

Phylogénie et histoire biogéographique des palétuviers

À partir du modèle phylogénétique fondé sur des données structurales et moléculaires, les auteurs apportent des arguments nouveaux quant à l'origine et à la dispersion des palétuviers des mangroves et proposent l'hypothèse d'une histoire biogéographique multiple de ces écosystèmes.



Stéphan MAUMONT
Anne BOUSQUET-MÉLOU
Marie FOUGÈRE-DANEZAN
Université Paul-Sabatier
Laboratoire d'écologie terrestre,
UMR 5552
118, route de Narbonne, bât. 4 R3
31062 Toulouse Cedex 4
France

Jeunes plants de *Rhizophora* déjà pourvus de racines échasses.
Young Rhizophora plants with buttress roots already forming.
Photo B. Presseque.

RÉSUMÉ

PHYLOGÉNIE ET HISTOIRE BIOGÉOGRAPHIQUE DES PALÉTUVIERS

Les mangroves, constituées d'un faible nombre d'espèces végétales, présentent cependant un intérêt fondamental pour l'étude de la biodiversité. Leur végétation est représentée par différents groupes non apparentés de palétuviers (principalement les *Avicenniaceae* et *Rhizophoreae*) strictement inféodés à ce milieu. La connaissance de la biologie des espèces et de leurs caractères morpho-anatomiques liés aux contraintes du milieu ainsi que celle des répartitions biogéographiques ont conduit différents auteurs à émettre des hypothèses sur l'origine et la dissémination des palétuviers. La localisation et la datation des pollens fossiles des principales espèces de palétuviers semblent contredire l'hypothèse, souvent admise, selon laquelle ces arbres auraient une même histoire biogéographique. Les phylogénies des principaux groupes de palétuviers nous permettent d'apporter des arguments nouveaux sur l'origine et la dispersion de la végétation des mangroves. Le modèle phylogénétique des *Rhizophoreae* fondé sur des données structurales et moléculaires autorise à émettre l'hypothèse d'une origine asiatique de cette tribu ainsi qu'une dispersion secondaire de l'ancêtre commun des deux espèces occidentales de *Rhizophora*. Inversement, la phylogénie que nous avons établie à partir de données morphologiques et anatomiques des espèces d'*Avicennia* semble indiquer une origine atlantique de ce genre et un détachement ultérieur de l'ancêtre commun des espèces asiatiques. L'examen des données des disciplines abordant la végétation des mangroves nous fait suggérer que, contrairement à la plupart des hypothèses concernant l'histoire biogéographique de ces écosystèmes, celle-ci paraît être multiple, malgré les convergences biologiques et biogéographiques partagées par les palétuviers.

Mots-clés : mangrove, phylogénie, palétuvier.

ABSTRACT

PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHICAL HISTORY OF MANGROVE SPECIES

Although mangrove swamps contain only a few plant species, these are of fundamental importance to research on biodiversity. Mangrove species fall into several plant groups, mainly *Avicenniaceae* and *Rhizophoreae*. There is no direct link between the phylae, although both are strictly dependent on the swamp environment. On the basis of existing knowledge on the biology of mangrove species, the morphological and anatomical features that are linked to their environment and their biogeographical ranges, several authors have put forward hypotheses as to the origin and dissemination of mangroves. The location and dating of fossil pollen from the main species seem to contradict the frequently accepted hypothesis which suggests that mangroves have a common biogeographical history. Phylogenetic studies of the main groups have produced new arguments on the origins and dispersal of mangrove vegetation. According to the phylogenetic model for the *Rhizophoreae* group, which is based on structural and molecular data, the origins of the group are likely to be Asian, with a secondary dispersal of the common ancestor of the two western *Rhizophora* species. Conversely, the phylogeny we have established for the *Avicennia* group of species, on the basis of morphological and anatomical data, suggests an Atlantic origin with separation from the common ancestor of the Asian species at a later stage. A synoptic study of the data from disciplinary research on mangrove vegetation leads us to suggest that, contrary to most hypotheses and despite evidence of biological and biogeographical convergence common to all mangroves, these ecosystems have a multiple biogeographical history.

Keywords: mangrove swamp, phylogeny, mangrove.

RESUMEN

FILOGENIA E HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LOS MANGLES

Los manglares, constituidos por algunas especies vegetales, presentan, sin embargo, un interés fundamental para el estudio de la biodiversidad. Su vegetación representada por distintos grupos de mangles, principalmente *Avicenniaceae* y *Rhizophoreae*, está unida íntimamente a este medio y sin vínculo filético directo entre ellos. El conocimiento de la biología de las especies, y de sus caracteres morfo-anatómicos vinculados a las dificultades del medio, así como el de las distribuciones biogeográficas, condujo a distintos autores a emitir hipótesis sobre el origen y la diseminación de los mangles. La localización y datación de los pólenes fósiles de las principales especies de mangles parecen contradecir la hipótesis, a menudo admitida, según la cual estos árboles tendrían una misma historia biogeográfica. Las filogenias de los principales grupos de mangles nos permiten aportar nuevos argumentos sobre el origen y la dispersión de la vegetación de los manglares. El modelo filogenético de los *Rhizophoreae*, basado en datos estructurales y moleculares, permite emitir la hipótesis del origen asiático de esta tribu y de una dispersión secundaria del antepasado común de las dos especies occidentales de *Rhizophora*. Al contrario, la filogenia que establecimos a partir de datos morfológicos y anatómicos de las especies de *Avicennia* parece indicar un origen atlántico de este género y una posterior separación del antepasado común de las especies asiáticas. El examen de los datos de las disciplinas que tratan de la vegetación de los manglares nos hace sugerir que, contrariamente a la mayoría de las hipótesis que se refieren a la historia biogeográfica de estos ecosistemas, ésta parece ser múltiple, a pesar de las convergencias biológicas y biogeográficas que comparten los mangles.

Palabras clave: manglar, filogenia, mangle.

Introduction

La mangrove constitue, par le nombre de ses espèces végétales, un des milieux les plus pauvres de la planète. Néanmoins, ces végétaux y sont strictement inféodés et forment ainsi un biotope unique, dont l'intérêt est fondamental pour l'étude de la biodiversité. Les contraintes écologiques extrêmes du milieu (en zone de marées avec une quantité de sel très élevée, sur sols instables, asphyxiants...) et la complexité des structures adaptatives nécessaires pour faire face à ces contraintes sont probablement la cause de ce nombre si faible d'espèces.

Les végétaux des mangroves sont, pour la plupart, des arbres communément appelés palétuviers. Ce terme de palétuvier s'applique d'ailleurs à plusieurs groupes n'ayant aucune parenté directe : par exemple, le genre *Avicennia* (palétuviers blancs), qui constitue à lui seul la famille des Avicenniaceae et la tribu des Rhizophoreae, c'est-à-dire les Rhizophoraceae de mangrove (palé-

tuviers noirs et palétuviers rouges du genre *Rhizophora* mais aussi *Bruquiara*, *Ceriops* et *Kandelia*). Quelques autres arbres peuvent aussi occuper les mangroves, comme les *Sonneratia* (Sonneratiaceae), *Laguncularia* (Combretaceae) ou *Nypa* (Arecaceae), mais, globalement, les *Avicennia* et les Rhizophoreae sont présents dans toutes les mangroves du monde (à de rares exceptions près) et y sont les espèces dominantes.

L'effort entrepris pour retracer l'histoire biogéographique des palétuviers requiert la prise en considération de plusieurs domaines scientifiques distincts : la biologie des espèces, la connaissance des distributions actuelles, l'étude des fossiles (principalement les pollens), la paléogéographie, la paléoclimatologie, ainsi que la phylogénie des différents groupes taxonomiques.

Compte tenu des connaissances acquises dans ces divers domaines, différentes hypothèses sur l'origine et la dissémination des palétuviers ont été proposées. La plupart des auteurs considèrent que ces végé-

taux proviennent des rivages de l'est de la mer de Théthys (continent asiatique). Deux théories s'opposent sur le sens de leur dispersion : vers l'est jusqu'à l'isthme de Panamá puis dans l'Atlantique, pour MULLER et CARATINI (1977) ; vers l'ouest, dans l'Atlantique, puis dans le Pacifique est par l'isthme de Panamá, pour RICO-GRAY (1993).

À l'inverse, DUKE (1995) propose pour *Avicennia* une origine à l'ouest de la Théthys (continent américain) et une dispersion vers l'est de la Théthys par le sud de l'Afrique. Cette dernière théorie semble d'ailleurs s'accorder avec celle que formule KRUTZSCH (1988) pour le genre *Nypa*.

Au Laboratoire d'écologie terrestre de Toulouse, nous avons entrepris des études phylogéniques de différents groupes de palétuviers, dans le but de collaborer à la connaissance de l'histoire des mangroves. Après un état succinct des connaissances, les résultats que nous avons déjà obtenus ainsi que les différentes perspectives ouvertes par nos travaux en cours sont exposés dans cet article.

Rhizophora avec des racines échasses caractéristiques.
Rhizophora with characteristic buttress roots.
Photo B. Presseq.



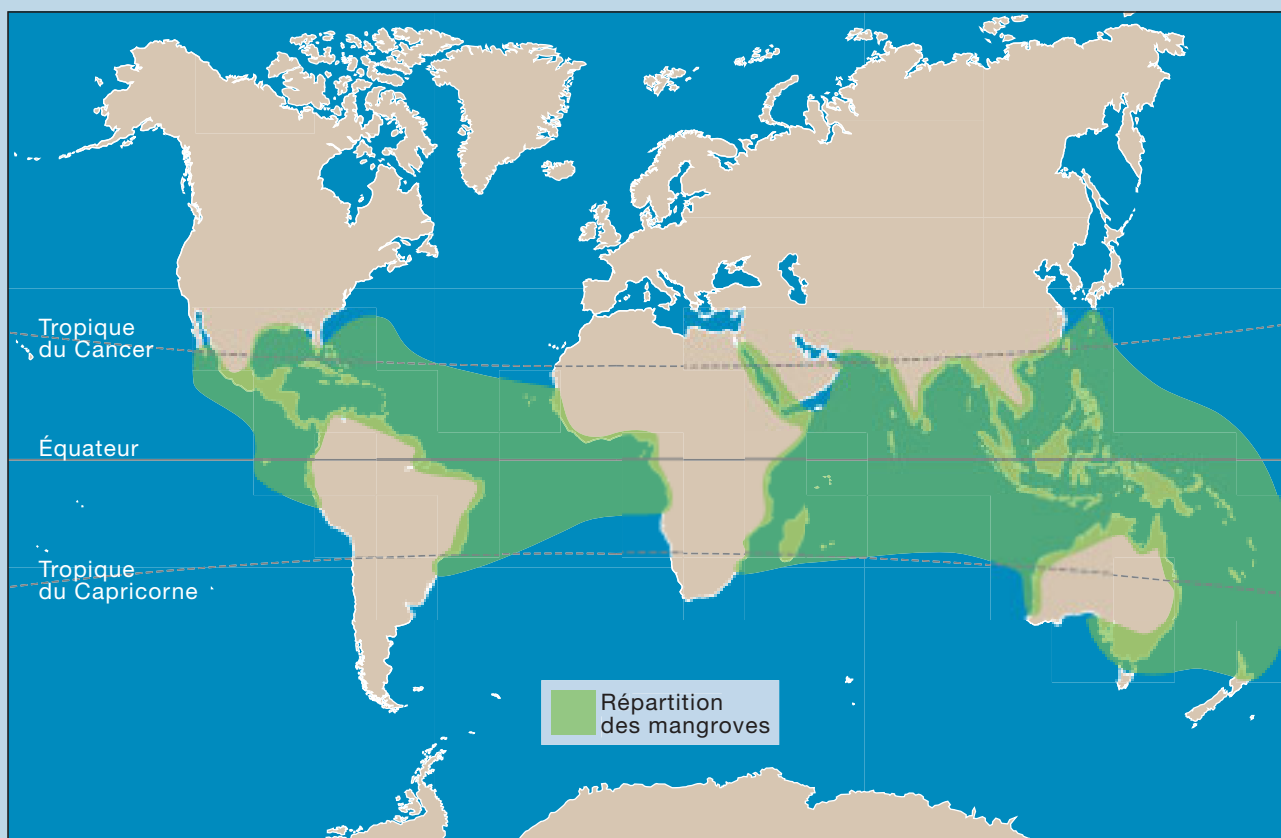


Figure 1.

Carte de répartition des mangroves d'après TOMLINSON (1986). *Map of mangrove ranges from TOMLINSON (1986).*

État des connaissances

Remarques sur la biologie des espèces

Les palétuviers partagent quelques caractères morphologiques liés, bien entendu, à leur adaptation aux contraintes du milieu, comme par exemple les racines échasses (liées au milieu instable) ou les glandes excrétrices de sel (ou autres stratégies halomorphiques). Mais une autre de ces adaptations spectaculaires nous concerne plus particulièrement : contrairement à la plupart des végétaux terrestres, les palétuviers sont vivipares et présentent une dissémination hydrochore des plantules. Ainsi, à l'opposé des schémas classiques chez les végétaux terrestres, les océans sont les voies de dissémination des palétuviers. Inversement, il faut bien alors considérer que les continents sont, pour eux, des barrières infranchissables.

Tableau 1.
Ancienneté et localisation des principaux fossiles de palétuviers.

Millions d'années	Rhizophoreae*	Avicennia	Nypa	Sonneratia
-69			Amérique	
-63			Afrique	
-60	Australie			
-57				Europe
-54		Amérique**	Europe, Amérique, Asie, Australie	
-50	Bornéo, Inde			
-42	Europe	Europe	Europe, Afrique	Afrique
-40	Australie, Amérique	Australie**		Australie
-24	Afrique, Amérique	Bornéo		
-16	Japon	Japon, Europe	Japon	Japon
-10		Afrique, Bornéo, Amérique		Bornéo, Inde

* Principalement *Rhizophora*. ** Controversé.

L'estimation des possibilités de dissémination des plantules est assez variable selon les auteurs et conduit à des scénarios hypothétiques très différents. La traversée de l'océan Pacifique par des plantules ainsi que l'existence d'un flux génétique actuel entre les deux bords de l'Atlantique sont ainsi totalement exclus par la plupart. Pourtant, RABINOWITZ (1978) a montré, notamment, que les plantules de *Rhizophora* pouvaient vivre plus d'un an dans l'eau de mer et y flotter pendant plus de cent jours, alors que les plantules d'*Avicennia* ne coulent jamais et peuvent rester viables dans l'eau de mer jusqu'à cent dix jours.

Répartition géographique

Les ressemblances entre les différents palétuviers ne sont pas seulement morphologiques mais aussi biogéographiques. Chez les Avicenniaceae et les Rhizophoreae, par exemple, les espèces sont peu nombreuses et se répartissent en deux groupes disjoints (figure 1) :

- un groupe occidental qui occupe les bords est et ouest de l'océan Atlantique ainsi que les côtes (américaines) à l'est de l'océan Pacifique ;
- un groupe oriental qui occupe une zone située entre l'océan Indien (depuis le bord est de l'Afrique) et les côtes ouest de l'océan Pacifique, jusque dans quelques îles polynésiennes.

Ces groupes sont séparés par deux barrières géographiques importantes : l'océan Pacifique d'une part et le bloc Afrique-Europe d'autre part. Certaines espèces (*Avicennia germians*, *Rhizophora mangle*...) se trouvent des deux côtés du continent américain : la fermeture de l'isthme de Panamá depuis environ – 4 millions d'années semble avoir été trop récente pour permettre une différenciation observable entre les populations atlantiques et de l'océan Pacifique.

Seul *Rhizophora mangle* fait exception à cette disjonction des groupes et présente une répartition atlantico-pacifique est, mais aussi des populations sur les côtes de la Nouvelle-Calédonie et des îles Tonga, Samoa et Fidji, dans le Pacifique est.

La connaissance de la répartition actuelle des espèces est sûrement celle qui a le plus alimenté les hypothèses sur l'histoire biogéographique des mangroves. Du fait d'une plus grande biodiversité des mangroves orientales, la plupart des auteurs considèrent que les palétuviers ont leur centre d'origine en Asie (Théthys est). Il semble pourtant qu'il faille prendre cette thèse avec beaucoup de précautions (hormis les objections théoriques classiques) car, s'il est vrai que le nombre d'espèces est le plus important en Asie, les extinctions ont probablement dû être massives, particulièrement pour ces groupes habitant un milieu très instable, sujet à des bouleversements écologiques fréquents (variations du niveau de la mer, changements climatiques...).

Les fossiles

Les données fossiles sont, par nature, lacunaires. Ainsi, l'absence de fossile dans une région peut résulter d'une absence des conditions nécessaires à la fossilisation ou, plus simplement, d'un manque d'investigations dans cette région. De plus, les débris végétaux (principalement le pollen) peuvent être transportés (par le vent ou les courants marins) sur de très longues distances avant de se fossiliser, induisant de possibles erreurs d'interprétation. Malgré ces restrictions, les restes fossiles peuvent fournir de précieuses indications sur l'histoire biogéographique des palétuviers (tableau I¹). Il est à noter que, parmi les fossiles dont nous disposons, les pollens sont les plus nombreux et que les différents groupes taxonomiques sont très inégalement représentés : on connaît de très nombreux pollens fossiles du genre *Rhizophora*, qui possède une pollinisation principalement anémophile et produit de très importantes quantités de pollen ; inversement, les pollens fossiles sont beaucoup plus rares chez les autres genres de Rhizophoreae ainsi que chez *Avicennia*, qui ont une pollinisation strictement entomophile et produisent de très faibles quantités de pollen.

¹ Références disponibles auprès des auteurs.



Plantules de *Rhizophora* sur la plante mère.
Rhizophora plantlets on parent plant.
Photo S. Maumont.

Les conditions écologiques strictes dans lesquelles ces arbres peuvent se développer et leur répartition actuelle tendraient à faire penser que tous les palétuviers partagent la même histoire biogéographique. Or, même si cette hypothèse apparaît comme assez fondée, ce n'est pas forcément la plus fiable : il est, par exemple, troublant de considérer qu'en Amérique le genre *Nypa* est connu depuis le paléocène (– 69 millions d'années), alors que les premiers pollens de *Rhizophora* datent de l'éocène récent (– 40 millions). Inversement, les pollens de *Rhizophora* sont connus en Australie depuis le paléocène (– 60 millions), alors que *Nypa* n'y apparaît qu'à l'oliocène (– 54 millions).

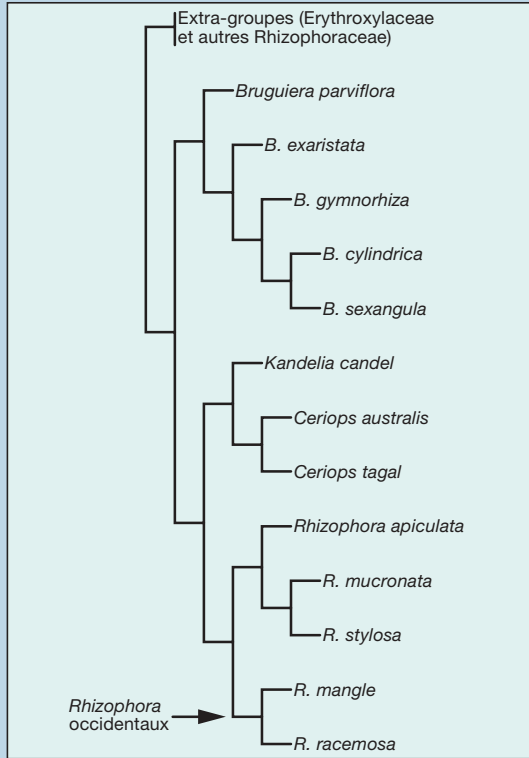


Figure 2. Phylogénie simplifiée des Rhizophoreae, d'après SCHWARZBACH, RICKLEFS (2000).
Simplified phylogeny of Rhizophoreae, from SCHWARZBACH, RICKLEFS (2000).

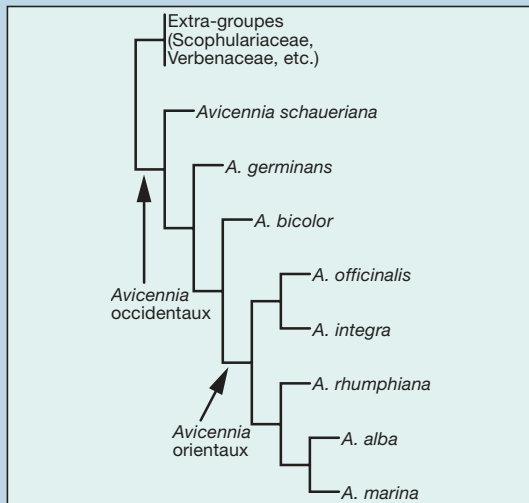


Figure 3. Phylogénie simplifiée d'*Avicennia* (caractères morphologiques, programme Hennig 89, recherche exhaustive, un seul arbre parcimonieux, consistency index = 0,72 ; retention index = 0,8).
Simplified phylogeny of Avicennia (morphological features, Hennig 89 program, exhaustive search, only one most parsimonious tree, consistency index = 0,72 ; retention index = 0,8).

Les phylogénies

Généralement, les phylogénies peuvent être d'un grand secours pour retracer l'histoire biogéographique des végétaux. Or, parmi les palétuviers, seuls les Rhizophoraceae ont fait l'objet de telles études. L'analyse de leurs caractères morpho-anatomiques a permis à JUNCOSA et TOMLINSON (1988) de proposer une phylogénie des différents genres de Rhizophoraceae. Plus récemment, SETOGUSHI *et al.* (1999) ont comparé les séquences du gène chloroplastique de la rbcL² des mêmes genres et ont globalement confirmé les précédents résultats. Enfin, SCHWARZBACH et RICKLEFS (2000) ont fait une étude phylogénique des Rhizophoraceae fondée sur la comparaison des caractères morphologiques et des séquences de sept gènes différents (chloroplastiques et nucléaires). Leurs résultats concernant les Rhizophoreae sont résumés sur le cladogramme de la figure 2. Il apparaît clairement que les Rhizophoreae ainsi que tous les genres qui les composent sont monophylétiques. Du point de vue biogéographique (qui n'est malheureusement pas abordé par les auteurs), ils semblent bien confirmer que les Rhizophoreae sont d'origine asiatique. Seul l'ancêtre commun des deux espèces occidentales de *Rhizophora* semble avoir gagné secondairement l'océan Atlantique et le côté est du Pacifique. Dans ce cas, la phylogénie vient conforter l'hypothèse biogéographique la plus généralement admise.

Phylogénie des Avicenniaceae

L'absence d'étude phylogénique chez les palétuviers, excepté les Rhizophoreae, nous a conduits à examiner les caractères morphologiques et anatomiques des huit espèces d'*Avicennia*. Après avoir sélectionné les caractères répondant aux critères nécessaires à une étude cladistique (seuls les caractères qualitatifs ont été retenus), nous les avons codés et

utilisés dans une étude cladistique (programme « Hennig 86 », caractères non ordonnés, recherche exhaustive). Le choix des extra-groupes est particulièrement important pour déterminer le sens d'évolution des caractères et, par conséquent, les espèces les plus proches de l'origine du groupe. Dans notre cas, ce problème devient crucial puisque c'est surtout l'origine et la dispersion du groupe qui nous intéressent. Or, les relations phylétiques des *Avicennia* avec les autres angiospermes ne sont pas bien connues et varient beaucoup selon les auteurs. Le genre *Tectona* (Verbenaceae, considéré comme proche des *Avicennia* dans différentes études) avait été préalablement utilisé comme seul extra-groupe et avait déterminé un arbre phylétique qui induisait plutôt une origine asiatique. Finalement, nous avons utilisé plusieurs espèces de lamiales, apparaissant proches des *Avicennia* dans l'étude de WAGSTAFF et OLMSTEAD (1997) fondée sur la comparaison des séquences du gène de la rbcL. Cet enracinement, sûrement plus fiable, fait apparaître la structure phylétique représentée dans la figure 3³.

Dans cette proposition phylétique, le genre *Avicennia* est monophylétique, ce qui n'est pas une surprise, compte tenu des synapomorphies du groupe, bien connues et liées aux adaptations aux mangroves (pneumatophores, etc.). En revanche, toutes les espèces de la base du cladogramme proviennent de l'Atlantique/Pacifique est : tout se passe comme si les espèces asiatiques s'étaient détachées d'un groupe d'origine américaine (Thétys est). Ce résultat, globalement en accord avec les fossiles connus (tableau I), tend à infirmer la plupart des théories, excepté celle de DUKE (1995). La route de dispersion, depuis le continent américain jusqu'en Asie, reste encore une énigme. En effet, contrairement à l'hypothèse de DUKE (1995), de nombreux auteurs considèrent que les conditions écologiques n'ont jamais été favorables à une dissémination par le sud de l'Afrique.

² Grande sous-unité de la ribulose 1-5 biphosphate carboxylase/oxygénase.

³ Ces résultats ont fait l'objet d'une thèse d'université et d'une publication à paraître. Les caractères et la matrice sont disponibles auprès des auteurs.

Conclusion

Jusqu'à présent, les théories sur l'origine et la dispersion des palétuviers se sont surtout appuyées sur les répartitions géographiques actuelles des espèces et sur les répartitions anciennes suggérées par les données fossiles. Or, la phylogénie des espèces peut apporter, selon les cas, des arguments décisifs en faveur de telle ou telle théorie.

L'examen des résultats phylétiques déjà obtenus chez les palétuviers fait apparaître des situations très contrastées. Il apparaît ainsi que, malgré une grande similarité des distributions géographiques actuelles, l'histoire des Rhizophoraceae est très différente de celle des Avicenniaceae. Les Rhizophoraceae, conformément aux hypothèses les plus répandues, semblent avoir leur origine en Asie, un petit groupe ayant ultérieurement migré vers l'Afrique et le continent américain (vraisemblablement d'ouest en est). À l'opposé, les Avicenniaceae semblent provenir de l'est de la Thétys et s'être établis par la suite en Afrique puis en Asie. Les données fossiles sont en accord avec l'ordre de succession proposé par ces précédentes hypothèses mais ne permettent pas de dater très précisément des diverses colonisations et migrations.

Même si des incertitudes subsistent concernant les routes de dissémination – qui ne pourront pas être résolues par les études phylogéniques – et la datation précise des événements biogéographiques, ces premiers résultats sont très prometteurs. Nous avons d'ores et déjà entrepris une comparaison de différents gènes d'*Avicennia*, en vue de confirmer notre première hypothèse phylogénique. Il pourrait être, en outre, très utile d'examiner la structure phylétique des autres groupes de palétuviers comme les Sonneratiaceae ou le genre *Nypa*.

Il semble bien, dès à présent, que l'histoire de la mangrove soit multiple : les répartitions actuelles des palétuviers sont le résultat d'une convergence, comparable à celle qu'on observe dans les caractères morpho-anatomiques. Le regroupement des données des différentes disciplines concernées permettra sûrement de mieux appréhender l'histoire biogéographique globale de la mangrove.



Jeunes plants de *Rhizophora* déjà pourvus de racines échasses.
Young *Rhizophora* plants with buttress roots already forming.
Photos B. Presseque.



Inflorescences d'*Avicennia*.
Avicennia flowers.
Photo F. Fromard.



Inflorescences de *Rhizophora*.
Rhizophora flowers.
Photo F. Fromard.

Fruits d'*Avicennia*.
Avicennia fruit.
Photo F. Fromard.



Références bibliographiques

DUKE N. C., 1995. Genetic diversity, distributional barriers and rafting continents. More thoughts on the evolution of mangroves. *Hydrobiologia*, 25 : 167-181.

JUNCOSA A. M., TOMLINSON P. B., 1988. Systematic comparison and some biological characteristics of Rhizophoraceae and Anisophylleaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 : 1296-1318.

KRUTZSCH W., 1988. Paleogeography and Historical Phytogeography (paleochorology) in the Neophyticum. *Pl. Syst. Evol.*, 162 : 5-61.

MULLER J., CARATINI C., 1977. Pollen of *Rhizophora* as a guide fossil. *Pollen et Spores*, 19 : 361-389.

RABINOWITZ D., 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica*, 10 (1) : 47-57.

RICO-GRAY V., 1993. Origen y rutas de dispersion de los mangles : una revision con enfasis en la especies de America. *Act. Bot. Mex.*, 25 : 1-13.

SCHWARZBACH A. E., RICKLEFS R. E., 2000. Systematic affinities of Rhizophoraceae and Anisophyllaceae, and intergeneric relationships within Rhizophoraceae, based on chloroplast DNA, nuclear DNA, and morphology. *Am. J. Bot.*, 87 (4) : 547-564.

SETOGUSHI H., KOSUGE K., TOBE I., 1999. Molecular phylogeny of Rhizophoraceae based on rbcL gene sequences. *Journal of Plant Research*, 112 : 443-455.

TOMLINSON P. B., 1986. The botany of mangroves. Cambridge, Royaume-Uni, University Press, Tropical Biology Series.

WAGSTAFF S. J., OLMSTEAD R. G., 1997. Phylogeny of Labiatae and Vebenaceae inferred from rbcL sequences. *Syst. Bot.*, 22 (1) : 165-179.

Synopsis

PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHICAL HISTORY OF MANGROVES

Stéphan MAUMONT
Anne BOUSQUET-MÉLOU
Marie FOUGÈRE-DANEZAN

Mangrove swamps are coastal tropical forest formations that are made up of only a few plant species but are of fundamental importance to the study of biodiversity. Mangrove vegetation comprises several groups of mangroves with no direct link between phylae although they are strictly dependent on the swamp environment. *Avicenniaceae* and *Rhizophoraceae* (i. e. mangrove *Rhizophoraceae*) make up most of the vegetation.

Current knowledge

On the basis of existing knowledge on the biology of mangrove species, the morphological and anatomical features that are linked to their environment and their biogeographical ranges (two separate groups, one in the western part of the eastern Atlantic-Pacific region, one in the eastern part of the western Indo-pacific region), several authors have put forward hypotheses as to the origin and dissemination of mangroves. The location and dating of fossil pollen from the main mangrove species appear to contradict the frequently accepted hypothesis which suggests that mangroves have a common biogeographical history.

Phylogeny

Phylogenetic studies on the main groups of mangroves have produced new arguments on the origins and dispersal of mangrove vegetation. According to the phylogenetic model for the *Rhizophoraceae* group, which is based on structural and molecular data, the origins of the group are likely to be Asian, with a secondary dispersal of the common ancestor of the two western *Rhizophora* species. Conversely, the phylogeny we have established for the *Avicennia* group of species, on the basis of morphological and anatomical data, suggests an Atlantic origin with separation from the common ancestor of the Asian species at a later stage.

Biogeographical history

A synoptic study of the data from disciplinary research on mangrove vegetation leads us to suggest that, contrary to most hypotheses and despite evidence of biological and biogeographical convergence common to all mangroves, these ecosystems have a multiple biogeographical history.

Pneumatophores d'*Avicennia*.
Respiratory roots of *Avicennia*.
Photo B. Presseq.

