ML, and BEAST analyses. The primary collector’s last name and collector number are included to differentiate between accessions within species where necessary (SF = Service Forestier).

“BioGeoBEARS” (Matzke, 2013, 2014). All models implemented in BioGeoBEARS (i.e., DEC, BAYAREALIKE, and DIVALIKE), with or without the founder event speciation parameter (+J), were tested and compared based on the Akaike Information Criterion and the Likelihood Ratio Test results. The best-suited model was then selected to infer the relative probabilities of ancestral ranges along the reduced MCC. The maximum number of areas was constrained to three to correspond to the maximum number of areas occupied by an extant taxon (*D. acutangula* in Madagascar, Mascarenes and Africa). Biogeographical reconstructions incorporated an explicit and relative model of dispersal with four temporal slices. Two temporal slices came from the biogeographical model of Buerki et al. (2013), which was developed from palaeogeographical/climatic data, to which two more time slices were added to model the emergences of three different oceanic archipelagos (i.e., Mascarenes and Comoros at 10 mya; Saint Helena at 14 mya).

The number and the type of biogeographic events were estimated using Biogeographical Stochastic Mapping (BSM) as implemented in BioGeoBEARS (Matzke, 2013) and described in Dupin et al. (2017). BSM was first conducted on the reduced MCC tree using the time-stratified DEC + J model. Events were estimated by taking the mean and the standard deviation of event counts from up to 100 iterations of BSM. To account for topological uncertainties in the phylogeny, we also conducted BSM analyses on 1000 trees resulting from our dating analysis. First, we used the R package APE (Paradis et al., 2004) to randomly draw

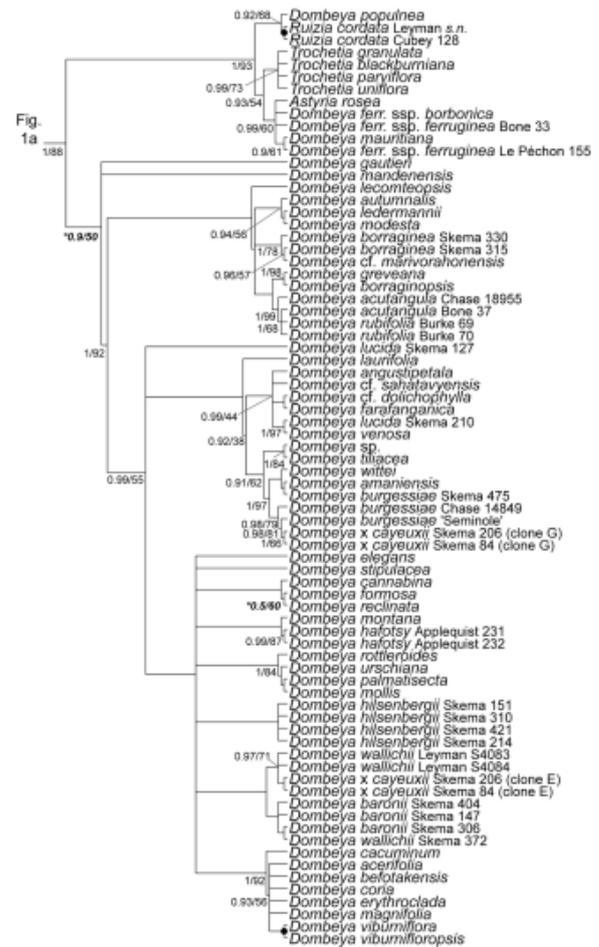


Fig. 1c. Part three of the majority rules consensus tree from Bayesian analysis with MrBayes. Posterior probabilities (PP) are shown below each branch along with corresponding bootstrap values from maximum likelihood analysis (ML BS), except where their topologies differ (see ML tree in Supporting Information Fig. 1), as “PP/ML BS.” A black circle at descendant node signifies PP = 1.0 and ML BS = 100% for a branch. Support values only shown for branches where PP >= 0.9, except where relevant to discussion. Support values marked with an asterisk are related to changes in topology between the MrBayes, ML, and BEAST analyses. The primary collector’s last name and collector number are included to differentiate between accessions within species where necessary.

1000 trees from the posterior distribution of our BEAST analysis. Next, using custom R scripts, we conducted a BSM analysis, again as implemented in BioGeoBEARS (Matzke, 2013) using a time-stratified DEC + J model with up to 100 iterations each, for each of these 1000 trees, then calculated the weighted averages of results from all BSM iterations for each of 1000 trees. [Multiple runs of random 100-tree samples were also run through BSM analysis and each showed nearly identical results to our 1000-tree sampling, suggesting smaller sample sizes may return similar results.]

3. Results

3.1. Phylogeny and topological differences between types of analysis

The Dombeyoideae are consistently monophyletic and highly supported with significant outgroup sampling. Within the subfamily, ten major clades are consistently recovered with strong support and the

Table 2

Major clades of interest, recovered consistently across all three phylogenetic analyses and with a posterior probability >0.98, are presented with crown node support values from Bayesian inference with MrBayes (PP), maximum likelihood analysis (BS), and from Bayesian inference with BEAST (PPbeast), along with the minimum and maximum (both from 95% HPD) and mean ages of both the stem and crown nodes for each clade resulting from the dating analysis.

Clade name	Crown Node #	Support Values (PP/BS/PPbeast)	Divergence Times (Mya)					
			Stem			Crown		
			Mean	Min	Max	Mean	Min	Max
Dombeyoideae	122	1/100/1	63	48	77	53	38	67
<i>Nesogordonia</i>	237	1/100/1	53	38	67	10	4	18
<i>Burretiodendron</i> ¹	224	1/100/1	44	30	58	18	7	31
<i>Pterospermum</i> + <i>Schoutenia</i>	228	1/100/1	44	30	58	27	14	40
<i>Paradombeya</i> + <i>Corchoropsis</i>	221	1/99/1	32	21	44	21	11	32
<i>Pentapetes</i> + <i>Harmsia</i>	219	1/96/1	21	13	30	17	9	25
core dombeyoids	126	1/100/1	21	13	30	12	7	18
<i>Cheirolaena</i> + <i>Paramethania</i> + <i>Melhaniania</i> + <i>Trochetiopsis</i>	208	1/100/1	12	7	18	7	4	12
southwestern Indian Ocean clade	127	0.99/76/1	12	7	18	8	5	12
<i>D. rodriguiana</i> + <i>Andringitra</i>	202	0.98/74/0.99	8	5	12	6	2	10
winged-seed clade	182	1/83/0.99	7	4	10	6	3	8
main Mascarenes clade	173	1/93/1	4	2	7	2	1	3
<i>Dombeya s.s. pro parte</i> ¹	131	1/92/1	5	3	7	4	2	5

¹ *Sensu* Zhuge (1990) ² Excluding *D. gautieri* and *D. mandenensis*.

same clade membership across the three phylogenetic analyses in our study, which were BI analysis with MrBayes (Fig. 1), maximum likelihood analysis (ML, Supplementary File 1, and support values in Fig. 1), and BI analysis with BEAST (Supplementary File 2). Table 2 summarizes the results for these major nodes and Fig. 2 shows a collapsed-clade phylogeny to compare all three analysis types and provide informal clade/grade names. A monophyletic *Nesogordonia* (PP = 1.0, BS = 100%) is sister to all the other clades in the subfamily. [MrBayes and BEAST have the same support value (posterior probability, as PP), unless otherwise noted; maximum likelihood support values are bootstrap values (BS).] An Asian grade of taxa, including *Burretiodendron sensu* Zhuge (PP = 1.0, BS = 100%), *Schoutenia* + *Pterospermum* (PP = 1.0, BS = 100%), and *Paradombeya* + *Corchoropsis* (PP = 1.0, BS = 99%) evolved, after which, a well-supported clade of *Pentapetes* + *Harmsia* (PP = 1.0, BS = 96%) diverged. Within the core dombeyoids, *Cheirolaena* + *Paramethania* + *Trochetiopsis* + *Melhaniania* form a consistently recovered clade with high support ("Cheirolaena & allies" clade; PP = 1.0, BS = 100%), which is sister to the southwestern Indian Ocean clade, with slightly lower support (PP = 0.99, BS = 76%). Within this latter clade, four major subclades diverged: *Andringitra* + *Dombeya rodriguiana* (PP = 0.98, BS = 74%, PPbeast = 0.99), the winged-seed clade (including *Eriolaena*, *Helmiopsis*, and *Helmiopsiella*; PP = 1.0, BS = 83%, PPbeast = 0.99), the major Mascarenes clade (PP = 1, BS = 93%), and *Dombeya s.s. pro parte* (i.e., excluding *D. gautieri* and *D. mandenensis*; PP = 1, BS = 92%).

Four instances of significant topological differences between the MrBayes/ML analyses versus the BEAST analysis were apparent (Fig. 2), all of which corresponded to areas of low support in the MrBayes/ML analyses (Fig. 1, support values marked with asterisk) and most of which had low support values in the BEAST analysis as well (Supplementary File 2, support values in red), as follows. BEAST analysis placed *Burretiodendron* sister to *Schoutenia* + *Pterospermum* in a clade (PP = 0.22), rather than as a grade with *Burretiodendron* sister to those two genera plus the remainder of the dombeyoids as shown in MrBayes and ML analyses (PP = 0.77, BS = 68%). A second difference was the placement of the *Dombeya rodriguiana* + *Andringitra* clade. MrBayes/ML analysis placed it sister to *D. superba* + the winged-seed clade (PP = 0.88, BS = 37%), which together formed a clade sister to the major Mascarenes clade + *Dombeya s.s.* (PP = 0.99, BS = 76%). The BEAST analysis also placed the Mascarenes clade + *Dombeya s.s.* together in a clade (PP = 1), however, a clade of *D. superba* + the winged-seed clade alone were sister to it (PP = 0.95), and *D. rodriguiana* + *Andringitra* were sister to the clade containing all of those taxa (PP = 1). Thirdly, MrBayes/ML placed *D. gautieri* and *D. mandenensis* as the first diverging lineage(s) within

Dombeya s.s. (MrBayes as a polytomy, PP = 0.9; ML as sister taxa, BS = 50%), while BEAST placed *D. gautieri* sister to the major Mascarenes clade (PP = 0.19) and *D. mandenensis* as the first diverging lineage within *Dombeya s.s.* (BS = 0.17). The last significant topological difference BEAST presented was the inclusion of *D. elegans* in a clade with *D. cannabina*, *D. formosa* and *D. reclinata* (PP = 0.25), while MrBayes and ML excluded it (MrBayes placed it in a large polytomy with a subset of *Dombeya* subgenus *Dombeya* accessions, PP = 0.87; ML placed it in a clade within a separate clade with a subset of *Dombeya* sect. *Hilsenbergia*, BS = 8%). Other minor topological differences occurred between MrBayes, ML and BEAST results (e.g., interspecific relationships within *Andringitra* or the winged-seed clade) and the majority occurred within the southwestern Indian Ocean clade. Often these clades were polytomies in MrBayes, but fully resolved topologies in ML and BEAST (though still conflicting with one another). These relationships between closely related species that have minor conflicts between analysis types will not be discussed further as they have no impact on the phylogenetic or biogeographic considerations in this paper.

3.2. Divergence time estimation and biogeography

The dating analysis placed the root node of the Dombeyoideae at a mean age of ca. 53 mya (ca. 38–67 mya for 95% highest posterior density (HPD) range, node 241; Supplementary File 2, Supplementary File 3), providing the first published estimate for the age of this subfamily. [Hereafter, dates mentioned for a single node are mean ages, with the 95% HPD range given in parentheses.] DEC + J was the best fit model for the biogeographic analyses (Supplementary File 4), for which the results of the analysis on the reduced MCC tree are presented here (Fig. 3). Any AREs > 50% are discussed as the single most likely state, but where no single ARE was > 50%, all likely states (>5%) are discussed (see Supplementary File 3 for details of all AREs > 1%, by node number).

Estimation of the ancestral range of the Dombeyoideae root node is largely equivocal between two combined areas that encompass the three areas in which the majority of its extant distribution resides: Madagascar + Asia + Africa (37%) and Madagascar + Asia (30%; Fig. 3a). The equivocal nature of the root continues for the early nodes within *Nesogordonia*, but involves Madagascar, Africa, and Comoros, and provides the only potential evidence in the dombeyoids for a direct dispersal from Africa to Comoros. After the divergence of *Nesogordonia*, the dombeyoids underwent a period of diversification in Asia (nodes 124, 123; ca. 21–44 and ca. 31–58 mya, respectively), which produced the majority of extant Asian genera: *Burretiodendron*, *Corchoropsis*,

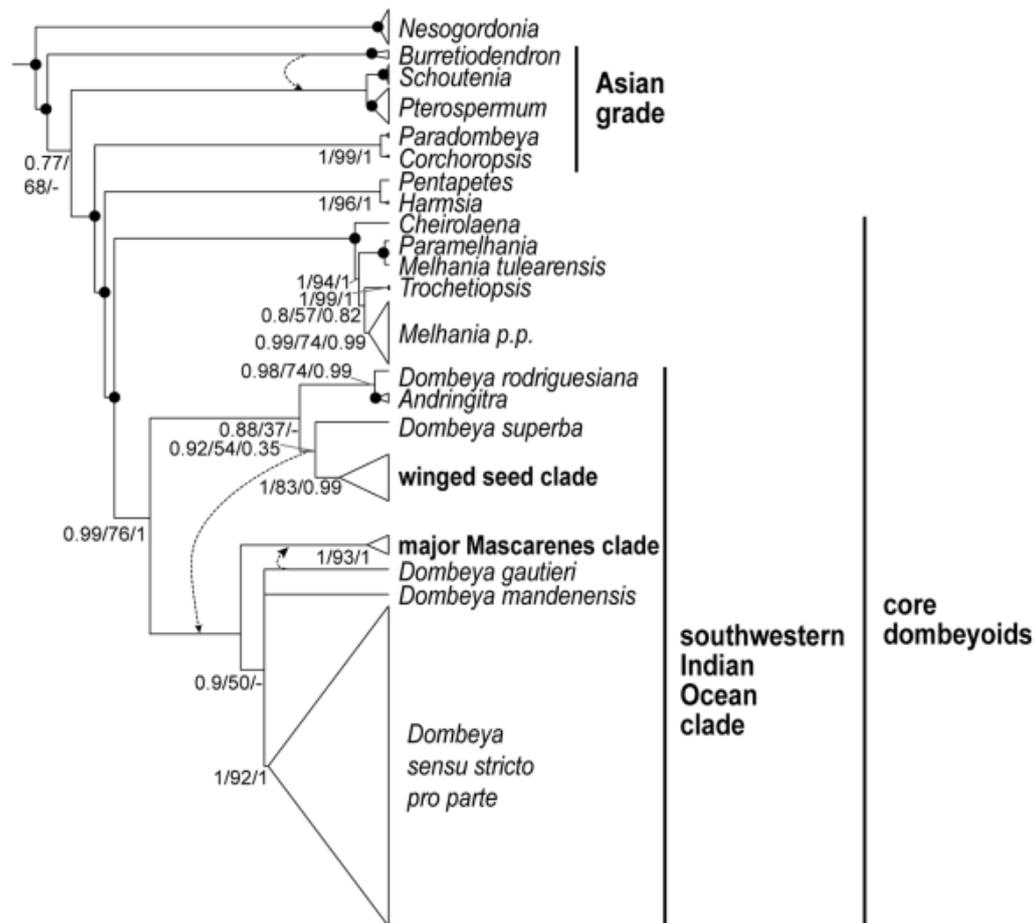


Fig. 2. Condensed phylogeny of the major clades of interest resulting across all three phylogenetic analysis methods: Bayesian inference with MrBayes, maximum likelihood analysis, and Bayesian inference with BEAST. Bayesian posterior probabilities (PP) from Bayesian analyses are shown below each branch along with corresponding bootstrap values from maximum likelihood analysis (ML BS) as “PP MrBayes/ML BS/PP BEAST,” except where the BEAST topology differs (PP BEAST shown as “-”). A dotted line and arrow indicate topological differences resulting from the BEAST analysis. A black circle at a node signifies PP = 1.0 (both MrBayes and BEAST) and ML BS = 100% for the ancestral branch. Informal clade/grade names are indicated to the right of the topology. The “winged seed clade” includes all members of *Eriolaena*, *Helmiopsisella*, and *Helmiopsis*. The “major Mascarenes clade” includes *Astyria*, *Ruizia*, *Trochetia*, *Dombeya ferruginea*, *Dombeya mauritiana*, and *Dombeya populnea*. The height of the collapsed clades are roughly proportional to the number of species known (or hypothesized) to be in that clade.

Paradombeya, *Pterospermum*, and *Schoutenia*.

At node 125 (ca. 13–30 mya), the dombeyoids most likely continued on solely in Asia (B 47%), or underwent a range expansion event out of Asia most likely to Madagascar (AB 22%), though possibly to Madagascar + Africa (ABD 16%). From this expansion came the core dombeyoid clade and the Afro-Asian clade of *Harmsia* + *Pentapetes* (node 219; ca. 9–25 mya), within which the AREs indicated a dispersal from Asia to Africa for the *Harmsia* lineage. The ARE for the core dombeyoid clade was Madagascar (node 126; ca. 7–18 mya, Fig. 3b). The progeny of node 208 (ca. 4–12 mya), the most widespread clade of the dombeyoids (*Cheirolaena* + *Paramelhania* + *Trochetiopsis* + *Melhania*), showed the only dispersal events to Australasia (node 215) and St. Helena (node 217) in the study. The southwestern Indian Ocean clade (ca. 5–12 mya to present) was dominated by AREs of Madagascar but also included multiple dispersals into Africa (e.g., *Eriolaena rulkensii*, node 189, and African species of *Dombeya*, nodes 170/156), and the Mascarenes (e.g., the main Mascarene clade, node 173, and *Dombeya rodriguesiana*, after node 202), as well as intraspecific dispersals into the Comoros (*D. baronii*, node 137; *D. viburniflora*, node 153), and even one dispersal into Asia (Asian *Eriolaena*, node 184). It is in this last clade that

topological differences evident between phylogenetic analyses may have impacted the biogeographic results, through the alteration of potential dispersal events between Madagascar and the Mascarenes, as discussed further in section 4.5.

The 19 major dispersal events just described were summarized and visualized together (Fig. 4) to examine possibilities for synchronicity between dispersals and their directionality. This presentation underlines the recency of the vast majority (17) of these dombeyoid dispersal events.

3.3. Biogeographical stochastic mapping analyses

The majority of evolutionary events in the Dombeyoideae (ca. 78%) involved taxa having undergone speciation within a single area, i.e., narrow sympatry (Table 3). The processes of founder events (10%), subset sympatry (3%), vicariance (3%) and range expansion (5%, the only anagenetic process detected) have made smaller contributions to the evolutionary history of the dombeyoids. The proportions and types of evolutionary events hypothesized for the Dombeyoideae were the same between the BSM analysis of the reduced MCC tree versus the

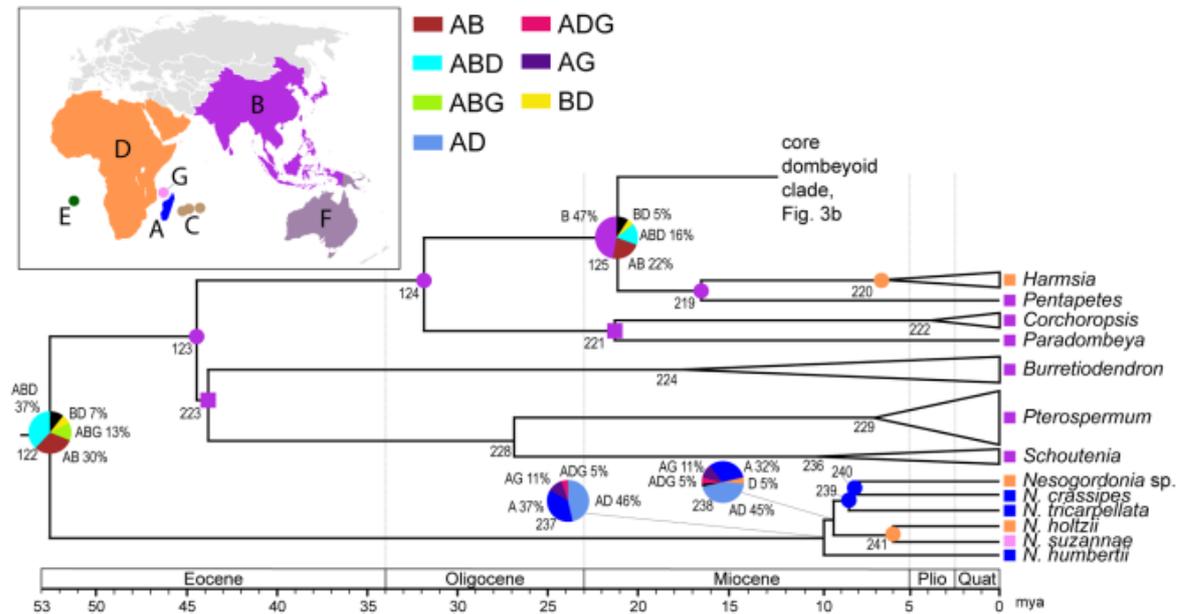


Fig. 3a. Ancestral range estimation of the Dombeyoideae scaled to time (millions of year, mya), resulting from DEC + J analysis with four time slices. Geographic areas are Madagascar (A), Asia (B), Mascarenes (C), Africa (D), St. Helena (E), Australasia (F), and Comoros (G); see map inset and legend for colors. (Smaller islands in map have been marked with large circles for visibility.) Squares at tips show present day distribution of each taxon. Circles at nodes show the most likely state (>50%) for ancestral range estimation. If no state is >50%, all states > 5% are shown as a pie chart at the node. Black pie wedges signify all states < 5%, additively. Ancestral range states shown as squares signify that all descendant nodes had the same most likely state. (See Supplementary File 3 for percentages for all states. Node numbers correspond to table values.)

averages across BSM analyses of each of 1000 randomly sampled trees from the posterior distribution of our BEAST analysis.

However, for dispersal events in the Dombeyoideae, BSM results differed slightly between the single-tree (MCC) analysis versus the 1000-tree analyses, with a decrease in number of dispersals from Madagascar to Africa (6.65 vs. 5.75, respectively, -4%) and a slight increase in dispersals from Madagascar to the Mascarenes (3.79 vs. 4.4, +3%). All other differences fell at or below a change of 1% of total dispersals. (Table 4 shows 1000-tree sampling BSM results, while Supplementary File 5 shows MCC-tree BSM results). As our most conservative estimates, we present the 1000-tree results here and in the discussion. Dispersal events in the Dombeyoideae (Table 4) have mostly moved along three routes - from Madagascar to Africa (5.75, 29%), from Madagascar to the Mascarenes (4.4, 22%), and from Madagascar to the Comoros (2.56, 13%). There were also a handful of less frequent dispersal events accounting for >4% of dispersals each (from Africa to Madagascar, Asia to Africa, Africa to Australasia, Madagascar to Asia, Africa to St. Helena, and Asia to Madagascar).

4. Discussion

4.1. Phylogeny and topological differences between types of analyses

By including the largest taxonomic and molecular sampling, this phylogenetic study constitutes a critical step towards reconstructing a stable, dated phylogeny for the Dombeyoideae. In this study, ten main lineages (Table 2, Fig. 2) were identified in the subfamily and their relative phylogenetic placement and generic composition generally agreed with earlier work on the dombeyoids (Le Péchon et al., 2010; Skema, 2012; Dorr and Wurdack, 2020). A few inconsistencies, however, remain (e.g., positions of *Burretiodendron*, *Dombeya superba*/winged seed clade, *Dombeya mandanensis* and *Dombeya gautieri*). Topological differences between the phylogenies produced by analyses with MrBayes/ML versus BEAST generally correspond to areas of the tree

with low support values. Topological differences between these analytical tools are known in the literature (e.g., Wilström et al., 2010) and may result, partially, from practicalities, such as the method used to arrive at a "final" tree (i.e., consensus tree in MrBayes, which may contain collapsed nodes, versus a maximum clade credibility tree in BEAST, which is strictly bifurcating). However, the low support values may also indicate underlying issues with a biological explanation, such as a lack of phylogenetic signal or conflicting signals in the data. We are developing alternative approaches using target capture (Johnson et al., 2019) that may resolve these problematic relationships in the dombeyoids. Yet, the impact of such discordances on the biogeographical inferences appear limited, as shown in our comparison of the BSM analysis results on the single reduced MCC tree versus on 1000 trees randomly selected from the posterior distribution resulting from our BEAST analysis. The big picture results from each were similar: evolutionary events and percentages were identical between the two analyses (Table 3) as were the top three sources and sinks (Table 4 compared to Supplementary File 5). Our approach to accounting for phylogenetic uncertainty in our biogeographic analyses is relatively similar to other methods in the literature, although our results from these comparisons show fewer differences (e.g., Magalhães et al., 2021; Yan et al., 2021).

4.2. Early divergence: An equivocal root node, the Asian grade, and *Nesogordonia*

Our divergence time estimates suggest that the dombeyoids split from Malvaceae around 63 mya (ca. 48–77 mya) and started diversifying 53 mya (ca. 38–67 mya). These dates are similar to those estimated in a Malvales study by Hernández-Gutiérrez and Magallón (2019). The MCC tree biogeographic analysis employed here indicate that the Dombeyoideae originated over a broad range, involving Madagascar, Africa and Asia (Fig. 3a, node 122; Supplementary File 3). After its emergence, the subfamily split into two independent lineages: one in the Afro-Comoran-Malagasy region (*Nesogordonia*) and one in Asia (which

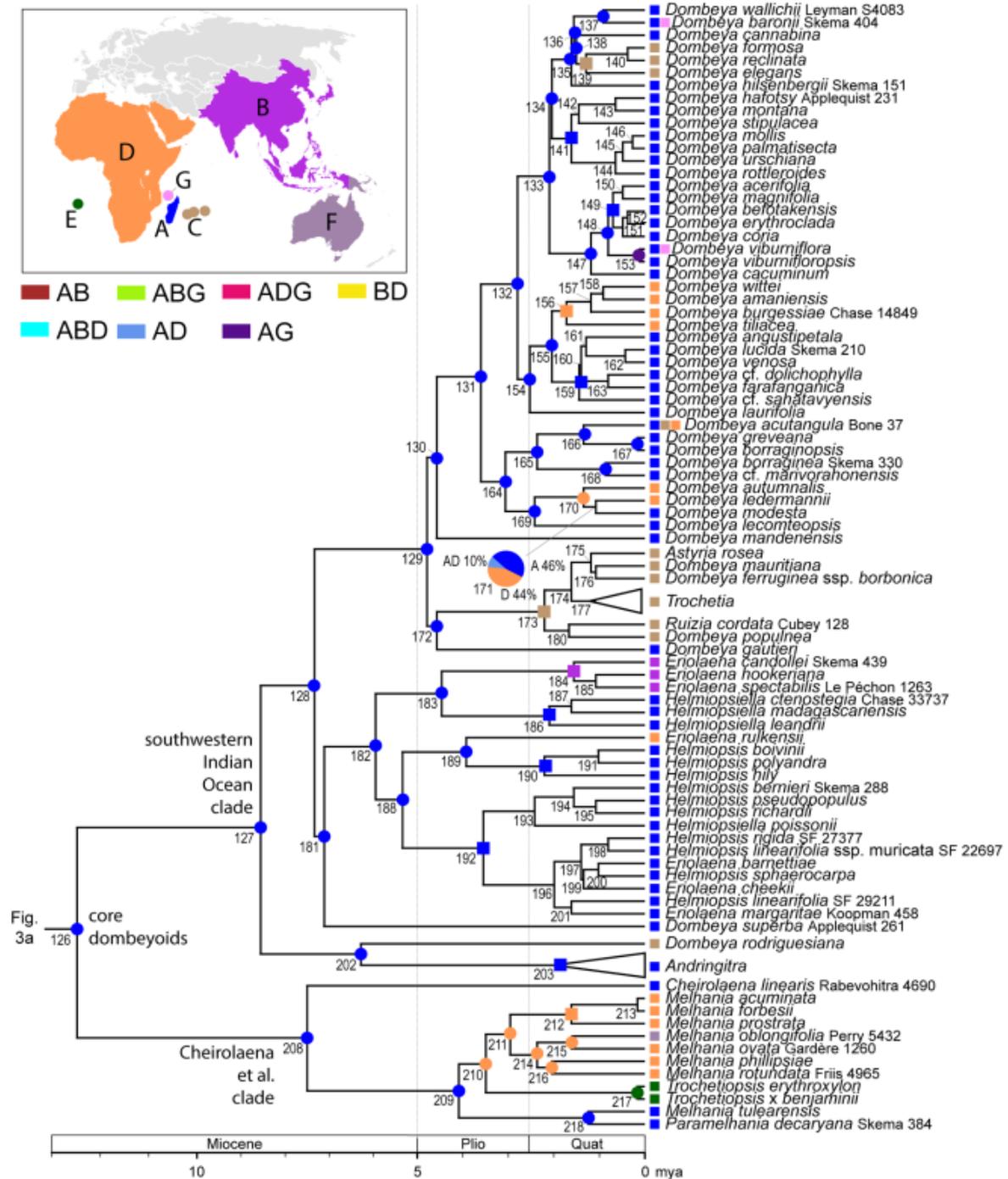


Fig. 3b. Ancestral range estimation of the Dombeyoideae scaled to time (millions of year, mya), resulting from DEC + J analysis with four time slices. Geographic areas are Madagascar (A), Asia (B), Mascarenes (C), Africa (D), St. Helena (E), Australasia (F), and Comoros (G); see map inset and legend for colors. (Smaller islands in map have been marked with large circles for visibility.) Squares at tips show present day distribution of each taxon. Circles at nodes show the most likely state (>50%) for ancestral range estimation. If no state is >50%, all states > 5% are shown as a pie chart at the node. Black pie wedges signify all states <5%, additively. Ancestral range states shown as squares signify that all descendant nodes had the same most likely state. (See Supplementary File 3 for percentages for all states. Node numbers correspond to table values.)

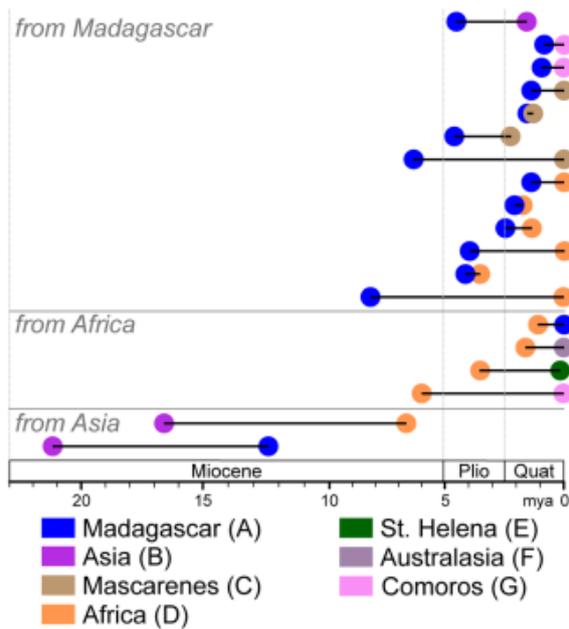


Fig. 4. Major dispersal events in the Dombeyoideae shown across time, grouped first by area of origin then area of arrival, derived from the ARE analysis of the reduced maximum clade credibility tree using DEC + J and four time slices. Each line represents a single dispersal event, with the left circle color indicating the area from which the dispersal came and the right circle color indicating the area to which the dispersal went. Black lines between circles indicate the mean age of the oldest node involved in the dispersal to the mean age of the most recent node (or tip) involved. The dispersal leading to the core dombeyoids presented here is the most likely one (Asia to Madagascar between 12 and 21 mya). Dispersals involving “equivocal” nodes were omitted (e.g., root node to Asia, crown node of *Nesogordonia*). Only two dispersal events shown involved more than two nodes total in their path, each with an intervening mixed area node: (1) node 148 -> 153 -> D. *viburniflora*, and (2) node 170 -> 171 -> D. *modesta*. For these, the black line represents the total time span from the first node to the extant tip for each, to present the broadest possible time span for the dispersal.

Table 3

Mean values (standard deviations) and (rounded) percentages for the different types of evolutionary processes indicated for Dombeyoideae in the results from up to 100 biogeographical stochastic mapping simulations in BioGeoBEARS using the reduced MCC tree and a time-stratified DEC + J model. Percentages for the types of evolutionary processes were identical for means averaged across BSM analyses conducted for each of 1000 trees randomly selected from the posterior distribution of our BEAST analysis of Dombeyoideae.

Category	Process	Type	Mean (SD)	%
Cladogenetic (95%)	Sympatric speciation	Narrow	99.28 (1.83)	78%
		Subset	3.86 (2.2)	3%
	Vicariance	Vicariance	3.69 (1.21)	3%
		Founder	Founder	13.16 (1.62)
Anagenetic	Dispersal	Range expansion	6.77 (1.28)	5%
Total			126.8 (1.28)	

eventually produced the “Asian grade,” including *Burretiodendron*, *Corchoropsis*, *Paradombeya*, *Pterospermum*, and *Schoutenia*, then the remaining dombeyoids). Africa, Madagascar and India were initially part of Gondwana until the disruption of this supercontinent (165–155 mya) into western Gondwana (including the African continent) and eastern Gondwana, in which India and Madagascar remained connected until ca. 88 mya, after undergoing what was likely a long, gradual

process of separation (Storey et al., 1995; Yoder and Nowak, 2006). Clearly, our dating estimates indicate that the distribution of the Dombeyoideae was too young to be explained by Gondwanan vicariance, but rather, as the biogeography results indicate, may involve dispersal between Africa, Madagascar and Asia. If we presume the distribution of Asian dombeyoids to be restricted to the Indian subcontinent during their early evolution, this biogeographical pattern may be related to palaeogeographic reconstructions of the region that suggest potential connections between India and Madagascar via stepping-stone islands formed by the Réunion hotspot into the early Cenozoic (Ali and Aitchison, 2008), a timeframe which overlaps with the maximum ages of the 95% HPD intervals for the earliest dombeyoid evolution (outlined above). Therefore, it is of particular interest that some of the descendants of the earliest-diverging dombeyoid lineages have winged propagules (i.e., winged seeds in *Nesogordonia* and *Pterospermum*; winged fruits in *Burretiodendron*) – and thus perhaps so did their common ancestor(s) – a characteristic that may have increased anemochorous dispersal and facilitated movement between these regions. The interconnections of early dombeyoids around the Indian Ocean in this period fit within the phylogeographic connection that Schatz (1996) called “Eocene/Oligocene Lemurian Stepping Stones.”

The complexity of the biogeography of *Nesogordonia* is evident from our analysis and involves all three areas of its extant distribution: Madagascar, Africa, and the Comoros. The interdigitation of *Nesogordonia* species from Madagascar or Africa indicates the exchange between these two regions further in section 4.5. The nearly equivocal nature of the crown node for *Nesogordonia* and one of its descendant nodes between a mixed area of Madagascar + Africa (46%, node 237; 45%, node 238, Fig. 3a) or Madagascar (37%, node 237; 32%, node 238), or some less likely combined areas adding the Comoros to the mix, may be resolved with more complete species sampling within the genus, and may contribute to the slight shift in dispersal counts between BSM analysis of the single MCC tree versus the 1,000 posterior trees sample (Madagascar to Africa, -4%; Africa to Madagascar, +1%; Table 4, Supplementary File 5). The estimation of the dispersal of *Nesogordonia suzannae* to the Comoros from Africa (node 241) after ca. 5.9 mya aligns well with geological estimates that the oldest Comoran Island formed at least 8 mya (and maybe as early as 11 mya; reviewed in Pelleter et al., 2014). It will be interesting to see if this dispersal event, or its directionality, is retained with complete sampling within *Nesogordonia*, given the nearly non-majority likelihood of the ARE for Africa (56%) and the substantial likelihood of an ARE of Comoros (33%) at node 241. *Nesogordonia suzannae* is the only Comoran endemic sampled in our study, but combined with two intraspecific dispersals from Madagascar to the Comoros for other taxa (*Dombeya baronii* and *D. viburniflora*; southwestern Indian Ocean clade, Fig. 3b) contribute to the Comoros receiving nearly 15% of the dombeyoid dispersal events, making it the third ranked sink in the subfamily (Table 4). Plant dispersals into Comoros from Madagascar are well documented in the biogeographical literature (e.g., Janssen et al., 2008; Renner et al., 2010; Bauret et al., 2017; Haber et al., 2017; Linan et al., 2019), with particular frequency in Rubiaceae (Wikström et al., 2010; Kainulainen et al., 2017; Razafimandimbison et al., 2017). It should be noted that the estimation of a mixed area of Madagascar + Asia + Comoros at 13% for the Dombeyoideae root node is impossible given its age of 53 million years and the timing of the formation of the Comoros. The ARE of the subfamily root node may become more refined with greater sampling within *Nesogordonia*.

4.3. The core dombeyoid clade: Diversification abounds

The core dombeyoids are a relatively young clade of roughly 12 million years (ca. 7–18 mya) given that this clade holds roughly 80% of the diversity of the subfamily (by number of species), including the two largest genera in the subfamily (*Dombeya* and *Melthania*). On the surface,

Table 4

Average number (percentage) and directionality of dispersal events, with their sums, across biogeographical stochastic mapping analysis of each of 1000 randomly sampled trees from the posterior distribution of the dating analysis of Dombeyoideae, using our time-stratified DEC + J model in BioGeoBEARS. The column headings indicate from which area the dispersal originated and the row headings show to which area the dispersal went.

		TO							SOURCE TOTALS
		Madagascar	Asia	Mascarenes	Africa	Saint Helena	Australasia	Comoros	
FROM	Madagascar	–	0.99 (4.9%)	4.4 (21.8%)	5.75 (28.5%)	0.14 (0.7%)	0	2.56 (12.7%)	13.84 (68.7%)
	Asia	0.85 (4.2%)	–	0	1.02 (5.1%)	0	0	0	1.88 (9.3%)
	Mascarenes	0.23 (1.2%)	0	–	0.16 (0.8%)	0	0	0	0.40 (2%)
	Africa	1.09 (5.4%)	0.2 (1.0%)	0.18 (0.9%)	–	0.86 (4.3%)	1 (5%)	0.37 (1.8%)	3.7 (18.4%)
	Saint Helena	0	0	0	0.08 (0.4%)	–	0	0	0.08 (0.4%)
	Australasia	0	0	0	0.01 (0.1%)	0	–	0	0.01 (0.1%)
	Comoros	0.09 (0.4%)	0	0	0.15 (0.8%)	0	0	–	0.24 (1.2%)
SINK TOTALS		2.27 (11.3%)	1.18 (5.9%)	4.58 (22.7%)	7.18 (35.6%)	1 (5%)	1 (5%)	2.94 (14.6%)	

it would appear that diversification in the Dombeyoideae increases significantly within the last five million years, most particularly in this clade. The timing of these diversification events echo those of other Malagasy taxa (Janssen et al., 2008; Strijk et al., 2012; Hennequin et al., 2017). Janssen et al. (2008) hypothesized this timing may point to climatic patterns at play in the recent past, which resulted from global sea level changes (Haq et al., 1987). However, we await more complete sampling (particularly in *Dombeya* and *Melhanina*) to justify formal diversification analyses.

The core dombeyoid clade most likely originated with a dispersal directly from Asia, some time between ca. 12–21 mya (nodes 126, 125, respectively; 47% ARE for Asia at node 125), underlining the Asian affinity of a substantial subset of the diversity of the dombeyoids (Warren et al., 2010). Less likely origin scenarios for the core dombeyoid clade involved an earlier dispersal from Asia to Madagascar between ca. 21–32 mya (nodes 125, 124, respectively; 22% ARE for Madagascar + Asia at node 125), or the dispersal from Asia to a combined area of Madagascar + Asia + Africa (16%, node 125) before arrival in Madagascar.

4.4. *Cheirolaena* & allies clade: The most widespread clade of the dombeyoids

The *Cheirolaena* & allies clade is composed of four genera and roughly 72 species, of which we sampled 12, as follows: each of the two endemic monospecific genera from Madagascar, *Paramelhanina* and *Cheirolaena*, one species and one hybrid of the St. Helena-endemic genus *Trochetiopsis*, and 8 species of *Melhanina*. *Melhanina* is both the most widely distributed and the second largest genus (ca. 60 spp.) in the subfamily, with its highest species diversity reached in Africa, then Madagascar (Cheek and Dorr, 2007). Within this widespread genus lies the only instance of dispersal of dombeyoids to Australasia in this study, with *Melhanina oblongifolia* stemming from an ancestral range in Africa in the recent past, between ca 0.6–2.8 mya (node 215).

During the Pliocene or Quaternary, the distribution of the ancestor of *Trochetiopsis* makes it to St. Helena, a remote, volcanic island in the South Atlantic roughly 2,000 km off the west coast of Africa (specifically, Angola). Our biogeographic analysis posits the dispersal to St. Helena as occurring somewhere between an ARE of Africa (node 210) and that of St. Helena (node 217), at least by ca. 0.2 mya (0–0.6 mya, node 217) but perhaps even as early as ca. 3.5 mya (1.8–5.4 mya, node 210). [The more recent date of the crown node (node 217) for *Trochetiopsis* may be older than what is estimated here, given that we sampled only one of three species in the genus (*T. erythroxyloides*) plus a known

hybrid (*T. × benjaminii*), particularly because *T. erythroxyloides* is one parent in this known hybrid cross (*T. × benjaminii* = *T. erythroxyloides* × *T. ebenus*)]. This timeframe comes well after the geologically estimated dates for the subaerial volcanic activity that created St. Helena around 7–14 mya (Baker et al., 1967) or 7–9 mya (Chaffey et al., 1989). Interestingly, relevant fossil pollen from St. Helena exists and has been dated to 8–9 mya (based on K-Ar dating of lava beds above and below the pollen-containing stratum; Muir and Baker, 1968), an age that falls within the 95% HPD age range estimation for the ancestor for the entire *Cheirolaena* & allies clade (node 208, ca. 4–12 mya) in our analysis. Although this pollen is likely from a dombeyoid source, questions about its exact placement (i.e., to genus or to a node) precluded us from including it as a fossil calibration for the dating analysis. Cronk (1990) hypothesized this pollen was evidence of the paleoendemism of *Trochetiopsis* itself, based on phenetic analyses of pollen (and other characteristics) that included *Dombeya* and *Trochetia* but no near relatives to *Trochetiopsis* (i.e., *Melhanina*, *Paramelhanina*). The relatively young age of the *Trochetiopsis* lineage (stem node of ca. 3.5 mya, node 210) in our analyses refute paleoendemism of the age proposed by Cronk (1990) for *Trochetiopsis*, i.e., 9–14.5 mya. However, the fossil pollen may indicate the possibility of ancestors of this genus inhabiting St. Helena earlier than our biogeographic analysis indicates, or potentially the extirpation/extinction of other dombeyoids from the island.

Although this study provides an intriguing introduction to the complicated biogeography of the widespread *Cheirolaena* & allies clade, further sampling is required to understand this complexity more. We included representatives of each major lineage and area of distribution within the *Cheirolaena* & allies clade, but the relative sampling within the genus *Melhanina* for each region in its distribution is unbalanced, particularly concerning Madagascar from which only one species of ca. 18 spp. was sampled, versus our inclusion of six samples of ca. 30 African species.

4.5. The southwestern Indian Ocean clade: Out of Madagascar

In the southwestern Indian Ocean clade, we see dispersals from Madagascar to Africa at least three times (*Eriolaena rulkensii*, node 189; *D. autumnalis* and *D. ledermannii*, node 170; *D. burgessiae* clade, node 156). These dispersals, along with those in *Nesogordonia*, make up most of why the greatest inter-area exchange in the entirety of the Dombeyoideae has been between Madagascar and Africa (34% of all dispersals; Table 4). This Africa-Madagascar relationship is not novel, but the imbalance and directionality are: dombeyoids show an asymmetry of over 5X in favor of moving from Madagascar to Africa (28.5% of all

dispersals from BSM data, Table 4). Reviews have shown a prevalence of sister relationships to African taxa for Malagasy taxa (Yoder and Nowak, 2006) and, specifically, for Malagasy endemic plant genera (Buerki et al., 2013), but the directionality for dispersals were lacking in most studies reviewed within. More recent papers include biogeographic analyses, and thus directionality, and many with relationships between African and Malagasy taxa show a dispersal ratio in favor of moving from Africa to Madagascar (Schaefer et al., 2009; Wikström et al., 2010; Strijk et al., 2012; Bacon et al., 2016; Kainulainen et al., 2017; Razafimandimbison et al., 2017; Hackel et al., 2018; Veranso-Libalah et al., 2018; Larridon et al., 2020). In contrast, far fewer papers include more instances of dispersal from Madagascar to Africa than the reverse (Yuan et al., 2005; Bauret et al., 2017; Haber et al., 2017), like what is seen in the dombeyoids. Based on paleo-oceanographic modelling, Ali and Huber (2010) argue that currents between Africa and Madagascar allowed for at least occasional movement from Africa to Madagascar during the Eocene and Oligocene, then from the Miocene onwards those currents reversed direction, moving from Madagascar to Africa. This model of paleocurrents fits well with mammalian dispersals (Samonds et al., 2012) and the young age, mostly post-Miocene, of the dombeyoid dispersals from Madagascar to Africa (Fig. 4). However, fuller explanations (e.g., wind and storm patterns) must be sought given the equally young age of the majority of plant dispersals moving from Africa to Madagascar in those studies with ratios skewed towards eastward dispersals between these two areas, and an examination of taxon-specific fruit/seed dispersal mechanisms would be in order.

Also in the southwestern Indian Ocean clade, our data strongly support a dispersal from Madagascar to Asia, with the Asian *Eriolaena* clade sister to a clade of *Helmiopsiella*, some time between ca. 1.55 mya (node 184) and ca. 4.4 mya (node 183). The directionality from Madagascar to Asia is fairly likely as our sampling of relatives in the winged seed clade is robust enough to make the involvement of an intermediary area (e.g., Africa) unlikely, although greater sampling of the Asian *Eriolaena* (3 of 8–9 species sampled here) may well push back their minimum arrival date in Asia. (Based on morphology, we anticipate that further sampling of Asian *Eriolaena* will form a monophyletic clade.) Plant biogeographic analyses using molecular phylogenies have found movement in the same direction as the Asian *Eriolaena*, i.e., from Madagascar to Asia (Yuan et al., 2005; Bartish et al., 2011; Chen et al., 2015; Bacon et al., 2016; Linan et al., 2019), though some of these authors cited a need for more thorough taxon sampling to rule out intermediate areas (e.g., Seychelles, Africa) intervening in the dispersal from Madagascar to Asia. It is worth noting that these Asian *Eriolaena* and many of their near relatives (most *Helmiopsis* and *Helmiopsiella*) have winged seeds, perhaps allowing for increased dispersability as proposed earlier for the early dombeyoid ancestor (root node) with a widespread western Indian Ocean distribution. However, this fact should be weighed against the lack of wings (on fruits or seeds) in the *Cheirolaena* & allies clade, the most widely dispersed clade of the dombeyoids. Notably, we know of no studies of the buoyancy or salinity tolerances of dombeyoid fruits, factor(s) which may also be of relevance here.

Our analyses suggest at least three independent dispersal events from Madagascar to the Mascarenes (*Dombeya rodriguesiana*, node 202; the major Mascarenes clade, node 173; the clade of *D. formosa* + *D. reclinata* + *D. elegans*, node 139) in the southwestern Indian Ocean clade (excluding the infraspecific dispersal in *D. acutangula*). These dispersals are largely why Madagascar to the Mascarenes is the second most common dispersal route for the dombeyoids (ca. 22%, Table 4). Madagascar is well known as a source for taxa colonizing the Mascarenes (e.g., Wikström et al., 2010; Strijk et al., 2012; Agnarsson and Kuntner, 2012; Strijk et al., 2014; Kainulainen et al., 2017; Razafimandimbison et al., 2017; Linan et al., 2019). The timing of the dombeyoid colonizations of the Mascarenes in our study spanned from ca. 1–6 mya (0–10 mya; Fig. 4), consistent with the geological age estimates of the Mascarene islands, with Rodrigues at 8–10 mya, Mauritius at 7–8 mya, and Réunion at 2–5 mya (McDougall et al., 1965; McDougall and

Chamalaun, 1969; Sheth et al., 2003). This timeframe makes it likely that the Mascarene dombeyoid lineages colonized the archipelago directly from Madagascar. This scenario is congruent with the interpretation of Le Péchon et al. (2010), but contradicts that of Le Péchon et al. (2015), in which it was hypothesized that the colonization of the archipelago was mediated by former stepping-stone islands that are currently submerged. These contrasting interpretations result from the use of four calibration points for dating estimates in the present study, versus only two in Le Péchon et al. (2015). The scenario presented here, without a need for now-submerged stepping-stone islands, is more likely as the dating calibrations are based on more fossils with clearer phylogenetic affinities, and deeper taxonomic sampling. Nonetheless, topological uncertainties remain and preclude a final assessment of the biogeography explaining the occurrence of Dombeyoideae in the Mascarenes. As with *Melthania*, further sampling is required in the species-rich *Dombeya*, thus all these dispersal events should be taken as minimum estimations for frequency of these events; however, the ARE of Madagascar at the root of *Dombeya* s.s. seems highly likely to remain.

Furthermore, in the southwestern Indian Ocean clade is the only instance where the topological differences between the MrBayes/ML analyses versus the BEAST analysis have a potential to impact biogeographic results. There are two possible instances, as follows: 1) the placement of *Dombeya gautieri* (a Malagasy endemic) as sister to the major Mascarenes clade, and 2) the inclusion of *D. formosa*, *D. reclinata* and *D. elegans* (all Mascarenes endemics) in a single (poorly supported) clade in the BEAST analysis. These relationships may have slightly influenced our portrayal of the biogeographic relationship between the Mascarenes and Madagascar (nodes 172, 173; nodes 138, 139, respectively). Indeed, our comparison of BSM results for analysis of the single MCC tree versus analysis of a 1000 posterior trees sample showed a slight shift in dispersal counts, from Madagascar to the Mascarenes (+3%) and from the Mascarenes to Madagascar (+1%), as a result of the uncertainty in these relationships within the BEAST analysis results alone (Table 4, Supplementary File 5). Greater and faster marker sampling in both cases and improved taxon sampling within *Dombeya* in the latter case may clarify these questions of relationship and biogeography in future.

4.6. Madagascar as a source, not a sink, and the prevalence of sympatry

In contradiction to the traditional view of islands as sinks, or a place to which taxa mostly disperse (MacArthur and Wilson, 1967), appreciation is growing for the colonization of continents by taxa of island origin (Hearney, 2007). In line with the latter idea, our study showed Madagascar acted as a source of biodiversity in nearly 69% of the dispersal events in the Dombeyoideae (Table 4, Fig. 4), most interestingly to the continents of Africa (ca. 29%) and Asia (ca. 5%), as well as along the better known route to surrounding islands in the WIOR (ca. 36% to the Mascarenes and Comoros). Madagascar as a source for continents is not a new idea (Schatz, 1996; Agnarsson and Kuntner, 2012; Bacon et al., 2016; Bauret et al., 2017; Haber et al., 2017), but it is strongly reinforced with these dombeyoid data.

Two patterns of synchronicity emerge from a dated comparison of dispersal events in the Dombeyoideae: (1) the oldest dispersal events, both beginning before 15 mya, were the only two that originated in Asia, and (2) the relative recency of the remaining dispersal events, irrespective of origin or directionality – 17 of 19 were estimated to have begun within the last 9 mya, with 14 of those 17 actually occurring within the last 5 mya (Fig. 4). Most speciation events (78%) in the Dombeyoideae have happened in the same area, or sympatrically, versus only 3% of speciation events that involved different areas, through vicariance. Furthermore, movement between areas without speciation, through range expansion, made up only a small amount (5%) of evolutionary events in the Dombeyoideae (Table 3). This is partly due to the large (e.g., continental) size of the areas defined for the analyses, thus these results are more significant for the island areas, such as

Madagascar and the Mascarenes, and still relevant given the high number of island taxa in this subfamily. For dombeyoids, the numbers are strikingly skewed towards narrow sympatry (perhaps even more so given the need for further sampling in *Dombeya* and *Melhanina*).

Floristic data for the Dombeyoideae have long provided evidence for the dominance of Madagascar as the center of distribution and species richness for this subfamily. This study emphasizes the centrality of this island continent in dombeyoid evolution even further. Here we showed that the diversity in the dombeyoids was structured more by rare dispersals followed by *in situ* diversification (related to the sympatry results discussed in the last paragraph), rather than frequent and independent colonizations of Madagascar. From this, one could argue that Madagascar presented a keystone environment for the evolutionary history of the Dombeyoideae, triggering the diversification of the core dombeyoid clade, and to a lesser extent, *Nesogordonia*. Future studies with finer sampling and a within-island framework for Madagascar could help elucidate what condition(s) allowed for such incredible bursts of diversification on this continental island.

CRedit authorship contribution statement

Cynthia Skema: Conceptualization, Formal analysis, Investigation, Resources, Writing – original draft, Writing – review & editing, Visualization, Project administration, Funding acquisition. **Lucile Jourdain-Fievet:** Investigation. **Jean-Yves Dubuisson:** Writing – review & editing, Supervision, Funding acquisition. **Timothée Le Péchon:** Conceptualization, Formal analysis, Investigation, Resources, Writing – original draft, Writing – review & editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

C.S. would like to thank Marisa Guptarak, Gernot Huber, Rachun Pooma, Sommanusa Sangrit, and Prachaya Srisanga for facilitating and assisting in collecting work in Thailand, herbarium staff for assistance in and access to the collections of BKF, CMU, QBG, and P, and staff at the National Research Council and the Wildlife and Plant Conservation Department of Thailand for field collection permissions. C.S. received field work funding from the National Science Foundation of the U.S. (DEB-0709969). T.L.P. would like to thank Xin-Fen Gao and Li-Bing Zhang for their scientific support, Liang Zhang and Jennifer Bodereau for their assistance with the fieldwork in China, herbarium staff for assistance in and access to the collections of P, CDBI, KUN, HITBC and BR, Wim Baert and Pieter Asselman for their help in lab work, and Olivier Raspé for the analysis of ITS sequences.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2022.107687>.

References

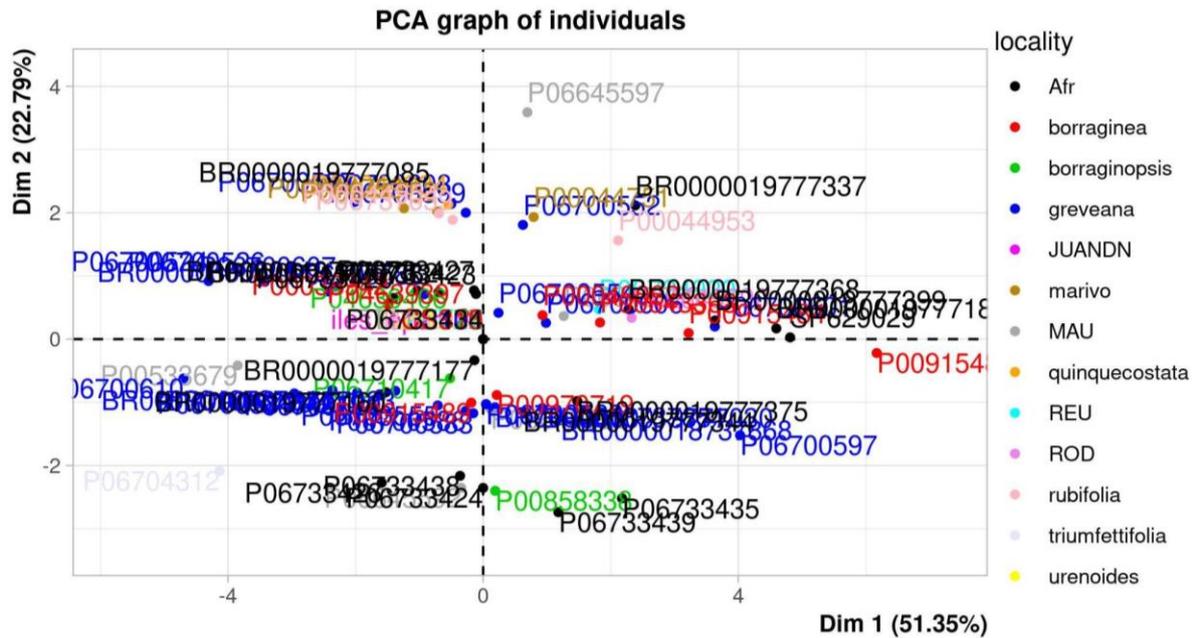
- Agnarsson, I., Kuntner, M., 2012. The generation of a biodiversity hotspot: biogeography and phylogeography of the western Indian Ocean islands. In: Ananthawat-Jönsson, K. (Ed.), *Current Topics in Phylogenetics and Phylogeography of Terrestrial and Aquatic Systems*. Shanghai, China: InTech China. doi: 10.5772/38958.
- Ali, J.R., Aitchison, J.C., 2008. Gondwana to Asia: Plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma). *Earth-Sci. Rev.* 88 (3–4), 145–166. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2008.01.007>.
- Ali, J.R., Huber, M., 2010. Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents. *Nature* 463, 653–656. <https://doi.org/10.1038/nature08706>.

- Ali, S.S., Yu, Y., Pfosser, M., Wetschnig, W., 2012. Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Ann. Bot.* 109, 95–107. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr274>.
- Ali, S.S., Pfosser, M., Wetschnig, W., Martínez-Azorín, M., Crespo, M.B., Yu, Y., 2013. Out of Africa: Miocene dispersal, vicariance, and extinction within Hyacinthaceae subfamily Urgineoideae. *J. Integr. Plant Biol.* 55 (10), 950–964. <https://doi.org/10.1111/jipb.12065>.
- Atlas of Living Australia, 2022. *Melhanina ovata* species page: <<https://bie.ala.org.au/species/https://id.biodiversity.org.au/node/apni/2911647#overview>> (Accessed January 2022).
- Babineau, M., Bruneau, A., 2017. Phylogenetic and biogeographical history of the Afro-Madagascan genera *Dekonix*, *Cobvillea*, and *Lenuropisium* (Falcaceae: Caesalpiniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 184, 59–78.
- Bacon, C.D., Simmons, M.P., Archer, R.H., Zhao, L.C., Andriantiana, J., 2016. Biogeography of the Malagasy Celastraceae: multiple independent origins followed by widespread dispersal of genera from Madagascar. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94 (October), 365–382. <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2015.09.013>.
- Baker, L., Gale, N.H., Simons, J., 1967. Geochronology of the St. Helena volcanoes. *Nature* 215, 1451–1456.
- Bartish, I.V., Antonelli, A., Richardson, J.E., Swenson, U., 2011. Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae). *J. Biogeogr.* 38, 177–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02389.x>.
- Bauret, L., Gaudeul, M., Sundue, M.A., Parris, B.S., Ranker, T.A., Rakotondrainibe, F., Hennequin, S., Ranaivo, J., Selse, M.-A., Rouhan, G., 2017. Madagascar sheds new light on the molecular systematics and biogeography of grammitid ferns: new unexpected lineages and numerous long-distance dispersal events. *Mol. Phylogenet. Evol.* 111, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2017.03.005>.
- Bauret, L., Field, A.R., Gaudeul, M., Selse, M.-A., Rouhan, G., 2018. First insights on the biogeographical history of *Phlegmarium* (Lycopodiaceae), with a focus on Madagascar. *Mol. Phylogenet. Evol.* 127, 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2018.05.004>.
- Bayer, C., Kubitzki, K., 2003. Malvaceae. In: K. Kubitzki and C. Bayer (Eds.), *The families and genera of vascular plants. Volume V, flowering plants, Dicotyledons, Malvales, Capparales and Non-Betalain Caryophyllales*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., Du Plessis, L., Popinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Drummond, A.J., 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput. Biol.* 15 (4), e1006650.
- Buerki, S., Devey, D.S., Callmander, M.W., Phillipson, P.B., Forest, F., 2013. Spatio-temporal history of the endemic genera of Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 171 (2), 304–329. <https://doi.org/10.1111/boj.12008>.
- Cardinal-McTeague, W.M., Wurdack, K.J., Sigel, E.M., Gillespie, L.J., 2019. Seed size evolution and biogeography of *Plukenetia* (Euphorbiaceae), a pantropical genus with traditionally cultivated oilseed species. *BMC Evol. Biol.* 19 (29), 1–23. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1308-9>.
- Carvalho, M.R., Herrera, F.A., Jaramillo, C.A., Wing, S.L., Callejas, R., 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *Am. J. Bot.* 98 (8), 1337–1355. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000539>.
- Chaffey, D.J., Cliff, R.A., Wilson, B.M., 1989. Characterization of the St. Helena magma source. In: Saunders, A.D., Norry, M.J. (Eds.), *Magmaism in the Ocean Basins*, Geological Society Special Publication No. 42, 257–276.
- Cheek, M., Dorr, L.J., 2007. Sterculiaceae. In: Beentje, H.J. (Ed.), *Flora of tropical East Africa (Issue December)*. Kew Publishing, Richmond, U.K. p. 136.
- Chen, L.Y., Grimm, G.W., Wang, Q.F., Renner, S.S., 2015. A phylogeny and biogeographic analysis for the Cape-Pondweed family Apogonaceae (Alismatales). *Mol. Phylogenet. Evol.* 82, 111–117. <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2014.10.007>.
- Choo, L.M., Forest, F., Wieringa, J.J., Bruneau, A., de la Estrella, M., 2020. Phylogeny and biogeography of the *Daniellia* clade (Leguminosae: Detarioideae), a tropical tree lineage largely threatened in Africa and Madagascar. *Mol. Phylogenet. Evol.* 146, 106752. <https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2020.106752>.
- Cronk, Q.C.B., 1990. The history of the endemic flora of St Helena: late Miocene: 'Trochetiopsis-like' pollen from St Helena and the origin of *Trochetiopsis*. *New Phytol.* 114 (1), 159–165. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00386.x>.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D., 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9(8), 772–772. <<https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>>.
- Dorr, L.J., Wurdack, K.J., 2020. Indo-Asian *Eriolaena* expanded to include two Malagasy genera, and other generic realignments based on molecular phylogenetics of Dombeyoideae (Malvaceae). *Taxon* 70 (1), 99–126. <https://doi.org/10.1002/tax.12370>.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19 (1), 11–15.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut, A., 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol.* 4 (5), 699–710. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088>.
- Drummond, A.J., Rambaut, A., 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.* 7 (1), 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-214>.
- Dupin, J., Matzke, N.J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R.G., Bohs, L., Smith, S.D., 2017. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *J. Biogeogr.* 44 (4), 887–899. <https://doi.org/10.1111/jbi.12898>.

- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucl. Acids Res.* 32 (5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>.
- Federman, S., Domburg, A., Downie, A., Richard, A.F., Daly, D.C., Donoghue, M.J., 2015. The biogeographic origin of a radiation of trees in Madagascar: implications for the assembly of a tropical forest biome. *BMC Evol. Biol.* 15, 216. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0483-1>.
- Flora of Pakistan, 2022. *Melhania ovata* species page: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=5andtaxon_id=250065523 (Accessed January 2022).
- Fris, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge University Press, 10.1017/CBO9780511980206.
- Gamisch, A., Fischer, G.A., Comes, H.P., 2016. Frequent but asymmetric niche shifts in *Bulbophyllum* orchids support environmental and climatic instability in Madagascar over Quaternary time scales. *BMC Evol. Biol.* 16 (14), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0586-3>.
- Ganesan, S.K., Middleton, D.J., Wilkie, P., 2020. A Revision of *Pterosperrum* (Malvaceae: Dombeyoideae) in Malaysia. *Edinburgh J. Bot.* 77 (2), 161–241. <https://doi.org/10.1017/S0960428619000337>.
- Gostel, M.R., Phillipson, P.B., Weeks, A., 2016. Phylogenetic reconstruction of the myrrh genus, *Commiphora* (Burseraceae), reveals multiple radiations in Madagascar and clarifies infrageneric relationships. *Syst. Bot.* 41 (1), 67–81. <https://doi.org/10.1600/036364416X690598>.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., 2012. Geologic Time Scale 2012. 1145.
- Haber, E.A., Kainulainen, K., Van Ee, B.W., Oyserman, B.O., Berry, P.E., 2017. Phylogenetic relationships of a major diversification of *Croton* (Euphorbiaceae) in the western Indian Ocean region. *Bot. J. Linn. Soc.* 183, 532–544.
- Hackel, J., Vorontsova, M.S., Nanjarisoa, O.P., Hall, R.C., Razanatsoa, J., Malakasi, P., Besnard, G., 2018. Grass diversification in Madagascar: in situ radiation of two large C₃ shade clades and support for a Miocene to Pliocene origin of C₄ grassy biomes. *J. Biogeogr.* 45, 750–761. <https://doi.org/10.1111/jbi.13147>.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In: *Nucleic Acids Symposium Series* (vol. 41, pp. 95–98). <<https://doi.org/citeulike-article-id:691774>>.
- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235 (4793), 1156–1167.
- Hearney, L.R., 2007. Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography? *J. Biogeogr.* 34, 753–757.
- Hennequin, S., Rouhan, G., Salino, A., Duan, Y.-F., Lepeigneux, M.-C., Guillou, M., Ansell, S., Almeida, T.E., Zhang, L.-B., Schneider, H., 2017. Global phylogeny and biogeography of the fern genus *Ctenitis* (Dryopteridaceae), with a focus on the Indian Ocean region. *Mol. Phylogenet. Evol.* 112, 277–289. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.012>.
- Hernández-Gutiérrez, R., Magallón, S., 2019. The timing of Malvales diversification: incorporating its extensive fossil record to inform about lineage diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 140, 106606. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106606>.
- Hong-Wa, C., Besnard, G., 2013. Intricate patterns of phylogenetic relationships in the olive family as inferred from multi-locus plastid and nuclear DNA sequence analyses: a close-up on *Chionanthus* and *Noronhia* (Oleaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 67, 367–378. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.003>.
- Janssen, T., Bystrakova, N., Rakotondrainibe, F., Coomes, D., Labat, J.-N., Schneider, H., 2008. Neoenidism in Madagascar scaly tree ferns results from recent, coincident diversification bursts. *Evol.* 62, 1876–1889. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00408.x>.
- Janssens, S.B., Geuten, K., Yuan, Y.-M., Song, Y., Küpfer, P., Smets, E., 2006. Phylogenetics of *Impatiens* and *Hydrocera* (Balsaminaceae) using chloroplast *atpB-rbcL* spacer sequences. *Syst. Bot.* 31, 171–180.
- Janssens, S.B., Groeninckx, L., De Block, P.J., Verstraete, B., Smets, E.F., Dessein, S., 2016. Dispersing towards Madagascar: biogeography and evolution of the Madagascan endemics of the Spermaceae tribe (Rubiaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 95, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.024>.
- Johnson, M.G., Pokorny, L., Dodsworth, S., Botigou, L.R., Cowan, R.S., Devault, A., Eisehardt, W.L., Epitawalage, N., Forest, F., Kim, J.T., Leebens-Mack, J.H., Leitch, I.J., Maurin, O., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Wong, G.K.S., Baker, W.J., Wickert, N.J., 2019. A universal probe set for targeted sequencing of 353 nuclear genes from any flowering plant designed using k-medoids clustering. *Syst. Biol.* 68, 594–606. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy086>.
- Kainulainen, K., Razafimanandimbison, S.G., Wikström, N., Bremer, B., 2017. Island hopping, long-distance dispersal and species radiation in the Western Indian Ocean: historical biogeography of the Coffeae alliance (Rubiaceae). *J. Biogeogr.* 44, 1966–1979. <https://doi.org/10.1111/jbi.12981>.
- Larridon, I., Galán Díaz, J., Bauters, K., Escudero, M., 2020. What drives diversification in a pantropical plant lineage with extraordinary capacity for long-distance dispersal and colonization? *J. Biogeogr.* 48 (1), 64–77. <https://doi.org/10.1111/jbi.13982>.
- Le Pêcheur, T., Dubuisson, J.-Y., Haevermans, T., Crusud, C., Couloux, A., Gignol, L.D.B., 2010. Multiple colonizations from Madagascar and convergent acquisition of dioecy in the Mascarene Dombeyoideae (Malvaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequence analyses. *Ann. Bot.* 106 (2), 343–357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq116>.
- Le Pêcheur, T., Dai, Q., Zhang, L.-B., Gao, X.-F., Sauquet, H., 2015. Diversification of dombeyoideae (Malvaceae) in the Mascarenes: old taxa on young islands? *Int. J. Plant Sci.* 176 (3), 211–221.
- Lebreton Anbrère, J., Manchester, S.R., Huang, J., Li, S., Wang, Y., Zhou, Z.-K., 2015. First Fossil Fruits and Leaves of *Burretiodendron* s.l. (Malvaceae s.l.) in Southeast Asia: implications for Taxonomy, Biogeography, and Paleoclimate. *Int. J. Plant Sci.* 176 (7), 682–696. <https://doi.org/10.1086/682166>.
- Li, H.-T., Yi, T.-S., Gao, L.-M., Ma, P.-F., Zhang, T., Yang, J.-B., Gitzendanner, M.A., Fritsch, P.W., Cai, J., Luo, Y., Wang, H., van der Bank, M., Zhang, S.-D., Wang, Q.-F., Wang, J., Zhang, Z.-R., Fu, C.-N., Yang, J., Hollingsworth, P.M., Li, D.Z., 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nat. Plants* 5 (5). <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>.
- Li, J., Tang, Y., Shoup, S., 2004. Sequences of nrDNA support *Excentrodendron* and *Burretiodendron* (Malvaceae). *Harvard Pap. Bot.* 9 (2), 83–88. <https://doi.org/10.3100/025.015.0201>.
- Linan, A.G., Schatz, G.E., Lowry II, P.P., Miller, A., Edwards, C.E., 2019. Ebony and the Mascarenes: the evolutionary relationships and biogeography of *Diopryos* (Ebenaceae) in the western Indian Ocean. *Bot. J. Linn. Soc.* 190, 359–373.
- Liu, J., Yan, H.-F., Newmaster, S.G., Pei, N., Ragupathy, S., Ge, X.-J., 2015. The use of DNA barcoding as a tool for the conservation biogeography of subtropical forests in China. *Divers. Distrib.* 21, 188–199. <https://doi.org/10.1111/ddi.12276>.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. *Princeton Univ. Press Monogr. Popul. Biol.* 1, 1–203.
- Magalhães, I.L.F., Santos, A.J., Ramirez, M.J., 2021. Incorporating topological and age uncertainty into event-based biogeography of sand spiders supports paleo-islands in Galapagos and ancient connections among neotropical dry forests. *Diversity* 13, 418. <https://doi.org/10.3390/d13090418>.
- Matzke, N.J., 2013. Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Front. Biogeogr.* 5 (4), 242–248.
- Matzke, N.J., 2014. Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Syst. Biol.* 63 (6), 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>.
- McDougal, I., Upton, G.J., Wadsworth, W.J., 1965. A geological reconnaissance of Rodriguez Island, Indian Ocean. *Nature* 206, 26–27.
- McDougal, I., Chamalaun, F.H., 1969. Isotopic dating and geomagnetic polarity studies on volcanic rocks from Mauritius. *Indian Ocean. GSA Bull.* 80 (8), 1419–1442.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. 2010 Gateway Computing Environments Workshop, GCE 2010. <<https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>>.
- Muir, M.D., Baker, L., 1968. The early pliocene flora of St. Helena. *Palaeoogeogr., Palaeclimatol., Palaeoecol.* 5 (3), 251–268. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(68\)90071-0](https://doi.org/10.1016/0031-0182(68)90071-0).
- Müller, S., Salomo, K., Salazar, J., Naumann, J., Jaramillo, M.A., Neirhuus, C., Field, T.S., Wanke, S., 2015. Intercontinental long-distance dispersal of Canellaceae from the New to the Old World revealed by a nuclear single copy gene and chloroplast loci. *Mol. Phylogenet. Evol.* 84, 205–219. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.12.010>.
- Nixon, K.C., 2004. Winclada, version 1.86. Published by the author, Ithaca, New York.
- Pelletier, A.-A., Caroff, M., Cordier, C., Bachelery, P., Nehlig, P., Debeuf, D., Arnaud, N., 2014. Melilite-bearing lavas in Mayotte (France): an insight into the mantle source below the Comores. *Lithos* 208–209, 281–297. <https://doi.org/10.1016/j.lithos.2014.09.012>.
- Perrier de la Bâthie, H., 1936. *Biogéographie des plantes de Madagascar*. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, France.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A., 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using tracer 1.7. *Syst. Biol.* 67 (5), 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>.
- Razafimanandimbison, S.G., Kainulainen, K., Wikström, N., Bremer, B., 2017. Historical biogeography and phylogeny of the pantropical Psychotriaceae alliance (Rubiaceae), with particular emphasis on the Western Indian Ocean Region. *Am. J. Bot.* 104 (9), 1407–1423. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700116>.
- Renner, S.S., Strijk, J.S., Strasberg, D., Thébaud, C., 2010. Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East Gondwana and long-distance dispersal, but not West Gondwana. *J. Biogeogr.* 37 (7), 1227–1238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02319.x>.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J., Teslenko, M., 2011. MrBayes Version 3.2 Manual: tutorials and model summaries. *Manual MrBayes* 1–103.
- Ruhfel, B.R., Bove, C.P., Philbrick, C.T., Davis, C.C., 2016. Dispersal largely explains the Gondwanan distribution of the ancient tropical clusioid plant clade. *Am. J. Bot.* 103 (6), 1117–1128. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500537>.
- Samonds, K.E., Godfrey, L.R., Ali, J.R., Goodman, S.M., Vences, M., Sutherland, M.R., Irwin, M.T., Krause, D.W., 2012. Spatial and temporal arrival patterns of Madagascar's vertebrate fauna explained by distance, ocean currents, and ancestor type. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 109 (14), 5352–5357. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1113993109.
- Schaefer, H., Heibl, C., Renner, S.S., 2009. Gourds afloat: a dated phylogeny reveals an Asian origin of the gourd family (Cucurbitaceae) and numerous overseas dispersal events. *Proc. Royal Soc. B* 276, 843–851. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1447>.
- Schatz, G.E., 1996. *Madagasy/Indo-Australo-Malesian phylogeographic connections*. In: Lourenço, W.R. (Ed.), *Biogeography of Madagascar*. Editions ORSTOM, Paris, France, pp. 73–83.
- Sheth, H.C., Mahoney, J.J., Baxter, A.N., 2003. Geochemistry of lavas from Mauritius, Indian Ocean: mantle sources and petrogenesis. *Int. Geol. Rev.* 45, 780–797.
- Skema, C., 2012. Toward a new circumscription of *Dombeya* (Malvaceae: Dombeyaceae): a molecular phylogenetic and morphological study of *Dombeya* of Madagascar and a new segregate genus, *Andringitra*. *Taxon* 61 (3), 612–628.
- Skema, C., 2014. Reevaluation of species delimitations in *Dombeya* section *Hilsenbergia* (Dombeyaceae). *Syst. Bot.* 39 (2), 541–562. <https://doi.org/10.1600/036364414X680717>.
- Srivastava, R., Saxena, R.K., Srivastava, G., 2012. *Pterosperrumocarpon*, a new malvacean fruit from the Sindhudurg formation (Miocene) of Maharashtra, India, and its phylogeographical significance. *J. Earth Syst. Sci.* 121 (1), 183–193. <https://doi.org/10.1007/s12040-012-0156-z>.

- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30 (9), 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>.
- Storey, M., Mahoney, J.J., Saunders, A.D., Duncan, R.A., Kelley, S.P., Coffin, M.F., 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the breakup of Madagascar and India. *Science* 267, 852–855.
- Strijk, J.S., Noyes, R.D., Strasberg, D., Cruaud, C., Gavory, F., Chase, M.W., Abbott, R.J., Thébaud, C., 2012. In and out of Madagascar: dispersal to peripheral islands, insular speciation and diversification of Indian Ocean daisy trees (*Psidium*, Asteraceae). *PLoS ONE* 7 (8), e42932.
- Strijk, J.S., Bone, R.E., Thébaud, C., Buerki, S., Fritsch, P.W., Hodkinson, T.R., Strasberg, D., 2014. Timing and tempo of evolutionary diversification in a biodiversity hotspot: Primulaceae on Indian Ocean islands. *J. Biogeogr.* 41, 810–822. <https://doi.org/10.1111/jbi.12259>.
- Thomas, N., Bruhl, J.J., Ford, A., Weston, P.H., 2014. Molecular dating of Winteraceae reveals a complex biogeographical history involving both ancient Gondwanan vicariance and long-distance dispersal. *J. Biogeogr.* 41, 894–904. <https://doi.org/10.1111/jbi.12265>.
- Tripathi, A.M., Tyagi, A., Kumar, A., Singh, A., Singh, S., Chaudhary, L.B., Roy, S., 2013. The internal transcribed spacer (ITS) region and *trnH-psbA* are suitable candidate loci for DNA barcoding of tropical tree species of India. *PLoS ONE* 8, e57934.
- Verano-Libalah, M.C., Kadereit, G., Stone, R.D., Couvreur, T.L.P., 2018. Multiple shifts to open habitats in Melastomataceae (Melastomataceae) congruent with the increase of African Neogene climatic aridity. *J. Biogeogr.* 45, 1420–1431. <https://doi.org/10.1111/jbi.13210>.
- Viruel, J., Segarra-Moragues, J.G., Raz, L., Forest, F., Wilkin, P., Sanmartín, I., Catalán, P., 2016. Late cretaceous-early eocene origin of yams (*Dioscorea*, Dioscoreaceae) in the Laurasian Palaeartic and their subsequent oligocene-miocene diversification. *J. Biogeogr.* 43, 750–762. <https://doi.org/10.1111/jbi.12678>.
- Warren, B.H., Strasberg, D., Bruggemann, J.H., Prys-Jones, R.P., Thébaud, C., 2010. Why does the biota of the Madagascar region have such a strong Asiatic flavour? *Cladistics* 26, 526–538.
- Wikström, N., Savolainen, V., Chase, M.W., 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. Roy. Soc. London, B* 268 (1482), 2211–2220. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1782>.
- Wikström, N., Avino, M., Razafimandimbison, S.G., Bremer, B., 2010. Historical biogeography of the coffee family (Rubiaceae, Gentianales) in Madagascar: case studies from the tribes Knoxiaceae, Naucleaceae, Paederiaceae and Vangueriaceae. *J. Biogeogr.* 37, 1094–1113.
- Xu, S.L., Kodrul, T.M., Wu, Y., Maslova, N.P., Jin, J.H., 2020. Early Oligocene fruits and leaves of *Burretiodendron* (Malvaceae s.l.) from South China. *J. Syst. Evol.* 59 (5), 1100–1110. <https://doi.org/10.1111/jse.12577>.
- Yan, Y., Davis, C.C., Dimitrov, D., Zhiheng, W., Rahbek, C., Borregaard, M.K., 2021. Phytogeographic history of the Tea Family inferred through high-resolution phylogeny and fossils. *Syst. Biol.* 70 (6), 1256–1271. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab042>.
- Yoder, A.D., Nowak, M.D., 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 405–431. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110239>.
- Yuan, Y.-M., Wohlhauser, S., Möller, M., Klackenberg, J., Callmänder, M., Kipfer, P., 2005. Phylogeny and biogeography of *Exacum* (Gentianaceae): a disjunctive distribution in the Indian ocean basin resulted from long distance dispersal and extensive radiation. *Syst. Biol.* 54 (1), 21–34. <https://doi.org/10.1080/10635150590905867>.
- Zhou, L., Su, Y.C.F., Thomas, D.C., Saunders, R.M.K., 2012. 'Out-of-Africa' dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). *J. Biogeogr.* 39, 322–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02598.x>.
- Zhuge, R., 1990. On the genus *Burretiodendron* sensu lato (Tiliaceae). *J. Arnold Arboretum* 71 (3), 371–380.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20(2), 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.

Annexe II

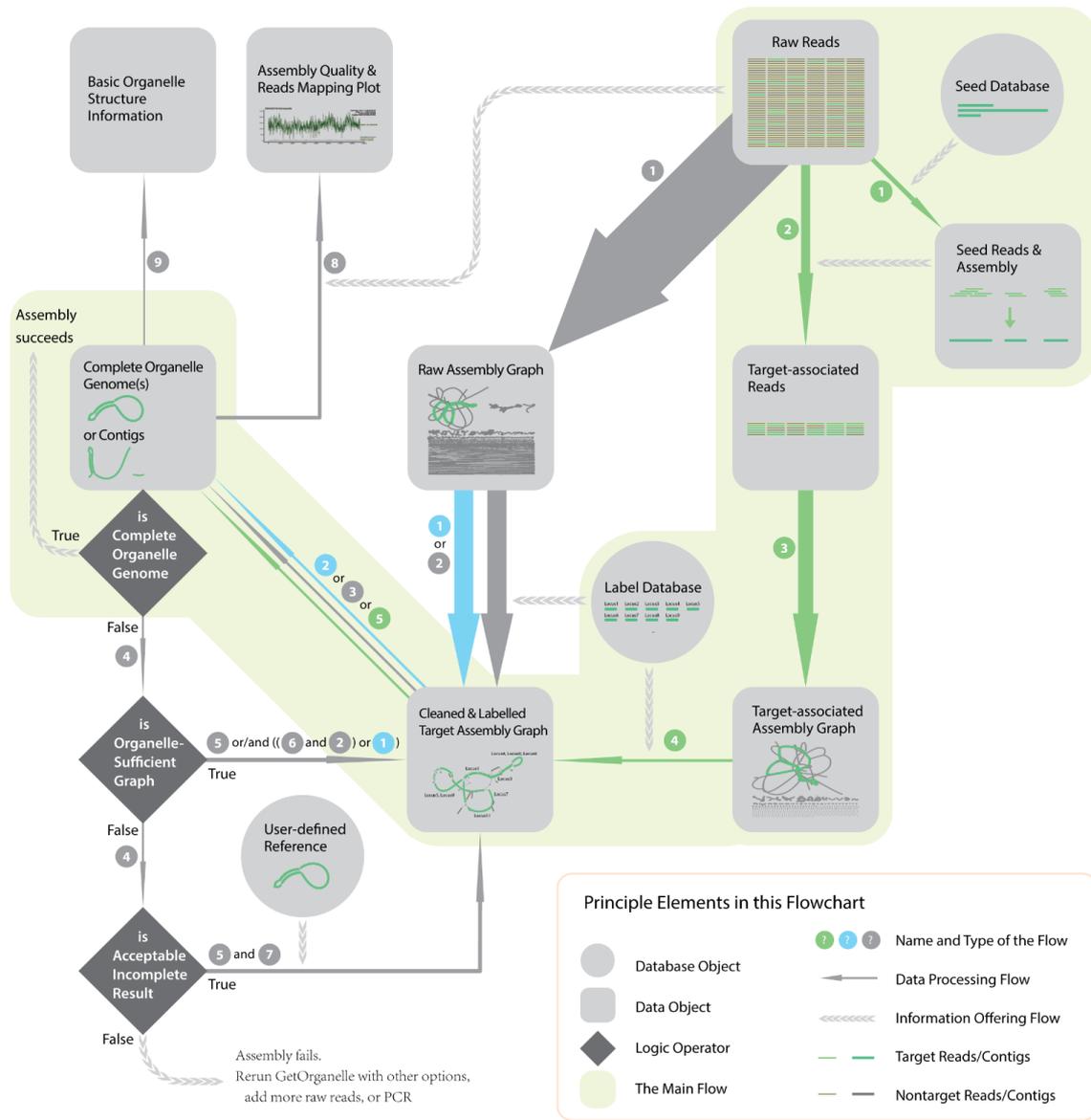


Représentation graphique de l'AFDM des mesures sur les feuilles.

Afr: *Dombeya cincinnata* ; borraginea: *Dombeya borraginea* ; borraginopsis: *Dombeya borraginopsis* ; greveana: *Dombeya greveana* ; JUANDN: *Dombeya greveana* de Juan de Nova ; marivo: *Dombeya marivorahonensis* ; MAU: *Dombeya acutangula* subsp. *rosea* ; quiquecostata: *Dombeya quinquecostata* ; REU: *Dombeya acutangula* subsp. *acutangula* ; ROD: *Dombeya actangula* de Rodrigues ; rubifolia: *Dombeya rubifolia* ; triumfettifolia: *Dombeya triumfettifolia* ; urenoides: *Dombeya urenoides*.

Annexe III

Flowchart de GetOrganelle



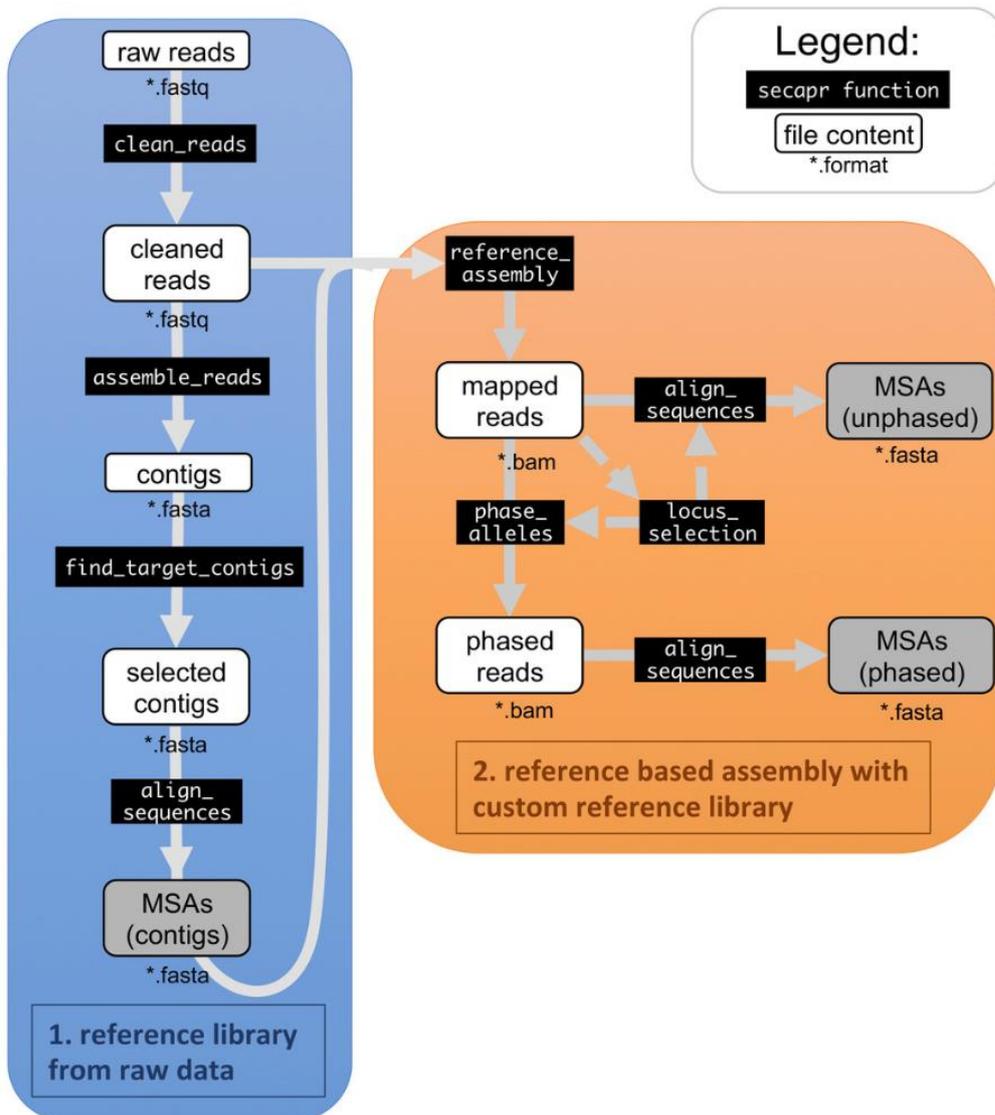
Brief Descriptions of the Processing Flow

- x The x-th step of `get_organelle_from_reads.py` in a single run
- 1 Mapping reads to seed and assembling seed reads for parameter estimation
- 2 Recruiting more target-associated reads through extending iterations
- 3 Conducting de novo assembly
- 4 Roughly filtering for target-like contigs
- 5 Identifying target contigs and exporting all configurations
- x The x-th step of `get_organelle_from_assembly.py` in a single run
- 1 Filtering for target-like contigs
- 2 Exporting all configurations of the target organelle genome

- 1 Conducting de novo assembly using SPAdes
- 2 Roughly filtering target-like contigs using `Utilities/slim_fastg.py`
- 3 Identifying target contigs and exporting all configurations using `Utilities/disentangle_organelle_assembly.py`
- 4 Visualizing, labeling and checking the assembly graph using Bandage
- 5 Manually cleaning assembly graph using Bandage
- 6 Converting assembly graph format using `gfa_to_fastg.py`
- 7 Adding gap contigs according to reference using `Utilities/join_spades_fastg_by_blast.py`
- 8 Conducting `evaluate_assembly_using_mapping.py`
- 9 Conducting `plastome_arch_info.py`

Annexe IV

Flowchart de SecapR.



Résumé

Le genre *Dombeya* Cav. (Malvaceae, ex-Sterculiaceae) comprend environ 150 espèces emblématiques de la zone occidentale de l'Océan Indien. Ce genre se retrouve en Afrique, aux Comores, aux Mascareignes, ainsi que dans de nombreux habitats de Madagascar. Cette diversité écologique et spécifique va de pair avec d'importantes variations morphologiques et des traits d'histoire de vie originaux. Débutée il y a moins de 10 Ma, la diversification de *Dombeya* serait le résultat d'une radiation rapide. La taxonomie du genre est toujours débattue et nécessite encore une importante révision taxonomique.

Notre étude s'inscrit dans cette démarche et s'attache à une section particulière du genre : la section autonymique *Dombeya*, qui se trouve dans toutes les aires de distribution. La section est caractérisée par un caractère unique au sein de la sous-famille : une inflorescence en cyme bipare à unités terminales scorpioïdes. Par des approches morphométrique, morphologique et génétiques, nous avons pu tester des hypothèses d'espèces préalablement formulées par un travail bibliographique. Les organes floraux se sont révélés être de bons objets d'étude pour différencier des entités taxonomiques : trois grands groupes géographiques, africain, malgache et mascarin, ont pu ainsi être définis. Une approche moléculaire de type "*genome skimming*" a ensuite permis d'extraire la plus grande matrice moléculaire produite sur le genre, qui a servi aux analyses phylogénétiques. En couplant la morphométrie, une approche de morphologie globale et une phylogénie à l'échelle de la section, deux entités taxonomiques apparaissent distinctes au sein de *Dombeya* sect. *Dombeya*. La monophylie de la section n'est pas confirmée et il semble à ce titre que le caractère de la cyme bipare scorpioïde ait été acquis deux fois indépendamment en Afrique et à Madagascar. Les espèces malgaches apparaissent proches des espèces des Mascareignes qui en dériveraient, et forment au moins 3 unités taxonomiques distinctes dont la délimitation est discutée.

Abstract

The *Dombeya* Cav. genus (Malvaceae, ex-Sterculiaceae) comprises around 150 emblematic species from the western Indian Ocean. This genus is found in Africa, the Comoros, the Mascarenes and in many habitats of Madagascar; in each of these areas of distribution, *Dombeya* has a specific endemism rate of almost 100%. This ecological and specific diversity seems to be linked to major morphological variations and original life-history traits. With an estimated age of less than 10 Ma, this specific diversity and morpho-ecological complexity could be the result of rapid radiation. The taxonomy of the genus is still debated and still requires major taxonomic revision.

Our study is part of this approach and focuses on a particular section of the genus: the autonymic section *Dombeya*, which occurs in all the genus' distribution areas. The section is characterised by a unique feature within the subfamily: a biparous cyme inflorescence with scorpioid terminal units. Using morphometric, morphological and genetic approaches, we were able to test species hypotheses previously formulated in the literature. The floral organs have proved to be a good object for differentiating taxonomic entities: three major geographical groups, African, Madagascan and Mascarenan, have thus been defined. A molecular approach using genome skimming was then used to extract the largest molecular matrix produced in the genus, which was used for phylogenetic analyses. By combining morphometry, a global morphology approach and phylogeny at the section level, two distinct taxonomic entities emerged within *Dombeya* sect. *Dombeya*. The monophyly of the section is not confirmed and it seems that the scorpioid biparous cyme character was acquired twice independently in Africa and Madagascar. The Malagasy species appear to be closely related to the Mascarenan species, which are thought to have derived from them, and form at least 3 distinct taxonomic units, the delimitation of which is debated.