



Uvaria Lombardii L. Gaut. & Deroin (Annonaceae), une Nouvelle Espèce Endémique de Madagascar, aux Inflorescences Spectaculaires

Authors: Gautier, Laurent, and Deroin, Thierry

Source: Candollea, 68(2) : 237-244

Published By: The Conservatory and Botanical Garden of the City of Geneva (CJBG)

URL: <https://doi.org/10.15553/c2012v682a7>

BioOne Complete (complete.BioOne.org) is a full-text database of 200 subscribed and open-access titles in the biological, ecological, and environmental sciences published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Complete website, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/terms-of-use.

Usage of BioOne Complete content is strictly limited to personal, educational, and non - commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

BioOne sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.

Uvaria lombardii L. Gaut. & Deroin (Annonaceae), une nouvelle espèce endémique de Madagascar, aux inflorescences spectaculaires

Laurent Gautier & Thierry Deroin

Abstract

GAUTIER, L. & T. DEROIN (2013). *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin (Annonaceae), a new species endemic to Madagascar with spectacular inflorescences. *Candollea* 68: 237-244. In French, French and English abstracts.

Uvaria lombardii L. Gaut. & Deroin, a new species of *Annonaceae*, growing in the tropophilous forests of Mahajanga and Antsiranana provinces, is described, illustrated and its known distribution mapped. The morphology of the outstanding caulinar cymous inflorescences is discussed, as well as its systematic affinities with *Uvaria acuminata* var. *catocarpa* (Diels) Cavaco & Keraudren and *Uvaria acuminata* Oliv. var. *acuminata*. An assessment of its conservation status is also provided.

Key-words

ANNONACEAE – *Uvaria* – Madagascar – Taxonomy – Conservation

Résumé

GAUTIER, L. & T. DEROIN (2013). *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin (Annonaceae), une nouvelle espèce endémique de Madagascar, aux inflorescences spectaculaires. *Candollea* 68: 237-244. En français, résumés français et anglais.

Uvaria lombardii L. Gaut. & Deroin, une nouvelle espèce d'*Annonaceae* issue des forêts tropicales des provinces de Mahajanga et d'Antsiranana, est décrite, illustrée et sa distribution connue cartographiée. La morphologie de ses extraordinaires inflorescences cymeuses caulinaires est discutée, ainsi que ses affinités systématiques avec *Uvaria acuminata* var. *catocarpa* (Diels) Cavaco & Keraudren and *Uvaria acuminata* Oliv. var. *acuminata*. Une évaluation de son statut de conservation est aussi fournie.

Adresses des auteurs: LG: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève et Laboratoire de botanique systématique et biodiversité de l'Université de Genève, CP 60, 1292 Chambésy, Suisse. Email: laurent.gautier@ville-ge.ch

TD: Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Evolution, UMR 7205, OSEB, CP 39, rue Cuvier 57, F-75231 Paris cedex 05, France.

Submitted on April 11, 2013. Accepted on July 29, 2013.

Edited by M. W. Callmander & P. Bungener

Introduction

Une série d'inventaires floristiques a été menée à Madagascar dans le cadre d'une collaboration entre les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève et le Département de Biologie et d'Ecologie de l'Université d'Antananarivo. Dans la région Loky-Manambato (Daraina, NE de Madagascar), dans le massif d'Andrafiarana (N), dans la presque île d'Ampasindava (NW) et dans la forêt de Beanka (W), une espèce d'*Uvaria* L. aux inflorescences particulièrement ramifiées a été rencontrée à plusieurs reprises.

Uvaria est largement répandu dans les régions intertropicales de l'ancien monde. Outre la description d'espèces nouvelles, de récentes études moléculaires ont conduit à en étendre l'acception pour de très nombreux autres petits genres, essentiellement asiatiques (ZHOU & al., 2009, 2010). On lui reconnaît actuellement près de 240 espèces (RAINER & CHATROU, 2013) dont environ 17 pour l'Afrique orientale (DEROIN & LÖTTER, 2013) et 18 pour Madagascar (DEROIN & GAUTIER, 2006). Le genre semble bien s'être diversifié depuis le continent africain, comme l'a démontré une très récente analyse phylogénétique (ZHOU & al., 2012).

Uvaria présente le plus souvent des fleurs solitaires ou groupées en courtes inflorescences cymeuses comportant rarement plus de 3 à 4 fleurs. L'espèce décrite ici est à notre connaissance la seule du genre à posséder une inflorescence complexe aussi développée, regroupant jusqu'à 80 fleurs.

Uvaria lombardii L. Gaut. & Deroin, *spec. nova* (Fig. 1-5).

Typus: MADAGASCAR. Prov. Antsiranana, SAVA : sous-préfecture de Voahangy, commune rurale de Daraina, forêt d'Ambohitsitondroina, 13°07'50"S 49°27'46"E, 250 m, 5.I.2006, fl., Ranirison & Nusbaumer 1046 (holo-: G [G00090474]!; iso-: K, MO, P [P02297742]!, TEF, herbier de Daraina).

Ab Uvaria acuminata, habitu, cortice foliisque persimili; inflorescentiis semper caulinis multifloris, cum primariis pedunculis fractiflexis saepius unicus, nullo modo multis fasciculatis laxè ramosis ut in varietate catocarpa; sepalis liberis non ovatis, dimidio minoribus; petalis internis leviter unguiculatis; carpellis perpauca, minus quam 10, stigmatibus late infundibuliformibus munitis praecipue differt.

Liane à tige pouvant atteindre 10 mètres de longueur, et 10 cm de diamètre à sa base. Rameaux jeunes couverts de poils étoilés ferrugineux, puis glabres, à écorce lisse gris clair, striée-réticulée longitudinalement, à lenticelles nombreuses, transversalement bilobées, à peine plus claires. Feuilles dégagent une odeur camphrée quand elles sont froissées, à limbe elliptique à étroitement elliptique de 35-95 × 19-31 mm, acuminé à apex arrondi, et base arrondie à faiblement cordée, coriace, à face adaxiale glabre luisante et un peu glauque (sur le sec),



Fig. 1. – *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. A. Inflorescence; B. Détail des fleurs. [A: Ranirison 1046; B: Burivalova 079] [Photos: L. Gautier]

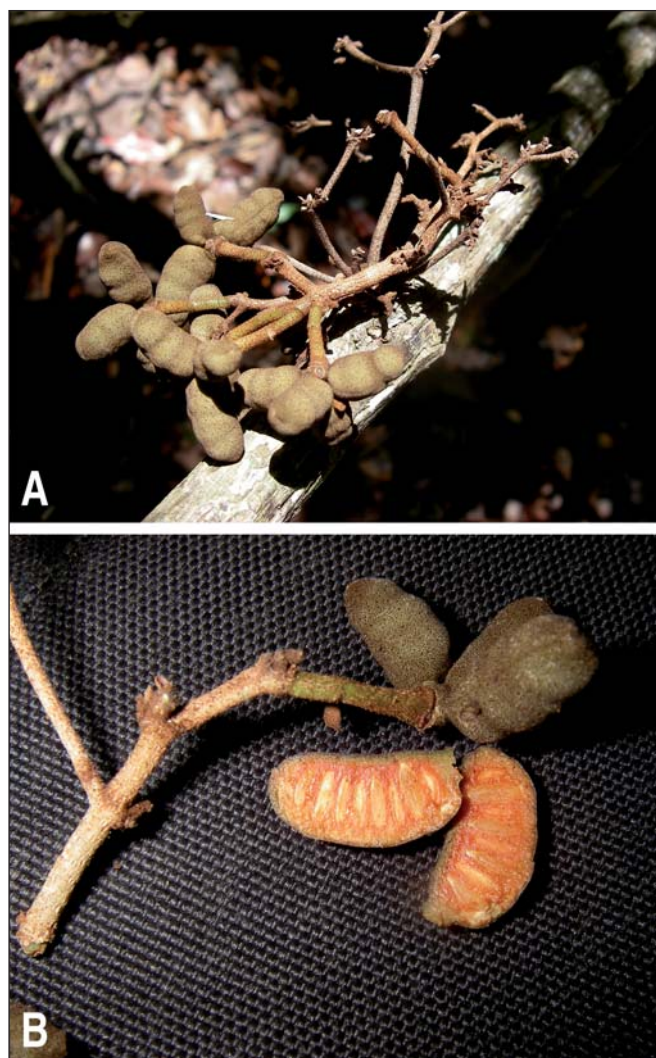


Fig. 2. – *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. **A.** Infrutescence; **B.** Détail d'un jeune fruit de **A**, un méricarpe sectionné longitudinalement pour montrer la disposition des graines (ici tous les ovules ont donné de jeunes graines).

[Gautier & al. 5902] [Photos: L. Gautier]

à face abaxiale pubescente présentant 2 types de poils étoilés, les uns ferrugineux seuls présents sur la nervure médiane et abondants de part et d'autre de celle-ci, des poils blanchâtres moitié moins grands nombreux en périphérie du limbe. Nervure médiane imprimée dessus, proéminente dessous; nervures secondaires 6-12 paires, peu marquées dessus, saillantes dessous, se rejoignant à 2-3 mm du bord du limbe; nervures tertiaires formant un réseau très dense. Pétiole très pubescent, long de 4-6 mm, canaliculé. Préfeuilles 1-6, souvent persistantes, à limbe \pm orbiculaire de 7-18 \times 7-11 mm, émarginé au sommet, \pm tronqué à la base, présentant env. 5 paires de nervures secondaires et à pétiole de 1-3 mm. *Inflorescences* cymeuses complexes, très étalées (12-26 \times 10-20 cm) et comprenant 40 à 80 fleurs, à pédoncule long de 8-60 mm naissant

du tronc ou de rameaux âgés, à écorce verruqueuse, pubescence étoilée rousse et lenticelles beiges bien contrastantes. Trois ordres de ramification peuvent être distingués (fig. 5): un axe principal plagiotrope en zigzag, apparemment terminé par une cyme de 3-5 fleurs, avec 4-5 bractées alternes-distiques très caduques, chacune axillant un élément cymeux basal souvent 1-flore et même absent dans les inflorescences les plus petites, ainsi qu'un élément cymeux supérieur toujours développé et réitérant l'architecture générale (axe I en zigzag à structures latérales cymeuses). *Fleur* à pédicelle long de 6-10 mm, à pubescence étoilée, muni d'une bractéole ovale-orbiculaire d'env. 1,5 \times 1 mm, caduque. Réceptacle floral tronconique d'env. 2,5 mm de diamètre et 1 mm de hauteur. Calice de 3 sépales charnus libres, deltoïdes-pentagonaux d'env. 2 \times 2,5 mm, étalés, extérieurement pubescents, à 7 nervures basales. Pétales 6, subégaux, à préfloraison imbriquée, beiges à jaunes, pourpres à la base, à odeur de jasmin (Ranirison & Nusbaumer 1046), extérieurement pubescents, les externes charnus, concaves, largement ovales d'env. 8 \times 7,5 mm, à marge entièrement ciliée, à nervation peu visible (7 nervures basales); les internes plus minces, losangiques-elliptiques d'env. 9 \times 6,5 mm, à marge ciliée seulement dans le tiers supérieur, à base charnue onguiculée, à nervation plus nette (5 nervures basales). Etamines env. 55, disposées en 3-4 cycles, oblongues d'env. 1,6 \times 0,6 mm, à connectif tronqué élargi au-dessus des loges extrorsées. Carpelles 2-7, de 2 \times 0,6 mm, à ovaire lagéniforme à pubescence rase et stigmate en entonnoir élargi haut d'env. 0,5 mm, longuement pileux. Ovules env. 9 par carpelle, bisériés. *Fruit* connu de façon fragmentaire, à l'état juvénile (Nusbaumer & Ranirison 1354), et presque mûr (Gautier & al. 5902) comprenant jusqu'à 7 méricarpes ellipsoïdes, glabrescents, jusqu'à env. 25 \times 15 mm, très brièvement stipités (2 mm), obtusément ou à peine mucronés au sommet, à péricarpe d'env. 800 μ m d'épaisseur. Graines 1-9 (méricarpe alors lomentacé), ellipsoïdes-aplaties atteignant 10 \times 8 \times 6 mm, à tégument crustacé épais d'env. 350 μ m, brun foncé, faiblement strié transversalement, hile ovale de 2 \times 1,5 mm, entouré d'un arille rudimentaire large d'env. 700 μ m, raphé non épaissi, albumen ruminé de type principalement lamellaire, tendant à spiniforme dans la partie distale de la graine.

Étymologie. – Cette espèce est dédiée à Augustin Lombard (1905-1997), géologue et sédimentologue genevois, en mémoire duquel le fonds «Augustin Lombard» a été créé. Le Fonds finance les bourses attribuées par la Société de Physique et d'Histoire Naturelle aux étudiants en sciences naturelles de l'Université de Genève. Il a été régulièrement mis à contribution pour les étudiants ayant participé aux inventaires au cours desquels l'espèce a été découverte.

Affinités. – Un seul autre *Uvaria* malgache cauliflore avait été reconnu jusqu'à maintenant, *U. acuminata* var. *catocarpa* (Diels) Cavaco & Keraudren (CAVACO & KERAUDREN, 1958), une variété malgache, précédemment décrite de façon succincte

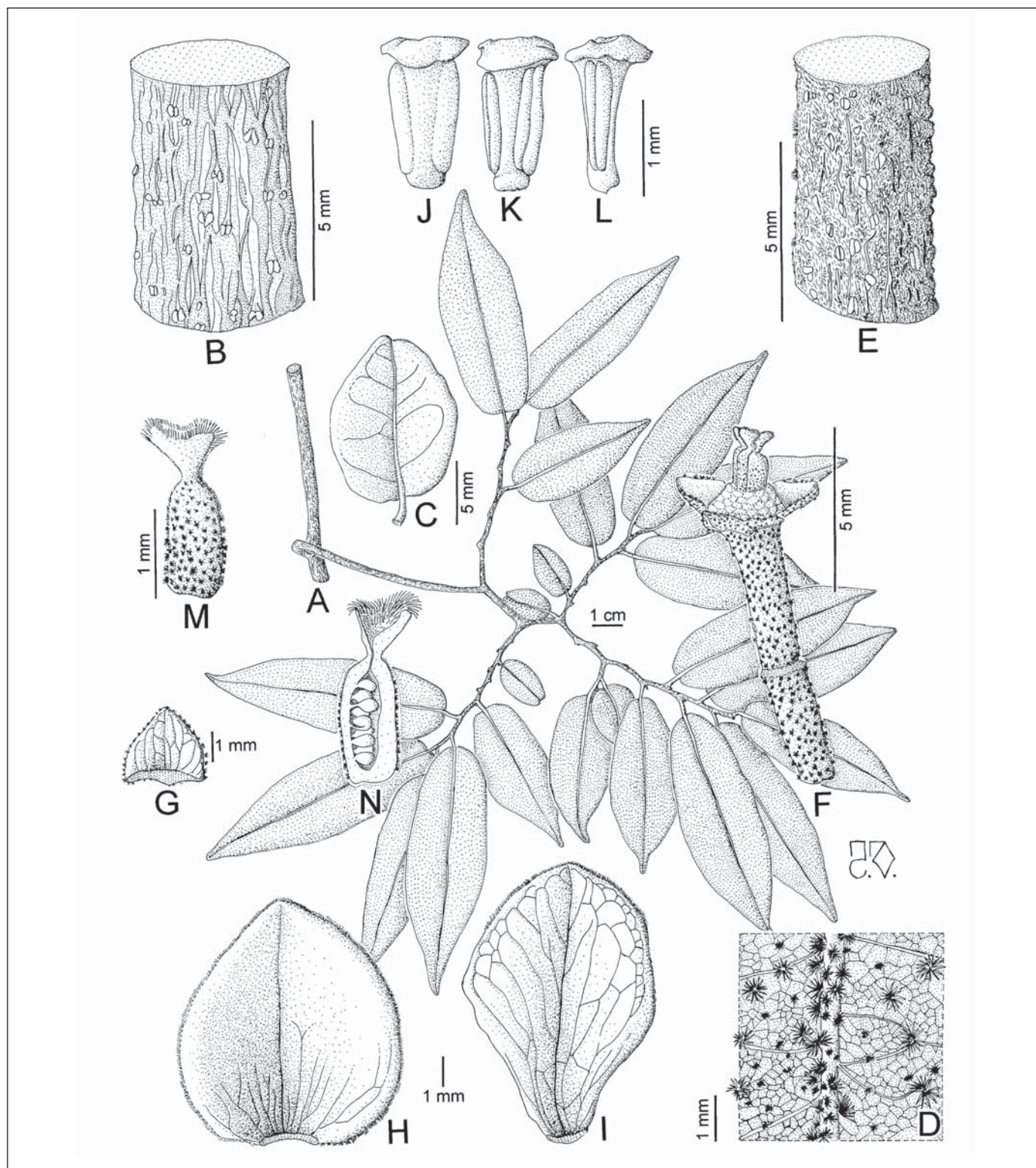


Fig. 3. – *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. **A.** Portion de tronc et rameau feuillé axillaire (face adaxiale); **B.** Détail de l'écorce du tronc; **C.** Préfeuille (face adaxiale); **D.** Détail de la face abaxiale du limbe foliaire; **E.** Détail de l'écorce du pédoncule inflorescentiel; **F.** Pédicelle floral, calice, réceptacle et gynécée; **G.** Sépale; **H-I.** Pétales externe et interne (faces adaxiales); **J-L.** Etamine en vues adaxiale, abaxiale et latérale; **M-N.** Carpelle en vue abaxiale et en section longitudinale.

[A-D: Gautier & al. 4558, P; E: Ranison & Nusbaumer 1046, P; F-N: Burivalova 079, P] [Dessin: T. Deroin]

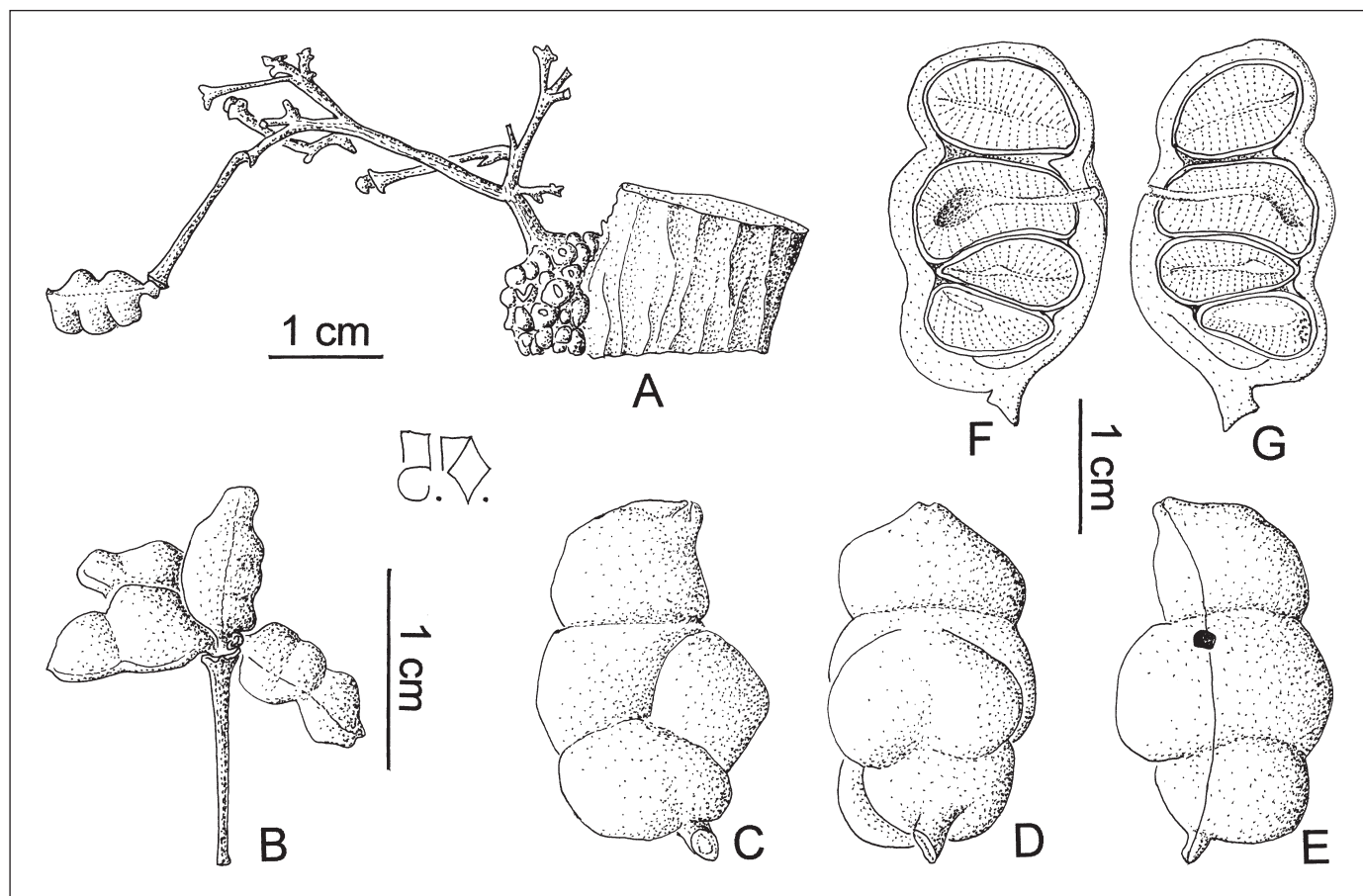


Fig. 4. – *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. **A.** Inflorescence; **B.** Fruit juvénile à 5 méricarpes (cicatrice d’insertion du cinquième vers l’avant); **C-E.** Méricarpe mûr en vues ventrale, latérale et dorsale (noter en **E** la perforation d’un parasite sur la nervure dorsale); **F-G.** id., en sections longitudinales (4 ovules se sont développés en graines).

[Gautier & al. 5902, P] [Dessin: T. Deroin]

par DIELS (1925), et représentée par deux récoltes (*Perrier de la Bâthie 14022, 18362*) réalisées sur la côte Est, et sans doute aussi une récolte plus ancienne de Bojer (VERDCOURT, 1971 : 22). *Uvaria acuminata* Oliv. var. *acuminata* est strictement d’Afrique orientale et présente un indument très variable d’après VERDCOURT (1971). En revanche, et contrairement aux doutes émis par cet auteur, la var. *catocarpa* apparaît bien distincte de l’espèce typique africaine par ses inflorescences toujours caulinaires et multiflores (jamais terminales et pauciflores), les fleurs montrant des pétales ovés (et non oblongs) et env. 10 carpelles (et non 20 ou plus).

Uvaria lombardii présente une évidente affinité avec *U. acuminata* var. *catocarpa* en ce qui concerne l’appareil végétatif: port, écorce, indument (y compris celui des pédoncules inflorescentiels), feuille (base arrondie à faiblement cordée, sommet acuminé, contour plus ou moins elliptique), exhalant une odeur aromatique lorsqu’elle est froissée (plus citronnée dans *U. acuminata*). L’organisation générale de la

fleur est assez semblable (forme du réceptacle, des étamines et des ovaires, pétales subégaux, de teinte plutôt jaune, nombre de carpelles: env. 10 ou moins). En revanche l’architecture inflorescentielle complexe avec un pédoncule primaire très long, les sépales complètement libres (et non soudés à leur base), les pétales internes différenciés (un peu onguiculés) et les carpelles munis de stigmates en large entonnoir, montrent qu’il s’agit d’une espèce distincte, d’ailleurs absente de la côte orientale de la Grande Ile. Toutefois, seule une étude moléculaire de *U. lombardii* permettra de déterminer sa position phylogénétique exacte à l’intérieur du cladogramme du genre (ZHOU & al., 2012: fig. 2) et donc de confirmer ou non ce rapprochement.

Remarques morphologiques. – Les inflorescences apparaissent successivement sur un coussinet méristématique (fig. 4A), conformément au modèle tronciflore décrit par FRIES (1959: 18) dans certains *Xylopia* L., *Guatteria* Ruiz & Pav. et *Duguetia* A. St.-Hil. américains, ainsi que des *Uvariopsis* Engl.

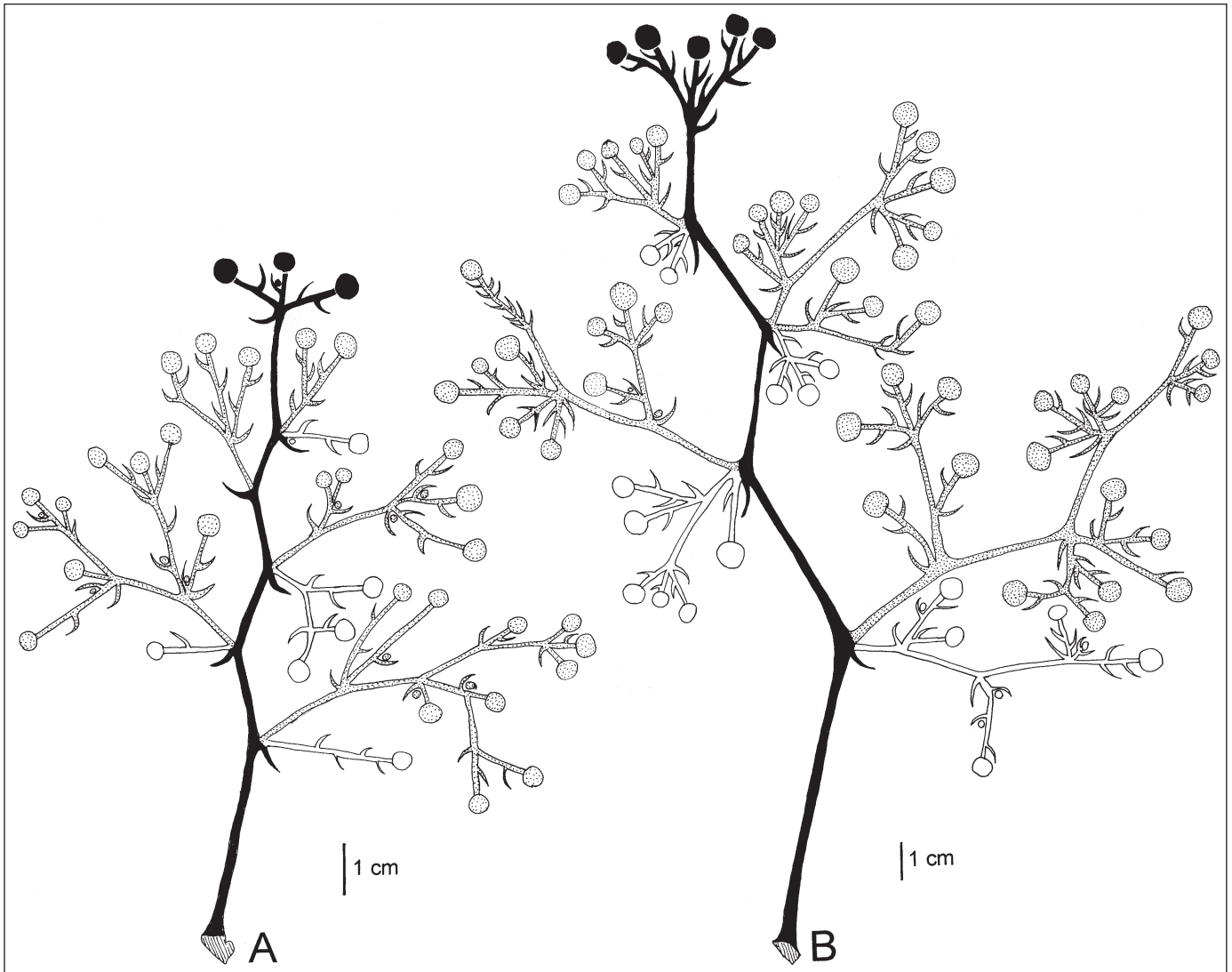


Fig. 5. – *Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. Diagrammes inflorescentiels. Axe primaire en noir, éléments cymeux latéraux supérieur et inférieur respectivement en pointillés et en blanc.

[A: Nusbaumer & Ranirison 1354, P; B: Burivalova 079, P] [Dessin: T. Deroin]

d’Afrique. Seul *Uvaria acuminata* var. *catocarpa* – croissant aussi à Madagascar – présente une structure comparable, la cauliflorie étant par ailleurs assez peu répandue dans le genre (par exemple dans *U. cauliflora* Ridl.).

L’architecture inflorescentielle est fondamentalement un thyrses défini, au sens de Troll (WEBERLING & HOPPE, 1996: 30), ici compliqué par des éléments cymeux latéraux supérieurs, précédés d’éléments latéraux inférieurs, ces derniers plus petits, parfois réduits à une seule fleur ou même absents (fig. 5, figurés en pointillés et blanc respectivement). L’axe primaire (fig. 5, figuré en noir) nous a cependant paru se terminer par une petite cyme, plutôt que par une fleur isolée. Cette inflorescence complexe, et probablement unique dans le genre

Uvaria, résulte de la réitération du motif «cyme» et peut être qualifiée de «pleiorhipidium» au sens de WEBERLING & HOPPE (1996: 31).

Cependant, seuls les stades finaux du développement ont pu être examinés et, en conséquence, les inflorescences de *U. lombardii* ne peuvent être complètement caractérisées sur le plan morphologique et donc comparées à celles récemment analysées dans d’autres genres, comme *Unonopsis* R. E. Fr. (MAAS & al., 2007) et *Mitrephora* Hook. f. & Thomson (WEERASOORIYA & SAUNDERS, 2010) et ce, d’autant plus qu’elles apparaissent successivement – et probablement pendant plusieurs années – sur le coussinet méristématique. Elles sont donc plutôt les éléments d’une inflorescence fondamentalement fasciculée.

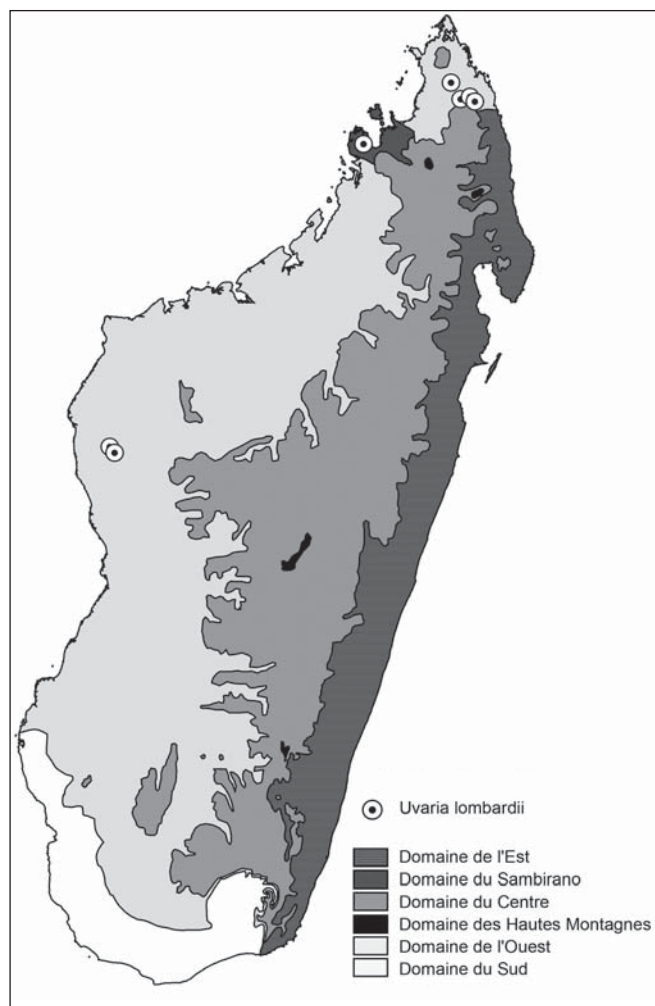


Fig. 6. – Distribution d'*Uvaria lombardii* L. Gaut. & Deroin. sur la carte des territoires phytogéographiques de Madagascar (d'après HUMBERT, 1955).

Distribution, écologie. – *Uvaria lombardii* est connue des forêts tropicales depuis le nord de Madagascar jusqu'aux latitudes moyennes du versant occidental, à des altitudes inférieures à 500 m, sous un climat tropical saisonnier avec 6 à 8 mois biologiquement secs (Fig. 6). L'espèce a été rencontrée aussi bien sur calcaires que sur grès ou sur roches métamorphiques et ne semble donc pas présenter d'exigences particulières au niveau du sol. Elle occupe une position généralement en faciès ombragés de versants ou en bas-fond. Dans les forêts décidues sur roches calcaires (Tsingy) de la forêt de Beanka, elle est enracinée dans des crevasses profondes de quelques mètres où s'accumulent matière organique et humidité.

Statut de Conservation. – Avec une zone d'occurrence (EOO) de 35 342 km², une zone d'occupation (AOO) de 63 km², et cinq sous-populations connues (une respectivement à Ampasindava, Andrafiarana et Beanka, et deux à Daraina),

nous assignons à *Uvaria lombardii* un statut préliminaire de «Vulnérable» [VU B2ab(i, iii)] selon les catégories et les critères de l'IUCN (IUCN, 2012, calculé selon CALLMANDER & al., 2007), dans la mesure où plusieurs de ces populations sont situées dans des aires protégées en cours de classement. Au cas où ces classements n'aboutiraient pas, il faudrait envisager son classement dans la catégorie «En Danger».

Paratypi. – **MADAGASCAR: Prov. Antsiranana, SAVA:** Andrafiarana, forêts aux alentours d'Anjahankely, 12°53'55"S 49°17'23"E, 492 m, 4.XII.2010, fl., *Burivalova 079* (G, K, MO, P, TEF); sous-préfecture de Vohemar, commune rurale de Daraina, forêt de Solaniampilana-Maroadabo, 13°05'26"S 49°34'58"E, 120 m, 4.III.2004, boutons, *Gautier & al. 4558* (G, K, MO, P, TEF, herbier de Daraina); sous-préfecture de Vohemar, commune rurale de Daraina, forêt d'Ambilondamba, 13°09'42"S 49°38'41"E, 360 m, 17.XII.2004, fl. tardives, *Nusbaumer & Ranirison 1354* (G, K, MO, P, TEF, herbier de Daraina). **DIANA:** presqu'île d'Ampasindava, forêt de Bongomihiravavy, 13°45'51"S 48°04'19"E, 210 m, 6.XII.2008, fl. passées, j. fr., *Tahinarivony & al. 178* (G, K, MO, P, TEF). **Prov. Mahajanga, Melaky:** forêt de Beanka, 18°01'34"S 44°30'57"E, 362 m, 25.XI.2011, fl., *Gautier & al. 5735* (G, K, MO, P, TEF); forêt de Beanka, 18°07'09"S 44°35'05"E, 380 m, 26.XI.2012, j. fr., *Gautier & al. 5841* (G, K, MO, P, TEF); forêt de Beanka, 18°07'11"S 44°33'38"E, 340 m, fr., 1.XII.2012, *Gautier & al. 5902* (G, MO, P, TEF).

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier Nathalie Rasolofo, Louis Nusbaumer et Martin Callmander pour la carte de distribution et les calculs nécessaires à l'attribution aux catégories de conservation. LG souhaite par ailleurs remercier Thierry Lombard et Michel Grenon pour leur travail dans la gestion du Fonds Lombard, ainsi que la fondation Vontobel pour le soutien au programme de recherche à Madagascar. La mise en forme définitive de ce travail résulte de la relecture attentive de Martin Callmander et surtout des nombreuses et judicieuses remarques de Lars Chatrou que nous remercions ici chaleureusement.

Références

- CALLMANDER, M. W., G. E. SCHATZ, P. P. LOWRY II, M. O. LAIVAO, J. RAHARIMAMPIONONA, S. ANDRIAMBOLOLONERA, T. RAMINOSOA & T. CONSIGLIO (2007). Application of IUCN Red List criteria and assessment of Priority Areas for Plant Conservation in Madagascar: rare and threatened Pandanaceae indicate new sites in need of protection. *Oryx* 41: 168-176.
- CAVACO, A. & M. KERAUDREN (1958). Annonacées. In: HUMBERT, H. (ed.), *Fl. Madagascar Comores* 78.
- DEROIN, T. & L. GAUTIER (2006). Deux espèces nouvelles d'*Uvaria* (Annonaceae) du Sambirano, Madagascar. *Candollea* 61: 51-60.
- DEROIN, T. & M. LÖTTER (2013). A new *Uvaria* species (Annonaceae) from northern Mozambique. *Adansonia* ser. 3, 35: 227-234.

- DIELS, L. (1925). Revisio Anonacearum madagascariensium. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 9: 334-357.
- FRIES, R. E. (1959). Annonaceae. In: MELCHIOR, H. (ed.), *Nat. Pflanzenfam.* ed. 2, 17a[II]: 1-171. Duncker & Humblot, Berlin.
- HUMBERT, H. (1955). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Ann. Biol.* ser. 3, 31: 439-448.
- IUCN (2012). *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. 2nd edition. IUCN Species Survival Commission, IUCN, Gland & Cambridge.
- MAAS, P. J. M., L. Y. T. WESTRA & M. VERMEER (2007). Revision of the neotropical genera *Bogageopsis*, *Onychopetalum*, and *Unonopsis* (Annonaceae). *Blumea* 52: 413-554.
- RAINER, H. & L.W. CHATROU (ed.) (2013). AnnonBase: Annonaceae GSD (version 2.0). In: ROSKOV, Y. & al. (ed.), *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 23rd May 2013*. Species 2000, Reading. [<http://www.catalogueoflife.org/col>]
- VERDCOURT, B. (1971). Annonaceae. In: MILNE-REDHEAD, E. & R. M. POLHILL (ed.), *Fl. Trop. E. Africa*. Crown Agents for Oversea Governments & Administrations, London.
- WEBERLING, F. & J. R. HOPPE (1996). Comparative morphological evaluation of inflorescence characters in Annonaceae. In: MORAWETZ, W. & H. WINKLER (ed.), *Reproductive morphology in Annonaceae*. *Biosyst. Ecol. Ser.* 10: 29-53.
- WEERASOORIYA, A. D. & R. M. K. SAUNDERS (2010). Monograph of *Mitrephora* (Annonaceae). *Syst. Bot. Monogr.* 90.
- ZHOU, L., Y. C. F. SU, P. CHALERMGLIN & R. M. K. SAUNDERS (2010). Molecular phylogenetics of *Uvaria* (Annonaceae): relationships with *Balonga*, *Dasoclema* and Australian species of *Melodorum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 163: 33-43.
- ZHOU, L., Y. C. F. SU & R. M. K. SAUNDERS (2009). Molecular phylogenetic support for a broader delimitation of *Uvaria* (Annonaceae), inclusive of *Anomianthus*, *Cyathostemma*, *Ellipeia*, *Ellipeiopsis* and *Rauwenhoffia*. *Syst. Biodivers.* 7: 249-258.
- ZHOU, L., Y. C. F. SU, D. C. THOMAS & R. M. K. SAUNDERS (2012). “Out-of-Africa” dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). *J. Biogeogr.* 39: 322-335.