

Contribution à la systématique du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar

Thèse présentée à la **Faculté des Sciences**, Institut de biologie, Laboratoire de botanique évolutive, Université de Neuchâtel pour l'obtention du grade de **Docteur ès Sciences** par:

Michel Omer Laivao

Acceptée sur proposition du jury:

Prof. Philippe Küpfer, UNINE, Institut de biologie, Laboratoire de botanique évolutive, directeur de thèse

Dr. Martin W. Callmander, Missouri Botanical Garden, Saint-Louis, USA, co-directeur de thèse

Dr. Nadir Alvarez, UNINE, Institut de biologie, Laboratoire d'entomologie évolutive, rapporteur

Dr. Jean-Louis Guillaumet, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et IRD, Paris, rapporteur

Soutenue le 24 octobre 2008
Université de Neuchâtel
2008

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Contribution à la systématique du genre Pandanus (Pandanaceae) à Madagascar

Michel Omer LAIVAO

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury

MM. P. Küpfer (directeur de thèse),
M.W. Callmänder (co-directeur de thèse, St-Louis, USA),
N. Alvarez et J.-L. Guillaumet (Paris)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 30 octobre 2008

Le doyen :
F. Kessler

UNIVERSITE DE NEUCHATEL
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat - décanat de la faculté
Rue Emile-Argand 11 - CP 158
CH-2009 Neuchâtel
Felix Kessler

Contribution to the systematics of the genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar

Mots clés

Pandanaceae,
Pandanus,
Liste Rouge de l'UICN,
Madagascar,
systématique.

Key words

Pandanaceae,
Pandanus,
IUCN Red List,
Madagascar,
systematics.

Table des matières

RESUME	1
INTRODUCTION	3
LES FACTEURS ABIOTIQUES A MADAGASCAR	3
Situation géographique	3
Climat, géologie, géomorphologie et phytogéographie de Madagascar	3
PHYTOGEOGRAPHIE	4
Les Domaines géographiques	4
Le point de vue de Perrier de la Bâthie	5
Les retouches de H. Humbert	9
Endémisme dans la flore malgache	9
Liens biogéographiques de la flore malgache	11
PANDANACEAE	11
Position de la famille des Pandanaceae au sein du règne végétal	13
Les genres de la famille Pandanaceae	13
Répartition phytogéographie des quatre genres de Pandanaceae	13
Classification infragénérique des genres Pandanus et Martellidendron	13
Classification du genre Pandanus	14
Le genre Martellidendron	15
INTRODUCTION AU GENRE PANDANUS A MADAGASCAR	15
Historique des Pandanaceae malgaches	15
Clé des sections malgaches de Pandanus	16
Les sections endémiques	18
Pandanus sect. Acanthostyla Martelli	18

Pandanus sect. Foullioya Warb.	18
Pandanus sect. Tridentistigma Callm. et Wohlhauser	18
Pandanus sect. Stephanostigma Pic. Serm.	23
Pandanus sect. Aqualites, sect. Imerinenses, sect. Lonchostigma, sect. Phaneops et sect. Platyphylla	23
Pandanus sect. Rykiella Pic. Serm.	24
Sections non endémiques	24
Pandanus sect. Dauphinensia H. St. John	24
Pandanus sect. Heterostigma (Gaudich.) B.C. Stone	24
Pandanus sect. Mammillarisia H. St. John	24
Pandanus sect. Souleyetia (Gaudich.) Kurz	25
Caractères morphologiques utilisés dans l'étude taxonomique du genre Pandanus	25
La feuille	25
L'architecture	26
L'infrutescence	28
La fleur mâle	29
Statut de conservation fondé sur la Liste Rouge des espèces (UICN Red List)	31
Les difficultés propres à la famille des Pandanaceae	34
LE CONTEXTE DE CE TRAVAIL ET LES BUTS	35
RESULTATS	36
Révision de la section Acanthostyla	37
Révision de la section Bicipites	87
Révision de la section Heterostigma	93
Révision de la section Mammillarisia	117
Révision de la section Souleyetia	163
Révision de la section Stephanostigma	219

Article I: Sur les Pandanus (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte Est de Madagascar	227
Article II: Révision de Pandanus sect. Foullioya Warb. (Pandanaceae) à Madagascar.	247
Liste des autres publications	267
 CONCLUSION	 269
REMERCIEMENTS	275
BIBLIOGRAPHIE	277
ANNEXE	283

RÉSUMÉ

La famille des Pandanaceae présente une distribution actuelle uniquement paléotropicale. Cette famille de monocotylédones fonctionnellement dioïques comprend quatre genres: *Pandanus*, avec la plus vaste distribution de la famille (toutes les régions paléotropicales), renferme environ 600 espèces d'arbres et de buissons; *Freycinetia*, avec une distribution plus restreinte (Asie, Indo-Malaisie, Ile du Pacifique, et Océanie), renferme 300 espèces de lianes; alors que *Sararanga*, confiné aux Philippines, Nouvelle-Guinée et aux îles Salomon, possède deux espèces de grands arbres. Finalement, *Martellidendron* renferme 7 espèces partagées entre Madagascar (6 spp.) et les Seychelles (1 sp.). Dans le genre *Pandanus* à Madagascar, une révision systématique était nécessaire pour les 84 espèces mal connues réparties dans les sept sections: *Acanthostyla* Martelli, *Bicipites* Huynh & B. C. Stone, *Foullioya* Warb., *Stephanostigma* Pic. Serm., *Heterostigma* (Gaudich.) B. C. Stone, *Mammillarisia* H. St. John, *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz et dont les quatre premières sont endémiques.

Le présent travail est basé sur les nouvelles données (macromorphologiques et micromorphologiques) recueillies à l'occasion de plusieurs missions de terrain durant ces dix dernières années et de l'observation des collections provenant des herbiers de Bishop (BISH), Florence (FI), Genève (G), Kew (K), Kuala-Lumpur (KUL), Missouri (MO), Neuchâtel (NEU), Paris (P), Philadelphie (PH), et Antananarivo (TAN, TEF). Ces révisions taxonomiques permettent de définir une délimitation claire des espèces et des sections. Trois nouvelles sections à stigmates saillants ont été décrites: sect. *Callmanderia* Laivao et Buerki, sect. *Guillaumetia* (Huynh et B. C. Stone) Laivao, Callm. & Buerki et sect. *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki ainsi que deux nouvelles espèces: *P. callmanderiana* Laivao et Buerki, espèce endémique de la forêt littorale de l'Est, possédant un dimorphisme foliaire et deux types de stigmates (stigmates deltoïde, fertiles entourés par des long stigmates spiniformes stériles) et *P. humbertii* Laivao, Callm. & Buerki (sect. *Foullioya*) à stigmate bilobé et endémique de la forêt humide du massif du Marojejy au Nord-Est. *Pandanus callmanderiana* est une espèce très intéressante du point de vue des caractères morphologiques puisqu'elle est considérée comme une espèce « charnière » entre les *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* Martelli possédant un dimorphisme foliaire, un ou plusieurs stigmates spiniformes et un port conféroïde, et les *Pandanus* de la sect. *Stephanostigma* Pic.-Serm. ayant aussi deux types de stigmates (stigmates deltoïdes et fertiles entourés par des stigmates spiniformes et stériles).

Grace à ce travail, on dénombre actuellement 60 espèces pour ces sept sections qui sont réparties dans toutes les Domaines phytogéographiques de Madagascar. Le total d'espèces sur la Grande île est donc de 81 espèces pour le genre *Pandanus*. Ce travail permet, en effet, la mise en synonymies de 23 espèces dont quatre dans la sect. *Acanthostyla*, une dans *Foullioya*, trois dans *Heterostigma*, cinq dans *Mammillarisia* H. St John et huit dans *Souleyetia*. En plus des trois sections nouvellement décrites pour les espèces à stigmates deltoïdes ne trouvant pas leur place dans la sect. *Mammillarisia*, quatre espèces changent donc de section. Une cinquième, *P. petrosus* Martelli n'est pas considéré comme une bonne espèce. Ce travail permet aussi la redécouverte de fragments de l'holotype de la sect. *Acanthostyla*: *P. spinifer* Warb., brûlée dans l'herbarium de Berlin durant la deuxième guerre mondiale, à l'herbier de Florence (FI). Sa morphologie et son statut spécifique est ainsi précisés. Ces nouvelles données permettent finalement de connaître la répartition géographique des *Pandanus* à Madagascar et ainsi leur assigner une catégorie de la Liste Rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature): 91% des espèces connues sont menacés.

INTRODUCTION

LES FACTEURS ABIOTIQUES A MADAGASCAR

Situation géographique

Madagascar est, par sa superficie (587 040 km²), la cinquième plus grande île du monde, après l'Australie, le Groenland, la Nouvelle-Guinée et Bornéo. Située au sud de l'Océan Indien, séparée du continent africain par les 400 km qui constituent la largeur du canal du Mozambique, elle s'étend entre 11° 57' et 25° 35' de latitude sud et 43° 14' et 50° 27' de longitude est. La Grande île se situe aux limites du monde tropical, tout le sud de l'Île se trouvant au-delà du tropique du Capricorne. Malgré la faible distance qui sépare l'Île du continent africain, Madagascar diffère profondément de celui-ci du point de vue biogéographique. En raison de sa taille, de la variété de son climat, de sa géologie, de sa végétation et surtout parce qu'elle repose sur sa propre plaque continentale, cette île peut être considérée comme un microcontinent.

Climat, géologie, géomorphologie de Madagascar

L'originalité de la flore et de la faune malgache peut être expliquée par trois facteurs: le temps, le long isolement spatial ainsi que la variété des milieux naturels. La conjonction de ces trois facteurs a favorisé l'évolution et la différenciation des espèces au fil du temps (Battistini 1996). Madagascar possède tous les milieux naturels qui caractérisent le monde tropical. En plus d'une histoire géologique complexe, c'est grâce aux larges gradients géomorphologiques et climatiques, répétés dans de nombreux domaines géographiques de l'Île, que l'extrême diversification de sa flore et de sa faune endémiques a pu intervenir.

D'un point de vue géologique, Madagascar possède un vieux socle précambrien cristallin et métamorphique hérité du Gondwana. Le relief du socle est aujourd'hui complexe et varié, héritage de sa longue histoire. Il est recouvert à l'ouest par des roches sédimentaires. Le relief du vieux socle granitique et de la couverture sédimentaire sont entrecoupés par des roches ignées qui proviennent des activités volcaniques du Tertiaire. C'est le cas, par exemple du massif du Tsaratanana au Nord où se trouve le point culminant de l'Île (2876m).

Le relief de Madagascar montre de façon très marquée une opposition géologique entre les régions orientales et occidentales. En effet, le profil transversal comporte une forte dissymétrie entre les deux versants: de la côte est vers l'ouest, l'altitude s'élève rapidement pour atteindre la ligne de crête principale, orientée sud/nord. Vers l'ouest, le relief s'abaisse de façon beaucoup plus lente vers des régions basses infiniment plus étendues.

La géomorphologie actuelle du socle est profondément marquée par des phénomènes d'érosion qui prennent une ampleur extrême. On citera certaines régions karstiques correspondant à des calcaires d'âge jurassique, profondément érodés. C'est le cas des « Tsingy » (lames acérées de calcaires) de l'Ouest (Bemaraha) et du Nord (Ankarana) où le taux d'endémisme est important.

Madagascar présente un véritable gradient sur le plan climatique. Elle doit son climat, d'une part à sa position entre l'Océan Indien et le canal du Mozambique, mer de type fermé, ne

jouant pratiquement pas de rôle régulateur et, d'autre part, à son contexte géographique: latitude, continentalité, courants marins et surtout relief.

Le climat des moussons de l'Océan Indien s'exprime sur l'Île, mais sa virulence diminue d'est en ouest et du nord au sud en raison de sa morphologie et de la proximité des côtes africaines. C'est donc la dissymétrie orographique de Madagascar qui joue un rôle essentiel dans la répartition du gradient pluviométrique.

En combinant les données de la pluviométrie et de la température, on peut distinguer, selon Koechlin et al. (1974), cinq grandes régions climatiques:

- Le **domaine oriental** exposé à l'alizé du sud-est, perhumide, avec une saison sèche atténuée. Vers l'est, des décrochements abrupts mènent aux côtes orientales. Ainsi, les pluies de la mousson, causées par l'effet de talus oriental, arrosent abondamment et tout au long de l'année le versant est de la grande Ile. La quantité annuelle de pluie varie généralement entre 2000 mm et 3500 mm, mais peut atteindre 5000 mm par endroits. Les températures moyennes sont élevées, avec des écarts saisonniers faibles (moyenne annuelle de 24°C environ, avec un écart de +/- 2°C).

- A l'**ouest**, une pente douce glisse vers les côtes du canal du Mozambique. Cette région, moins arrosée, est soumise à une saison sèche très marquée. La pluviométrie annuelle se situe entre 500 mm et 800 mm. La température moyenne annuelle est de 24-26°C avec un grand écart saisonnier de 12-16°C.

- Au centre, les **Hautes Terres** ont un climat tropical de montagne, plus frais que dans le reste de l'Île mais offrant de forts écarts thermiques. L'altitude moyenne est de 1500 m, avec quelques massifs montagneux atteignant plus de 2000 m. La pluviométrie annuelle est très variable, mais se situe généralement entre 1500 mm à 2300 mm. Les températures moyennes annuelles sont relativement basses, comprises entre 17°C et 18°C. Les moyennes des mois les plus chauds ne dépassent que rarement 27°C et celles des mois les plus froids 7°C. Au-dessus de 1500 m, le climat rejoint le type humide froid avec des températures inférieures à 0°C en saison froide.

- L'**extrême sud et l'extrême sud-ouest** sont caractérisés par une faible pluviométrie (à la limite de l'aride le long du littoral), mais mieux répartie sur l'année. La pluviométrie moyenne annuelle est de 350 mm et la température moyenne tout au long de l'année oscille autour 24°C. La saison la plus chaude est celle des pluies avec des températures maximales pouvant atteindre 40°C.

- La **région de Sambirano**, dans l'**extrême nord-ouest**, constitue une étroite enclave humide. Cette humidité est apportée par les vents du sud-est, déviés vers l'ouest par la présence de grands massifs montagneux (par exemple: Massif du Tsaratanana). La pluviométrie est importante, avec une saison sèche moins marquée que dans l'Ouest car cette région reçoit aussi les pluies apportées par la mousson (vent du nord-ouest). La température est plus élevée que sur la côte est (moyenne annuelle de 26°C).

PHYTOGEOGRAPHIE

Les domaines géographiques

La répartition actuelle des espèces végétales est fortement dépendante des caractéristiques climatiques et géomorphologiques du milieu. Madagascar possède des domaines floristiques très contrastés, liés à ses différents climats, qui ont été décrits par plusieurs auteurs. La première esquisse est due à R. Baron (1889-90) qui distinguait trois régions: l'Est, le Centre et l'Ouest, mais qui ne tenait absolument pas compte des actions de l'homme sur la végétation. Le travail a été repris par de nombreux auteurs, de Perrier de la Bâthie (1921) jusqu'à Lowry et al. (1997) en passant par Koechlin et al. (1974).

Le point de vue de Perrier de la Bâthie

Perrier de la Bâthie (1921) a le premier mis en évidence les principaux caractères phytogéographiques malgaches. En particulier, il a opposé la végétation autochtone à la végétation modifiée. La première, à physionomie très variée en fonction du climat et des sols, très riche en espèces, endémiques pour la plupart, est constituée presque exclusivement par des espèces ligneuses. La seconde, en revanche, est très pauvre en espèces (buissons ou herbacées), presque toutes introduites ou à large répartition géographique; elle est très homogène et se trouve partout où l'Homme a passé. Perrier de la Bâthie a aussi mis en évidence une deuxième opposition entre deux ensembles très distincts, tant sur le plan floristique que phytogéographique: la *Flore du vent* et la *Flore sous le vent*. Lors de son étude sur la répartition des végétaux indigènes, il a pu observer une différence radicale entre les végétations occupant les lieux parcourus par les vents dominants encore chargés d'humidité (*Flore du vent*) et celles des territoires où ces mêmes vents parviennent desséchés (*Flore sous le vent*). Ces deux végétations sont si distinctes qu'elles n'ont en commun qu'un petit nombre d'espèces.

Flore du vent

La flore du vent recouvre tout le versant oriental, les montagnes du centre ainsi que la région du Sambirano; elle occupe un territoire caractérisé par (Fig. 1):

- un climat tropical humide, des précipitations abondantes, variables suivant l'éloignement plus ou moins grand du littoral par rapport à l'Océan Indien;
- des sols constitués presque entièrement d'argiles latéritiques provenant de l'altération des roches volcaniques;
- une végétation sempervirente;
- un taux d'endémisme élevé au niveau spécifique et générique, atteignant même dans quelques exemples le niveau familial.

On subdivise cette flore en trois domaines:

- Le *Domaine oriental*, couvrant le versant est, depuis les rivages de l'Océan Indien jusqu'à 800m d'altitude.
- Le *Domaine central*, qui englobe tous les sommets de l'Île au-dessus de 800 m.
- Le *Domaine du Sambirano*, peu étendu et constitué par le cap que forme la région située sur le versant occidental du Sambirano, entre l'altitude de 800 m et le canal du Mozambique.

Flore sous le vent

Le territoire occupé par la flore sous le vent recouvre, au-dessus de 800 m d'altitude, tout le versant incliné vers le canal du Mozambique. Il est scindé en deux parties très inégales par l'enclave du Domaine du Sambirano, mentionné ci-dessus. Il est caractérisé par (Fig. 1):

- un climat tropical sec, avec deux saisons bien marquées: une saison sèche de mai à novembre et une saison des pluies de novembre à mai;
- des sols beaucoup plus variés que ceux de la flore du vent, souvent d'origine sédimentaire;
- une végétation à feuilles caduques ou constituée par des xérophytes;
- une flore particulière, manifestant des adaptations variées à la sécheresse.

On subdivise cette flore en deux domaines:

- Le *Domaine occidental*, qui est caractérisé par une moyenne thermique élevée (partie la plus chaude de l'Île), une longue saison sèche et une saison des pluies très courte et irrégulière, mais copieuse. Ici, la végétation est davantage influencée par les conditions édaphiques que par le climat. On distingue autant de formations végétales que d'étages géologiques.
- Le *Domaine du Sud-Ouest*, qui se confond sur ses limites avec les formations xérophiles du domaine occidental, est caractérisé par son climat très sec où les pluies sont rares et irrégulières, ses sols très perméables et sa végétation entièrement constituée par des xérophytes de ports très divers (Euphorbiaceae et Didiereaceae); sa flore est assez homogène sur toute sa surface.

Tab. 1. Principales divisions phytogéographiques ainsi que leurs végétations dominantes, telles que définies par Perrier de la Bathie (1921). Les formations végétales sont mentionnées en italique (cf. Fig. 2).

PERRIER DE LA BATHIE (1921)
FLORE DU VENT
1. Domaine oriental <i>Bois et bosquets littoraux</i> , <i>Forêts orientales</i> , au-dessous de 800m, avec une formation édaphoclimatique plus sèche, parfois appelée <i>forêt de cimes</i> , Les formes de dégradations sont des <i>savoka</i> et des <i>prairies</i> .
2. Domaine central De 800 m à 2000 m, <i>forêt à sous-bois herbacé</i> et sa forme édaphoclimatique plus sèche nommée <i>sylve à lichen</i> . <i>Savoka</i> et <i>prairies</i> en dérivent comme formes de dégradation, Au-dessous de 2000m, <i>broussailles éricoïdes</i> , Sur les flancs ouest, entre 800 m et 2000 m, <i>bois de pentes occidentales</i> , avec leurs formes de dégradations que sont les <i>bois de tapia</i> (<i>Uapaca bojeri</i>) et les <i>prairies</i> , <i>Pelouses à xérophytes</i> sur les stations rupicoles, <i>Marais</i> .
3. Domaine du Sambirano Selon les types de sols: <i>forêts des alluvions et bords de cours d'eau</i> , <i>forêts de pentes à sols profonds</i> . <i>Savoka</i> et <i>prairies</i> .
FLORE SOUS LE VENT
1. Domaine occidental Les différences édaphiques sont importantes et amènent à distinguer: <i>bois des collines latéritiques</i> , <i>des collines arénacées</i> , <i>des plateaux calcaires</i> , <i>forêts des alluvions et des bords des cours d'eau</i> , <i>buissons à xérophytes</i> ; leurs formes de dégradation étant des <i>savanes</i> . Divers types de <i>marais</i> se rencontrent sur terrains cristallins et sols alluvionnaires, sur terrains calcaires et sur terrains arénacés.
2. Domaine du sud-ouest <i>Brousse à euphorbes et Didierea</i> ou <i>bush à Didierea</i> , qui constitue la formation la plus originale mais avec, à la faveur des conditions édaphiques particulières, une distinction

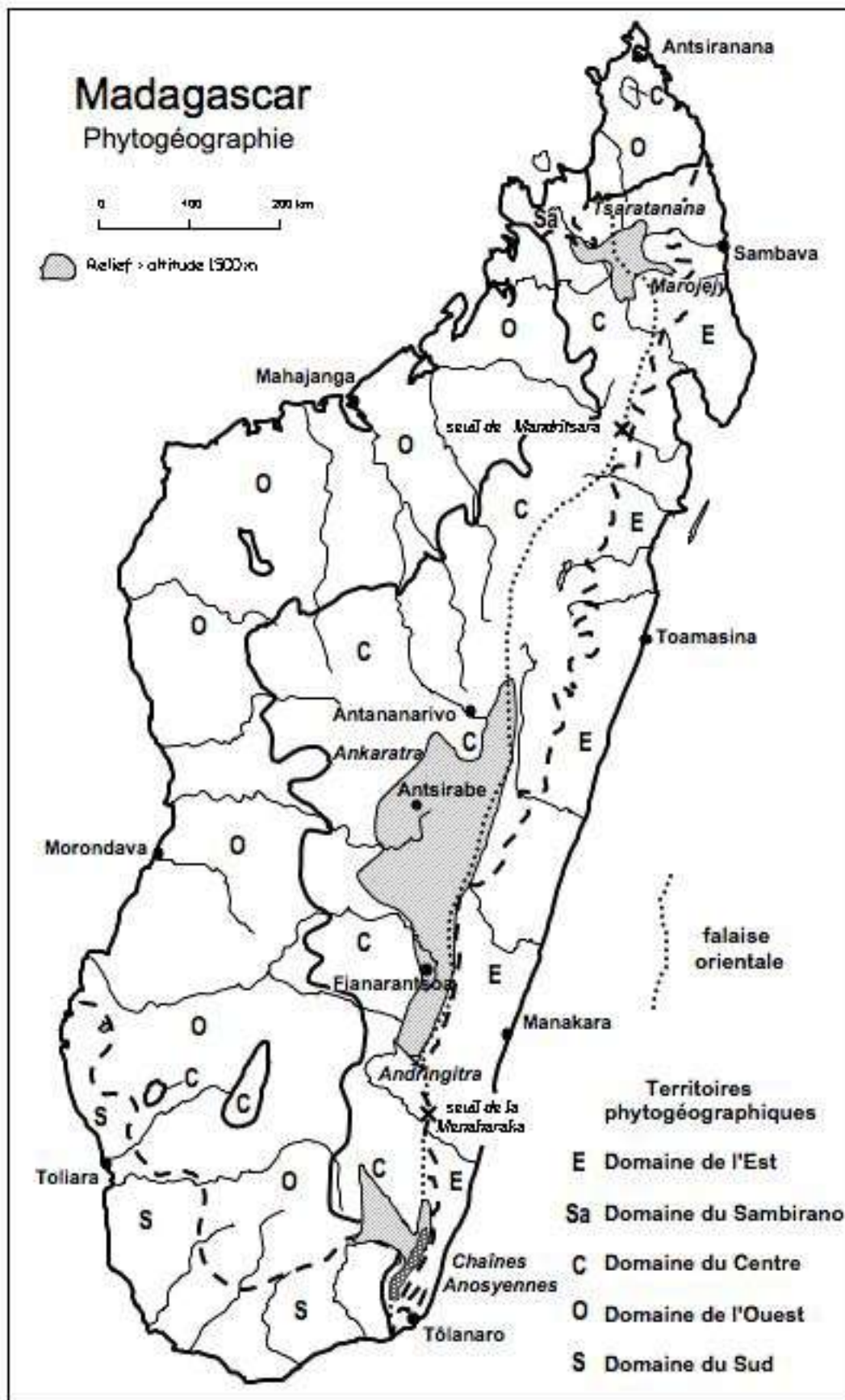


Fig. 1. Carte montrant les différents Domaines phytogéographiques malgaches selon Humbert (1965). Flore au vent: Domaine de l'Est, Domaine Central, Domaine du Sambirano et Domaine des hautes Montagnes. Flore sous le vent: Domaine de l'Ouest et Domaine du Sud. (carte tirée de Guillaumet & al. 2008).

Madagascar

Remaining Primary Vegetation

David Du Puy & Justin Moat

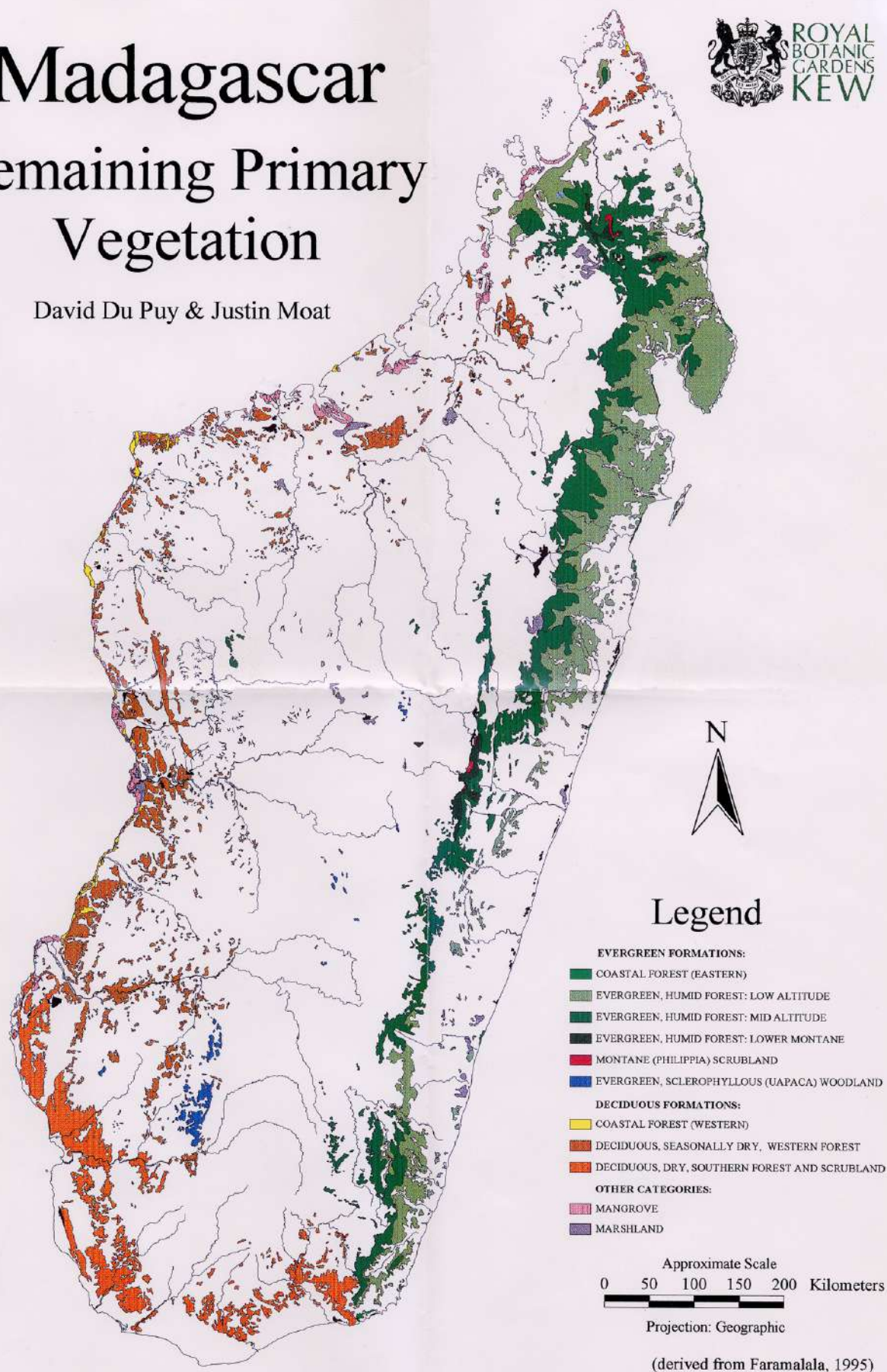


Fig. 2. Carte de Madagascar montrant les zones forestières malgaches et leurs type de formation (Du Puy et Moat 1996).

entre les bois sur plateaux calcaires et les forêts sur alluvions et au bord des cours d'eau.

Les retouches de H. Humbert

Dans les années 1950 à 1960, H. Humbert a décrit les principaux aspects de la végétation malgache en reprenant les principales divisions que H. Perrier de la Bâthie avait établies. Il a procédé à quelques modifications d'ordre terminologique. Par la suite, de nombreux travaux sur les divisions phytogéographiques se sont succédés: Cornet (1974) et Du Puy & Moat (1996), mais les principales divisions sont restées inchangées (Gautier 2003). A chaque région ou domaine phytogéographique sont associées des successions végétales en fonction de l'altitude, des conditions climatiques et édaphiques locales.

Tab. 2. Divisions phytogéographiques et formations végétales associées (Humbert 1965).

HUMBERT (1965)
FLORE AU VENT
1. Domaine de l'Est <i>Forêt dense ombrophile</i> – série à <i>Myristicaceae</i> et <i>Anthostema</i> , <i>Forêt littorale</i> .
2. Domaine central <i>Forêt dense ombrophile</i> – série à <i>Tambourissa</i> et <i>Weinmannia</i> , <i>Sylve à Lichen</i> , <i>Pelouses à xérophytes</i> , <i>Forêt basse sclérophylle</i> , série à <i>Uapaca bojeri</i> et <i>Chalaenacées</i>
3. Domaine du Sambirano <i>Forêt dense ombrophile de basse altitude</i> – série à <i>Chlaenacées</i> , <i>Myristicaceae</i> et <i>Anthostema</i> .
4. Domaine des hautes Montagnes <i>Végétation buissonnante éricoïde</i> , <i>Savane d'altitude</i> .
FLORE SOUS LE VENT
1. Domaine de l'Ouest Série à <i>Dalbergia</i> , <i>Commiphora</i> , <i>Hildegardia</i> , <i>forêt dense sur argiles latéritiques</i> , Série à <i>Dalbergia</i> , <i>Commiphora</i> , <i>Hildegardia</i> , <i>forêt dense sur sols arénacés</i> , Série à <i>Dalbergia</i> , <i>Commiphora</i> , <i>Hildegardia</i> , <i>forêt dense sur plateaux calcaires</i> , <i>Marais</i> , <i>Forêt des alluvions et des bords des cours d'eau</i> .
2. Domaine du Sud Série à <i>Didieraceae</i> et <i>Euphorbia</i> .

Endémisme dans la flore malgache

En 1936, Perrier de la Bâthie estimait la flore vasculaire malgache à 7370 espèces. Ce chiffre fut réévalué par Humbert (1959) à environ 7900 espèces dont 81% sont endémiques, tout en suspectant que la flore vasculaire totale devait avoisiner les 10'000 espèces. D'autres auteurs, comme Dejardin et al. (1973), Koechlin et al. (1974) et Schatz et al. (1996), ont augmenté ce chiffre à 12'000 avec un taux d'endémisme d'environ 85%. Une analyse récente sur le taux d'endémisme des arbres et des arbustes, menée par Schatz en 2000, a révélé un taux d'endémisme de 96%. Les nombreux inventaires floristiques ainsi que les études

taxonomiques menées ces dernières années ont abouti à la description de nouvelles espèces, voire de nouveaux genres: par exemple *Doyleanthus* (Sauquet 2003) et *Martellidendron* (Callmander et al. 2003). Morat & Lowry (1997) ont démontré sur la base d'échantillons d'herbier que si les recherches continuaient avec le même rythme, il faudrait plus de 50 ans pour cartographier et répertorier 100 spécimens par 100 km², mais c'est sans compter avec la déforestation qui risque de venir contrecarrer le progrès de l'inventaire.

En 1974, Koechlin et *al.* dénombraient 207 familles à Madagascar (contre 191 en 1936) réparties comme suit: 16 familles de Ptéridophytes; 2 de Gymnospermes; 32 de Monocotylédones et 157 de Dicotylédones.

Sur le plan spécifique et générique, Humbert (1959) donne les chiffres suivants: 100 genres et quelques 550 espèces de ptéridophytes. Une étude récente de Rakotondrainibe (2003) élève même ces chiffres à 106 genres pour 586 espèces. Pour les Angiospermes, 1280 genres et 7800 espèces dont environ 300 genres et 2000 espèces de Monocotylédones sont dénombrés (Humbert 1959). Les Gymnospermes sont peu représentées, avec 2 genres et 5 espèces (Humbert, 1959). L'endémisme générique total n'est que de 20% alors que l'endémisme spécifique avoisine les 80%. Chez les Ptéridophytes, l'endémisme est d'environ 5% pour les genres et de 45% pour les espèces. Ce faible taux d'endémisme comparé aux autres groupes s'explique par la dissémination anémophile des spores qui permet une large distribution des espèces.

Alors que l'endémisme au niveau familial est rare, même à l'échelle de sous-continents, il faut relever que Madagascar compte pas moins de 7 familles endémiques (Schatz 2001): Asteropeiaceae, Kaliphoraceae, Melanophyllaceae, Physenaceae, Sarcolaenaceae et Sphaerosepalaceae.

Le taux d'endémisme varie en fonction des domaines phytogéographiques. Les chiffres ci-dessous, empruntés à Perrier de la Bâthie (1936) et Humbert (1959), datent d'un demi-siècle. Ils représentent sans doute une sous-estimation de la réalité, mais ils permettent néanmoins d'avoir une vision globale de la répartition de l'endémisme sur l'île.

Répartition de l'endémisme générique et spécifique des végétaux vasculaires par domaine phytogéographique (Perrier de la Bâthie, 1936; Humbert, 1959):

- Domaine oriental: 22% d'endémiques génériques et 47% d'endémiques spécifiques;
- Domaine occidental: 38% d'endémiques génériques et 82% d'endémiques spécifiques;
- Genres et espèces communs aux deux domaines (endémiques panmalgaches): 9% d'endémiques génériques et 47% d'endémiques spécifiques.

Le domaine occidental est plus riche en espèces que l'oriental et pour les seules Phanérogames, nous avons approximativement:

- Domaine oriental: 200 genres dont 80 endémiques et 1800 espèces dont 1600 endémiques;
- Domaine occidental: 500 genres dont 100 endémiques et 5500 espèces dont 4500 endémiques;
- Genres et espèces communs aux deux domaines: 500 genres dont 60 endémiques et 600 espèces dont 300 endémiques.

Beaucoup de familles sont uniquement représentées à Madagascar par des espèces endémiques si bien qu'il est impossible de les citer toutes. Mais, dans bien des cas,

l'endémisme est supérieur à 95%, même dans les familles importantes comme les Melastomataceae avec 321 espèces dont 317 endémiques ainsi que 3 genres propres à la Grande île (Almeda 2003). On peut citer également les Ebenaceae avec actuellement 97 espèces dont 1 seule non endémique.

Les familles les plus représentées à Madagascar sont (par ordre d'importance): Orchidaceae, Rubiaceae, Asteraceae, Fabaceae, Acanthaceae, Melastomataceae, Euphorbiaceae.

Liens biogéographiques de la flore malgache

Selon Krause (2003), Madagascar s'est séparée du continent africain à la fin du Jurassique (165 Ma), alors qu'elle était encore attachée à l'Inde, l'Antarctique et l'Australie. A cette époque, les Angiospermes n'étaient pas encore apparues. Par conséquent, les affinités floristiques entre l'Afrique et Madagascar sont probablement d'origine secondaire, soit par des phénomènes de transport longue distance ou de migrations indirectes. Ce n'est que vers la fin du Crétacé que Madagascar s'est détachée de l'Antarctique puis de l'Inde. Dans une publication sur l'élément non endémique de la flore malgache, DeJardin et al. (1973) arrivent à la conclusion que les genres non endémiques sont pour 1/3 d'origine pantropicale. Cette observation peut être expliquée de deux manières. Soit l'apparition des Angiospermes au Crétacé est incorrecte, ceux-ci seraient apparus plus tôt, avant que Madagascar ne se soit séparée de l'Afrique, mais cette hypothèse reste encore à confirmer; soit ce tiers d'éléments pantropicaux de la flore malgache est composé par des taxons faisant preuve d'une grande capacité de dispersion et dont la distribution actuelle date de périodes géologiques plus récentes. Cette deuxième explication est plus en accord avec les observations qui attestent que la différenciation générique chez ces espèces pantropicales n'a pas eu lieu avant l'éclatement du Gondwana (fin du Crétacé).

Perrier de la Bâthie (1936) était le premier à noter les affinités orientales dans la flore malgache, puis DeJardin et al. (1973) les quantifièrent et montrèrent qu'elles se situaient plutôt dans les forêts de l'Est. Les affinités indo-australomalaisiennes ont été récemment revues par Schatz (1996) qui donne trois origines, impliquant des processus de dispersion ou de vicariance entre Madagascar et l'Extrême-Orient:

- reliques du Gondwana (Crétacé),
- Eocène / Oligocène " Lemurian Stepping-stones ",
- transport à longue distance.

PANDANACEAE

La famille des Pandanaceae Parkinson a une distribution paléotropicale. Ses espèces s'intègrent à des végétations très variées, colonisant des milieux écologiques très contrastés. Elles présentent ainsi une grande diversité structurale. Malgré cette diversité, cette famille forme un groupe naturel défini par un ensemble de caractères morphologiques liés tant à l'appareil végétatif (phyllotaxie hélicoïdale, feuilles à épines marginales et dorsales) qu'à l'appareil reproducteur (structure de l'infrutescence syncarpique). Il s'agit de plantes dioïques. Les fleurs mâles, éphémères, ne vivent que quelques jours. L'appareil végétatif (feuille, stipe) est garni d'épines plus ou moins longues. La feuille et l'infrutescence sont si gigantesques que leur herborisation pose le plus souvent des difficultés techniques presque insurmontables.

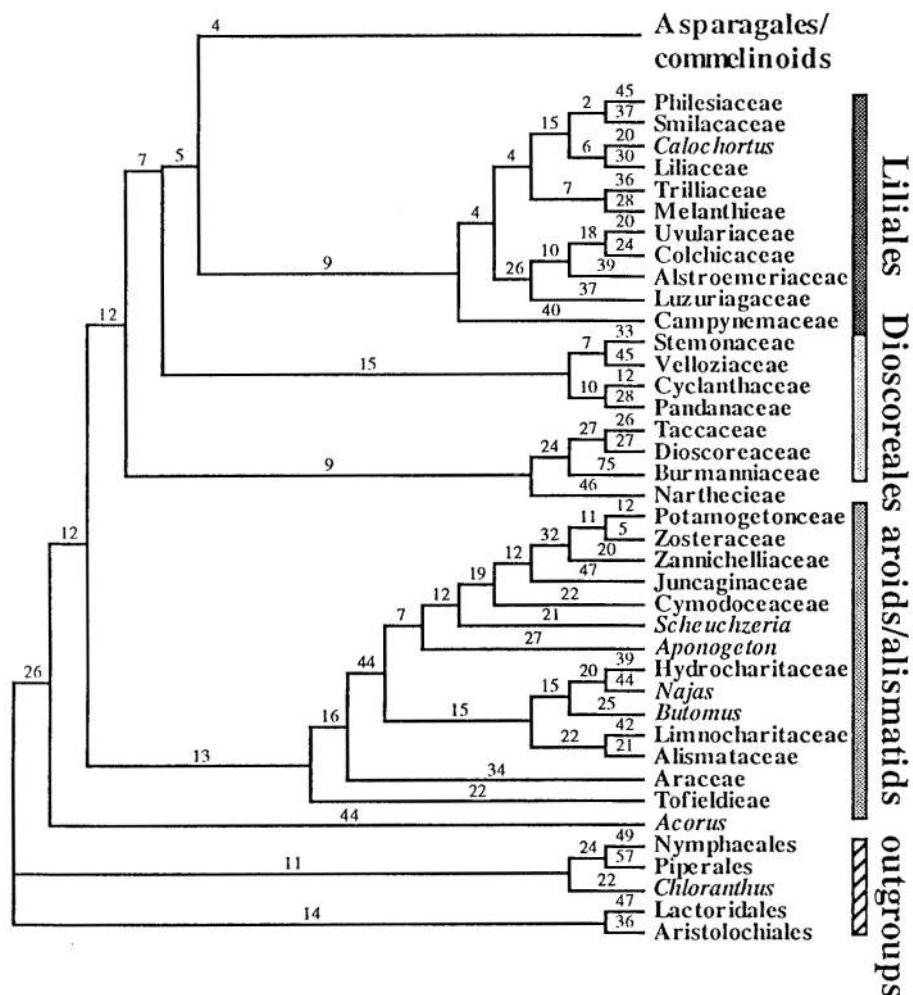


Fig. 3. Relation phylogénétiques entre les monocotylédones basées sur le gène chloroplastique *rbcL* (d'après Chase et al. 1995).

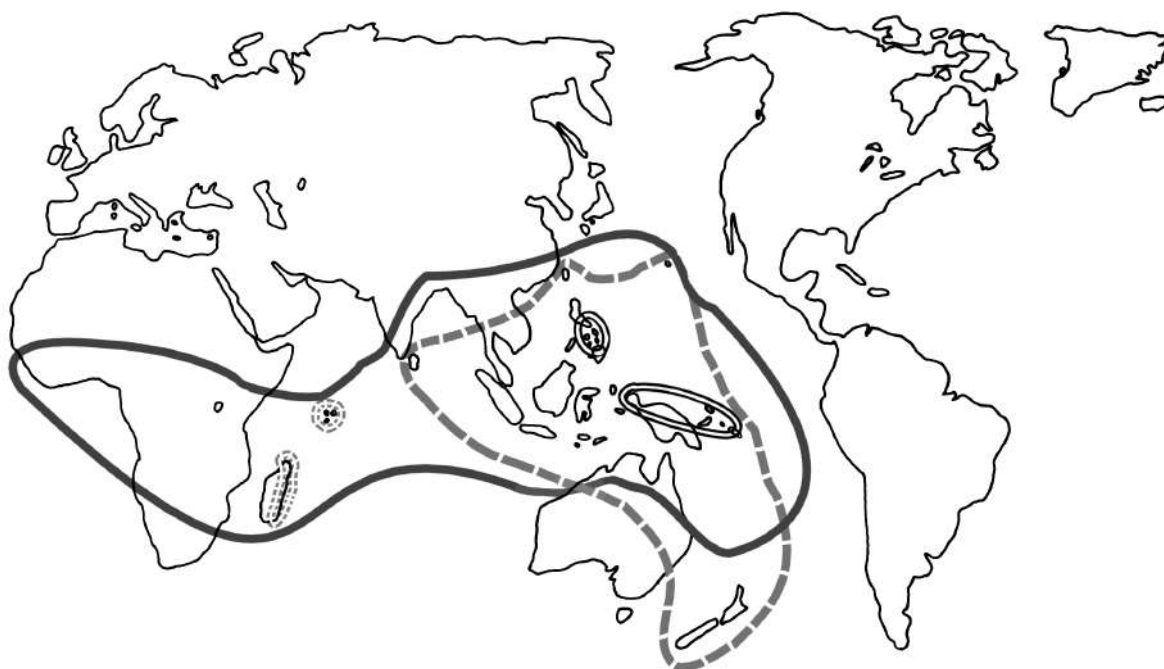


Fig. 4. Répartition phytogéographique des quatre genres de la famille des Pandanaceae, trait noir: *Pandanus*; grand trait noir discontinu: *Freycinetia*; double trait noir: *Sararanga*; petit trait noir discontinu: *Martellidendron* (tiré de Callmänder et al. 2003).

Position de la famille des Pandanaceae au sein du règne végétal

La famille des Pandanaceae appartient au clade des Liliopsida (Monocotylédones) au sein desquels sa position exacte a fait l'objet de bien des spéculations. Pour déterminer les familles qui lui sont proches, les chercheurs ont comparé les caractéristiques morphologiques et écologiques de ses trois genres (*Pandanus* Stickman, *Freycinetia* Gaudich. et *Sararanga* Hemsl.) avec ceux d'autres familles de Monocotylédones. Dans un premier temps, les Pandanaceae, sur la base de leur port de palmiers, ont été placés à côté des Cyclanthales et des Palmae, dans la sous-classe des Arecidae (Cronquist 1981). Plus récemment, les résultats des études phylogénétiques des différentes familles de Monocotylédones ont conduit à abandonner ce concept et à éloigner les Pandanaceae des Palmae. Aujourd'hui, les Pandanaceae sont rapprochées plutôt des Cyclanthaceae, Velloziaceae et Stemonaceae que des Palmae (Chase et al. 1993, 1995). Plusieurs analyses phylogénétiques récentes ont confirmé cette hypothèse. Ainsi, Bremer et al. (1998) regroupent quatre familles (Pandanaceae, Cyclanthaceae, Velloziaceae et Stemonaceae) au sein des Pandanales. Davis et son équipe (2004), par leurs études phylogénétiques ciblées sur les familles des Pandanales, ont confirmé la forte affinité de Pandanaceae avec la famille des Cyclanthaceae (Fig. 3).

Les genres de la famille Pandanaceae

Jusqu'au début du 21^e siècle, la famille des Pandanaceae n'était représentée que par trois genres: *Sararanga*, *Freycinetia* et *Pandanus*. Le quatrième genre: *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callm. et Chassot, a été découvert à l'issue d'une étude phylogénique des *Pandanus* du sous genre *Martellidendron* (Pic. Serm.) B. C. Stone (Callmander & al. 2003). Les Pandanaceae sont composés de plantes dioïques. Certaines espèces présentent cependant des vestiges de la fleur mâle (staminodes) sur la fleur femelle (genre *Martellidendron*) et d'un gynécée avorté (pistillode) sur la fleur mâle (genre *Freycinetia*). Actuellement, on compte quatre genres dans la famille Pandanaceae: *Freycinetia*, *Martellidendron*, *Pandanus* et *Sararanga*.

Répartition phytogéographie des quatre genres de Pandanaceae

Le genre *Freycinetia* possède généralement un port lianescent et compte trois cents espèces environ. Il pousse entre les Îles de la Société et Ceylan (sur l'axe est-ouest) et de la Nouvelle-Zélande à l'Himalaya sur l'axe sud-nord. Le genre *Sararanga* a une répartition plus restreinte, confinée aux archipels des Philippines, de Nouvelle-Guinée et des Îles Salomon (Fig. 4). Il ne possède que deux espèces: *Sararanga philippinensis* Merr. et *S. sinuosa* Hemsl. (Stone 1970a).

Le genre *Pandanus*, à port arborescent ou arbustif, compte environ sept cents espèces qui se répartissent, d'une part, entre les Îles de la Société et l'Afrique de l'Ouest et d'autre part, de l'Australie aux pieds de l'Himalaya. *Martellidendron*, à port arborescent, compte six espèces dont six sont dispersées dans la forêt humide de Madagascar alors qu'une autre se trouve aux Îles Seychelles (Callmander & al. 2003).

Classification infragénérique des genres *Pandanus* et *Martellidendron*

Thouars (1808) et Gaudichaud (1841-1852) furent les premiers à scinder le genre *Pandanus* en plusieurs genres qui ont été plus tard réévalués et repris à un rang taxonomique inférieur,

infragénérique. Warburg (1900) a apporté une nouvelle approche en classant les 24 espèces inventoriées en 3 sections : sect. *Vinsonia*, sect. *Sussea* et sect. *Foullioya*. Martelli (1933) a décrit la section *Acanthostyla*, caractérisée par le port coniféroïde et des stigmates spiniformes. Martelli et Pichi-Sermolli (1951) ont proposé 3 nouvelles sections (sect. *Martellidendron*, sect. *Rykiella*, sect. *Stephanostigma*), basées sur les différentes collections de Perrier de la Bâthie. Enfin, St John (1960) et Stone (1970) ont reconnu respectivement les sects. *Mammillarisia* et *Heterostigma*.

Dans notre travail, nous nous sommes intéressé aux deux genres qui existent dans la Grande Île à savoir: *Pandanus* et *Martellidendron*. Ces deux genres se divisent d'abord en sous-genres et puis en sections (Stone 1974). Les différentes sections sont fondées sur des caractères morphologiques et biogéographiques.

Classification du genre *Pandanus*

Les quelque 700 espèces du genre *Pandanus* sont classées en 8 sous-genres et 84 sections. Ce nombre illustre bien la diversité des *Pandanus* en région paléotropicale. Le sous-genre *Vinsonia* (Warb.) B. C. Stone, qui inclut tous les *Pandanus* malgaches, apparaît très hétérogène, car il rassemble des sections à morphologie très différente. En revanche, le sous-genre *Acrostigma* (Kurz) B. C. Stone, poussant en Asie et dans les Îles du Pacifique, a été mieux décrit et délimité.

Stone (1974) a classé les sous-genres de *Pandanus* en 4 groupes d'égale importance qui tireraient leur origine d'un hypothétique stock ancestral.

(1) Groupe *Pandanus* sous-genre *Acrostigma* (Kurz) B. C. Stone

Le sous-genre *Acrostigma* est caractérisé par un stigmate spiniforme et est distribué entre l'Inde et les îles Fidji dans l'Océan Pacifique. Il contient 4 sections: *Acrostigma* Kurz, *Fusiforma* St John, *Epiphytica* Martelli et *Pseudoacrostigma* B. C. Stone.

(2) Groupe des *Pandanus* des sous-genres *Rykia* B. C. Stone, *Kurzia* B. C. Stone et *Lophostigma* (Brongn.) St John

Les *Pandanus* du sous-genre *Rykia* comprennent 7 sections et sont répartis dans les îles du sud-ouest de l'Océan Indien et de l'Océan Pacifique ainsi qu'en Asie. Les *Pandanus* du sous-genre *Lophostigma* comptent 17 sections qui se rencontrent entre les îles de Nouvelle-Guinée, des Philippines, de Papouasie et dans le nord de l'Australie. Ces deux sous-genres se distinguent par un stigmate spiniforme. Les *Pandanus* du sous-genre *Kurzia* B. C. Stone renferment 10 sections localisées en Micronésie.

(3) Groupe des *Pandanus* des sous-genres *Pandanus* et *Coronata* Martelli.

Le sous-genre *Pandanus* compte 9 sections caractérisées par une infrutescence à gros syncarpes. Les parties apicales des drupes sont non fusionnées. Ses espèces sont largement réparties de la côte orientale de l'Afrique aux îles Hawaii. Le sous-genre *Coronata* ne comprend qu'une seule section composée de 3 espèces. Ces espèces se rencontrent sur les îles Philippines, Fidji, Cook et des Nouvelles-Hébrides.

(4) Groupe des *Pandanus* des sous-genres *Vinsonia* (Warb.) B. C. Stone et *Eydouxia*

Le sous-genre *Vinsonia* contient 18 sections réparties en Afrique, en Asie et dans la partie sud-ouest de l'Océan Indien. Il est très hétérogène et la plupart des sections malgaches y sont placées. Certaines sections se caractérisent par des stigmates réniformes avec des carpelles soudés (sect. *Dauphinensia*, *Mammillarisia*, *Souleyetia*, *Heterostigma*) (Fig. 4) ou partiellement fusionnés (Sect. *Vinsonia*). Les sections *Acanthostyla*, *Platyphylla*, *Lonchostigma*, *Aqualites* et *Rykiella* sont des sections préférant les milieux aquatiques ou semi-aquatiques. Elles présentent des drupes monoloculaires à stigmates spiniformes (Fig. 4). Le sect. *Acanthostyla* possède des drupes pluriloculaires/monoloculaires et se rencontre dans différents milieux allant des marécages du domaine oriental au Mont Tsaratanana (Fig. 1).

La section *Tridentistigma*, trouvée dans le massif de Tsaratanana, est caractérisée par une drupe monoloculaire à stigmates terminés par trois dents. Cette section a été placée dans le sous-genre *Vinsonia*, mais, par la forme du stigmate, elle est aussi proche du sect. *Asterodontia* (sous-genre *Rykia*) croissant dans la région du plateau de Sunda (Callmander & al. 2003).

Enfin, le sous-genre *Eydouxia*, défini en 1991 par Huynh, se caractérise par un stigmate réniforme et une infrutescence monosyncarpique. Il est endémique de l'Île Maurice.

Le genre *Martellidendron*

Martellidendron présente une bisexualité morphologique mais des fleurs fonctionnellement mâles ou femelles. Ce genre est facilement reconnaissable, car il est caractérisé par une infrutescence monosyncarpique oblongue et cylindrique, un stigmate unique réniforme et par une architecture correspondant au modèle de Leeuwenberg (plante à ramification dichotomique). Ce genre compte 6 espèces malgaches qui poussent dans la forêt humide de basse altitude de la côte est et du Domaine du Sambirano: *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callm. & Chassot, *Martellidendron cruciatum* (Pic. Serm.) Callm. & Chassot, *Martellidendron karaka* (Martelli) Callm., *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callm.) Callm. & Chassot, *Martellidendron kariangense* (Huynh) Callm., *Martellidendron gallinarum* (Callm.) Callm. *Martellidendron hornei* (Balf. f.) Callm. est l'unique espèce extra-malgache et pousse sur les îles granitiques des Seychelles.

INTRODUCTION AU GENRE *PANDANUS* A MADAGASCAR

Historique des Pandanaceae malgaches

Des générations de botanistes se sont succédées pour étudier la flore malgache, reconnue très tôt comme l'une des plus originales au Monde. En 1808, Aubert du Petit-Thouars a décrit pour la première fois des *Pandanus* provenant de Madagascar (*P. pygmaeus*). Cet essai est cependant resté infructueux, les descriptions lacunaires des plantes ne permettant pas de les identifier sur le terrain. Gaudichaud, lors de son voyage à bord du vaisseau français "La Bonite" à Madagascar, a récolté et décrit plusieurs genres dans son « Atlas de Botanique » (1841-1852); certains d'entre eux sont encore utilisés dans la classification infragénérique des Pandanaceae.

Au début du vingtième siècle, Warburg (1900) a publié 24 espèces malgaches dans une monographie des Pandanaceae. Martelli (1907, 1913, 1914) a poursuivi le travail de ses

prédécesseurs grâce au don d'innombrables échantillons récoltés par Perrier de la Bâthie au début du vingtième siècle. Il n'a malheureusement pas pu terminer et publier son travail. En 1951, Pichi-Sermolli a pu l'achever en publiant les descriptions de Martelli retrouvées à l'état de brouillon. Depuis, des chercheurs tels que St John (1960), Stone (1970a, b et c), Huynh (1974, 1979a et b, 1997, 1998, 1999a et b, 2000a et b, 2001), Guillaumet (1973) et Callmander (1996-2008) ont travaillé à démasquer le secret des Pandanaceae. En 1970, Stone a estimé à 75 le nombre des espèces de Pandanaceae malgaches.

Le genre *Pandanus* représente un élément physionomique caractéristique des formations forestières dans tous les domaines phytogéographiques de la Grande Île où ils se sont richement diversifiés, en particulier dans les forêts humides et sub-humides. Les *Pandanus* malgaches sont répartis actuellement dans 19 sections dont 14 sont endémiques (Laivao et al. 2006).

Clé des sections malgaches de *Pandanus*

1. Style spiniforme avec une surface stigmatique linéaire ou étroitement deltoïde, aigu, à extrémité tranchante, plus long que large, plus ou moins dressé, avec une surface stigmatique deltoïde. **2**

1a. Style généralement absent ou style relativement petit, jamais spiniforme ni deltoïde, mais stipité, horizontal à faiblement oblique, aussi ou parfois plus large que long, avec stigmate irrégulièrement subcirculaire à réniforme ou bilobé. **14**

2. Arbre présentant de l'anisophyllie, port « coniféroïde », présence d'une couronne de grandes feuilles à l'extrémité apicale du stipe et de touffes de feuilles plus petites sur les branches latérales portant les infrutescences. **3**

2a. Arbre ne présentant pas d'anisophyllie, port non « coniféroïde »; infrutescences sur des branches ordinaires, terminales ou axillaires. **5**

3. Ramification latérale en position hélicoïdale le long du stipe; infrutescence plurisyncarpique, rarement monosyncarpique; loges séminales alignées ou placées sur un demi-cercle. **Sect. Acanthostyla**

3a. Ramification latérale disposée en verticille le long du stipe; infrutescence toujours monosyncarpique; loges séminales placées sur deux cercles concentriques. **4**

4. Stigmates de 2 types: l'un deltoïde, central (fertile), entouré par des stigmates spiniformes (stériles) (Fig. 5E); marais et forêt littorale de l'est-nord-est. **Sect. Callmanderia**

4a. Stigmates uniquement deltoïdes (tous fertiles) (Fig. 5A); forêt humide de basse altitude et littorale de la côte est. **Sect. Guillaumetia**

5. Arbre monocaule, jamais ramifié à maturité (modèle de Corner); infrutescence axillaire. **Sect. Phaneops**

5a. Arbre toujours ramifié à maturité (modèles de Leeuwenberg, de Scarrone ou de Stone); infrutescence terminale. **6**

6. Stigmates de 2 types sur la même drupe: deltoïdes centraux (fertiles) entourés par de petits stigmates caniniformes (stériles) (Fig. 5D); feuille très coriace, large de 15-20 cm, à grandes auricules basales. **Sect. Stephanostigma**

6a. Un seul type de stigmate par drupe: deltoïde ou spiniforme; feuille coriace, largeur < 15 cm, non auriculée. **7**

7. Syncarpe subgloboïde grand (>25 cm de diamètre); stigmates deltoïdes; drupe à plusieurs carpelles (>1 stigmate par drupe). **8**

7a. Syncarpe subgloboïde plus petit (<25 cm de diamètre) ou oblong (sect. *Platyphylla*: *P. platyphyllus*); stigmates spiniformes ou tridentés (sect. *Tridentistigma*); drupe généralement à un seul carpelle (1 stigmate par drupe), sauf sect. *Rykiella* (*P. macrophyllus*). **9**

8. Stigmates subsessiles, réniformes à deltoïdes; drupes non complètement soudées à l'apex; pileus plus ou moins plat; nord de Madagascar. **Sect. Pandanus**

8a. Stigmates portés par des socles (5 mm de hauteur), deltoïdes (Fig. 5B); drupes soudées à l'apex; pileus pyramidal court; péninsule de Masoala (est). **Sect. Insuetia**

9. Arbuste aquatique; infrutescence monosyncarpique flottante; marais permanents de la région du sud-est. **Sect. Aqualites**

9a. Arbre ou arbuste terrestre; infrutescence sur les rameaux aériens; forêt littorale et de basse altitude de la côte est ou haute montagne du nord-ouest (sect. *Tridentistigma*) **10**

10. Stigmate terminé par trois dents; forêt des hautes montagnes du nord-ouest (Ambohimiravavy, Tsaratanana). **Sect. Tridentistigma**

10a. Stigmate jamais terminé par trois dents; forêt de basse altitude et littorale de la côte est. **11**

11. Infrutescence plurisyncarpique. **12**

11a. Infrutescence monosyncarpique. **13**

12. Arbre à ramification non dichotomique (modèle de Stone à croissance non limitée des branches); 1 stigmate spiniforme; forêt littorale orientale. **Sect. Imerinenses**

12a. Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Scarrone); 1-3 stigmates spiniformes; forêt ripariale de basse altitude de la côte est. **Sect. Rykiella**

13. Syncarpe oblong, cylindrique, trigone; stigmate entouré par 2 lobes latéraux (Fig. 5E); pileus indistinct. **Sect. Platyphylla**

13a. Syncarpe subglobuleux; stigmate sans lobes latéraux; pileus distinct. **Sect. Lonchostigma**

14. Stigmate oblique, recourbé sur deux plans, donnant un aspect bilobé; infrutescence polysyncarpique, petite (< 20 cm de longueur). **Sect. Foullioya**

14a. Stigmate non bilobé; infrutescence monosyncarpique parfois polysyncarpique, grande (> 20 cm de longueur). **15**

15. Drupe toujours monoloculaire; stigmate toujours à l'apex du pileus. **16**

15a. Drupe généralement pluriloculaire, rarement monoloculaire (sect. *Dauphinensia*: *P. linguiformis*); stigmates excentrés à l'apex du pileus parfois groupés à l'apex du pileus. **17**

16. Arbre à dimorphisme foliaire entre la touffe terminale et les rameaux latéraux; syncarpe très riche en drupes (100-350); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/10 de sa longueur. **Sect. Heterostigma**

16a. Arbuste sans dimorphisme foliaire; syncarpe moins riche en drupes (4-60); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/4 de sa longueur. **Sect. Souleyetia**

17. Stigmates groupés à l'apex du pileus (Fig. 5C); infrutescence généralement monosyncarpique, rarement plurisyncarpique (*P. diffusus*). **Sect. Mammillarisia**

17a. Stigmates excentrés à l'apex du pileus; infrutescence généralement plurisyncarpique, rarement monosyncarpique (sect. *Bicipites*: *P. biceps*). **18**

18. Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Leeuwenberg); partie apicale de la drupe soudée; feuilles larges (> 10 cm) et grandes (> 1 m), auriculées à la base; forêt littorale, dense humide de basse à moyenne altitude. **Sect. Dauphinensia**

18a. Arbuste à ramifications latérales en verticille (modèle de Scarrone) ou pseudo-verticille; partie apicale de la drupe libre; feuilles étroites (< 2 cm) et courtes (50 cm), sans auricules; endémique de la forêt sèche sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Nord).

Sect. Bicipites

Les sections endémiques

Pandanus sect. *Acanthostyla* Martelli

La section *Acanthostyla* est caractérisée par un port coniféroïde (Stone 1970c; Guillaumet 1973) et un dimorphisme foliaire (Fig. 38). Une touffe de grandes feuilles surmonte l'apex du stipe et des touffes de petites feuilles apparaissent sur les ramifications latérales. Les infrutescences sont polysyncarpiques ou monosyncarpiques et les drupes sont munies de stigmates spiniformes (Fig. 4F). Les *Pandanus* du sect. *Acanthostyla* croissent généralement dans la forêt humide et les enclaves humides du Domaine du Centre et de la région Boéni. Ses espèces altitudinales peuvent grimper même au-delà de 2000 m d'altitude: ex. *P. marojejicus* Callm. et Laivao, *P. sparganioides* Baker, *P. kuepferi* Calm. et al. Le sect. *Acanthostyla* comptait 21 espèces avant cette révision.

Pandanus sect. *Bicipites* Huynh

Bicipites est une section monospécifique, endémique de la forêt sèche sur substrat karstique. Elle est très facilement reconnaissable par son syncarpe composé uniquement de deux drupes et par de nombreux stigmates réniformes non groupés à l'apex du pileus (Fig. 55).

Pandanus sect. *Foullioya* Warb.

Cette petite section endémique de la Grande Île comptait 8 espèces avant sa révision taxonomique. Elle est caractérisée par un port arbustif ou buissonnant et par une infrutescence polysyncarpique constituées de drupes monoloculaires à stigmates bilobés (cf. Laivao et al. 2007). Il faut noter que *Pandanus boivinii*, décrit succinctement par Solms (1878) à partir d'un matériel incomplet, a été considéré comme une espèce appartenant au sect. *Foullioya*. *Pandanus* sect. *Foullioya* croît dans la forêt humide de basse altitude et de la forêt littorale de l'Est.

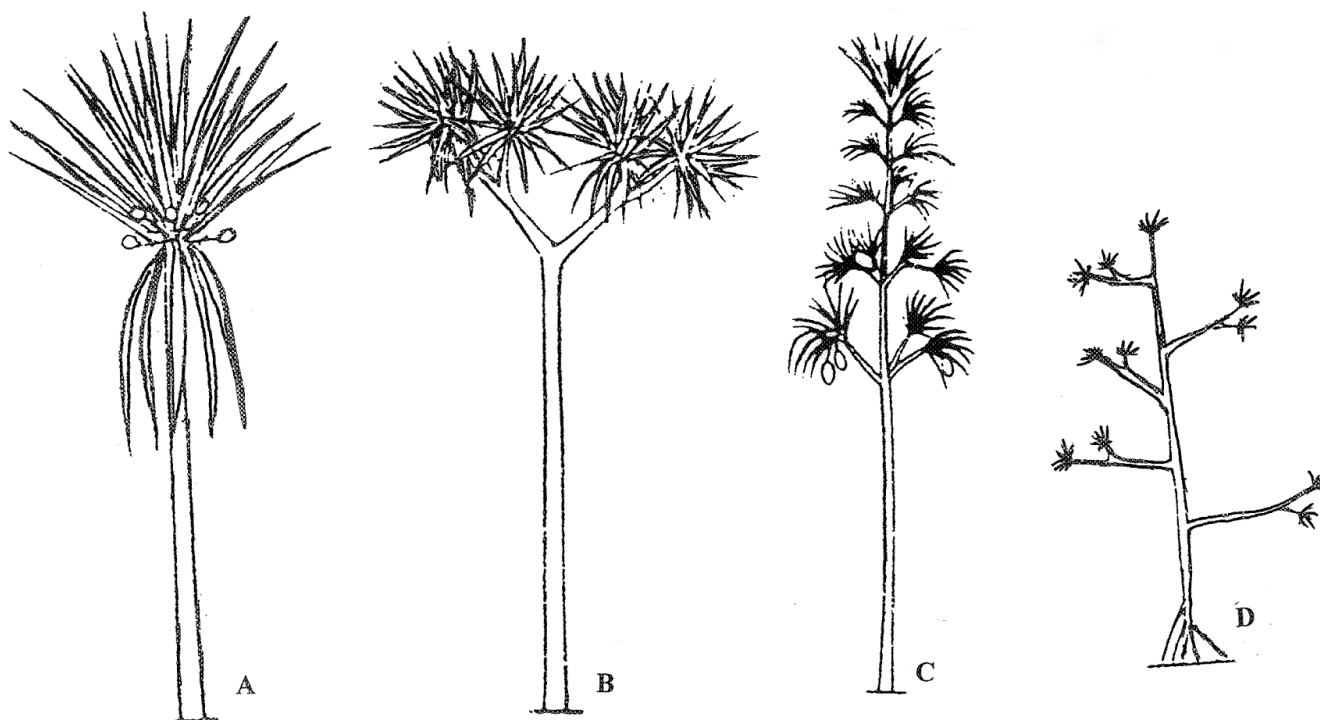
Pandanus sect. *Tridentistigma* Callm. et Wohlhauser



Fig. 5. Différents types de stigmata saillants et plats rencontrés à Madagascar (échelle = 1 cm) : **A**, *P. guillaumetii* B.C. Stone (Laivao et Arthur 188) ; **B**, *P. insuetus* Huynh (*Callmander et al. 166*) ; **C**, *P. mammillaris* Martelli & Pichi-Sermoli (*Callmander et Wohlhauser 134*) ; **D**, *P. analamazaotrensis* Martelli (*Callmander 66*) ; **E**, *P. platyphyllus* Martelli (*Callmander et al. 42*) ; **F**, *P. comatus* Martelli (*Wohlhauser et al. 513*, Photo : S. Wohlhauser). Tiré de Laivao et al. 2006.



Fig. 6. *Pandanus platyphyllus* Martelli et *Pandanus rollotii* Martelli à Ambila-Lemaitsoa (côte est) (Photo: S. Wohlhauser).



A : modèle de Corner
C : modèle de Scarrone

B : modèle de Leuwenberg
D : modèle de Stone

Fig. 7. Modèle architecturaux de *Pandanus* malgaches selon Guillaumet (1973).



Fig. 8. *Pandanus platyphyllus* Martelli, Mandena, Fort-Dauphin (*Callmander 82bis*).



Fig. 9. *Pandanus rollotii* Martelli, Mandena, Fort-Dauphin (*Callmander 82*).



Fig. 10. *Pandanus princeps* B. C. Stone, sud de Maroantsetra (*Callmander et al. 72*).



Fig. 11. *Pandanus longissimepedunculatus* Martelli, rivière près de Beforona, centre-est (*Laivao 20*).



Fig. 12. *Pandanus macrophyllus* Martelli, rivière près de Brickaville, côte est (*Callmander, Laivao et Wohlhauser 41*).

Le sect. *Tridentistigma* se distingue des autres sections de *Pandanus* malgaches par une drupe monoloculaire à stigmates terminés par trois dents (Callmander et al. 2003b: 52, figs. 4A-D). Elle est aussi caractérisée par un arbre à ramification dichotomique (modèle architectural de Leeuwenberg) (Callmander et al. 2003b: 52, figs. 3B-C). Cette section compte deux espèces (*P. tazoanii* Callm. et Wohlhauser, *P. maromokotrensis* Callm. et Wohlhauser) qui poussent sur le massif de Tsaratanana vers 1800 m d'altitude.

Le stigmate terminé par trois dents isole les espèces du sect. *Tridentistigma* au sein des *Pandanus* malgaches. Mais, il les rapproche des espèces du sect. *Asterodontia* (sous-genre *Rykia*) qui croissent dans la région du plateau du Sunda (Stone 1975b). *Pandanus* du sect. *Asterodontia* possèdent aussi une drupe monoloculaire ayant un stigmate oblique, terminé par plusieurs dents (Stone 1969: 116, fig. 2). Par ailleurs, les caractères micromorphologiques des *Pandanus* du sect. *Tridentistigma* ne permettent pas de trancher la question de leur appartenance aux sous-genres *Vinsonia* ou *Rykia* (Callmander et al. 2003).

Pandanus sect. *Stephanostigma* Pic. Serm.

Le sect. *Stephanostigma* est une petite section endémique composée de deux espèces (*P. analamazaotrensis* Martelli; *P. bipyramidatus* Martelli), très proches morphologiquement. La drupe de ces deux espèces possède deux types de stigmates: stigmates spiniformes et stériles entourant un/deux stigmate(s) pyramidal(ux)/deltoïde(s) et fertile(s) (Fig. 5D). *P. bipyramidatus* n'est connu que des fragments de la récolte de Rollot 7. Il était alors considéré comme monosyncarpique, caractère repris par Martelli et Pichi-Sermolli (1951). Les espèces du sect. *Stephanostigma* sont aussi caractérisées par la micromorphologie foliaire: ex. une zonation de la surface épidermique adaxiale et des stomates à papilles ramifiées (classe VI de la classification de Huynh 1974).

Pandanus sect. *Aqualites* B. C. Stone et Guillaumet, sect. *Imerinenses* Huynh et B. C. Stone, sect. *Lonchostigma* Huynh et B. C. Stone, sect. *Phaneops* Huynh et sect. *Platyphylla* Huynh et B. C. Stone.

Ces sections monospécifiques (excepté le sect. *Phaneops* possédant 2 espèces) sont caractérisées par une drupe munie d'un stigmate spiniforme unique. Elles poussent dans la forêt humide de basse altitude ou les forêts littorales de l'Est. Leurs caractères macromorphologiques et micromorphologiques ont permis de les isoler dans leurs sections respectives (Huynh 1979a).

P. peyrierasii B. C. Stone et Guillaumet (sect. *Aqualites*) est une espèce poussant dans les marécages du sud-est malgache, caractérisée par la zonation de la surface épidermique adaxiale et le stomate à papilles ramifiées (classe VI) sur la surface épidermique abaxiale de la feuille. *P. imerinensis* Martelli (sect. *Imerinenses*), endémique de la région de Maroantsetra (Masoala), est le seul *Pandanus* malgache possédant une feuille à stomate abaxial muni d'une papille de la classe VII (Huynh 1974) c'est-à-dire que les branches papillaires sont ramifiées plusieurs fois et ont une forme véritablement dendritique.

Pandanus rollotii Martelli (sect. *Lonchostigma*) et *P. platyphyllus* Martelli (sect. *Platyphylla*) sont des espèces endémiques du canal de Pangalanes qui longe le littoral est de Mananjary (sud-est) à Foulpointe (centre-est) (Fig. 6). Ces deux espèces produisent des arbres à ramification dichotomique (modèle architectural de Leeuwenberg) (Fig. 7). *P. platyphyllus* diffère de *P. rollotii* par l'existence de deux lobes entourant le stigmate spiniforme, un syncarpe ovoïde (Fig. 8) et par un stomate abaxial à papilles ramifiées (classe V-VI) tandis

que *P. rollotii* possède un stigmate spinescent sans lobe latéral, un syncarpe arrondi (Fig. 9) et un stomate abaxial sans papilles (classe I).

Phaneops est une petite section qui compte deux espèces: *P. princeps* B. C. Stone et *P. longissimepedunculatus* Martelli. Elle est la seule section produisant des arbres non ramifiés au sein des Pandanaceae malgaches (Fig. 10) (modèle architectural de Corner) (Guillaumet 1973). *P. princeps* est endémique de la forêt littorale de la région de Maroantsetra tandis que *P. longissimepedunculatus* croît dans la forêt humide de basse altitude vers 800 m. Ces deux espèces se diffèrent entre elles que par les caractères morphologiques de leurs infrutescences: *P. princeps* se distingue par une infrutescence monosyncarpique, un syncarpe globuleux et un pédoncule fin et court tandis que *P. longissimepedunculatus* possède une infrutescence polysyncarpique, un syncarpe ovoïde, trigone, et un pédoncule robuste et long (Fig. 11).

Pandanus sect. *Rykiella* Pic-Serm.

Rykiella est une section monospécifique, caractérisée par une drupe pluriloculaire à stigmates spiniformes et une infrutescence polysyncarpique stricte, composés de 8 syncarpes ovoïdes et trigones (Fig. 12). *P. macrophyllus* Martelli pousse au bord de ruisseaux ou de rivières dans la forêt humide de basse altitude entre 300-600 m.

Sections non-endémiques

Pandanus sect. *Dauphinensia* St John

Le sect. *Dauphinensia* a déjà été révisé en 2001 (Callmander et Laivao 2001). On dénombre 6 espèces malgaches et 2 extra-malgaches (*P. rabaiensis* Rendle, du Kenya et de la Tanzanie; *P. conglomeratus* Balf. f., de l'île Maurice, vraisemblablement éteint). Les *P.* du sect. *Dauphinensia* sont caractérisés par des stigmates distribués à la marge d'un disque apical (St John 1960) et par des feuilles larges et coriaces, munies de deux grandes auricules à leur base, portées par un arbre à ramifications dichotomiques (modèle de Leeuwenberg) (Guillaumet 1973, figs 27-30). Les espèces du sect. *Dauphinensia* malgaches s'intègrent soit dans la forêt ombrophile montagnarde comme *P. linguiformis* B. C. Stone, *P. spicatus* et *P. kimlanguii* Callm. et Laivao soit dans la forêt littorale, sur un substrat sableux, comme *P. erectus* St John, *P. dauphinensis* Martelli et *P. concretus* Baker. La dissémination des espèces de cette section, d'une île océanique à l'autre, semble probable, compte tenu de l'aérenchyme de ses drupes (Stone 1975b) qui en augmente la flottabilité.

Pandanus sect. *Heterostigma* (Gaudich.) Stone

Le sect. *Heterostigma* est circonscrit aux espèces à port pyramidal (Fig. 61), ayant une infrutescence monosyncarpique et ovoïde, composée de plusieurs centaines de drupes. Chaque drupe est munie d'un stigmate réniforme situé au milieu de sa partie supérieure. Avant la révision taxonomique du sect. *Heterostigma*, on dénombrait 7 espèces localisées essentiellement dans le Domaine occidental et du Centre de la Grande Île.

Pandanus sect. *Mammillarisia* St John

Le sect. *Mammillarisia* est caractérisé par des stigmates réniformes groupés au sommet des drupes (Fig. 5C). Il possède généralement un port arbustif grêle, une infrutescence monosyncarpique et une feuille étroite. Cette section comptait 18 espèces avant sa révision

taxonomique. Elle était jusqu'ici très hétérogène car des caractères macromorphologiques et micromorphologiques (stomate à papilles ramifiées) isolaient certaines espèces: ex. *P. insuetus* Huynh, *P. guillaumetii* B. C. Stone, *P. pichisermolli* B. C. Stone et *P. ferox* Huynh possèdent des stigmates deltoïdes (Fig. 5A), un port coniféroïde et un dimorphisme foliaire plus ou moins marqué tandis que les espèces propres au sect. *Mammillarisia* possèdent des stigmates réniformes, un port jamais coniféroïde et sans anisophyllie.

Par certains caractères macromorphologiques (feuille large, syncarpe ovoïde composé de nombreuses drupes: >100) et micromorphologiques (stomate foliaire à papilles ramifiées), *P. diffusus* Martelli paraît très isolé dans le sect. *Mammillarisia*.

Pandanus sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz

Le sect. *Souleyetia* est caractérisé par une drupe portant un stigmate réniforme à sa partie apicale. Ses représentants présentent un port arbustif grêle, offrant parfois une tendance lianescente, un syncarpe sphérique et une feuille étroite. Ils colonisent les différents domaines phytogéographiques de Madagascar. Cette section est très proche du sect. *Mammillarisia* du point de vue morphologique. Elle n'en diffère que par le nombre de stigmates.

Caractères morphologiques utilisés dans l'étude taxonomique du genre *Pandanus*

La feuille

Le matériel utilisé pour l'étude taxonomique doit être une feuille adulte, éloignée du méristème apical et issue d'une ramification latérale. La feuille de *Pandanus* est facilement reconnaissable par la présence des épines marginales plus ou moins saillantes et des épines costales sur la nervure médiane du côté abaxial. Sa dimension est utile pour une étude taxonomique. Il faut utiliser ce critère avec prudence, car la dimension de la feuille dépend étroitement du stade de développement, de son emplacement sur l'arbre et même des conditions écologiques du milieu. La feuille, à elle seule, permet parfois de déterminer les sections, exceptionnellement l'espèce (par ex. de *P. pygmaeus*).

La consistance des feuilles de *Pandanus* varie d'une espèce ou d'une section à une autre. Elle peut être coriace, membraneuse ou non. La partie apicale de la feuille joue aussi un rôle important pour l'étude taxonomique: elle peut être graduellement ou brusquement rétrécie. Ce caractère est généralement constant, mais il y a des cas où des variations du rétrécissement apical peuvent être observées sur un même arbre (ex. *P. oligocephalus*).

La partie basale de la feuille des *Pandanus* peut être caractérisée par deux grandes auricules comme chez les *P.* sect. *Dauphinensia* et *P.* sect. *Stephnostigma*. Elle embrasse quelques fois le stipe (feuille amplexicaule). Les alvéolules sur la partie basale de la feuille sont considérées comme un caractère moins important par rapport aux autres critères.

La feuille des *Pandanus* est munie d'épines marginales, d'épines dorsales et d'épines ventrales (sur la partie apicale du limbe du côté adaxial). Ces épines sont des caractères utiles en taxonomie. La dimension ou l'espacement des épines marginales dans la partie basale près des auricules s'avère utile pour déterminer les espèces au sein de certaines sections. On peut aussi utiliser la direction des épines marginales basales, qui peuvent être antrorsées (épines marginales dirigées vers l'apex de la feuille) ou rétrorsées (épines marginales dirigées vers la base de la feuille) ou perpendiculaires (épines perpendiculaires au plan du limbe). La couleur

des épines marginales joue un rôle important pour distinguer deux espèces très proches comme chez *P. variabilis* à épines marginales rougeâtres et *P. barbellatus* à épines jaunâtres. Les épines dorsales peuvent s'orienter vers la base de la feuille (épines rétrorses) ou vers la partie apicale de la feuille (épines antrorses).

Le canalicule sur la nervure principale est aussi un caractère qui peut différencier certaines espèces au sein d'une même section. On le rencontre souvent sur les feuilles larges et très coriaces (ex. sect. *Heterostigma*).

La micromorphologie foliaire du genre *Pandanus* a été étudiée par différents spécialistes afin d'élucider la classification infragénérique des Pandanaceae (Tomlinson 1965; Kam & Stone 1970; Huynh 1971; Huynh 1974 et Huynh 1979a, 1979b). Huynh (1974) a amélioré les travaux déjà entamés par ses prédécesseurs. Sa classification repose sur la présence ou l'absence de papilles sur les stomates abaxiaux et leur degré de complexité. Il reconnaît ainsi 7 classes différentes, à savoir : **classe I**, absence totale de papilles à l'appareil stomatique (Huynh 1974: 201, fig. 1); **classe II**, présence de papilles simples (formes digitées) aux cellules polaires (Huynh 1974: 201, figs. 2-6); **classe III**, chaque cellule polaire porte une papille di-ou tricéphale (Huynh 1974: 201, figs. 7-8); **classe IV**, chaque cellule polaire porte plusieurs papilles monocéphales (Huynh 1974: 201, figs. 10-11); **classe V**, chaque cellule polaire est munie de 4 ou 5 papilles monocéphales courtes portées par un socle bas (Huynh 1974: 201, fig. 12); **classe VI**, chaque cellule polaire porte une longue papille ramifiée (Huynh 1974: 201, fig. 13); **classe VII**, les papilles polaires ont une forme véritablement dendritique (Huynh 1974: 201, fig. 14) (voire la Fig. 13).

La structure des papilles est souvent couplée avec d'autres caractères anatomiques tels que la zonation de la surface épidermique abaxiale qui reflète l'alternance de bandes parallèles sur la nervure principale, les unes stomatifères, les autres non stomatifères. A noter que, Stone (1974) a utilisé les résultats des études micromorphologiques des feuilles de *Pandanus* pour établir une classification infragénérique qui est encore aujourd'hui considérée comme la référence.

Les caractères micromorphologiques de la feuille de *Pandanus*, très variés à l'échelle du genre, ont été considérés comme uniformes à l'intérieur des sections. Ils jouent donc un rôle important dans la définition des unités infragénériques. Il est clair que les caractères micromorphologiques ne permettent pas de distinguer les espèces. En revanche, ils sont importants pour établir les affinités des espèces à l'intérieur d'un groupe taxonomique.

La méthode par acétolyse a été utilisée pour détacher les deux cuticules de la feuille qui sont ensuite colorées dans une solution alcoolique de bleu cristal (Huynh 1971). Cette méthode permet d'observer le type de stomate abaxial et adaxial, ainsi que la zonation de la surface foliaire sous un microscope optique.

L'architecture

Les Pandanaceae possèdent des formes architecturales variées. Le port arborescent ou arbustif caractérise les genres *Martellidendron*, *Sararanga* et *Pandanus* tandis que le genre *Freycinetia* se distingue par un habitus lianescent. L'architecture peut ainsi aider à la détermination du groupe naturel d'un taxon. La Grande Île est considérée comme un centre de conservation de formes archaïques et secondaires (Guillaumet 1973). L'étude de l'architecture

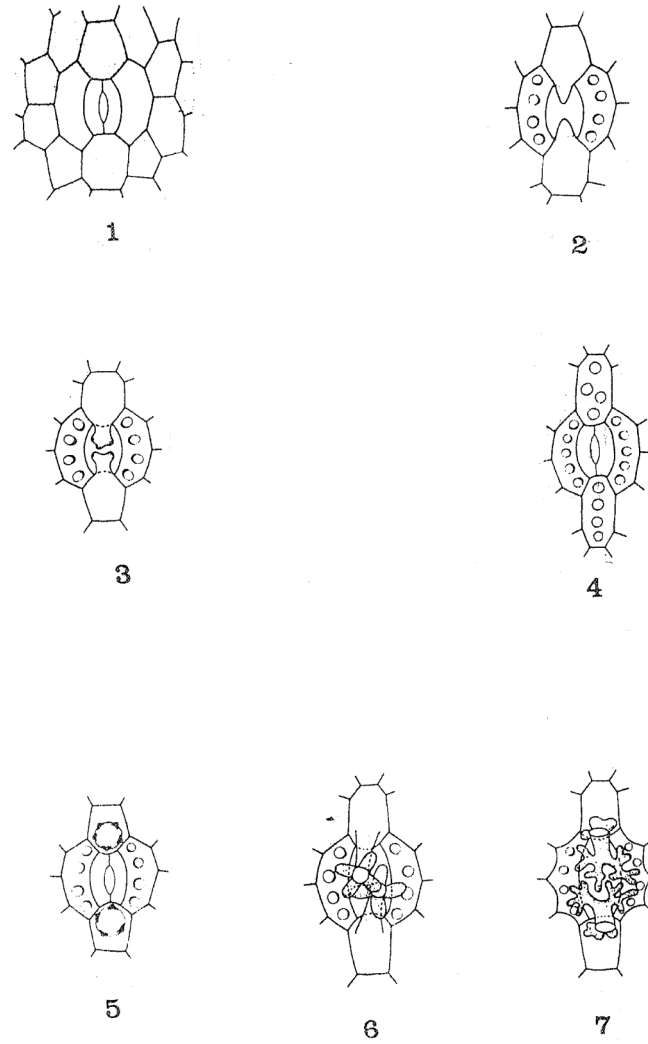


Fig. 13. Classification des stomates foliaires abaxials (selon Huynh 1974)

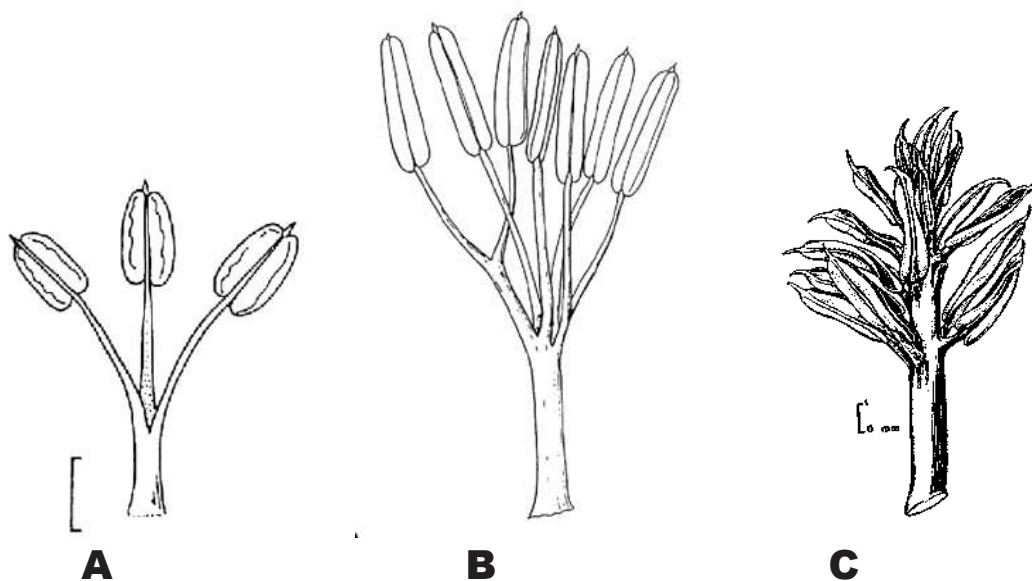


Fig. 14A-C. Fleur mâle de *Pandanus*. **A.** Fleur en pseudo-ombelle: filets fixés directement à l'apex de la colonne staminifère (*P. pygmaeus*); **B.** Fleur en pseudo-subombelle: filets de certaines étamines sont soudées et ensuite fixées à l'apex de la colonne staminifère (*P. analamazaotrensis*). **C.** Fleur en racème du sous-genre *Pandanus* (dessin tiré de Huynh 1977 et Stone 1975).

des *Pandanus* malgaches, fondées sur les recherches de Hallé et Oldman (1970), a permis à Guillaumet (1973) de reconnaître quatre modèles architecturaux différents, à savoir:

(a) arbre monocaule c'est-à-dire sans ramifications latérales le long du stipe, les feuilles se regroupant en couronne à l'extrémité apicale du stipe (**modèle de Corner**) (Guillaumet 1973: 500, fig.1) (Fig. 6).

(b) arbre ramifié à structure articulée c'est-à-dire à chaque arrêt de croissance du stipe ou d'une branche, deux autres branches apparaissent, conférant à la plante une fausse dichotomie (**modèle de Leeuwenberg**) (Guillaumet 1973: 500, figs. 2, 3, 5-7, 9-11) (Fig. 6).

(c) stipe monopodique à croissance rythmique: les branches présentent une disposition verticillée ou subverticillée le long du stipe (**modèle de Scarrone**) (Guillaumet 1973: 502, figs. 1-16) (Fig. 6).

(d) stipe monopodique à croissance continue: les branches latérales sont disposées sur le stipe de manière continue et diffuse (**modèle de Stone**) (Guillaumet 1973: 504, figs.1-9) (Fig. 6).

Guillaumet (1973) a établi un schéma qui présente les relations possibles entre ces quatre formes architecturales. Le modèle de Corner (arbre monocaule) ne concerne que les deux *Pandanus* du sect. *Phaneops*. Il est considéré comme l'architecture la plus ancienne des *Pandanus* malgaches. Il pourrait donner naissance aux modèles de Stone et de Scarrone par l'apparition des rameaux axillaires végétatifs, puis fertiles à la place des inflorescences axillaires des *Pandanus* du sect. *Phaneops*. Les *Pandanus* avec des axes à croissance limitée (modèle de Leeuwenberg) semblent être les plus isolés, car il est difficile, voire impossible, d'atteindre leurs formes à partir des trois autres modèles architecturaux de *Pandanus* malgaches ou vice versa (Guillaumet 1973: 516, fig.6).

Les racines adventives sont plus ou moins présentes chez la plupart des *Pandanus* malgaches mais leur position sur la plante peut différencier les taxons ou groupes taxonomiques. Par exemple, les *Pandanus* du sect. *Foullioya* possèdent des racines échasses qui soutiennent soit le stipe soit les branches inférieures.

Enfin, la taille de l'arbuste ou de l'arbre ainsi que le diamètre du stipe à hauteur d'homme constituent aussi des critères diagnostiques.

L'infrutescence

L'infrutescence est indispensable à la taxonomie des Pandanaceae puisque toutes les études taxonomiques effectuées sur cette famille sont basées sur la morphologie macroscopique de ses fruits et ses infrutescences matures. Une infrutescence est composée d'un syncarpe (infrutescence monosyncarpique) ou de nombreux syncarpes (infrutescence poly- ou plurisyncarpique) soutenus par un pédoncule. On observe parfois un ou deux syncarpes avortés placés sur la partie inférieure d'une infrutescence portant un syncarpe fertile, de dimension normale, fixé à l'extrémité apicale du pédoncule.

Chaque syncarpe est constitué de drupes dont le nombre et la forme varient selon les espèces ou les sections. La drupe possède deux parties: la partie supérieure appelée « pileus » ou casque et la partie inférieure qui présente souvent une proportion assez grande par rapport au

pileus. Le pileus peut prendre diverses formes, hémisphérique ou pyramidale, porter ou non des côtes saillantes.

La coupe longitudinale de la drupe permet de reconnaître la position de la loge séminale (infra- ou supra-médiane, médiane) et la nature du mésocarpe (fibreux ou médullo-fibreux). On mesure la dimension de l'endocarpe. L'étude anatomique de la drupe nous permet d'observer si les loges sont fertiles ou stériles. Des loges séminales stériles sont présentes chez les *Pandanus* des sects. *Callmanderia* et *Stephanostigma* qui possèdent deux types de stigmates sur le pileus.

Le stigmate est « le caractère clé » permettant de distinguer directement les sections. Il est placé sur la partie supérieure du pileus et ses formes sont bien contrastées : spiniformes, réniformes, bilobés, deltoïdes, dentoïdes ou caniniformes. Deux types différents de stigmates peuvent même coexister à l'apex du pileus. La distribution des stigmates sur le pileus varie selon le groupe taxonomique. Ainsi, chez les *P.* sect. *Mammillarisia*, les stigmates sont groupés, tandis que chez les *Pandanus* du sect. *Dauphinensia*, les stigmates sont dispersés sur le pourtour du sommet de la drupe. La dimension du stigmate peut aussi donner des informations intéressantes pour certains taxons. Ainsi, *P. callmanderiana* possède des stigmates spiniformes stériles plus longs que ceux des *Pandanus* du sect. *Stephanostigma*. Il est donc très difficile de déterminer une collection incomplète ou un échantillon avec des stigmates cassés ou non visibles.

La fleur mâle

La fleur mâle des *Pandanus* malgaches n'est connue que pour 11 sections sur 16 existantes actuellement. La variation morphologique des fleurs mâles est faible comparée au fruit femelle. Il est généralement difficile, voire impossible, de l'utiliser pour identifier les espèces entre elle à part dans le genre *Martellidendron* (Callmander 2002). Cependant, la fleur mâle permet généralement de différencier les sections entre elle.

Dans le sous-genre *Vinsonia*, l'appareil mâle est formé d'une colonne à l'apex duquel les filets des étamines sont insérés plus ou moins au même niveau ou à différents niveaux. Ceci donne un aspect en chandelier à la différence du sous-genre *Pandanus* où la disposition est en racème (Stone 1974) (Fig. 14C). Si la colonne se ramifie plusieurs fois, sur plusieurs niveaux différents, on observe un aspect en chandelier (*fleurs en pseudo-subombelle*) (Fig. 14A); dans le cas où les étamines sont peu nombreuses, la colonne peut se ramifier une fois et cet aspect en chandelier n'est pas visible (*fleurs en pseudo-ombelle*) (Fig. 14B).

Sect. Acanthostyla

L'inflorescence mâle du sect. *Acanthostyla* n'est connue que de quatre espèces: *P. laxespicus*, *P. mangokensis*, *P. namakiensis* et *P. pulcher*. Elle est caractérisée soit par la présence de colonnes staminifères fortement ramifiées (*fleurs en pseudo-subombelle*) comme *P. mangokensis* et *P. namakiensis*, soit par des colonnes staminifères qui se ramifient une fois comme *P. laxespicus* et *P. pulcher* (*fleurs en pseudo-ombelle*) (Martelli et Pichi-Sermolli 1951). Sur un même individu, ces deux types d'inflorescences coexistent souvent.

Sect. Aqualites

L'inflorescence mâle de cette section endémique et monospécifique (*P. peyrierasii*) est caractérisée par des filets généralement libres qui se placent à l'apex de la colonne tandis que

certaines inflorescences mâles sont ramifiées 1-3 fois et présentent rarement un aspect en chandelier. A noter que les filets sont généralement épais (Stone et Guillaumet, 1972)

Sect. Bicipites

L'inflorescence mâle est composée de cinq à sept épis. La colonne staminale est très courte (inférieure à 1 mm de longueur) ou inexistante. Elle est ramifiée une à deux fois: c'est-à-dire que les étamines sont soit libres et directement fixées à l'apex de la colonne staminifère (Stone 1970: 130, Pl. 2, 6), soit soudées par leurs filets, les anthères étant fixées en bouquet à l'apex de la colonne staminifère (Stone 1970: 130, Pl. 2, 5).

Sect. Dauphinensia

Seules les inflorescences mâles de deux espèces de la section sont actuellement connues (sur les six existantes): *P. concretus* et *P. dauphinensis*. Ces deux espèces présentent une colonne staminifère ramifiée mais la ramification de *P. concretus* est plus accentuée que celle de *P. dauphinensis*. De plus, *P. dauphinensis* se distingue par une colonne staminifère large (2 mm vs 1-1,5 mm) et renflée dans sa partie apicale (Callmander et Laivao 2001: 61, Fig. 21).

Sect. Foullioya

L'inflorescence mâle du sect. *Foullioya* est connue pour trois espèces: *P. longecuspidatus*, *P. malgassicus* et *P. pygmaeus*. Chez *P. longecuspidatus*, elle est composée de 7-8 épis mesurant environ 10 cm de longueur. Sa fleur mâle est généralement une pseudo-ombelle (Huynh 1977: 457, Figs. 13-16), les étamines étant fixées à l'apex de la colonne staminifère. La colonne staminifère de *P. malgassicus* est pourvue de 2-4 branches primaires, insérées au même niveau dans sa partie apicale (Huynh 1977: 460, fig. 20). L'inflorescence de *P. pygmaeus* est très courte (6 cm de long) et renferme 6-7 épis.

Sect. Heterostigma

Sur les sept espèces du sect. *Heterostigma*, seules deux d'entre elles possèdent une fleur mâle connue: *P. ambongensis* et *P. cephalotus*. La première espèce possède une inflorescence composée de 10 à 15 épis. Ses colonnes staminifères sont ramifiées et donnent un aspect en chandelier. *Pandanus cephalotus* possède aussi une inflorescence mâle présentant un aspect en chandelier, mais sa colonne staminifère est plus longue que celle de *P. ambongensis* (8-12 mm vs 4-6 mm).

Sect. Imerinenses

L'inflorescence mâle de cette section monospécifique est connue. Elle est composée de 3-20 étamines dont les filets sont souvent soudés. *Pandanus imerinensis* possède un appareil mâle en chandelier, en raison de la ramification de sa colonne staminifère (Callmander et Laivao 2003: 61, fig. 6 E).

Sect. Lonchostigma

L'unique espèce du sect. *Lonchostigma* possède généralement des colonnes ramifiées plusieurs fois. Ceci donne un aspect en chandelier à son appareil mâle (Huynh 1977: 460, fig. 22). On peut aussi observer des filets libres qui sont fixés à l'apex de la colonne staminifère (Huynh 1977: 460, fig. 21). A noter que les filets sont généralement fins.

Sect. Mammillarisia

L'inflorescence mâle de cette section n'est connue que pour 4 espèces. La colonne staminifère de *P. diffusus* porte 11-19 étamines. Certaines branches primaires se ramifient 1-2 fois tandis que les autres (branches primaires) portent directement des anthères apiculées. Cette structure

lui confère un aspect en pseudo-subombelle (Huynh 1977: 454, fig. 7). *Pandanus vandamii* est caractérisé par une inflorescence mâle à colonne faiblement ramifiée. En revanche, *P. sambiranensis* possède une colonne staminifère très ramifiée qui présente un aspect en chandelier très marqué (Huynh 1977: 454, figs. 10, 11). *Pandanus mammillaris*, espèce type de la section, est caractérisé par une colonne faiblement ramifiée, c'est-à-dire parmi les 5 branches primaires portées par la colonne, il n'y a qu'une branche qui est ramifiée une seule fois et les autres non (Huynh 1977: 454, figs. 12).

Sect. *Souleyetia*:

L'inflorescence mâle de cette section n'est connue que de sept espèces: *P. dyckioides*, *P. ambohitantelensis*, *P. longipes*, *P. tsaratananensis*, *P. pristis*, *P. leptopodus* et *P. isalicus*. Leurs colonnes staminifères sont faiblement ramifiées, c'est-à-dire que les colonnes se ramifient souvent une seule fois et chaque branche primaire porte une anthère. On observe rarement des colonnes staminifères fortement ramifiées. Par contre, *P. isalicus* se distingue par une inflorescence longue (>30 cm) tandis que toutes les autres espèces possèdent une inflorescence mâle plus courte, de 15-20 cm. Nous verrons que cette espèce ne trouve pas sa place dans la section *Souleyetia*.

Sect. *Stephanostigma*

Le sect. *Stephanostigma* possède deux espèces: *P. analamazaotrensis* et *P. bipyramidatus*. Seule l'inflorescence mâle du premier taxon est connue: ses colonnes sont ramifiées une ou deux fois c'est-à-dire que les filets sont soit fixés à l'apex de la colonne staminifère, soit soudés entre eux avant de se fixer sur la colonne (Martelli et Pichi-Sermolli 1951: 119, figs. 19i et l). Ceci confère à *P. analamazaotrensis* un androcée en pseudo-subombelle et en pseudo-ombelle.

L'inflorescence mâle est inconnue pour les sections suivantes: sect. *Tridentistigma*, sect. *Phaneops*, sect. *Platyphylla* et sect. *Rykiella*.

Statut de conservation fondé sur la Liste Rouge des espèces (UICN Red List)

Sans de nouvelles prospections, les récoltes réalisées jusqu'ici constituent le seul moyen d'évaluer les menaces exercées sur les *Pandanus* malgaches. Dans la mesure du possible, les échantillons d'herbier sont géoréférencés et les cartes de répartition sont réalisées en utilisant ArcView 3.1 (ESRI 1999). Les informations brutes découlant des cartes de distributions sont utilisées pour évaluer le risque d'extinction de chaque espèce. En effet, le risque d'extinction d'un taxon donné s'obtient en calculant cinq indices: a) nombre de sous-populations; b) zone d'occurrence (EOO); c) zone d'occupation (AOO); d) présence/absence dans des zones protégées et découlant de celui-ci; e) le déclin continu (predicted future decline) (UICN 2001). Dans cette étude, les degrés de risque d'extinction selon l'échelle de l'UICN sont fondés sur le calcul présenté dans Callmander et al. (2007).

a et d) Nombre de sous-populations et présence/absence dans des zones protégées

Le nombre de sous-populations composant une population totale d'une espèce est estimé en superposant les lieux de récoltes du taxon sur une grille composée de cellules de 100 km² (Schatz et al. 2000). Chaque cellule occupée par une ou plusieurs récoltes est considérée comme une sous-population et si deux ou plusieurs cellules sont adjacentes alors elles ne forment qu'une seule sous-population. Le nombre de sous-populations localisées dans des

réserves naturelles est obtenu en confrontant la distribution des sous-populations avec celle des réserves naturelles.

b) Zone d'occurrence (EOO)

La zone d'occurrence d'une espèce est définie comme la superficie délimitée par la ligne imaginaire continue la plus courte possible pouvant renfermer tous les sites connus, à l'exclusion des individus erratiques. La zone d'occurrence est donc représentée par un polygone convexe minimum délimité par les récoltes connues.

c) Zone d'occupation (AOO)

La zone d'occupation est la superficie occupée par un taxon au sein de la « zone d'occurrence », à l'exception des individus errants. Selon Schatz et al. (2000), la zone d'occupation est estimée en superposant les localités d'un taxon donné sur une grille composée de cellules de 100 km² et en comptant le nombre de cellules occupées. Willis et al. (2003) proposent une autre méthode consistant à ajuster la taille de la maille de la grille en fonction du patron de distribution des espèces. La taille de la cellule est obtenue en prenant le 10^{ème} du diamètre du polygone EOO. Le diamètre est défini comme la distance maximum entre deux points du polygone EOO. Finalement, Callmander et al. (2007) propose une grille de 9 km² pour calculer l'AOO d'un taxon.

e) Déclin continu (predicted future decline)

La notion de déclin continu est légèrement modifiée selon Schatz et al. (2000). Le déclin continu d'une espèce est estimé comme la réduction prédite de la zone d'occupation. Il se calcule comme suit:

Déclin continu = Zone d'occupation en dehors des réserves naturelles (km²) / Zone totale d'occupation (km²) * 100

La valeur obtenue est ignorée si une espèce a ≥ 5 sous-populations qui ne sont pas menacées et sont donc non menacées pour au moins 3 générations.

Cette estimation est basée sur deux assumptions reflétant une tendance générale à Madagascar. Premièrement, il est probable que dans les prochaines décennies tous les milieux primaires non localisés dans des réserves naturelles disparaissent. Secondairement, il est assumé que la perte de végétation primaire située dans des réserves naturelles sera faible. Cette assumption ne s'applique pas à des espèces pouvant se maintenir et se reproduire dans des milieux perturbés.

La Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN (2001) a défini 9 degrés dans l'évaluation de la vulnérabilité d'une espèce : éteint (EX), éteint à l'état sauvage (EW), en danger critique d'extinction (CR), en danger (EN), vulnérable (VU), quasi menacé (NT), préoccupation mineure (LC), données insuffisantes (DD) et non évalué (NE). Pour qu'une espèce soit qualifiée de menacée, elle doit être attribuée à CR, EN ou VU. La structure des catégories est représentée dans la figure 15.

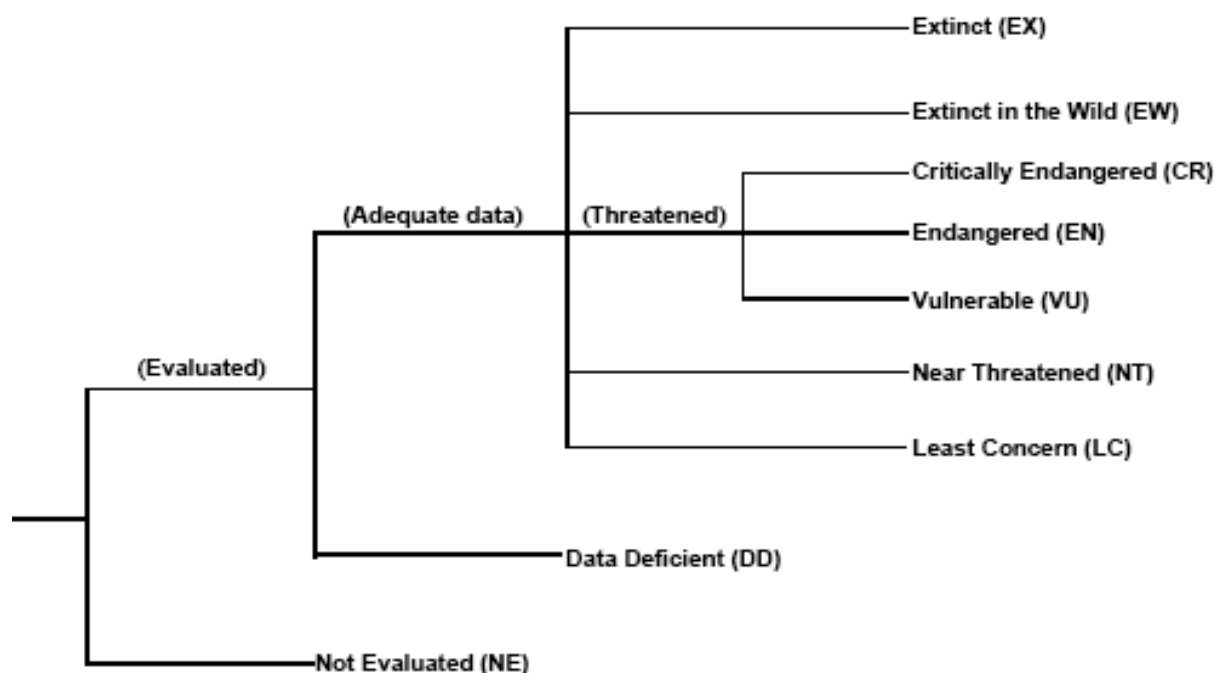


Fig. 15. Structure des catégories de l'UICN

Un taxon est dit:

- Eteint (EX), lorsqu'il ne fait aucun doute que le dernier individu a disparu.
- Eteint à l'état sauvage (EW), lorsqu'il ne survit qu'en culture, en captivité ou dans le cadre d'une population (ou de populations) naturalisée(s), nettement en dehors de son ancienne aire de répartition.
- En danger critique d'extinction (CR), lorsqu'il est confronté à un risque extrêmement élevé d'extinction à l'état sauvage.
- En danger (EN), lorsqu'il est confronté à un risque très élevé d'extinction à l'état sauvage.
- Vulnérable (VU), lorsqu'il est confronté à un risque élevé d'extinction à l'état sauvage.
- Quasi menacé (NT), lorsqu'il est près de remplir les critères correspondant aux catégories du groupe menacé ou qu'il les remplira probablement dans un proche avenir.
- Préoccupation mineure (LC), lorsqu'il ne remplit pas les critères des catégories ci-dessus.
- Données insuffisantes (DD), lorsqu'on ne dispose pas d'assez de données pour évaluer directement ou indirectement le risque d'extinction du taxon.

- Non évalué (NE), lorsqu'il n'a pas encore été confronté aux critères.

L'attribution d'un taxon à une catégorie de menace se fait à l'aide des 5 critères quantitatifs (*a-e*), mentionnés ci-dessus. Chaque fois qu'un taxon remplit un de ces critères, il peut être classé dans la catégorie de menace correspondante, mais chaque taxon devrait être évalué en fonction de tous les critères. Les critères utilisés dans le système proposé par l'UICN ont été élaborés afin de s'adapter à tous les organismes (sauf micro-organismes); par conséquent peu sont généralisables à tous les groupes taxonomiques. Dans cette étude, seuls les critères *a* et *b* sont applicables aux données disponibles.

Les coordonnées géographiques de toutes les récoltes ont été relevées à l'aide du «Global Positioning System» et les anciennes récoltes ont été géoréférencées *post-facto* grâce au gazetier (Schatz et Lescot 2005) et aux cartes topographiques. Ces coordonnées sont indiquées par des crochets dans le texte. Les cartes de distribution ont été réalisées grâce à ArcView GIS (la version 3.2a); la distribution des espèces est présentée en superposition de la carte bioclimatique de Cornet (1974) adaptée par Schatz (2000) à cinq zones.

Les Pandanaceae ont été utilisés comme exemple pour une étude de conservation à Madagascar (Callmander et al. 2007). Dans le même temps, les méthodes utilisées pour obtenir les critères de l'UICN ont été évaluées. Ces méthodes ont été utilisées dans le présent travail pour calculer le statut de conservation des espèces (cf. Callmander et al. 2007).

Les difficultés propres à la faille des Pandanaceae

Problèmes liés à l'échantillonnage

Martelli et Pichi-Sermolli (1951) ont évoqué pour la première fois le problème de la détermination des *Pandanus* en relevant que leur taxonomie reposait souvent sur les infrutescences mais que les échantillons d'herbier (feuille et infrutescence) étaient souvent immatures et incomplets. Les stigmates qui constituent le caractère fondamental pour la détermination du sous-genre, de la section ou des espèces, sont fragiles et cassants. Or, la confusion entre stigmates réniformes et stigmates spiniformes peut se produire si la base des stigmates spiniformes est cassée. Les lieux de récoltes sont souvent imprécis et des substitutions de matériels se sont parfois produites (Callmander 2001; Callmander & Laivao 2002a).

Problèmes du concept spécifique

Les avis des taxonomistes divergent sur les caractères diagnostiques à privilégier pour distinguer une espèce, surtout lorsqu'il s'agit de plantes dioïques dont la détermination repose uniquement sur l'infrutescence. Les spécialistes des Pandanaceae ont adopté des concepts différents pour délimiter les sections et surtout pour circonscrire les espèces. Martelli et Pichi-Sermoli (1951) ont commencé à améliorer la classification effectuée par leurs prédécesseurs en se basant sur le type des stigmates et leur position sur le pileus. Ils n'ont pas échappé à toute erreur, en particulier en mettant les *Pandanus* des sect. *Dauphinensia* et *Mammillarisia* dans la même section *Vinsonia*. Il en est de même pour *Pandanus rollotii* et *Pandanus imerinensis* placés au sein de la section *Rykia*. Certains auteurs, tel Saint John (1968), ont cherché à mieux définir les espèces en se fondant sur la biométrie des appareils végétatifs et reproducteurs. Huynh a élargi les connaissances en prenant en considération les caractères micromorphologiques, dont l'utilité dans la distinction des sections s'est révélée assez

remarquable (Huynh 1974, 1979, 1998, 1999, 2000). En plus de ces critères, Stone a utilisé les caractères qualitatifs, prenant en considération le degré de maturation des syncarpes et des feuilles (Stone 1970 a et b, 1974).

Aux études ci-dessus, il manquait une dimension indispensable dans l'étude de plantes de grandes tailles, très peu récoltées, celle des observations de terrain. Grâce à une prospection très large, nous avons pu réunir des informations inconnues sur l'écologie, l'architecture, la variabilité de la dimension des feuilles, la structure des infrutescences, sur plusieurs individus conspécifiques. Ces observations n'ont pas vraiment été exploitées dans le passé. Ces nouvelles observations devaient fournir les données nécessaires pour évaluer, et si nécessaire corriger, le concept spécifique appliqué aux Pandanaceae et la systématique de la famille.

LE CONTEXTE DE CE TRAVAIL ET LES BUTS

Madagascar constitue un des centres majeurs de diversité de la famille des Pandanaceae. Guillaumet (1973) a ainsi considéré Madagascar comme un grand centre de conservation de formes archaïques et secondaires. Le nombre d'espèces s'élève à 91 (Callmander et al. 2007). Avant 1996, les *Pandanus* malgaches étaient peu connus et certains groupes taxonomiques apparaissaient comme très artificiels. Ce constat est lié à la qualité des données et du matériel disponible. Nous avons commencé par la recherche bibliographique dans les différents centres de recherches et les Universités (Faculté des Sciences d' Antananarivo et de Neuchâtel). Grâce à des missions de terrains sur la Grande Île durant ces quinze dernières années, nous avons pu récolter plus de 200 spécimens. Ces nouvelles récoltes ont été complétées par l'analyse de différentes collections de *Pandanus* de Madagascar dans les principaux herbiers réunissant les anciennes récoltes (ca. 550): Bishop (BISH), Florence (FI), Genève (G), Kew (K), Kuala Lumpur (KUL), Missouri (MO), Paris (P), Philadelphie (PH), et Antananarivo (TAN et TEF). Ce travail constitue une partie de la révision globale des Pandanaceae malgaches et a pour but de compléter et réviser les données relatives à des taxons et sections présentant des lacunes. Nous présentons ici la révision taxonomique des *Pandanus* appartenant à sept sections: sect. *Acanthostyla*, sect. *Bicipites*, sect. *Foullioya*, sect. *Heterostigma*, sect. *Mammillarisia*, sect. *Souleyetia* et sect. *Stephanostigma*.

Ce travail, grâce à des missions de terrains et l'observation de la quasi-totalité des collections de *Pandanus* malgaches dans les différents herbiers, a permis:

- (a)- de **corriger la description** des taxons douteux et mal décrits, en particulier pour les espèces récoltées durant le XIX^{ème} et la première partie du XX^{ème} siècle. De nouvelles espèces ont aussi été décrites,
- (b)- de **mettre en synonymie plusieurs espèces** qui ont été décrites sur la base de collections incomplètes souvent avec une infrutescence immature,
- (c)- de **rendre les sections plus naturelles**. La découverte d'une nouvelle espèce à stigmates saillants dans la forêt littorale orientale nous a conduit à réorganiser les espèces à stigmates saillants du sect. *Mammillarisia* en créant de nouvelles sections.
- (d)- d'**établir une clé de détermination** aboutissant à toutes les sections malgaches. Cette clé se veut accessible à toute personne ayant collecté un *Pandanus* sur la Grande île. En plus, une clé menant aux espèces est proposée au sein de chaque section révisée.

(e)- d'établir la répartition géographique des Pandanaceae malgaches révisés ici ainsi que leur **statut de conservation** de l'UICN.

RESULTATS

Les résultats seront focalisés sur les sections qui n'ont pas encore fait l'objet d'une révision, soit sept sections qui seront incluses dans la *Flore de Madagascar et des Comores*. Deux articles déjà publiés consacrés respectivement aux trois nouvelles sections à stigmates saillants de la côte est, avec une clé de détermination des sections de *Pandanus* malgache et la révision du sect. *Foullioya* figurent dans le présent mémoire. Les autres travaux publiés dans le cadre de notre révision globale des Pandanaceae malgaches seront regroupés à la fin du manuscrit.

Révision de la sect. *Acanthostyla* Martelli, *Soc. Tosc. Sci. Nat. Pisa* 42: 57 (1933).

Introduction

La sect. *Acanthostyla* a été décrite par Martelli (1933) pour réunir les espèces malgaches à stigmate spinescent. Ces espèces avaient auparavant été rattachées par Warburg (1900) à la sect. *Vinsonia*. Cette section endémique de Madagascar est caractérisée par une drupe uniloculaire/pluriloculaire et un stigmate spiniforme présentant une surface stigmatique linéaire disposée longitudinalement. Ces stigmates peuvent s'aligner ou se placer sur un demi-cercle.

La sect. *Acanthostyla* est généralement constituée d'espèces arborescentes à port dit « coniféroïde » (Stone 1970c). Elle est, en effet, souvent caractérisée par une anisophyllie très marquée c'est-à-dire portant à l'apex du stipe une couronne de feuilles plus amples que celles des rameaux latéraux portant les infrutescences (dimorphisme foliaire) (Stone 1970c). Cette architecture est unique dans le genre *Pandanus* et montre que la flore malgache possède des lignés d'espèces à caractère unique, témoin d'une évolution certainement ancienne.

Le type de la section, *Pandanus spinifer* Warb., a brûlé à Berlin pendant la Seconde Guerre mondiale. Cependant, nos travaux ont permis de retrouver une partie de la collection de Hildebrant à Florence (cf. *P. spinifer*).

La découverte de nouvelles espèces croissant en altitude (Huyhn 1999b; Callmander et al. 2003b) et de *Pandanus fetusus* (Huyhn 2000a) porte le nombre d'espèces de la sect. *Acanthostyla* à 22 avant cette révision. Ces espèces poussent dans les régions humides ou sub-humides de la Grande Ile. On trouve en effet ces espèces dans les forêts du Domaine oriental et central de Madagascar.

Cette révision permet de ne retenir que 17 espèces dans la sect. *Acanthostyla*. Quatre espèces sont considérées comme synonymes d'espèces existantes. Une cinquième espèce, *Pandanus petrosus* Martelli est exclue de la section et n'est pas considéré comme une bonne espèce. Une clé des espèces retenues est présentées.

Taxonomie

Pandanus section *Acanthostyla* Martelli

Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Processi, XLII, 57 (1933). — *Pseudorykia* Martelli, *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 122 (1951) [in sched.]. — Type: *Pandanus spinifer* Warb.

ESPECES INCLUDES: *P. acanthostylus* Martelli, *P. andringitrensis* Huynh, *P. alpestris* Martelli, *P. alveolatus* Huynh, *P. ceratophorus* Baker, *P. comatus* Martelli, *P. kuepferi* Callm., Wohlh. & Laivao, *P. longistylus* Martelli & Pic. Serm., *P. marojeticus* Callm. & Laivao, *P. mangokensis* Martelli, *P. namakiensis* Martelli, *P. pluriaculeatus* Huynh, *P. pluriloculatus* St. John, *P. pseudobathiei* Pic. Serm., *P. sparganioides* Baker, *P. spinifer* Warb., *P. tabellarius* Huynh.

Clé de détermination

- 1- Infrutescence monosyncarpique **2**
- 1a- Infrutescence polysyncarpique **4**

- 2- Pédoncule robuste (>10 mm de largeur); drupe grande (>25 mm de longueur), ¼ libre; épines marginales de la base de la gaine grandes (>1 mm de longueur); forêt littorale orientale et humide de basse altitude (<300 m) *P. comatus* Martelli
- 2a- Pédoncule jamais robuste (<10 mm de largeur); drupe petite (<25 mm de longueur), 1/3 drupe libre; épines marginales de la base de la gaine petites (<1 mm de longueur); forêt humide basse et moyenne altitude (600-1750 m) **3**

- 3- Syncarpe ovoïde composé d'environ 40-50 drupes; drupe petite (<20 mm de longueur); pileus à côtes saillantes et partie apicale légèrement concave; forêt humide de moyenne et haute altitude du massif de Manongarivo (1100-1880 m d'altitude) *P. pluriaculeatus* Huynh
- 3a- Syncarpe généralement oblong rarement ovoïde composé d'environ 35 drupes; drupe grande (>20 mm de longueur); pileus dépourvu des côtes saillantes et partie apicale jamais concave; forêt humide de basse et moyenne altitude de la côte orientale (600-1000 m d'altitude) *P. ceratophorus* Baker

- 4- Stigmate généralement unique **5**
- 4a- Stigmates nombreux (≥ 2) **11**

- 5- Feuille large (>25 mm), à épines marginales inférieures longues (>20 mm de longueur); syncarpe composé de drupes nombreuses (>60 drupes) **6**
- 5a- Feuille étroite (<25 mm), à épines marginales inférieures courtes (<20 mm de longueur); syncarpe moins riche en drupes (<60 drupes) **7**

- 6- Feuille longue (>100 cm); drupe grande (>2 cm de longueur); endémique du massif de Tsaratanana (1750 m) *P. kuepferi* Callm, Wohlhauser & Laivao
- 6a- Feuille courte (<100 cm); drupe petite (<2 cm de longueur); endémique du massif de Marojejy (1850-2100 m) *P. marojejicus* Callm. et Laivao

- 7- Partie libre de la drupe en forme de dôme ou aplatie au sommet **8**
- 7a- Partie libre de la drupe en forme de pyramide, jamais aplatie au sommet **10**

- 8- Pileus strié, à côtes saillantes peu marquées; drupe 1/5 supérieure libre *P. tabellarius* Huynh
- 8a- Pileus jamais strié, à côtes saillantes bien marquées; drupe 1/3 supérieure libre **9**

- 9- Syncarpe globuleux; feuille progressivement rétrécie à l'apex; pileus court (<5 mm); hautes montagnes du Nord (1000-2100 m) *P. pseudobathiei* Martelli et Pic.-Serm.
- 9a- Syncarpe ovoïde rarement subglobuleux; feuille brutalement rétrécie à l'apex; pileus long (>5 mm); Marojejy, Masoala et Zahamena (340-800 m) *P. alveolatus* Huynh

- 10- Drupe ½ supérieure libre; pileus à côtes saillantes très marquées; syncarpe subglobuleux composé de 40-60 drupes; région de l'Andringitra et de l'Ikongo (900-1670 m)
P. andringitrensis Huynh
- 10a- Drupe 1/3 supérieure libre; pileus à côtes saillantes moins nettes; syncarpe ovoïde, trigone composé de 25-40 drupes; endémique du massif Tsaratanana (2200 m)
P. sparganioides Baker
- 11- Pédoncule robuste (>15 mm de largeur dans sa partie médiane); ramification latérale plagiotrope; hautes montagnes du Nord-Ouest (Tsaratanana et Ambohimiravavy) (1600-2200 m altitude)
P. alpestris Huynh
- 11a- Pédoncule jamais robuste (<15 mm de largeur dans sa partie médiane); ramification jamais plagiotrope; forêts humides de l'Est (0-1000 m) et zones humides ou le long des fleuves de la région de Tampoketsa et de Boeny **12**
- 12- Feuille large (>20 mm); pileus généralement en forme de pyramide très court; infrutescence composé généralement de 7-9 syncarpes **13**
- 12a- Feuille étroite (<20 mm); pileus en forme de dôme; infrutescence composé généralement de 3-6 syncarpes rarement 7 ou 8 **14**
- 13- Feuille coriace, drupe grande (15-20 mm de longueur); syncarpe oblong; forêt humide moyenne altitude (1000 m) ou zone humide du Domaine du Centre (1000 m)
P. spinifer Warb.
- 13a- Feuille peu coriace, drupe petite (10-15 mm de longueur); syncarpe globuleux rarement oblong; forêt humide basse altitude (<300 m d'altitude) dans le Sud-Est
P. longistylus Martelli
- 14- Syncarpe globuleux; pileus à côtes saillantes, généralement long (>5 mm) **15**
- 14a- Syncarpe oblong ou rarement ovoïde; pileus dépourvu des côtes saillantes, court (<5 mm) **16**
- 15- Feuille à épines marginales serrées et très saillantes (1-1,5 mm de longueur) près de l'auricule; drupe <15 mm de longueur; forêts humides de l'Est (500-1000 m)
P. mangokensis Martelli
- 15a- Feuille à épines marginales espacées et moins saillantes (0,5-1 mm de longueur) près de l'auricule; drupe >15 mm de longueur; zones humides ou le long des fleuves de la région de Tampoketsa et Boeny
P. namakiensis Martelli
- 16- Pileus légèrement concave au sommet; feuille à épines marginales serrées et très saillantes (1-1,5 mm de longueur) près de l'auricule; forêt humide de moyenne altitude du Parc Ranomafana et de la région Haute matsiatra (vers 900 m)
P. acanthostylus Martelli
- 16a- Pileus jamais concave au sommet; feuille à épines marginales espacées et moins saillantes (<1 mm de longueur) près de l'auricule; forêt littorale de l'Est
P. columnaris H. St John

Description des taxons

Pandanus acanthostylus Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 147, fig. 27a-f (1951).

Type: Madagascar. Province Fianarantsoa, bords de torrents du haut Matsiatra, Imody, 900 m, [21°35'S, 46°30'E], 01.V.1920, *Perrier de la Bâthie 13122* (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbre 10-12 m de hauteur, 15-20 cm de diamètre. Feuille latérale de 80-120 cm de longueur, 1-2 cm de largeur au milieu, 2,5-3 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 15-20 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes depuis 30 cm au dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'apex. Gaine 15-20 cm de longueur, environ 2,5-3 cm de largeur dans la partie apicale, 5-7 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3-8 syncarpes); syncarpe oblongue composé d'environ 55 drupes, 65-90 x 50-60 mm. Drupe 15-20 x 12-17 x 5-10 mm, 1/4 supérieur libre; pileus en forme de dôme très court et légèrement concave, 3-5 mm de hauteur; 3-5 stigmates spiniformes, environ 4 mm de longueur; endocarpe (7-)10(-13) mm de longueur axiale, 10-15 mm de largeur, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante d'environ 7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 3 x 1 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibromédulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. – Madagascar. **Prov. Fiananrantsoa.** Ifanadiana, Tsaramandroso, Ranomafana, 18.I.2006, 21° 21'S, 47°49'E, *Neil 61* (TAN). – Mafaikorana near Bevoahazo Tsaramandroso, Ranomafana, 18.I.2006, 21° 21'S, 47°49'E, *Hockley 62* (TAN). – Ambinany Mafaikorana, Jonction of Mafaikorana with Ranomena Ranomafana, 18.I.2006, 21° 21'S, 47°49'E, *Hockley 63* (TAN).

Phénologie

Infrutescence: janvier à mai (mal connue).

Distribution et habitat

Pandanus acanthostylus Martelli croît dans les forêts humide de moyenne altitude au centre est de Madagascar (Matsiatra et Ranofanana) (Fig. 16).

Statut de conservation

Avec une zone d'occupation de 18 km² et 2 sous-populations dont une se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ranomafana), *P. acanthostylus* est provisoirement considéré comme « En danger » EN A3c; B2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus acanthostylus est une espèce mal connue et représentée que par la collection fragmentaire du type (*Perrier de la Bâthie 13122*: Fig. 17). Cependant, nous pensons que

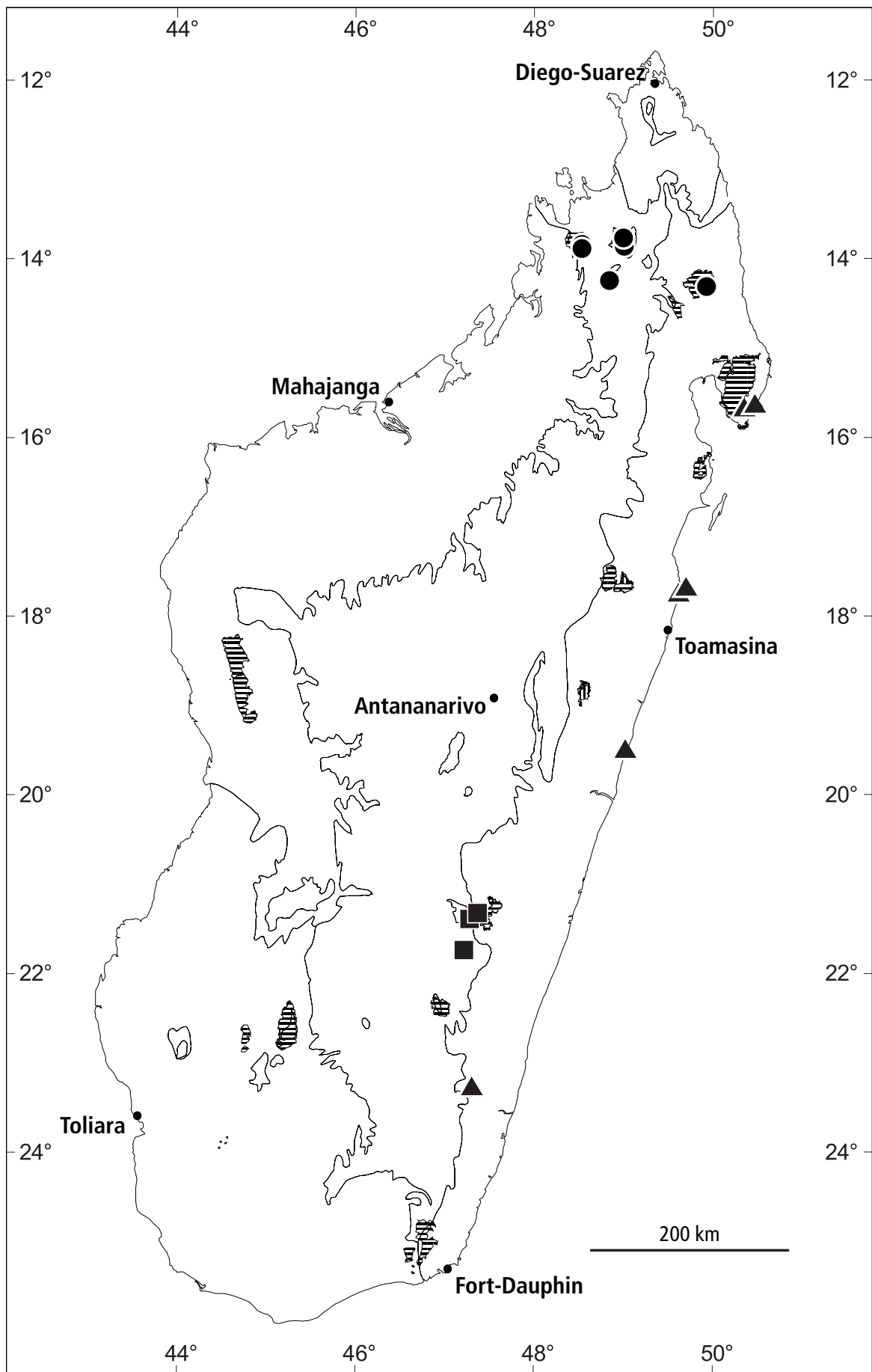


Fig. 16. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *P. acanthostylus*: carré noir; *P. comatus*: triangle noir; *P. pseudobathiei*: rond noir.

nous pouvons rapprocher deux récoltes d'un chercheur britannique, Neal Hockley, dans la région de Ranomafana à cette espèce.

Pandanus acanthostylus est indentifiable grâce à un pileus en forme de dôme légèrement concave (Martelli et Pichi-Sermolli 1951: 139, figs 24b-d), une infrutescence polysyncarpique composé de 3-8 syncarpes et une feuille à épines marginales serrées (1-2 mm d'espacement) et saillantes (1-1,5 mm de longueur) dans la partie basale près de la gaine (Fig. 18).

Pandanus acanthostylus se rapproche morphologiquement de *P. longistylus* rencontré dans la forêt humide de basse altitude du Sud-Est (<800 m) et de *P. spinifer* inféodé à la forêt ombrophile située au-dessus de 800 m, par le nombre de syncarpes par infrutescence (jusqu'à 8 syncarpes). Il diffère cependant de ces deux espèces par la forme du pileus (en forme de dôme très court et concave à l'apex) et par sa feuille étroite (1-2 cm) tandis que ces deux derniers possèdent un pileus pyramidal et une feuille plus large (>2.5 cm).

Pandanus acanthostylus possède un port classique de la section à anisophyllie marquée (Figs. 19, 20). Son tronc est utilisé par la population locale pour irriguer les rizières. Le stipe est vidé de son contenu et on l'utilise comme un tuyau permettant d'irriguer les champs ou d'évacuer l'eau stagnante dans la rizière (Fig. 21).

L'étude de la surface épidermique de feuille (abaxial) montre que son stomate est muni d'une papille ramifiée appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus alpestris Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1), 143: fig. 25 e-o (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, Tsaratanana RN, Mont Tsaratanana, [13°57'S, 48°51'E], XII.1912, *Perrier de la Bâthie 11898* (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbre peu ramifié, à ramification plus ou moins plagiotrope, 10-14 m de hauteur. Feuille latérale de 125-175 cm de longueur, 3-4 cm de largeur au milieu, environ 5 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1,5-2 mm de long et 1-2 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 1 mm de longueur 2-3 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 1 mm de longueur 1 mm d'espacement; épines costales présentes dans la ½ supérieur. Gaine 10-15 cm de longueur, environ 5 cm de largeur dans la partie apicale, 6,5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3-8 syncarpes); syncarpe ovoïde composé d'environ 60 drupes, 8-10 x 4-7 cm; pédoncule trièdre 20-30 cm de long, environ 2 cm de large à l'apex, 1,5 cm de large dans la partie médiane. Drupe 15-20 x 10-15 x 10-12 mm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de pyramide, à côtes saillantes, environ 6 mm de hauteur; (1-)-2-3-(-4) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 6 mm de longueur; endocarpe (10-)-12(-14) mm de longueur axiale, environ 12 mm de largeur, à apex distant de 1-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 6 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibro-médulleux.

Autres matériels. – Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Tsaratanana RN, 1900 m, 14°00'35''S, 48°52'56''E, 06.XII.1999, *Callmander et Wohlhauser 143* (G, NEU, TAN). – Vallée supérieure du bassin de l'Andranomalaza, 1620 m, 14°01'20''S, 48°25'15''E, 23.XI.2000,



Fig. 17. *Pandanus acanthostylus* Martelli, Holotype à Florence (FI) (*Perrier de la Bâthie* 13122).



Fig. 18. *Pandanus acanthostylus* Martelli, Bevoahazo, Ranomafana (*Hockley* 61) (Photo N. Hockley).



Fig. 19. *Pandanus acanthostylus* Martelli, Bevoahazo, Ranomafana (*Hockley* 61) (Photo N. Hockley).



Fig. 20. *Pandanus acanthostylus* Martelli, Bevoahazo, Ranomafana (*Hockley* 61) (Photo N. Hockley).



Fig. 21. Stipe de *Pandanus acanthostylus* Martelli utilisé pour l'irrigation, Bevoahazo, Ranomafanana (Hockley 61) (Photo N. Hockley).

Callmander et al. 157 (G, NEU, TAN). – Andapa, Forêt de Montagne, 2164 m, 14°12'2''S, 49°06'53''E, 6.XI.2001, *Rakotovao et al. 2425* (MO, P, TAN). **Prov. Majunga.** Versant Ouest de Mangindrano, 2204 m, 14°12'41''S, 49°07'30''E, 12.XI.2001, *Rakotovao et al. 2478* (G, MO, P, TAN); Versant Ouest de Mangindrano, 2204 m, 14°12'41''S, 49°07'30''E, 12.XI.2001, *Rakotovao et al. 2479* (G, MO, P, TAN). – Versant Ouest de Mangindrano, 2204 m, 14°12'41''S, 49°07'30''E, 12.XI.2001, *Rakotovao et al. 2480* (MO, TAN).

Phénologie

Infrutescence: novembre-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus alpestris Martelli croît dans les forêts humides des massifs du Nord entre 1600 et 2200 m d'altitude (Fig. 22).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 791 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo, Tsaratanana), *P. alpestris* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus alpestris est une espèce altitudinale poussant dans les massifs septentrionaux du Tsaratanana et ses satellites ainsi qu'au Manongarivo. Cette espèce est caractérisée par un syncarpe conique-trigone (Fig. 23), une drupe pyramidale à côtes saillantes munie de 2-3 stigmates et une feuille longue et large (125-175 cm de longueur, 3-4 cm de largeur).

Pandanus sparganioides Baker croissant dans le massif du Tsaratanana possède aussi une infrutescence polysyncarpique et un syncarpe quelque peu trigone. Cette espèce diffère cependant nettement de *P. alpestris* par une feuille plus courte (<110 cm contre 125-175 cm pour *P. alpestris*) et moins large (<2 cm contre 4 cm). *Pandanus sparganioides* est caractérisé par un seul stigmate alors que *P. alpestris* en possède généralement 2 à 3.

Deux autres espèces poussent dans les mêmes montagnes que *P. alpestris*. *Pandanus pseudobathiei* Pic. Serm. diffère de *P. alpestris* par son pileus plat (vs. pyramidal) et une feuille courte et étroite (67 x 1,2 cm) (vs. longue et large) (Fig. 24). *Pandanus kuepferi* Callm. Wohlhauser & Laivao diffère de *P. alpestris* par une drupe généralement à un stigmate, par une feuille légèrement alvéolée dans sa partie basale et terminée par une courte queue.

Pandanus alpestris est un arbre de 10-14 m de hauteur à port coniféroïde. L'apex du stipe est surmonté d'une couronne de grandes feuilles (Callmander et al. 2003b: fig. 12) tandis que les branches latérales portant les infrutescences sont plus ou moins horizontales (Fig. 25).

L'étude de la surface épidermique de feuille (abaxial) montre que son stomate est muni d'une papille ramifiée appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus alveolatus Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 122: 36-37, figs 1-3; 42: fig. 13 (1999).

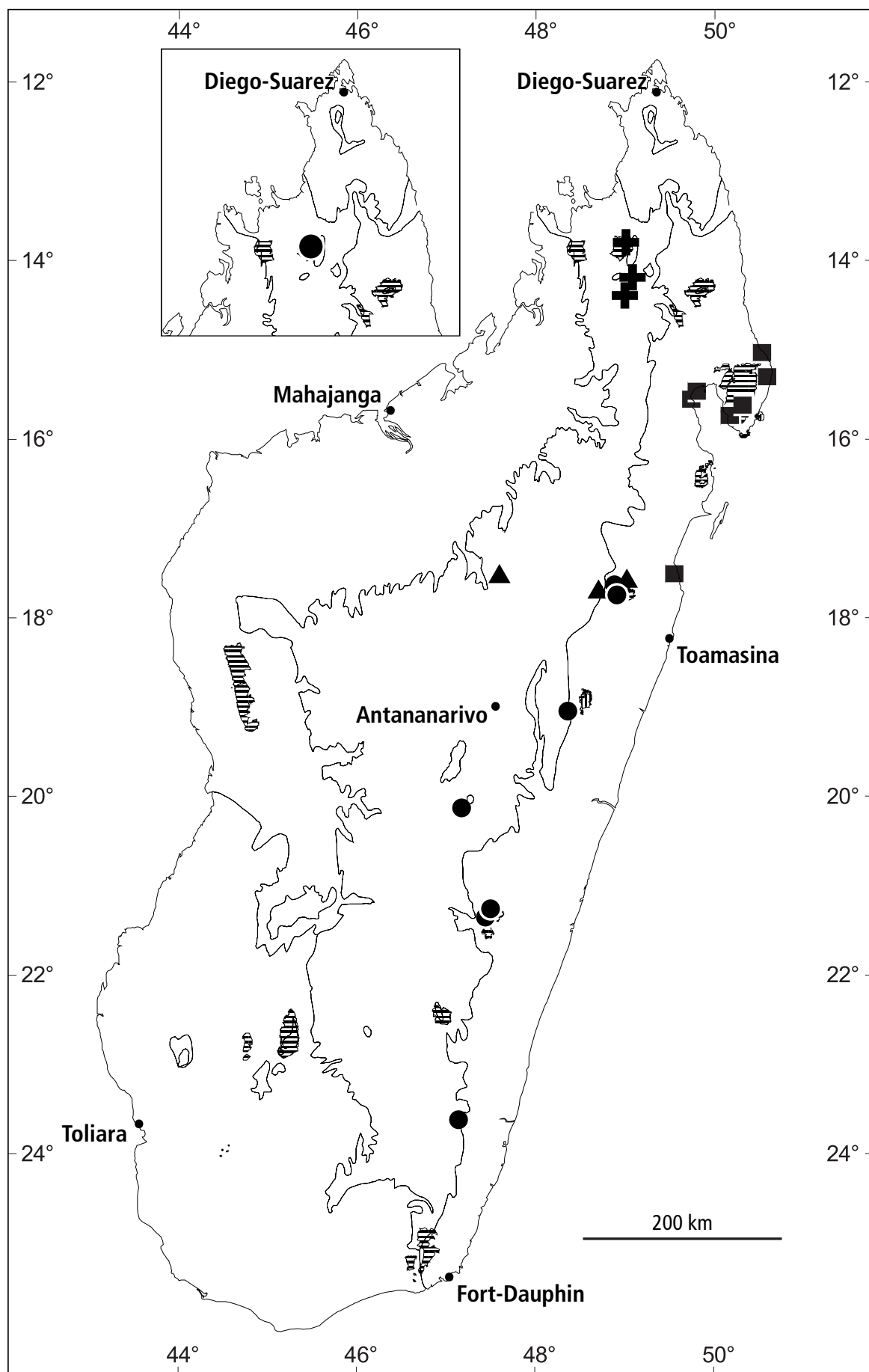


Fig. 22. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *P. columnaris*: carré noir; *P. spinifer*: triangle noir; *P. mangokensis*: rond noir; *P. alpestris*: croix noire. Encadré: *P. kueperferi*: rond noir.



Fig. 23. *Pandanus alpestris* Martelli, Massif de Manongarivo (Nord-Ouest) (Callmander et Wohlhauser 157).



Fig. 25. *Pandanus alpestris* Martelli, Massif de Tsaratanana (Nord-Ouest) (Callmander et Wohlhauser 143).

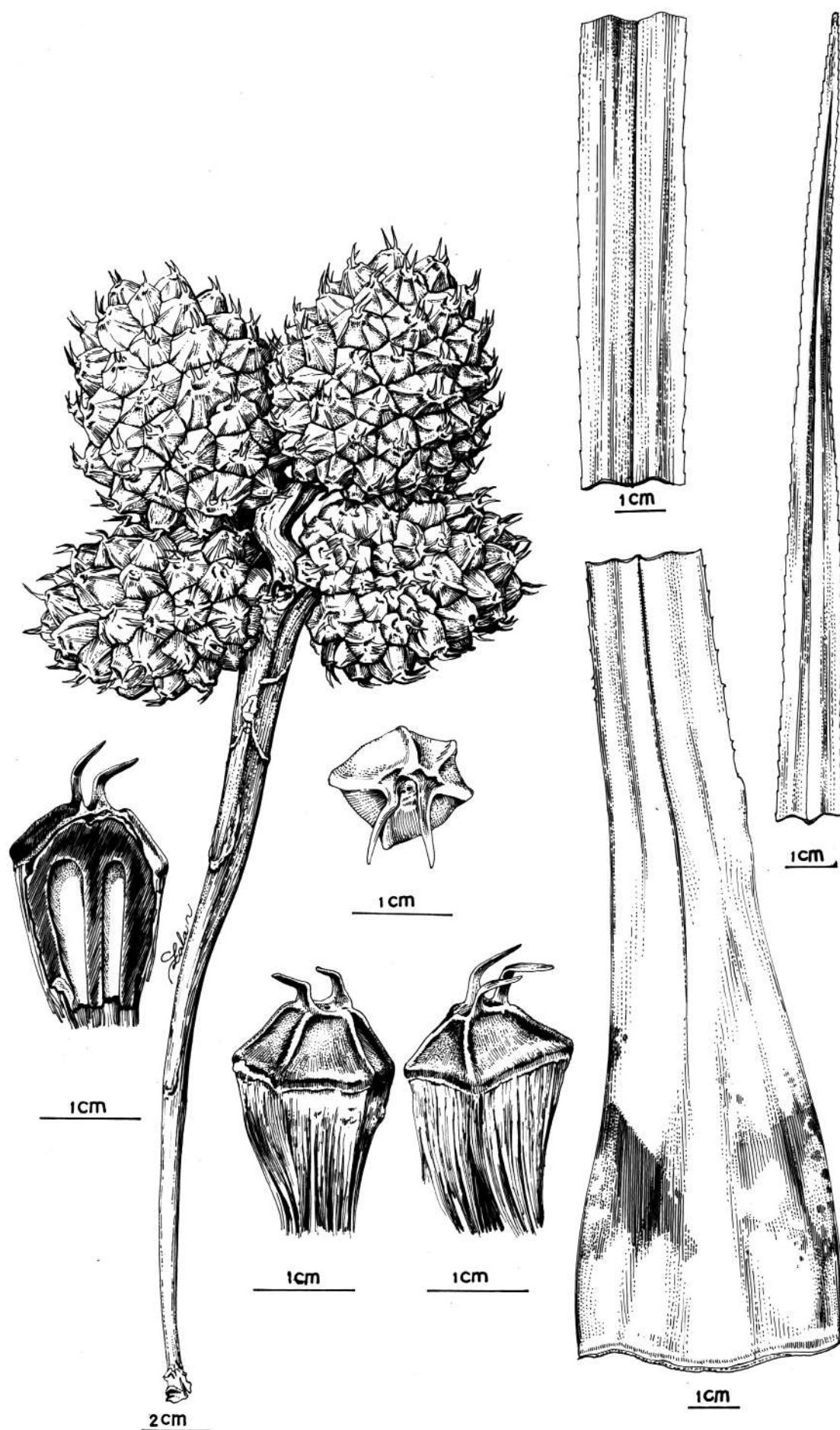


Fig. 26. *Pandanus alpestris* Martelli, dessiné par Roger Lala à partir de Callmander et Wohlhauser 143 et Rakotovao 2478.

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, Marojejy RNI, pente ouest du Mont Beondroka, 660-830 m, 14°27'S, 49°47'E, 23-24.X.1989, *Miller et al.* 4433 (holo-, MO).

Description

Arbre 3-4 m de hauteur, 8-10 cm de diamètre, à racine échasse de 70 cm de hauteur. Feuilles latérales coriaces, amplexicaules, 95 cm de longueur, 1,8 cm de largeur au milieu, 2,4 cm près de la gaine, terminées par un acumen de 1,5 cm de longueur, brutalement rétrécies à l'apex; à limbe présentant des alvéoles sur la face adaxiale; épines marginales présentes de 20 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans la partie inférieure jusqu'à 0,6 mm de longueur 10 mm d'espacement, très petites épines dans la partie médiane et la partie apicale; épines costales présentes de 50 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex. Gaine 12-15 cm de long 2 cm de largeur apicale 4 cm à la base. Infrutescence polysyncarpique (3-4 syncarpes de taille inégale); syncarpe subglobuleux-ovoïde, 6 x 4,2 cm, composé d'environ 45-70 drupes; pédoncule trièdre, 29 cm de longueur, 9 cm de largeur à l'apex 7 mm au milieu. Drupe 17,4 x 10-12 x 7-9 mm, 1/3 supérieur libre; pileus à côtes saillantes visibles, en forme de pyramide, court, à faces convexes, 5 mm de hauteur; 1(-2) stigmates spiniformes, 4,8 mm de longueur; endocarpe 10 mm de longueur axiale. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. – Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Le long de la rivière au dessous du camp 2, Marojejy RNI, 800 m, 14°25'52''S, 49°45' 41''E, 6.XI.1998, *Callmander et al.* 56 (NEU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: septembre-novembre.

Distribution et habitat

Pandanus alveolatus Huynh croît dans la forêt humide de basse altitude du Parc National de Marojejy (Fig. 26).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 111 km², une zone d'occupation de 27 km² et 2 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Anjanaharibe-Sud Marojejy), *P. alveolatus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Le massif du Marojejy abrite trois espèces endémiques de la sect. *Acanthostyla* (*P. alveolatus*, *P. tabellarius* Huynh et *P. marojejicus* Callm. & Laivao) ainsi qu'une espèce commune aux massifs de l'ouest (Tsaratanana et Manongarivo) (*P. pseudobathiei*).

Pandanus alveolatus est caractérisé par une feuille brusquement rétrécie à l'apex et recouverte d'alvéolules, notamment sur la face adaxiale. Cette combinaison de caractère de la feuille la distingue des autres espèces d'*Acanthostyla* d'altitude. De plus, sa drupe est munie de 1(-2) stigmate(s) spiniforme(s) (Fig. 27). *Pandanus tabellarius* est l'espèce la plus proche de cette dernière. Ils possède, en effet, des feuilles de même dimensions mais plusieurs caractères permettent de les différencier: *P. tabellarius* possède un pileus tabulaire, un stigmate et une feuille progressivement rétrécie dans sa partie supérieure tandis que *P.*

alveolatus possède une drupe à pileus pyramidal, à faces convexes, 1-2 stigmates et une feuille brusquement rétrécie (Fig. 28).

Pandanus alveolatus présente un port « coniféroïde » typique de la section.

L'étude de la surface foliaire révèle que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus andringitrensis Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 122: 38-40: figs 7-12, 42: fig.15 (1999). *Pandanus crenulatus* H. St John [in sched., *Decary 5122*].

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa, Andringitra RNI, au-dessus de la source de la rivière Sahavatoy, environ 38 km au Sud d'Ambalavao, 1670 m, 22°11'39''S, 46°58'16''E, 9-16.XII.1993, *Beverley Lewis et al. 1032* (holo-, MO; iso-, P).

Description

Arbre d'environ 5 m de hauteur. Feuille latérale de 60-90 cm de longueur, 1-2 cm de largeur au milieu, environ 3 cm au-dessus de la gaine, brutalement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-2 mm de long et 3-5 mm d'espacement, épines minuscules dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes à partir de 20-25 cm au dessus de la base de l'auricule. Gaine 10-15 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3-5 syncarpes); syncarpe subglobuleux composé d'environ 40-60 drupes, 4-5 x 3-4 cm; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 8 mm de large à l'apex, 4 mm de large dans la partie médiane. Drupe 14-17 x 7-10 x 5-6 mm, 1/2 supérieur libre; pileus en forme de pyramide, à côtes saillantes très marquées, environ 8 mm de hauteur; 1(-2) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 7 mm de longueur; endocarpe (10-)12(-14) mm de longueur axiale, environ 7 mm de largeur, à apex distant de 1-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 6 x 2 mm, à centre supra médian; mésocarpe supérieur étroite, latéralement fibro médulleux; mésocarpe inférieur. 4 ou 5 étamines fixées directement à l'apex de la colonne staminifère (0,8 mm de long); fleur mâle pseudo-ombelle; filet 1 mm de longueur, anthère 1,5 mm de long.

Autres matériels. – Madagascar. **Prov. Fianarantsoa.** Andrambovato, 900-1400 m, [21°31'30S, 47°45'30 E], XI.1963, *Bosser 18235* (P, TAN). – Andrambovato, [21°31'30S, 47°45'30 E], I.1900, *Bosser 18328* (P, TAN). – Massif de l'Ikongo, 1600 m, [22°30'S, 46°53'E], 12.X.1926, *Decary 5122* (P). – Forêt dense humide, massif Andrianony, 29.X.1970, *Guillaumet 3332* (KLU, PH, TAN). – Forêt dense humide, massif Andrianony, 29.X.1970, *Guillaumet 3333* (KLU, TAN). – Forêt dense humide, strate muscinale, Andrianony, 15.I.1971, *Guillaumet 3795* (KLU, PH, TAN). – Andringitra RNI, ouest d'Ambarongy, Ivohobe, 1200 m, 21°13'S, 47°22'E, 11-25.VIII.1993, *Kotozafy et al. 157* (MO, TAN). – Andrambovato, Tolongoina, Ikongo, on top of Rock, 1187 m, 22°13'22''S, 46°58'18''E, 28.XII.2005, *Hockley 59* (TAN). – Andringitra RNI, Ouest d'Ambarongy, Ivohobe, 1210-1625 m, 22°13'22''S, 46°58'18''E, 8-11.XII.1994, *Rakotovao et al. 297* (MO, NEU, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: août-janvier.

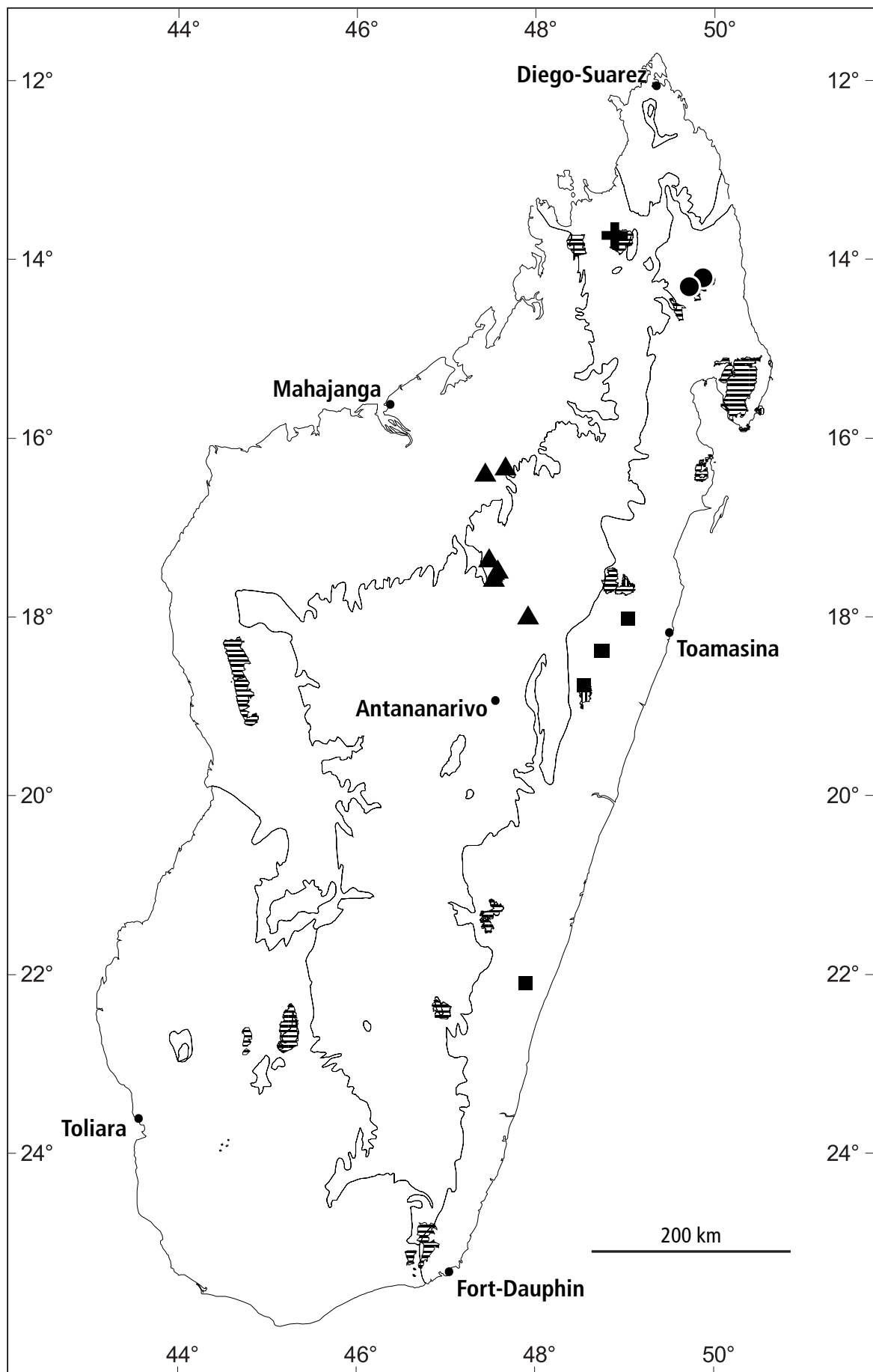


Fig. 26. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *P. ceratophorus*: carré noir; *P. nama-kiensis*: triangle noir; *P. alveolatus* et *P. tabellarius*: rond noir; *P. sparganioides* croix noire.



Fig. 27. *Pandanus alveolatus* Huynh, détail de l'infrutescence, Holotype à MO (Miller et al. 4433).



Fig. 28. *Pandanus alveolatus* Huynh, Holotype à MO (Miller et al. 4433).



Fig. 30. *Pandanus andringitensis* Huynh, Holotype à MO (Beverley Lewis et al. 1032).



Fig. 31. *Pandanus andringitensis* Huynh, Ikongo, région de Ranomafana (Hockley 59) (Photo: N. Hockley).

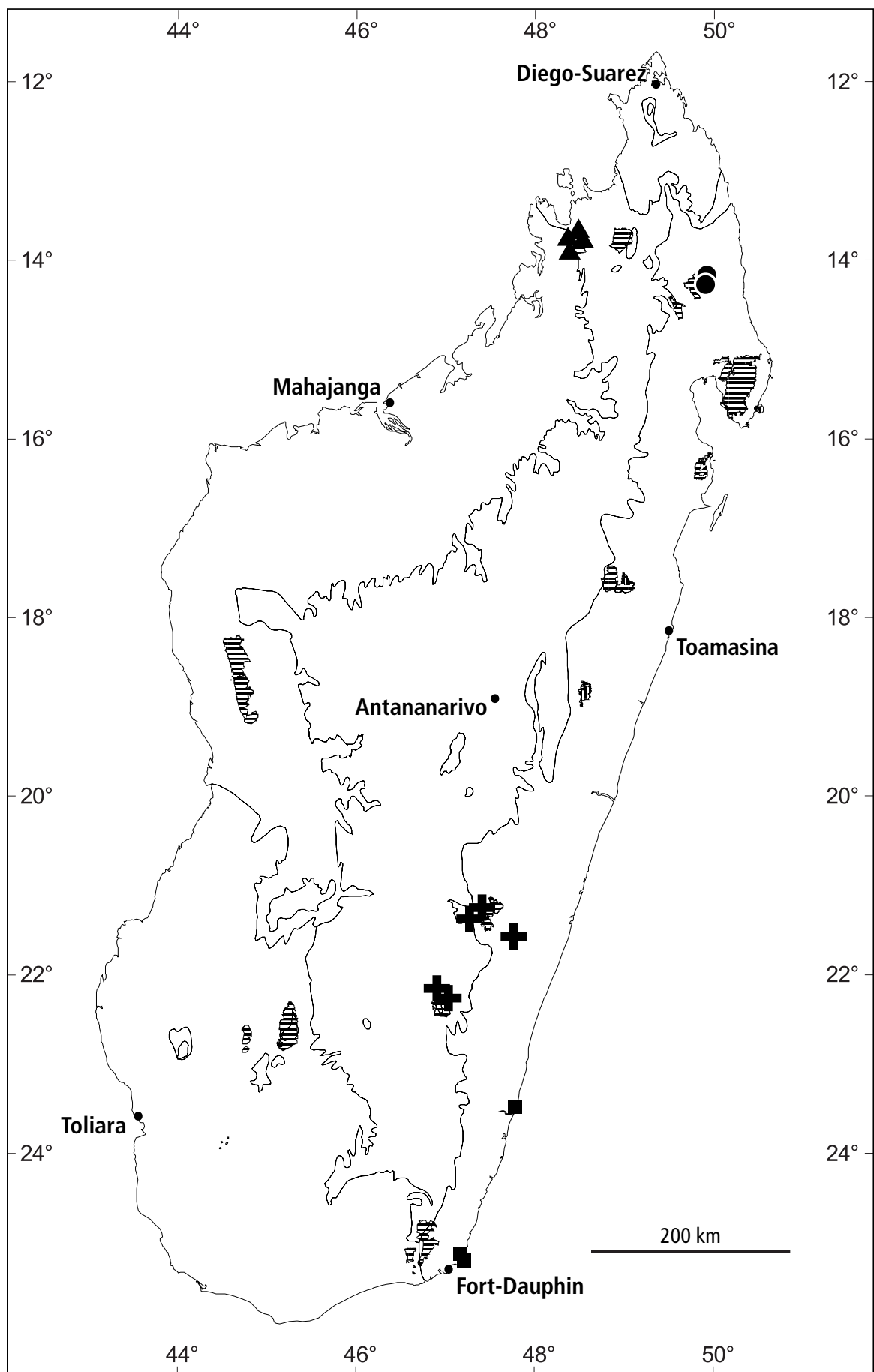


Fig. 29. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *P. longistylus*: carré noir; *P. pluriaculeatus*: triangle noir; *P. marojejicus*: rond noir; *P. andringitrensis* croix noire.

Floraison: novembre.

Distribution et habitat

Pandanus andringitrensis Huynh croît du sud d'Ambalavao à Ranomafana dans les forêts de moyenne à haute altitude (Fig. 29).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 3032 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Andringitra, Ranomafana), *P. andringitrensis* est provisoirement considéré comme « En danger » EN B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus andringitrensis est l'une des quatre espèces décrites par Huynh en 1999. Cette espèce pousse en altitude dans le Centre-Sud de Madagascar tandis que les trois autres (*P. pluriaculeatus*, *P. alveolatus* et *P. tabellarius*) croissent dans les massifs du Nord de l'Île.

Pandanus andringitrensis est caractérisé par un syncarpe subglobuleux composé de 40-60 drupes, une drupe à ½ libre et un pileus pyramidal à côtes très saillantes (Fig. 30).

Cette espèce possède une affinité avec *P. sparganioïdes* par la dimension et la structure de sa drupe (stigmate unique, rarement 2, pileus pyramidal) et par la forme de la feuille. Mais cette dernière diffère de *P. andringitrensis* par le nombre de drupe par syncarpes (25-40 contre 40-60 drupes), par la partie libre de drupe (1/3 contre ½), par les côtes moins nettes sur le pileus tandis que *P. andringitrensis* possède des côtes très saillantes et par la taille des syncarpes (Fig. 31). De plus, *P. andringitrensis* est inféodé à la forêt humide du corridor Ranomafana-Andringitra (900-1600 m d'altitude) tandis que *P. sparganioïdes* croît uniquement dans le massif du Tsaratanana.

La fleur mâle est composée de 4 ou 5 étamines fixées directement à l'apex de la colonne staminifère et ceci lui confère une fleur en pseudo-ombelle. Elle est morphologiquement similaire aux autres fleurs de la sect. *Acanthostyla*. C'est la première description de la fleur mâle de *P. andringitrensis*.

Pandanus andringitrensis est une espèce à port coniférale et possède une couronne de grandes feuilles à l'extrémité supérieure du stipe tandis mais son port est souvent réduit (Fig. 32) comme c'est le cas chez *Pandanus marojejicus* et toutes les espèces de la section poussant en haute altitude.

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (Huynh 1974).

Pandanus ceratophorus Baker, *Journal of Linnean Society (Botany)*, 21: 448, fig. 26a (1885).

Type: Centre de Madagascar, XII.1883, *Baron 2320* (holo-, K; [non *Baron 2320* in P]).

Pandanus laxespicus Martelli, *Mémoires de l'Institut des Sciences de Madagascar*, sér. B, 3 (1): 127, fig. 20 a-f; 132: fig. 22 a (1951).



Fig. 32. *Pandanus andringitrensis* Huynh, Ikongo, région de Ranomafana (Hockley 59) (Photo: N. Hockley).



Fig. 33. *Pandanus ceratophorus* Baker, détails d'infrutescence, Isotype à Paris (P) (Baron 2320).

Type: Madagascar. Prov. Toamasina, Marais d'Analamazaotra, [800 m], [18°56'S, 48°26'E], I.s.a., *Perrier de la Bâthie 11885* (holo-, P; iso-, FI, P). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 12-15 m de hauteur, à stipe de 15-20 cm de diamètre. Feuille latérale de 90-120 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur au milieu, environ 2,5 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 10-18 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,5-0,7 mm de long et 5-7 mm d'espacement, dans le tiers apical jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 2/3 supérieur. Gaine 7-15 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 2,5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe oblongue rarement ovoïde composé d'environ 35 drupes, 5-7 x 4-5 cm environ; pédoncule trièdre 20-27 cm de long, environ 8 mm de large à l'apex, 4 mm de large dans la partie médiane. Drupe 20-25 x 15-20 x 15-17 mm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de pyramide, 5-8 mm de hauteur; (3-)4-5(-6)(-7) stigmates spiniformes, environ 8 mm de longueur; endocarpe (10-)12(-15) mm de longueur axiale, 8-11 mm de largeur, à apex distant de 3-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, environ 5 x 2 mm, à centre légèrement supra médian; mésocarpe supérieur large, fibro médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle 15-20 cm de longueur; 5-6 épis par inflorescence; 6 ou 7 étamines fixées directement à l'apex de la colonne staminifère (colonne staminifère 3 mm de long): fleur mâle en pseudo-ombelle; filet 3 mm de longueur, anthère 2,5 mm de long.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Toamasina**, Andasibe, Soanierana, [18°56'S, 48°26'E], 11.XII.1938, *Lam & Meeuse 5877* (G, P). — Andasibe, Soanierana, [18°56'S, 48°26'E], 11.XII.1938, *Lam & Meeuse 5878* (G, P). — 5 km à l'Est de Périnet, 1000 m, [18°56'S, 48°25'E], III.1968, *Stone et al. 7803* (BISH, US, P, TAN). — North of chutes de la mort, between Moramanga and Anosibe-Anala, 900 m, [19°18'S, 48°14'E], 13.III.1968, *Stone et al. 7844* (K, P, PH, TAN). — **Prov. Toliara**, sur la rivière Iatrary, bas du Matitanana, [600 m], [24°54'S, 46°32'E], 01.IX.1911, *Perrier de la Bâthie 11912* (FI).

Phénologie

Infrutescence: janvier-septembre.

Floraison: décembre-janvier.

Distribution et habitat.

Pandanus ceratophorus Baker croît dans les forêts humides entre 600 et 1000 m d'altitude au centre (Fig. 26).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 7033 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ranomafana), *P. ceratophorus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(ii,iii)2ab(ii,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Dans l'Herbier du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (P), l'échantillon *Baron 2320* (Fig. 33) n'est pas identique à l'échantillon conservé dans l'herbier de Kew (K). La récolte conservée à Paris appartient à *P. pervilleanus* Solms et c'est certainement l'échantillon considéré par Warburg (1900: 58) dans sa monographie sur les Pandanaceae. La description que donne Baker (1883) semble bien se rapporter à l'échantillon de Kew: « *styles long and horny* » mais il écrit qu'ils sont décidus, ce qui n'est pas le cas des stigmates de la section *Acanthostyla* comme remarqué par Pichi-Sermolli (Martelli & Pichi-Sermolli 1951). Les stigmates de la sect. *Acanthostyla* sont cependant fragiles et se cassent souvent à la base comme ceux de l'holotype de Kew. Baker voulait-il mentionné cela ou décrivait-il les stigmates réniformes de l'échantillon de Paris? L'ensemble de la description faite par Baker (1885: 448-449) se rapporte bien à l'échantillon de Kew mais il décrit que les styles sont « *like those of P. sechellarum Balf. F.* ». Les stigmates de *P. sechellarum* sont bien réniformes (comme ceux de *P. pervilleanus*) et non spinescents, ce qui nous fait pensé que Baker était bien en possession des échantillons de Kew et de Paris. Comme l'ensemble de la description se rapporte bien au type de Kew, nous conservons ce nom et donnons ici une description plus complète en excluant l'échantillon de Paris comme isotype.

Pandanus ceratophorus est caractérisé par une infrutescence monosyncarpique. Le syncarpe oblong, rarement ovoïde (ca 5-7 x 4-5 cm) possède un long pédoncule (20-30 cm), fin (8 mm de largeur à l'apex et 4 mm dans sa partie médiane) (Fig. 34). Sa feuille est longue (90-120 cm) et étroite (1-1,5 cm de largeur au milieu). L'échantillon récolté par *Perrier de la Bâthie 11885* décrit comme type de *P. laxepicatus* par Martelli possède une morphologie des parties végétatives et fertiles identique et nous permet de considérer *P. laxepicatus* comme un synonyme de *P. ceratophorus*.

Pandanus ceratophorus est proche de *P. pluriaculeatus* Huynh par la forme du syncarpe (ovoïde) et des drupes ainsi que par une feuille étroite munie de petite épine marginale (cf. *P. pluriaculeatus*).

Pandanus ceratophorus possède un port « coniféroïde ».

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont dépourvues de papilles (classe I) ou rarement pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus columnaris H. St John, *Pacific Science* 22: 105, fig. 247 (1968).

Type: Madagascar, Prov. d'Antsiranana, Andasibe, 20 km Sud d'Antalaha, 10 m, [15°17'S, 50°28'E], 06.IX.1961, *St. John 26571* (holo-, BISH; iso-, BR, K, G, P).

Pandanus pluriloculatus H. St John, *Pacific Science* 22: 107, fig. 248 a-e; 108, fig. 249 a-l, 109, fig. 250 a-b (1968).

Type: Madagascar, Prov. d'Antsiranana, Andrapengy, forêt marécageuse, 22 km Nord d'Antalaha, 8 m, [14°40'S, 50°13'E], 07.IX.1961, *St. John 26572* (holo-, BISH, iso-, K, MO, P, US). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 10-15 m de hauteur, à stipe de 15-20 cm de diamètre. Feuille latérale de 70-120 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur au milieu, environ 2,5 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 5-9 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le 1/2 supérieur. Gaine 5-7 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3 syncarpes); syncarpe oblongue rarement ovoïde composé de 30-50 drupes, 6-8 x 3-5 cm; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 7 mm de large à l'apex, 5 mm de large dans la partie médiane. Drupe 18-20 x 13-17 x 7-12 mm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de dôme, 2-5 mm de hauteur; (2-)3-4(-6)(-7) stigmates spiniformes, environ 7 mm de longueur; endocarpe 10-12 mm de longueur axiale, 10-13 mm de largeur, à apex distant de 2-4 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 4 x 2 mm, à centre supra médian; mésocarpe supérieur large, fibro médulleux; mésocarpe inférieur fibro médulleux. 3-4 étamines ramifiées fixées à l'apex d'une courte colonne staminifère (colonne staminifère 3 mm de long): fleur mâle pseudo-subombelle. Filet 3 mm de longueur, anthère 2 mm de long.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Toamasina.** Forêt littorale, 5 km sud de Maroantsetra, 0 m, 15°28'24''S, 49°40'24''E, 02.XII.1998, *Callmander et Bemandiny* 69 (NEU, TAN). — Baie d'Antongil, 5 m, 15°28'07''S, 49°40'39''E, 30.IX.2003, *Callmander et al.* 178-180 (NEU, TAN). — 10 km au Sud de Maroantsetra, 0-10 m, [15°29'S, 49°39'E], 25.VI.1968, *Guillaumet* 2133 (PH). — Fénérive-est, marécages, 0-10 m, [17°11'S, 49°02'E], 01.III.1971, *Guillaumet* 2581ter (KLU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: juin-décembre.

Floraison: mars

Distribution et habitat.

Pandanus columnaris croît dans les marécages de la forêt littorale de l'Est entre Antalaha et Fénérive-Est (Fig. 22).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 10825 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Masoala), *P. columnaris* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus columnaris et *P. pluriloculatus*, deux espèces décrites par St John (1968) sur deux de ses propres collections récoltés dans la région d'Antalaha appartiennent à la même espèce. Stone (1970a: 583-584) justifie très bien cette synonymie sans la valider. *Pandanus columnaris* est préféré à *P. pluriloculatus* car son infrutescence est mature alors *P. pluriloculatus* est basé sur du matériel fragmentaire: vieilles drupes tombées à terre (St John 1968).

Pandanus columnaris se rapproche de *P. acanthostylus* par les caractères suivants: syncarpe oblong, pileus court dépourvu de côtes saillantes, le nombre de stigmate (généralement 3-5).

Par contre, il s'éloigne de ce dernier par le nombre de syncarpe par infrutescence (3 syncarpes contre (3-)8 pour *P. acanthostylus*), une feuille à épine marginale espacée et peu saillante (0,5-1 mm de longueur) près de l'auricule. De plus, *Pandanus columnaris* pousse dans la forêt littorale de l'Est tandis *P. acanthostylus* croît dans la forêt humide vers 800 m.

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (Huynh 1974).

Pandanus comatus Martelli, *Mémoires de l'Institut des Sciences de Madagascar*, sér. B, 3 (1): 132, fig. 22b; 139: figs. 24 e-o (1951).

Type: Madagascar. Prov. Toamasina, bords de lagune près de Vatomandry, [50 m], [19°20'S, 48°59'E], 01.IX.1921, *Perrier de la Bâthie 14110* (holo-, P;iso-, FI).

Description

Arbre de 5-10 m de hauteur, à stipe de 10-15 cm de diamètre. Feuille latérale de 50-90 cm de longueur, 2-2,5 cm de largeur au milieu, environ 3 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1,5-2 mm de long et 2-5 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,7-1 mm de long et 1-2 mm d'espacement, dans le tiers apical jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 0,5-1 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 2/3 supérieur. Gaine 8-10 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 3,5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe subglobuleux/oblongue composé de 45-60 drupes, 10-12 x 8-10 cm; pédoncule trièdre 20-25 cm de long, environ 2,5 cm de large à l'apex, 1,5 cm de large dans la partie médiane. Drupe 30-35 x 20-25 x 5-15 mm, ¼ supérieur libre; pileus en forme de dôme, 5-10 mm de hauteur; (3-)4-5(-6) stigmates spiniformes, environ 5 mm de longueur; endocarpe 15-20 mm de longueur axiale, 8-10 mm de largeur, à apex distant de 10-15 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, environ 6 x 2,5 mm, à centre infra médian; mésocarpe supérieur large, fibromédulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Masoala PN, Antafononana (Vinanivao, Ampanavoana), 100 m, 15°44'25''S, 50°11'00''E, 12.II.1996, *Bernard 190* (MO, TAN). — Masoala PN, vallée d'Anaovandrano (partie inférieure), 50 m, 15°45'13''S, 50°12'35''E, 15.IX.2003, *Callmander et al. 171* (NEU, TAN). — Masoala PN, haute vallée d'Anaovandrano (partie supérieure), 300 m, 15°42'30''S, 50°06'21''E, 23.IX.2003, *Callmander et al. 172* (NEU, TAN). — **Prov. Fianarantsoa.** Vondrozo, [200 m], [22°49'S, 47°19'30''E], 05.IX.1926, *Decary 5093* (P). — **Prov. Toamasina.** 50 m, [18°04'S, 49°23'E], 26.VIII.1961, *Faghi 4* (FI). — Sahavolamena FC, Soanierano-Ivongo, marécages, 10 m, 16°55'S, 49°35'E, 26.III.1997, *Laivao 17* (NEU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: février-septembre.

Distribution et habitat

Pandanus comatus croît dans les marécages de la forêt humide de basse altitude et la forêt littorale orientale depuis Masoala jusqu'à Mananjary (Sud-Est) (Fig. 16).



Fig. 34. *Pandanus ceratophorus* Baker, Holotype de *Pandanus laxespicus* Martelli à Florence (FI) (Perrier 11885).



Fig. 35. *Pandanus comatus* Martelli, Péninsule de Masoala (Nord-Est) (Callmander et al. 171) (photo: S. Wohlhauser).

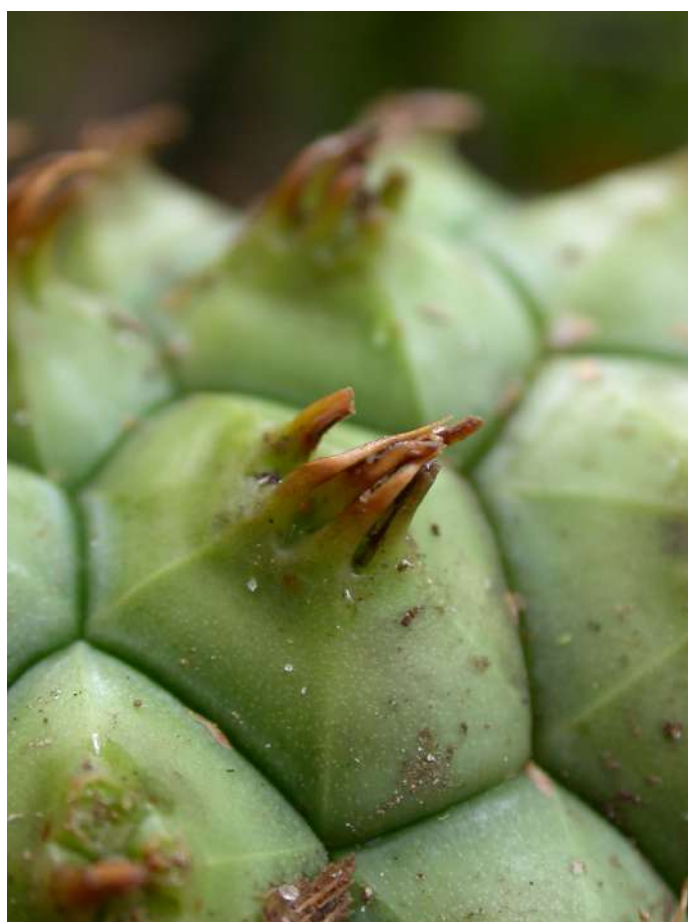


Fig. 36. *Pandanus comatus* Martelli, Péninsule de Masoala (Nord-Est) (Callmander et al. 171) (photo: S. Wohlhauser).



Fig. 37. *Pandanus longistylus* Martelli, Mandena, Fort-Dauphin (Sud-Est) (Callmander et al. 81).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 378 km², une zone d'occupation de 27 km² et 3 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Masoala), *P. comatus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(i, iii)2ab(i, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Martelli et Pichi-Sermolli (1951) ont décrit ce taxon sur de jeunes feuilles. Grâce aux nombreuses recollections, nous pouvons décrire pour la première fois la feuille à l'état mature (sur les ramifications latérales). Elle mesure 50-90 cm de longueur et 2-2,5 cm de largeur dans la partie médiane.

Pandanus comatus est une espèce à infrutescence monosyncarpique très intéressante au sein de la sect. *Acanthostyla* car elle possède en effet un syncarpe particulièrement grand (10-12 x 8-10 cm) (Fig. 35), un pédoncule large et robuste (2,5 cm de largeur à l'apex et 1,6 cm dans sa partie médiane) et une drupe parfois très comprimée latéralement munie d'un pileus en forme de dôme (Fig. 36) pouvant atteindre 3,5 cm de longueur. De plus, cette espèce possède aussi une feuille munie de grande épine marginale (1,5-2 mm de longueur près de la gaine). Ces caractères l'isolent au sein de la section *Acanthostyla* comme déjà remarqué par Martelli et Pichi-Sermolli (1951) lors de sa description.

Pandanus comatus est une espèce à port « coniféroïde ».

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont dépourvues de papilles (classe I)(selon Huynh 1974).

Pandanus kueferi Callm., Wohlhauser & Laivao, *Candollea* 58 (1): 66, figs 4, 5, 8, 9, 11 (2003).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Tsaratanana RNI, 1750 m, 14°03'09''S, 48°56'23''E, 06.XII.1999, *Callmander et Wohlhauser 144* (holo-, NEU; iso-, G, TAN).

Description

Arbre de 8 m de hauteur, à tige épineuse de 10 cm de diamètre. Feuilles 180 cm de longueur, 4 cm de largeur au milieu, 4,5 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans le tiers supérieur, terminées par une courte queue armée, à limbe plus coriace; épines marginales brunes, antrorses, présentes, de 16 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur 3 mm de longueur avec un espacement de 4-13 mm, dans la partie médiane jusqu'à 2 mm de long 2-6 mm d'espacement, dans le tiers apical jusqu'à 1 mm de long 0,5-2 mm d'espacement. Gaine 13 cm de longueur 4,5 cm de largeur apicale 5,5 cm de largeur basale. Infrutescence polysyncarpique (6 syncarpes); syncarpe obovoïde, sessile, 70-90 x 50-60 x 40-50 mm, circulaires en coupe transversale, composés de 60-80 drupes par syncarpe; pédoncule trièdre 27 cm de long, 2 cm de large à l'apex 1,5 cm dans la partie médiane. Drupe 25 x 19 x 14 mm, 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal à côtes arrondies, 6-8 mm de hauteur; 1 (rarement 2) stigmat(e)s spiniforme(s), 5-6 mm de longueur; endocarpe 14 mm de longueur axiale 12 mm de largeur à apex distant de 6 mm de la base des stigmates, à base distante de 8 mm de la base de la drupe; loge séminale obovoïde, 7-8 x 3 mm, à centre infra médian; mésocarpe supérieur fibreux, très étroit latéralement; mésocarpe inférieur fibreux. Fleur mâle inconnue.

Phénologie

Infrutescence: décembre.

Distribution et habitat

Pandanus kuepferi est endémique du Tsaratanana à 1750 m d'altitude (Fig. 22).

Statut de conservation

Avec une zone d'occupation de 9 km² et une collection connue se trouvant dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Tsaratanana), *P. kuepferi* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D2 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus kuepferi est une espèce récoltée qu'une seule fois dans le massif du Tsaratanana. Elle se distingue facilement des autres taxons à stigmat unique de la sect. *Acanthostyla*. Cette espèce est, en effet, caractérisée par une drupe monoloculaire à pileus arrondi terminé par un style unique et courbé horizontalement (Callmander et al. 2003b: 70, fig. 4-5), une feuille large (4 cm) (Callmander et al. 2003b: 71, fig. 9), légèrement alvéolée dans la partie basale et terminée par un acumen armé (Callmander et al. 2003b: 70, fig. 8).

Pandanus kuepferi possède peu d'affinité avec les autres espèces polysyncarpiques à drupe monoloculaire de la sect. *Acanthostyla* ce qui a poussé à sa description malgré le peu de matériel connu (Callmander et al. 2003).

L'architecture de *P. kuepferi* est caractérisée une anisopyllie peu marquée et la présence des ramifications latérales ascendantes (Callmander, et al. 2003, fig. 11).

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus longistylus Martelli et Pic. Ser., *Mémoires de l'Institut des Sciences de Madagascar*, sér. B, 3 (1): 143, fig. 25 a-d (1951).

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa, tourbières autour du mont Vohidoza, bassin du Matitanana, sud de Vohipeno, 300 m, [23°20'S, 47°40'E], s. d., *Perrier de la Bâthie 11907* (holo-, P, FI).

Description

Arbre de 10-12 m de hauteur, à stipe de 18 cm de diamètre. Feuille latérale de 100-120 cm de longueur, 2,5(-3) cm de largeur au milieu, 3-4 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe plus coriace; épines marginales antrorses, présentes de 15-20 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1,5-2 mm de long et 1-2 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale (0,5-1 mm de long et 1-2 mm d'espacement); épines costales présentes dans le 2/3 supérieure. Gaine 5-10 cm de longueur, environ 4 cm de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (7-9 syncarpes); syncarpe globuleux rarement oblongue composé de 40-50 drupes, 35-40 x 30-35 mm; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 1 cm de large à l'apex, 0,7 cm de large dans la partie médiane. Drupe 10-15 x 10-11 x 6-7,5 mm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de pyramide, à apex pointu, 3-5 mm de hauteur; (2-)3-4 stigmat(e)s spiniforme(s), environ 9 mm de longueur; endocarpe 5-10 mm

de longueur dans la partie axiale, environ 8 mm de largeur, à apex distant de 1-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale obovoïde, environ 3 x 1 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Toliara.** Mandena STF, marécages, 10 m, 24°57'34''S, 46°33'49''E, 01.II.1999, *Callmander et al.* 81 (NEU, TAN). — 80 km est de Fort Dauphin, 10-24 m, 24°46'12''S, 47°10'13''E, 03.II.1999, *Callmander et al.* 87 (NEU, TAN). — Marécage littoral au Nord de Fort Dauphin, 0-100 m, [25°03'S, 47°00'E], 02.XII.1971, *Guillaumet 4006* (P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: décembre-février.

Distribution et habitat

Pandanus longistylus Martelli croît dans les marécages de la forêt humide de basse altitude (<300 m) et dans la forêt littorale du sud-est de Madagascar (Fig. 29).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 430 km², une zone d'occupation de 27 km² et 2 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar, *P. longistylus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

La description de *P. longistylus* sur un infrutescence immature (Martelli 1951: 143, fig. 25 a, d) ne permettait pas de le distinguer des autres *Pandanus* à infrutescence polysyncarpique et à drupe pluriloculaire de la sect. *Acanthostyla*.

L'observation des collections dans les différents herbiers et de nos propres récoltes nous permettent de compléter, pour la première fois, la description de son syncarpe à l'état mature.

Pandanus longistylus possède de sept à neuf syncarpes globuleux placé de façon très rapprochée dans la partie apicale de l'infrutescence, une drupe courte (10-15 mm), et un pileus pyramidal court (3-5 mm) (Fig. 37). Ce taxon est proche de *P. acanthostylus* par une infrutescence composée de plusieurs syncarpes (7-9). Par contre, il diffère de ce dernier par plusieurs points: la forme de pileus (pyramidal vs. en forme de dôme très court et concave à l'apex), une drupe courte (10-15 mm vs. 15-20 mm) et une feuille large (2,5-3 cm vs. 1-2 cm)

Pandanus longistylus présente aussi le port coniféral typique de la sect. *Acanthostyla* avec un dimorphisme foliaire peu accentué (Fig. 38).

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont dépourvues de papilles (classe I) ou rarement pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus mangokensis Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér.B, 3(1): 131, fig. 2g-m (1951).

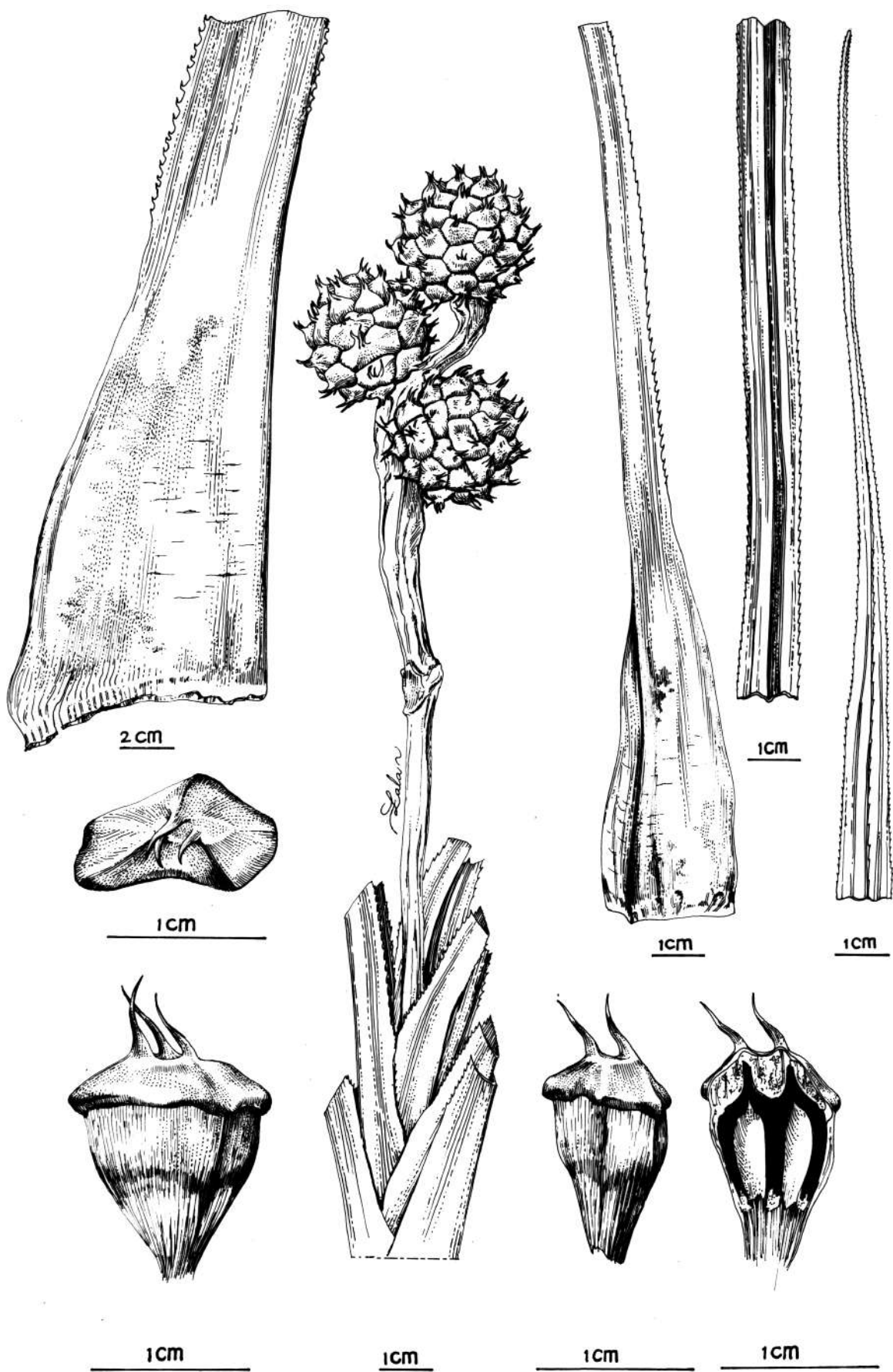


Fig. 39. *Pandanus mangokensis* Martelli, dessiné par Roger Lala à partir de l'holotype Perrier de la Bâthie 12507.

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Bord de torrent, ouest de Midongy, bassin supérieur du Mangoky, 600 m, [21°37'S, 44°31'E], II.1919, *Perrier de la Bâthie 12507* (holo-, P).

Description

Arbre de 8-10 m de hauteur, à stipe de 15-20 cm de diamètre. Feuille latérale de 60-80 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur au milieu, 2-3 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe plus coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 5-10 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de long et 2-3 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le 2/3 supérieure. Gaine 5-8 cm de longueur, environ 3 cm de largeur dans la partie apicale, 4 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3-4 syncarpes); syncarpe globuleux composé de 25-35 drupes, 2,5-4 cm de diamètre; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 1 cm de large à l'apex, 0,7 cm de large dans la partie médiane. Drupe 13-15 x 8-10 x 5-7 mm, 1/4 supérieur libre; pileus en forme de dôme, à côtes saillantes, (3-)6 mm de hauteur, corné; (1-)2-3(-4) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 5 mm de longueur; endocarpe 5-10 mm de longueur dans la partie axiale, environ 8 mm de largeur, à apex distant de 1-2 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 1,5 x 4 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. 3-5 étamines ramifiées fixées à l'apex d'une courte colonne staminifère (colonne staminifère 3-4 mm de long): fleur mâle pseudo-subombelle. Filet 3 mm de longueur, anthère 2,5 mm de long.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Fianarantsoa.** Galerie forestière Itremo, 19.X.1968, *Guillaumet 2276* (KUL, PH, TAN). — **Prov. Toamasina.** Zahamena RNI, est, près du village d'Antenina, marécages, 895 m, 17°30'26''S, 48°46'27''E, 27.VII.1997, *Callmander et al.* 35 (NEU, TAN). — Zahamena RNI, Commune Mankambahiny Est, Fonkontany Anosivola, à Amparafarabe, 875 m, 17°43'42''S, 48°40'27''E, 03.XI.2003, *Randrianasolo et al.* 265 (CNARP, MO, P, TAN). — 3,5 km à l'Ouest de Périnet, marécages, 1000 m, 18°56'S, 48°26'E, 18.III.1968, *Stone 7830* (BISH, FI, P, TAN, US).

Phénologie

Infrutescence: février-novembre.

Floraison: février.

Distribution et habitat

Pandanus mangokensis Martelli croît dans les marécages de la forêt humide et sub-humide entre 850 m et 1000 m de l'Est et du Centre (Fig. 22).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 8761 km², une zone d'occupation de 45 km² et 5 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ranomafana, Zahamena), *P. mangokensis* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(ii,iii) 2ab(ii,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus mangokensis se distingue par les caractères suivants: un petit syncarpe globuleux de 2-4 cm de diamètre, une petite drupe (<15 mm de longueur) avec généralement 2-3 stigmates et une feuille à épines marginales serrées et saillantes près de la gaine (1-1,5 mm de longueur) (Fig. 39).



Fig. 38. *Pandanus longistylus* Martelli, Mandena, Fort-Dauphin (Sud-Est) (Callmander et al. 81).



Fig. 40. *Pandanus marojejicus* Callm. & Laivao, Massif du Marojejy (Callmander & Laivao 59).



Fig. 41. *Pandanus marojejicus* Callm. & Laivao, Massif du Marojejy (Callmander & Laivao 59).



Fig. 42. *Pandanus marojejicus* Callm. & Laivao, Massif du Marojejy (Callmander & Laivao 59).

Un syncarpe arrondi (2-5 cm de diamètre), une drupe à pileus hémisphérique à côtes saillantes et 2-3 stigmates ainsi qu'une feuille étroite (1-1,5 cm) sont autant de caractères communs à *P. mangokensis* et *P. namakiensis*. Par contre, *P. mangokensis* diffère de ce dernier par le nombre de syncarpe (3-4 vs. 4-6), une petite drupe (<15 mm vs. 15-20 mm) et un syncarpe de plus petite dimension.

Pandanus mangokensis est une espèce à port « coniféroïde ».

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974).

Pandanus marojejicus Callm. & Laivao, *Candollea* 58 (1): 67, figs 2, 3, 6, 7, 15-17 (2003).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Marojejy RNI, forêt basse du sommet, 2100 m, 14°26'51''S, 49°44'34''E, 08.XI.1998, *Callmander et Laivao* 59 (holo-, NEU; iso-, G, P, TAN).

Description

Arbre de 3-4 m de hauteur, à stipe de 14-17 cm de diamètre. Feuille latérale de 50-60 cm de longueur, 2,5-3 cm de largeur au milieu, environ 4 cm au-dessus de la gaine, brusquement rétrécie dans la partie apicale; limbe plus coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 5-7 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 2-3 mm de long et 3-5 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale (0,5-1 mm de long et 1-5 mm d'espacement); épines costales présentes à partir de 20 cm au dessus de sa base jusqu'à l'apex. Gaine 5-10 cm de longueur, environ 4 cm de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (5 syncarpes); syncarpe subglobuleux composé de 120-140 drupes, 7-8 x 5-6 x 4-5 cm; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 2 cm de large à l'apex, 1,5 cm de large dans la partie médiane. Drupe 15-20 x 7-10 x 5-7 cm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de pyramide, à faces légèrement arrondies et côtes saillantes, 5-10 mm de hauteur; 1(-2) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 6 mm de longueur; endocarpe 10-15 mm de longueur dans la partie axiale, environ 8 mm de largeur, à apex distant de 3-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-8 mm de la base de la drupe; loge séminale obovoïde, environ 6 x 2 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur étroit, fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels: Madagascar. — **Prov. Antsiranana.** Marojejy RNI, [14°25'S, 49°43'], 27.XI.1972, *Guillaumet* 4061 (P, PH, TAN). — Marojejy RNI, aux abords du sommet oriental du massif, transition entre la sylve à lichens et la végétation éricoïde, 1850 m, [14°33'20''S, 49°45'E], 17-20.XII.1948, *Humbert* 22678 (G, FI, P).

Phénologie

Infrutescence: novembre-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus marojejicus est endémique du Massif du Marojejy de 1800 m jusqu'au sommet à 2100 m d'altitude (Fig. 29).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 0,400 km², une zone d'occupation de 18 km² et 1 sous-population dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Marojejy), *P. marojejicus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus marojejicus est caractérisé par des feuilles latérales courtes et larges (50-60 x 2,5-3 cm) (Fig. 40). L'apex foliaire est brusquement rétréci (Callmänder et al. 2003b: 71, fig. 7) tandis que sa partie basale possède une gaine droite. Son syncarpe est constitué de drupes fines et longues (1,6-1,9 x 0,7-1,1 x 0,6-0,8 cm) (Fig. 41).

Pandanus sparganioides Baker et *P. marojejicus* sont des espèces proches par leur morphologie et leur écologie, mais plusieurs caractères permettent de les distinguer. *Pandanus sparganioides* possède des feuilles plus longues (90 cm) et moins large (1,9 cm de dans la partie médiane), progressivement rétrécies au sommet et une infrutescence portant des syncarpes plus nombreux (6-8 vs. 5).

Les individus âgés de *Pandanus marojejicus* ne possède pas l'architecture coniférale typique de la sect. *Acanthostyla*: leur port est généralement plus lâche. Seuls les jeunes individus montrent une anisophyllie encore visible (Fig. 42). Cette différence se retrouve dans toutes les espèces d'altitudes de la section confrontées à des conditions climatiques extrêmes.

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (Huynh 1974).

Pandanus namakiensis Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 147, fig. 27a-f (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, bords de ruisseau entre Betsiboka et Mahajamba, 800 m, 01.IX.1922, *Perrier de la Bâthie 14838* (holo-, P; Iso-, FI).

Pandanus pulcher Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 131, fig. 21 a-f; 132, fig. 22c (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, tourbières de Sitampika (Ambongo), 80 km sud-ouest de Maevatanana, 300 m, [16°05'S, 46°01 E], 01.IX.1904, *Perrier de la Bâthie 1775* (FI, P). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 6-9 m de hauteur, à stipe de 17-25 cm de diamètre. Feuille latérale de 70-90 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur au milieu, 2 cm de large près de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans 1/2 supérieur. Gaine 5-10 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (4-6); syncarpe globuleux composé de 25-40 drupes, 2,5-5 cm de diamètre; pédoncule trièdre 15-20 cm de long, environ 0,7 cm de large à l'apex, 0,5 cm de large dans la partie médiane. Drupe 15-20 x 7-15 x 5-10 mm, ¼-1/3 supérieur libre; pileus en forme de dôme, à côtes saillantes, 5-8 mm de hauteur; (1-)2-3 stigmates spiniformes, 4-5 mm de longueur; endocarpe

10-15 mm de longueur axiale, 5-10 mm de largeur, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 6 x 3 mm, à centre légèrement infra médian; mésocarpe supérieur étroite et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Colonne staminifère courte (2,5 cm) et ramifiée: fleur mâle pseudo-subombelle. Filet 3 mm de longueur, anthère 4 mm de long.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Antananarivo**, Tampoketsa d'Ankazobe, 1000 m, 18°08'S, 47°15'E, sans date, *Keraudren et Aymonin 25261* (P, PH). — Analabe au Nord d'Antananarivo, 1500 m, [18°32'S, 47°52'30'E], 12.IV.1909, *Perrier de la Bâthie s.n.* (FI). — Manankazo, Nord-est d'Ankazobe, marécages, 1500 m, [18°09'S, 47°14'E], 01.XI.1913, *Perrier de la Bâthie 11911* (FI). — Ankazobe, 115 km d'Antananarivo sur route de Majunga, 1000 m, [18°00'S, 47°10'E], 18.III.1968, *Stone 7864* (BISH, FI, K, P, PH, TAN). — **Prov. Majunga**, Ankirihitra, 234 m, 16°42'S, 046°25'E, 17.X.2005, *Randrianarivelo 323* (MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: mars-novembre.

Floraison: avril.

Distribution et habitat

Pandanus namakiensis croît dans les zones marécageuses ou le long des fleuves des régions du Tampoketsa et du Boeny sur les hauts plateaux malgaches (Fig. 26).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 16307 km², une zone d'occupation de 54 km² et 5 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar, *P. namakiensis* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c, B1ab(ii,iii) 2ab(ii,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus namakiensis et *P. pulcher* proviennent de la région dans le Nord-Ouest de Madagascar (Martelli & Pichi-Sermolli 1951). Leur morphologie foliaire est identique mais *P. pulcher* a été décrit sur du matériel jeune rendant difficile la comparaison du matériel fertile. Une récolte récente (*Randrianarivelo 323*) effectuée dans la localité type de *P. pulcher* montre que les dimensions et la morphologie des drupes et du syncarpe adulte correspondent parfaitement au syncarpe de *P. namakiensis*. Il s'agit donc bien de la même espèce décrite à des stades de développement différents. *Pandanus namakiensis* est caractérisé par une infrutescence polysyncarpique (4-6 syncarpes), un syncarpe globuleux de 25-50 mm de diamètre, une drupe possédant (1-)2(-3) de stigmates et par une feuille de 70-90 cm x 1-1,5 cm.

Pandanus namakiensis est proche de *P. mangokensis* par la structure de l'infrutescence (polysyncarpie) et de la drupe (pileus en forme de dôme à côtes saillantes) et surtout par le nombre de stigmate (1-3) mais il s'éloigne de ce dernier par le nombre de syncarpe par infrutescence (>4 syncarpes pour *P. namakiensis* vs. 3-4 syncarpes pour *P. mangokensis*) (Fig. 43), une drupe longue (>15 mm vs. 13-15 mm) et par des épines marginales courtes (0,5-1 mm vs. 1-1,5 mm) près de la gaine.

Pandanus namakiensis est caractérisé par port « coniféroïde » classique de la section.

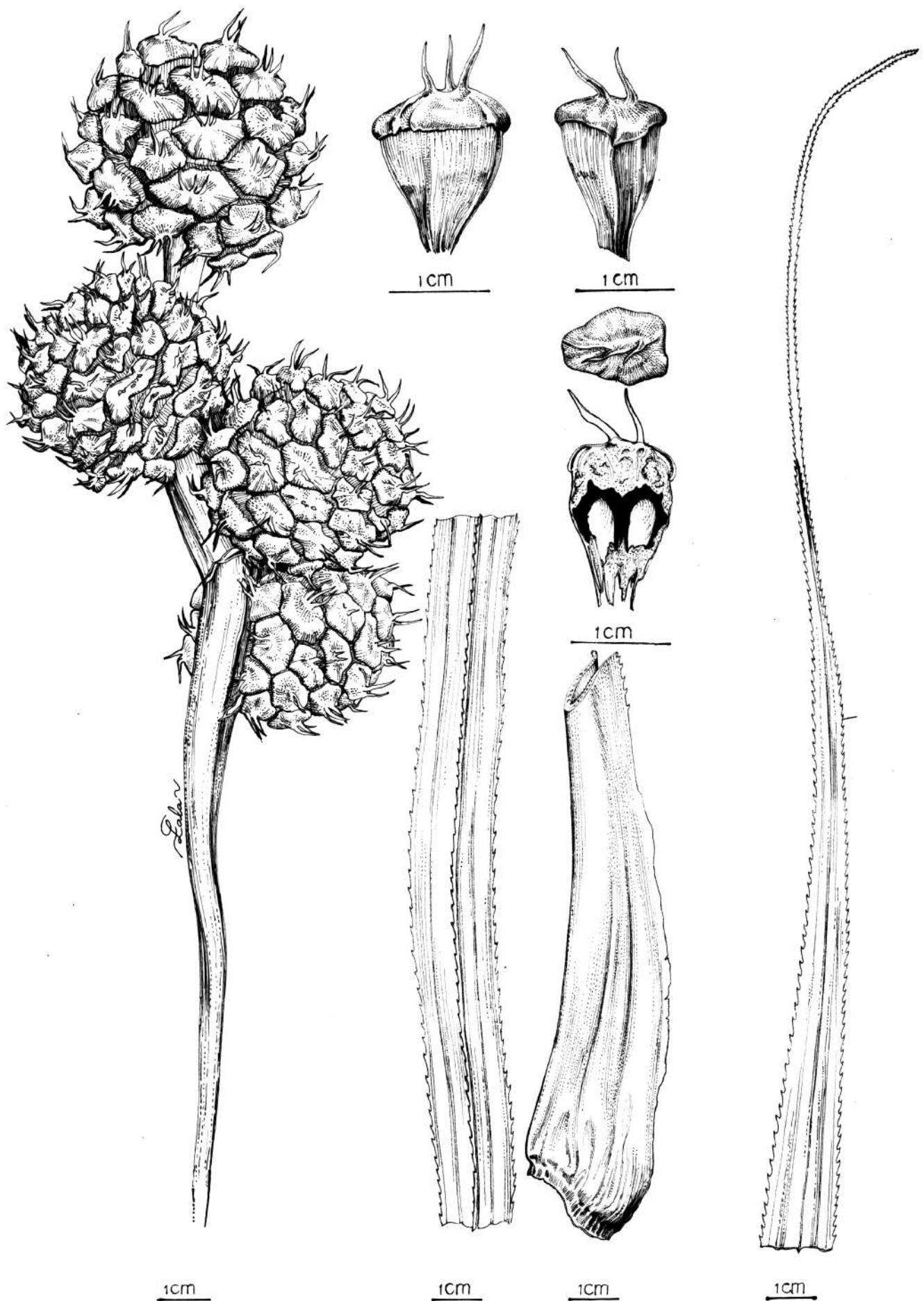


Fig. 43. *Pandanus namakiensis* Martelli, dessiné par Roger Lala à partir de *Randrianarivelo* 323 (TAN).

La surface épidermique de la feuille porte des stomates pourvus de papilles ramifiées appartenant à la classe VI selon la classification de Huynh (1974).

Pandanus pluriaculeatus Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 122: 39, 40: figs 10-12; 41-42: figs 16 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, Massif de Manongarivo, Est d'Ankaramy, au dessus du village d'Ambodisakoana, 1100 m, 14°05'S, 48°20'E, 17.X.1994, *Van der Werff et McPherson 13494* (holo-, MO; iso-, MO, TAN).

Description

Arbre de 4-8 m de hauteur, à stipe de 6-10 cm de diamètre. Feuille latérale de 50-80 cm de longueur, 0,5-1 cm de largeur au milieu, environ 2 cm de large près de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans 1/2 supérieur. Gaine 5-10 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 3 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe ovoïde composé de 40-50 drupes, 5-6 x 4-5 cm; pédoncule trièdre 20-30 cm de long, environ 1 cm de large à l'apex, 6 mm de large dans la partie médiane. Drupe 17-20 x 13-15 x 9-10 mm, 1/4-1/3 supérieur libre; pileus à côtes saillantes et sommet légèrement concave, en forme de pyramide, 5-7 mm de hauteur; (2-)3-4(-6) stigmates spiniformes, environ 6 mm de longueur; endocarpe 10-15 mm de longueur axiale, 5-10 mm de largeur, à apex distant de 1-2 mm de la base des stigmates, à base distante de 4-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, environ 3 x 5 mm, à centre légèrement supra médian; mésocarpe supérieur étroite, fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Manongarivo RS, bassin supérieur de la Maitsamalaza, 1750 m, 14°03'55''S, 48°24'17''E, 26.XI.2000, *Callmander et al. 159* (G, NEU, TAN). — Manongarivo RS, en contrebas du sommet de l'Antsatrotro, 1880 m, 14°03'59S, 48°24'17''E, 28.XI.2000, *Callmander et al. 160* (G, MO, NEU, TAN). — au-dessus de la rivière Bekolosy, 1280 m, 14°02'S, 48°18'E, 22.IX.1996, *Gautier et al. 3116* (G, K, NEU, MO). — 1,5 km au Sud-sud-est du point de côte 1728, ravin dans le bassin versant de l'Antsahabe (affluent droit de la Sandrakota), 1580 m, 14°02S, 48°25'E, 27.V.2000, *Gautier et Rakotomamonjy 3690* (G, MO, NEU). — 800 m ENE du point cote 1836, 1620 m, 14°02'S, 48°25'E, 02.VI.2000, *Gautier et Rakotomamonjy 3738* (G, NEU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: mai-novembre.

Distribution et habitat

Pandanus pluriaculeatus est endémique des forêts de la région du massif Manongarivo. Il croît entre 1110 m et 1880 m d'altitude (Fig. 29).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 47 km², une zone d'occupation de 18 km² et 1 sous-population qui se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo), *P. pluriaculeatus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).



Fig. 44. *Pandanus pluriaculeatus* Huynh, sommet de l'Antsatrotro, Manongarivo (Callmander & Wohlhauser 160).

L'étude de la surface foliaire montre que les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI (Huynh 1974).

Pandanus sparganioïdes Baker, *Journal of Linnean Society Botany* 25: 347 (1890).

Type: Madagascar. Nord-Ouest de l'île, IX.1887, *Baron 5268* (holo-, K; iso-, FI).

Description

Arbre d'environ 12 m de hauteur. Feuille latérale de 50-100 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur au milieu, environ 2 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 10-15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le 1/3 inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 2-5 mm d'espacement, la partie médiane et apicale munies de minuscules épines; épines costales présentes dans le 1/3 apicale. Gaine environ 8 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 4-5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (2-5 syncarpes); syncarpe subglobuleux composé de 25-40 drupes, 6-8 x 4-7 cm; pédoncule trièdre 20-25 cm de long, environ 1,5 cm de large à l'apex, 1 cm de large dans la partie médiane. Drupe 15-20 x 10-15 x 6-10 mm, 1/3 supérieur libre; pileus à côtes saillantes moins nettes, en forme de pyramide, 4-6 mm de hauteur; 1(-2) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 3 mm de longueur; endocarpe 15-17 mm de longueur dans la partie axiale, 10-15 mm de largeur, à apex distant d'environ 2 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 7 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur nul à l'apex et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. Fleur mâle inconnue.

Autre matériel: Madagascar. **Prov. Antsiranana**, Tsaratanana RNI, sylves à lichens, 2200 m, [13°57'S, 48°52'E] 01.V.1924, *Perrier de la Bâthie 16225* (FI, P).

Phénologie

Infrutescence: mai-septembre.

Distribution et habitat

Pandanus sparganioïdes croît dans le massif du Tsaratanana vers 2200 m d'altitude (Fig. 26).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 100 km², une zone d'occupation de 9 km² et 1 sous-population se trouvant dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Tsaratanana), *P. sparganioïdes* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus sparganioïdes est une espèce mal connue du massif de Tsaratanana. Les deux seules collections existantes ont été récoltées en 1887 et 1924. Cependant, cette espèce distingue des autres espèces de la sect. *Acanthostyla* poussant dans ce massif par la présence d'une drupe monoloculaire à pileus pyramidal, d'une infrutescence polysyncarpique (5-8) (Fig. 47) à nombreux syncarpes et d'une feuille fine (1,5-2 cm) ce qui n'est pas le cas de *P. alpestris* et de *P. kuepferi* poussant dans le même massif (feuilles de > 3 cm). *Pandanus pseudobathiei* et *P. tabellarius* poussant aussi en altitude différent quant à eux par une drupe à pileus en léger dôme ou virtuellement tabulaire chez *P. tabellarius* (Huynh 1999: 37, figs 4-5) tandis que *P. sparganioïdes* possède un pileus nettement pyramidal (Martelli et Pichi-Sermolli 1951: 151, fig. 28 et Fig. 47).

Identité de l'espèce

Pandanus pluriaculeatus est caractérisé par un syncarpe monosyncarpique ovoïde (5-6 x 4-5 cm), une drupe dont le pileus pyramidal à côtes saillantes à sommet légèrement concave et par un pédoncule grêle (1 cm de large à l'apex et 6 mm dans sa partie médiane). Cette espèce est proche de *Pandanus ceratophorus* par la forme du syncarpe et de la drupe et par la feuille étroite munie de petites épines marginales (près de l'auricule foliaire). Par contre, elle se différencie de cette dernière par le pileus possédant un sommet légèrement concave et par la partie supérieure de drupe munie des côtes saillantes (cf. *P. ceratophorus*).

Pandanus pluriaculeatus possède une feuille à dimension variable (80 cm à 1750 m: Callmander et al. 159) contre 57 cm (1880 m: Callmander et al. 160). Cette variation touche également la hauteur de l'arbre car à 1750 m, la plante atteint 8 m de hauteur avec un tronc de 10 cm de diamètre. Ces différences logiques montrent que les dimensions sont souvent un critère arbitraire s'il n'est pas renforcé par des différences aux niveaux des parties fertiles pour différencier les espèces.

Comme souvent pour les espèces de la sect. *Acanthostyla* d'altitude, le port est réduit. *P. pluriaculeatus* possède un port coniféroïde à l'état jeune puis peut disparaître avec l'âge. Dans les endroits exposés comme ici au sommet de l'Antsatrotra (Manongarivo) (Fig. 44), le port ne présente plus un port coniféroïde. Il appartient cependant au modèle architectural de Stone (Guillaumet 1973).

La surface épidermique de la feuille porte des stomates pourvus de papilles ramifiées appartenant à la classe VI selon la classification de Huynh (1974).

Pandanus pseudobathiei Pic. Serm., *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér.B, 3(1): 150-151, fig. 28a-d (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, Tsaratanana RNI, forêt à sous-bois herbacé, [2200 m], [13°57'S, 48°52'E], 01.X.1922, *Perrier de la Bathie 15258* (lectotype désigné ici, P; iso-, FI).

Description

Arbre grêle d'environ 8 m de hauteur, à stipe de 8-10 cm de diamètre. Feuille latérale de 70-100 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur au milieu, environ 2 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 15-20 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le 1/3 inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, dans la partie médiane et apicale munies de minuscules épines 0,2-0,5 mm de long et 2-5 mm d'espacement; épines costales présentes depuis 20 cm au-dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'apex. Gaine 5-10 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 3-5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (2 ou 3 syncarpes de taille inégale); syncarpe globuleux composé de 40-60 drupes, 3-6 x 4-7 cm; pédoncule trièdre 20-25 cm de long, environ 1 cm de large à l'apex, 7 mm de large dans la partie médiane. Drupe 15-20 x 12-15 x 5-10 mm, 1/3 supérieur libre; pileus à côtes saillantes, en forme de dôme, court, 4-5 mm de hauteur parfois +o- plat; 1(-2) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 3 mm de longueur; endocarpe 12-15 mm de longueur dans la partie axiale, 8-12 mm de largeur, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 3 x 5 mm, à centre légèrement supra médian; mésocarpe supérieur nul à l'apex et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. Fleur mâle inconnue.



Fig. 45. *Pandanus pseudobathiei* Martelli, Massif du Marojejy (Nord-Est) (Callmander & Laivao 60).



Fig. 46. *Pandanus pseudobathiei* Martelli, Massif du Marojejy (Nord-Est) (Callmander & Laivao 60).

Autres matériels. — Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Tsaratanana RNI, petite cuvette juste en-dessous de l'étage éricoïde, 1600-1700 m, 14°26'21''S, 49°44'29''E, 08.XI.1999, *Callmander et Laivao 60* (NEU, TAN). — Tsaratanana RNI, 1900 m, 14°01'00''S, 48°52'09''E, 30.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 142* (NEU, TAN). — Tsaratanana RNI, source Andranomalaza, 1869 m, 14°02'48''S, 48°23'59''E, 24.XI.2000, *Callmander et al. 158* (G, NEU, TAN). — Marojejy RNI, [14°25'S, 48°43'E], 2.XII.1972, *Guillaumet 4114* (BISH, PH, TAN). — Marojejy RNI, ravin, 1600-1800 m, [14°25'S, 48°43'E], 09.XII.1972 *Guillaumet 4197* (BISH (2x), P, PH, TAN). — Marojejy RNI, piste de Mandena vers le sommet du Marojejy, 1000-1300 m, 14°26'13''S, 49°44'37''E, 09.IX-03.X.1999, *Lewis et al. 1173* (TAN). — **Prov. Majunga,** Tsaratanana RNI, versant Ouest de la Réserve, 13 km au Sud-ouest de Befingotra, campement 4, forêt à mousse, 1600 m, 14°45'09''S, 49°25'09''E, 08.XI.1999, *Rakotomalaza 2110* (G, NEU, TEF).

Phénologie

Infrutescence: septembre-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus pseudobathiei pousse dans les massifs du Nord de l'Ile (Tsaratanana, Manongarivo et Marojejy) entre 1000 m jusqu'à 2200 m d'altitude (Fig. 16).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 4105 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo, Marojejy, Tsaratanana), *P. pseudobathiei* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab (iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Cette espèce endémique des forêts humides d'altitudes du Nord de Madagascar (*Callmander et al. 2003*) est ici lectotypée. Elle a, en effet, été décrite sur deux syntypes en 1951 par Martelli & Pichi-Sermolli.

Pandanus pseudobathiei est caractérisé par une infrutescence polysyncarpique (2 ou 3 syncarpes de taille inégale) (Fig. 45), une drupe généralement à 1 stigmate et un pileus en forme de dôme très court (Fig. 46).

Pandanus tabellarius décrit par Huynh (1999) possède une morphologie très proche de *P. pseudobathiei*: une drupe généralement monoloculaire, un pileus assez court plat ou tabulaire. Les différences sont faibles entre ces deux espèces poussant dans la même région. *Pandanus pseudobathiei* possède un pileus non-strié et un syncarpe terminale globuleux mais ces caractères semblent faibles pour maintenir *P. tabellarius* au rang spécifique. Nous les considérons ici comme différentes mais de nouvelles récoltes pourraient justifier qu'elles font partie d'une même espèce à morphologie variable selon leur écologie.

Pandanus pseudobathiei possède un port coniféroïde à l'état jeune qui disparaît souvent avec la maturité (*Callmander et al. 2003*, fig. 10). Il appartient cependant au modèle architectural de Stone (*Guillaumet 1973*).



Fig. 47. *Pandanus sparganioides* Baker, dessiné par Roger Lala à partir de *Perrier de la Bâthie* 16225 (P).

Selon Perrier de la Bâthie, cette espèce a un port colonnaire mais souvent réduit (Martelli et Pichi-Sermolli 1951: 150, 152) comme les autres espèces de haute altitude la section à Madagascar.

La surface épidermique de la feuille porte des stomates pourvus de papilles ramifiées appartenant à la classe V/VI dans la classification de Huynh (1974).

Pandanus spinifer Warb., in Engler A., *Pflanzenreich*, 3: 57, fig. 16w (1900).

Type: Madagascar. *Hildebrandt s.n.* (holo-, B [détruit]; iso-, FI [fragment])

Pandanus fetusus Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise de la Science Naturelle* 123: 32, figs 2-4; 33, fig. 7 (2000).

Type: Madagascar. Prov. Antananarivo, Dans le marécages de la forêt d'Ambohitantely [18°11'S, 47°17'E], 05.IX.1971, *Cremers 1818* (holo-, P; iso-, P). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre 6-8 m de hauteur, stipe 8-12 cm de diamètre. Feuille latérale de 110-140 cm de longueur, 3-3,5 cm de largeur au milieu, environ 6 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe plus coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 20-30 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 1-3 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le 1/2 supérieur. Gaine 15-20 cm de longueur, environ 6 cm de largeur dans la partie apicale, 10 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (7-8 syncarpes); syncarpe subglobuleux-oblong composé de 40-60 drupes, 60-80 x 40-50 mm; pédoncule trièdre 20-30 cm de long, environ 1,5 cm de large à l'apex, 1 cm de large dans la partie médiane. Drupe 20-15 x 15-10 x 9-11 mm, 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal, environ 5 mm de hauteur; (1-)2-3(-4)(-5) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 4 mm de longueur; endocarpe 14-17 mm de longueur axiale, (6-)9(-12) mm de largeur, à apex distant de 1-2 mm de la base des stigmates, à base distante de 2-3 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, environ 6 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels. – Madagascar. **Prov. Toamasina.** Mantadia-Périnet PN, 920 m, 18°49'28''S, 48°26'06''E, 28.XI.1998, *Callmander 67* (NEU, TAN). – Mantadia PN, individu isolé dans des cultures à l'entrée du Parc de Mantadia (7 km du village d'Andasibe), 920 m, 18°52'25''S, 48°25' 30''E, 28.XI.1998, *Callmander 68* (NEU, TAN). – Dans les ruisseaux, 900 m, [18°56'20''S, 48°00'E], 30.VII.1968, *Service forestier 26773* (P).

Phénologie

Infrutescence: juillet-novembre.

Distribution et habitat

Pandanus spinifer croît dans les marécages de la forêt humide à 900-1000 m d'altitude (Parc national de Mantadia: à 135 km à l'est d'Antananarivo) et les zones humides du domaine du Centre vers 1000 m (Réserve d'Ambohitantely: à 125 km au Nord-Ouest d'Antananarivo) (Fig. 22).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 1791 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ambohitantely, Mantadia), *P. spinifer* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Après la destruction de l'herbier de Berlin (B) pendant la seconde Guerre mondiale, le seul témoin de cette espèce était l'illustration de Warburg (1900: 59, fig. 16W) et une description très sommaire par son auteur. Nous retrouvons des fragments de cet échantillon dans l'Herbier de Florence (FI) (Figs. 48, 49). Ces échantillons ont certainement été envoyés par Warburg à Martelli lors de la description de la nouvelle section dont *P. spinifer* est le type (Martelli 1933). *Pandanus spinifer* est caractérisé par une infrutescence polysyncarpique (Fig. 50) et une feuille large (3-3,5 cm), caractère peu commun au sein de cette section. Ses drupes possèdent un pileus subpyramidal et court. Le nombre de stigmate varie de 1 à 5 selon le degré de la soudure de ses carpelles, mais il est généralement entre 2 à 3.

Pandanus fetusus décrit sur une infrutescence immature partage de nombreux caractères avec *P. spinifer*: une infrutescence composée de plusieurs syncarpes oblongs à subglobuleux (7-8 syncarpes), une drupe pyramidal court de (1-)2-3(-5) stigmate et une feuille large (3-3,5 cm). La récolte d'Hildebrandt ne comporte aucune indication de lieu, mais il est fort probable qu'elles proviennent des « hautes terres » malgaches (Dorr 1997). Le type de *P. spinifer* pourrait alors très bien avoir été récolté à un endroit proche de la récolte *Cremers 1818*, type de *P. fetusus*. Nous considérons, pour les nombreuses raisons expliquées ici, *P. fetusus* comme synonyme de *P. spinifer*.

Pandanus spinifer est proche de *P. longistylus* par le nombre de syncarpes (7-8 syncarpes). Il s'en distingue cependant par une feuille plus large (3-3,5 cm), la forme du pileus (pyramidal) et la dimension du syncarpe (6-8 x 4-5 cm) et de la drupe (18-20 x 12-15 x 9-11 mm). Cette espèce croît d'une part dans la forêt humide entre 900 et 1000 m d'altitude et d'autre part, dans les enclaves humides du domaine du centre vers 1000 m d'altitude tandis que *P. longistylus* pousse dans la forêt humide de basse altitude ne dépassant 300 m d'altitude.

Pandanus spinifer est caractérisé par un port « coniféroïde » (Fig. 51). Comme toutes les espèces de la section, au début de la croissance il n'y a qu'une touffe de grandes feuilles à l'apex du stipe (Fig. 52).

La surface épidermique abaxiale de la feuille possède des stomates pourvus de papilles ramifiées appartenant à la classe VI selon la classification de Huynh (1974).

Pandanus tabellarius Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 122: 37, figs 4-6; 42, fig.14 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Marojejy RNI, au nord de Mandena, piste menant au sommet de Marojejy, 700-1150m, 14°26'S, 49°16'E, 8-9.X.1988, *Miller 3490* (holo- P; iso-, MO).

Description

Arbre d'environ 10 m de hauteur. Feuille latérale de 110-120 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur au milieu, environ 3 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie dans la partie apicale; limbe coriace; épines marginales antrorses, présentes de 20-25 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,7-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le tiers supérieur. Gaine 7-10 cm de longueur, environ 2,5 cm de largeur dans la partie apicale, 4 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3 syncarpes); syncarpe ovoïdes composé de 45-60 drupes, 40-50 x 50-60 mm; pédoncule trièdre 32-40 cm de long, environ 1 cm de large à l'apex, 8 mm de large dans la partie médiane. Drupe 20-15 x 15-10 x 7-10 mm, 1/5 supérieur libre; pileus strié, à côtes saillantes peu marquées, en forme de dôme aplati à l'apex, environ 5 mm de hauteur; 1(-2) stigmat(e)s spiniforme(s), environ 5 mm de longueur; endocarpe (10-)12(-15) mm de longueur axiale, (6-)8(-10) mm de largeur, à apex distant de 3-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, environ 4 x 5 mm, à centre supramédian; mésocarpe supérieur quasi-nul à l'apex et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. Fleur mâle inconnue.

Phénologie

Infrutescence: août-octobre.

Distribution et habitat

Pandanus tabellarius est endémique de la région du Marojejy et croît dans la forêt humide entre 700-1100 m d'altitude (Fig. 26).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 100 km², une zone d'occupation de 9 km² et 1 sous-population se trouvant dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Marojejy), *P. tabellarius* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D2 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus tabellarius est une caractérisé par une infrutescence polysyncarpique (3 syncarpes de taille inégale), une drupe généralement à un stigmate, au pileus strié en forme de dôme très aplati à l'apex (Fig. 53).

Huynh (1999b) a considéré qu'aucune espèce n'est comparable au *P. tabellarius* et que la forêt du Marojejy n'abrite que deux espèces de la sect. *Acanthostyla* (*P. tabellarius* et *P. alveolatus*). En réalité, ce massif abrite aussi *P. pseudobathiei* qui est justement l'espèce la plus proche de *P. tabellarius* car elle possède aussi une drupe généralement monoloculaire et un pileus assez court (+ou- plat). Les différences morphologiques sont faibles et ces deux taxons appartiennent certainement à la même espèce. Nous les considérons ici comme différents mais de nouvelles récoltes montreront certainement que *P. tabellarius* ne peut être maintenu au rang spécifique.

Les cellules polaires des stomates sont pourvues de papilles ramifiées appartenant à la classe VI selon la classification établie de Huynh (1974).



Fig. 48. *Pandanus spinifer* Warb., fragment de l'holotype à Florence (FI) (Hildebrandt s.n.).



Fig. 49. *Pandanus spinifer* Warb., fragment de l'holotype à Florence (FI) (Hildebrandt s.n.).



Fig. 50. *Pandanus spinifer* Warb., Région de Mantadia (Centre-Est) (Callmander 68).



Fig. 51. *Pandanus spinifer* Warb., Région de Mantadia (Centre-Est) (Callmander 67).



Fig. 52. *Pandanus spinifer* Warb., jeune plante, Région de Mantadia (Centre-Est) (Callmander 67).

Espèce exclue

Pandanus petrosus Martelli, *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 153-154 (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, bois rocailleux, secs, Makamba sur le causse d'Ankara (Boina), [17°13'S, 46°20'E], X.1900, *Perrier de la Bâthie 1095* (holo-, P; iso- FI).

Cette espèce décrite sur du matériel fragmentaire a été redécrite en détail par Huynh (2000). Il n'existe que quelques jeunes drupes et des feuilles. Il y a beaucoup de contradictions entre la description, les feuilles, les drupes et les étiquettes (voir Huynh 2000: 31-34). Une étude minutieuse du matériel existant à P et à FI nous montre que les feuilles et les drupes ne proviennent pas du même individu. Les feuilles sont manifestement de la section *Souleyetia*: sub-coriace à nervures visibles sur les deux faces, nervures principales non armées, gaine flexible courte (1,5 cm). Les feuilles de la section *Acanthostyla* sont coriaces, les nervures sont très peu visibles, la nervure principale est armée et la gaine est toujours coriace et longue (minimum 8 cm). Les drupes, en opposition, sont certainement de la sect. *Acanthostyla*. Elles possèdent des stigmates spiniformes (2,5-3 cm) qui sont en mauvais état. Les drupes sont certainement jeunes (Huynh 2000). Le matériel est trop fragmentaire pour permettre de les comparer aux espèces existantes. Nous pensons qu'il y a certainement eu un mélange de matériels et que les drupes ne correspondent pas aux feuilles. Notre avis est renforcé par les détails de terrain donnés par Perrier de la Bâthie qui parle d'un « arbre grêle, 2-4 m, peu rameux, assez diffus ». Une telle architecture est inconnue de la sect. *Acanthostyla*, même chez les jeunes arbres qui sont robustes, droits possédant une couronne terminale de grandes feuilles. Nous excluons cette espèce de la section. Les feuilles appartiennent probablement à *Pandanus manambolensis*, une espèce connue des régions sèches de l'ouest. Il est impossible de rapprocher les quelques jeunes drupes que nous avons à notre disposition avec certitude d'une espèce connue. Il est fort probable, cependant, que ces drupes proviennent d'une espèce connue de la sect. *Acanthostyla*.

Conclusion

Madagascar compte 17 espèces de la sect. *Acanthostyla* qui sont réparties dans les régions humides (15 spp.) et subhumides des hauts plateaux (2 spp.). Huit espèces poussent dans les massifs de l'extrémité Nord de la Grande Île, sept autres espèces sont inféodées à la forêt humide de moyenne et de basse altitude, et de la forêt littorale de l'Est tandis que *P. namakiensis* croît dans le Domaine du Centre (région de Tampoketsa) et le Nord Ouest (région de Boeni). *Pandanus spinifer*, espèce type de la section, pousse dans la forêt sur sol profond et humide du Domaine du Centre (forêt d'Ambohitantely) et dans la forêt humide de moyenne altitude (Mantadia-Périnet).

La redécouverte d'une partie de l'holotype de *P. spinifer* dans l'herbier de Florence (FI) est très important pour compléter la description très sommaire de Warburg (1900). Mais grâce à nos nombreuses récoltes et l'observation des plusieurs collections, nous avons pu le mettre en synonymie avec *P. fetusus* et le décrire convenablement.

Pandanus pulcher et *P. namakiensis* sont mis en synonymies grâce une récente collection effectuée dans la localité du type de *P. pulcher* qui montre que les dimensions et la morphologie des drupes et du syncarpe adulte correspondent parfaitement au syncarpe de *P. namakiensis*. *P. columnaris* et *P. pluriloculatus* sont aussi mis en synonymies car ils partagent nombreux caractères communs et poussent dans une même localité. Finalement, grâce à la

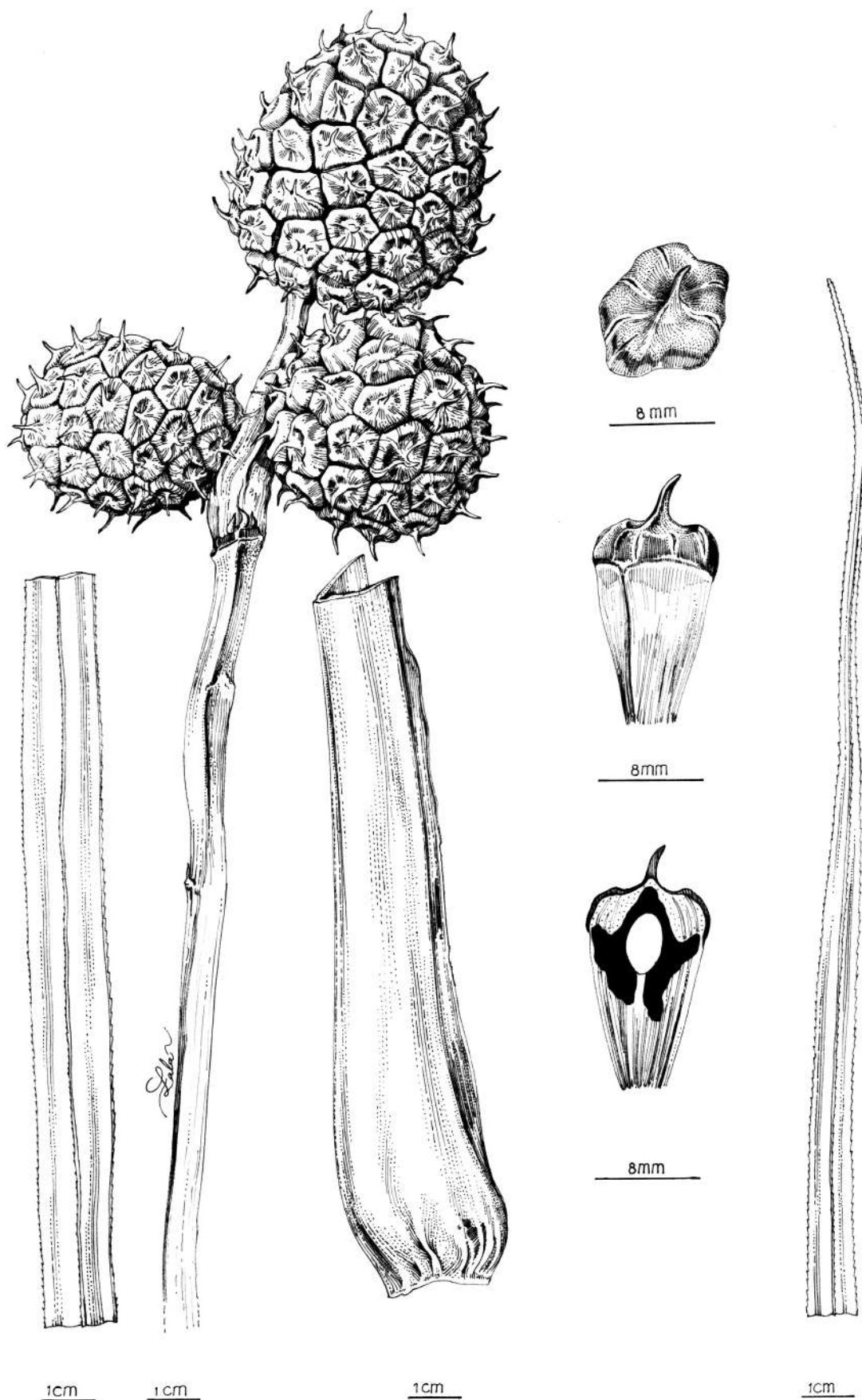


Fig. 53. *Pandanus tabellarius* Huynh, dessiné par Roger Lala à partir de l'isotype *Miller et al.* 3490 (P).

comparaison des types de *P. ceratophorus* (Baron 2320) avec ceux de *P. laxespicus* (Perrier de la Bâthie 11885) à FI et P ainsi que les récoltes plus récentes, nous avons pu constater que ces deux espèces sont identiques.

Finalement *P. tabellarius* et *P. pseudobathiei* qui sont des espèces sympatriques dans la forêt humide du massif de Marojejy ne semblent pas pouvoir être considérées comme des espèces différentes. De nouvelles récoltes sont nécessaires pour trancher.

Les espèces altitudinales de la sect *Acanthostyla* poussant en dessus de 1000 m possèdent des drupes généralement monocarpellées avec un seul stigmate (rarement 2). Par contre, les autres espèces de la section croissant en dessous de 1000 m, possèdent généralement des drupes pluriloculaires.

Les espèces de la *Acanthostyla* poussent dans des zones humides: marais ou en bordure de fleuve ou rivières.

L'étude micro-morphologique de la feuille des espèces montrent que la sect. *Acanthostyla* possède généralement un stomate ayant une cellule polaire portant une longue papille ramifiée constituée par un «tronc» soutenant 3 à 5 branches simples (classe V-VI) (Huynh 1974). La surface épidermique abaxiale est formée par la succession de zone stomatifère et de zone non stomatifère.

Pandanus petrosus est exclu de la section car sa collection provient très vraisemblablement d'un mélange de matériels: les feuilles appartiennent probablement à la section Souleyetia (*Pandanus manambolensis*), une espèce connue des régions sèches de l'Ouest tandis que les jeunes drupes pourraient provenir d'une espèce de la sect. *Acanthostyla*.

La sect. *Acanthostyla*, section endémique de la Grande Île, est facilement reconnaissable par son port « coniféroïde » et appartiennent au modèle architectural de Stone (Guillaumet 1973). Cette section dont possède des stigmates spiniformes qui la rapprochent d'autres sections possédant de telles stigmates (e.g. *Aqualites*, *Callmanderia*, *Imerinenses*, *Lonchostigma*, *Phaneops*, *Platyphylla* et *Rykiella*). Cependant, la section *Acanthostyla* semble morphologiquement isolée au sein de ces sections (Callmander et Laivao, 2003; Laivao et al., 2006). Il est souligné que c'est la section à stigmates spinscents possédant le plus d'espèces à Madagascar.

Révision de la sect. *Bicipites* Huynh & B.C. Stone, *Botanische Jahrbücher Systematik* 100: 353-354 (1979).

Introduction

La sect. *Bicipites* Huynh et B. C. Stone est monospécifique et endémique du massif calcaire de l'Ankarana au Nord de Madagascar. *Pandanus biceps* B. C. Stone et Guillaumet a d'abord été classé dans *Pandanus* sect. *Vinsonia* Warb. (Stone et Guillaumet 1970) en raison de ses stigmates réniformes et de la structure de sa fleur mâle en pseudo-ombelle. Cette espèce est unique dans le genre *Pandanus* malgaches par la présence d'une remarquable réduction du nombre de drupe. Elle est ensuite placée dans la sect. *Bicipites* Huynh à cause de la structure de son syncarpe (monosyncarpique composé uniquement de deux drupes soudées partiellement) et de la morphologie microscopique particulière de sa feuille (Huynh 1979b).

Taxonomie et description du taxon

Pandanus sect. *Bicipites* Huynh & B.C. Stone, *Botanische Jahrbücher Systematik* 100: 353-354 (1979a). — Type: *P. biceps* B. C. Stone et Guillaumet

ESPECES INCLUSES: *Pandanus biceps* B. C. Stone et Guillaumet.

Pandanus biceps B. C. Stone et Guillaumet, *Adansonia*, sér. 2, 10(1): 128, Pl. 1, 130; Pl. 2, 132, Pl. 3 (1970). Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, sur roche calcaire, Nord-Ouest d'Ambilobe, Ankarana, [12°56'S, 49°06'50"E], 19.I.1969, *Guillaumet* 2320 (holo-, KLU; iso-, K, P, PH).

Description

Arbuste de 1,5 m de hauteur, à tronc épineux de 5 cm de diamètre, à racine échasse à la base du stipe (20 cm de long) et supportant les ramifications inférieures (1 m de long). Feuilles coriaces, amplexicaules, 20-50 cm de longueur, 1-2 cm de largeur au milieu, 1,5-2 cm près de la gaine; épines marginales antrorses, présentes de 4 cm au dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans la moitié inférieure jusqu'à 3 mm de long et environ 1 cm d'espacement, minuscules épines dans la partie apicale; épines costales présentes de 6 cm au dessus de la base de la feuille jusqu'à l'extrémité apicale, retrorses dans la partie inférieure. Gaine environ 4 cm de longueur, 3 cm de largeur apicale et 5 cm de large à la base. Infrutescence monosyncarpique, terminale; Syncarpe constitué de deux à cinq drupes plus ou moins opposées; pédoncule trièdre environ 9 cm de longueur, 9 mm de largeur à l'apex 6 mm dans la partie médiane. Drupe en forme de losange ou quadrangulaire ob-pyramidale, 4/5 supérieur libre 5 cm d'épaisseur, 7 cm de largeur, 5,7 cm de longueur; pileus plus ou moins pyramidal, 3 cm de hauteur; 14(-21) stigmates, réniformes, 1 x 5 mm; endocarpe localisé dans la partie médiane de la drupe, 2,5 cm de longueur axiale, à apex distant de 1,2 cm de la base des stigmates, à base distante de 1,8 cm de la base de drupe; loge séminale obovoïde, 13 x 9 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur large, médulleux; mésocarpe inférieur fibromédulleux. Inflorescence mâle composée de 5-7 épis de 1,1-1,5 x 0,6-0,9 cm; colonne staminale très courte (inférieure à 1 mm de longueur); 4-5 filets de 1.5 mm de longueur, 0,3 mm d'épaisseur; anthère 1 mm de long 0,5 mm de large; les étamines sont fixées à l'apex de la colonne staminifère (fleur pseudo-ombelle).

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Matsaborimanga, premier canyon, zone Tsingy, 160 m, 12°56'01S, 49°04'04"E, 11.I.2003, *Bardot Vaucoulon et al.* 1166 (P). —

Ankarana sur calcaire, 192 m, 12°57'17''S, 49°07'05''E, 13.XI.1997, *Callmander et Wohlhauser* 63 (NEU, TAN). — Ankarana RS, sur calcaire, 192 m, 12°57'17''S, 49°07'05''E, 13.XI.1997, *Callmander et Wohlhauser* 64 (NEU, TAN); dans les rochers, [12°54'S, 49°08'E], s.n.date, *Cours* 5532 (P). — Ankarana, [12°56'S, 49°06'50''E], 3.VIII.1968, *Guillaumet* 2178 (TAN); Sommet de l'Ankarana, [12°56'S, 49°06'50''E], 3.VIII.1968, *Guillaumet* 2179 (TAN); 50 m, [12°56'S, 49°06'50''E], 3.VIII.1968, *Guillaumet* 2180 (P). — Forêt sèche sur roche calcaire, [12°54'S, 49°08'E], 19.I.1969, *Guillaumet* 2323 (BISH, K, KLU, P, PH); [12°52'S, 49°08'E], 2.I.1900, *Humbert* 32582B (P). — Ankarana RS, à environ 108 km au sud-ouest d'Antsiranana par route, à l'Ouest du village de Mahamasina, fin de route grotte chauve-souris, forêt sèche caducifoliée, 161 m, 12°57'25''S, 49°07'35''E, 31.V.1995, *Randrianantoandro et al.* 806 (MO, P, TAN). — Ankarana RS, near Campement des Anglais, Tsingy area, 240-260 m, [12°54'42''S, 49°06'42''E], 16.V.1993, *Jongking et Rapanarivo* 940 (P). — Collines calcaires, [12°52'S, 49°08'E], II.1960, *Humbert* 32582B (P).

Phénologie

Infrutescence: novembre-août.

Inflorescence: novembre-janvier.

Distribution et habitat

Pandanus biceps est endémique de la forêt sèche sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Nord) entre 100-200 m d'altitude (Fig. 54).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 6 km², une zone d'occupation de 27 km² et 2 sous-populations qui se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ankarana), *P. biceps* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de la section

Les Tsingy de l'Ankarana (plateau calcaire) est un massif karstique culminant à 283 m, déposé lors de la transgression marine de l'ère secondaire (Fig. 55). Il possède un climat tropical sec avec une saison sèche d'environ six mois par an et une pluviométrie moyenne annuelle de 1800 mm. Ces Tsingy sont traditionnellement considérés comme un site sacré pour la population locale et c'est une aire protégée gérée par l'association nationale pour la gestion des aires protégées (ANGAP). Sa forêt sèche est aussi riche en espèces endémiques.

Pandanus biceps est caractérisé par un syncarpe composé de deux à cinq drupes, une drupe au 4/5 libre et par une feuille étroite et courte (Fig. 55). Cette espèce se distingue aussi par une fleur mâle particulière. En effet, sa colonne staminifère est très courte (Stone et Guillaumet 1970: 131, Pl. 2). Ces caractères tendent à l'isoler au sein du sous-genre *Vinsonia*. Par contre, elle a une affinité avec la sect. *Mammillarisia* par un port arbustif, une fleur en pseudo-ombelle ou pseudo-subombelle mais surtout par la présence de nombreux stigmates réniformes sur sa drupe. De ce fait, *P. biceps* possède est un caractère morphologique commun avec *P. coriaceus* et *P. grallatus*: des stigmates réniformes non regroupés à l'apex de la drupe. Ces deux dernières espèces poussent aussi dans la région de l'Ankarana. Mais, ils diffèrent de *P. biceps* par une feuille longue (> 50 cm) et large (2-6 cm), un syncarpe arrondi composé de nombreuses drupes (> 12 drupes) et par la présence de stomates foliaires de la surface épidermique abaxiale sans papilles (classe I selon Huynh 1974).

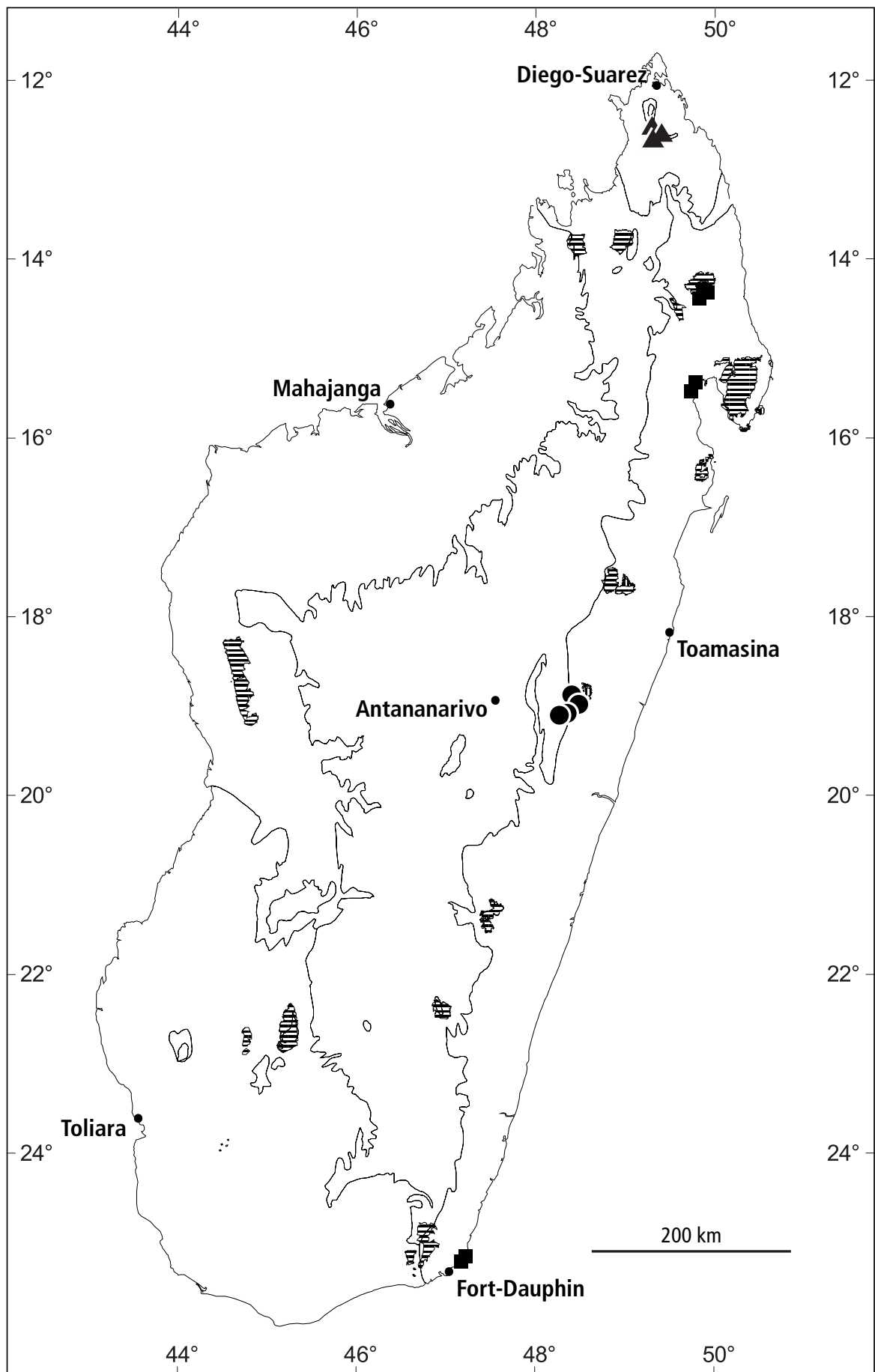


Fig. 54. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sects. *Stephanostigma* et *Bicipites* *P. bipyramidatus*: carré noir; *P. bicipites*: triangle noir; *P. analamazaotrensis*: rond noir.



Fig. 55. *Pandanus bicipites* B.C. Stone, Massif calcaire de l'Ankarana (Nord) (*Callmander obs.*).

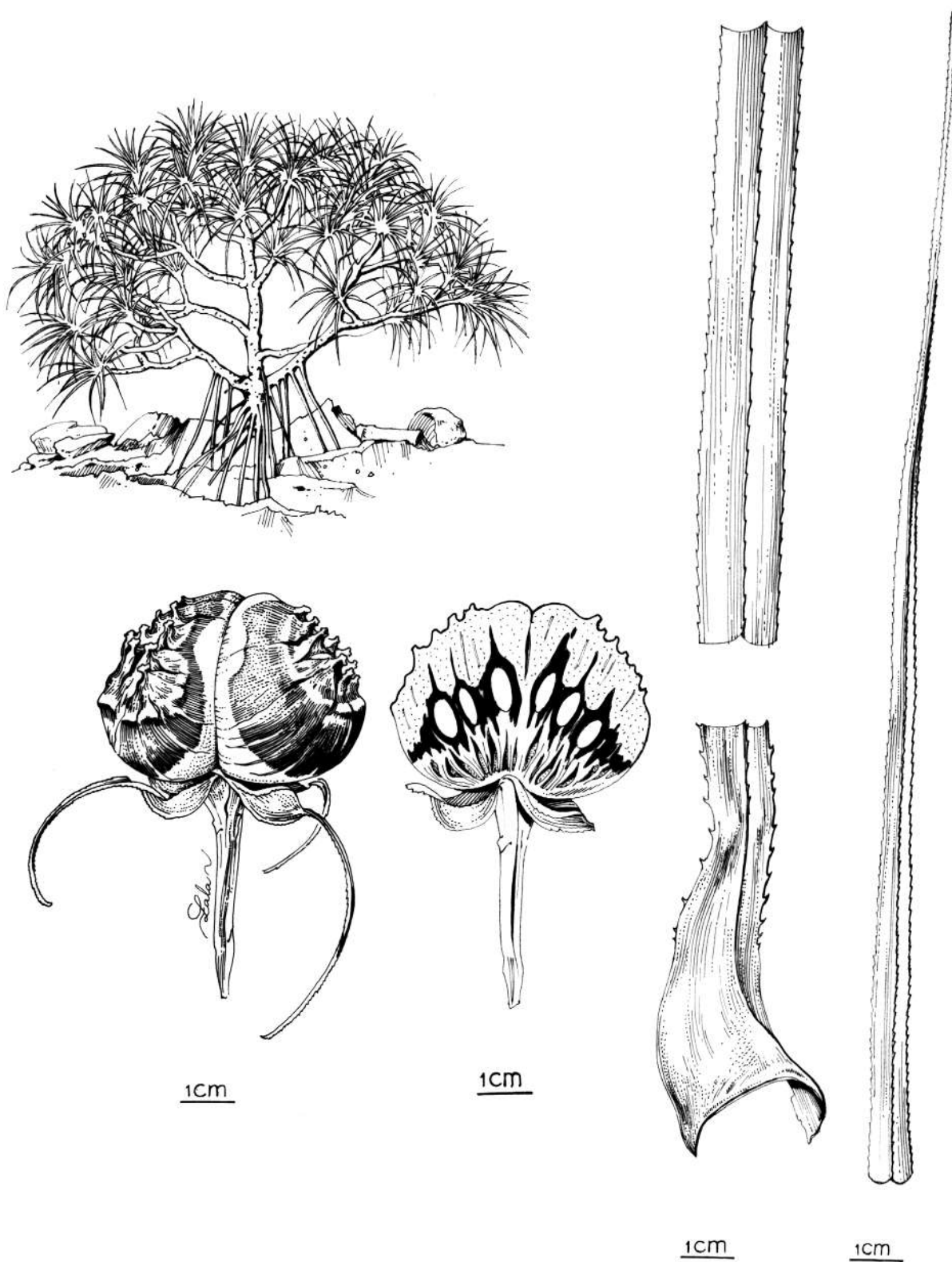


Fig. 56. *Pandanus bicipites* B.C. Stone, dessin de Roger Lala d'après *Andriamamtoanina et al.* 806 et *Guillaumet* 2179.

Le port de *P. biceps* appartient au modèle de Stone (Fig. 55). A noter que certaines branches sont placées en verticilles le long du stipe (Fig. 56).

La micromorphologie foliaire de *P. biceps* est caractérisée par la présence des gros faisceaux de son chlorenchyme adaxial et par un stomate foliaire abaxial appartenant à la classe II (Huynh 1974) avec des cellules latérales dépourvues de papilles.

Révision de la sect. *Heterostigma* (Gaudich.) B.C. Stone, *Bot. Jour. Linn. Soc.* 63, 107, 108, 108: fig. 2, (1970).

Introduction

La première mention du nom *Heterostigma* provient de la description de *Heterostigma heudelotianus* Gaudich. de l'Atlas de la Bonite (Gaudichaud-Beaupré, 1843). C'est un des deux genres décrit validement avec *Souleyetia* par Gaudichaud car ce genre ne comprenait qu'une seule espèce. Warburg (1900) considère ce genre comme synonyme de la sect. *Sussea* (aussi décrit par Gaudichaud mais non validement). A l'intérieur de *Sussea*, nous trouvons alors deux espèces: *P. myriocarpus* Baker et *P. bakeri* Warb. qui possèdent une morphologie bien différente des espèces authentiques de *Sussea* (= *Souleyetia*). Martelli (1903, 1907, 1913, 1934) puis Martelli et Pichi-Sermolli (1951) ont continué à adopter cette classification en y rajoutant quatre autres espèces à morphologie identique: *P. ambongensis* Martelli, *P. maevaranensis* Martelli, *P. cyaneoglauscens* Martelli et *P. variabilis* Martelli

Stone (1970a) ressuscite *Heterostigma* et place dans une section *Heterostigma* (Gaudich.) B.C. Stone toutes les espèces malgaches et africaines à port pyramidal (possédant une anisophyllie peu marquée), un stigmate réniforme, un syncarpe possédant généralement un nombre élevé de drupes (>100) et un pileus très peu saillant (la partie connée représentant au minimum 4/5^{ème} de la longueur totale de la drupe).

Stone (1971) décrit une septième espèce (*P. cephalotus* B.C. Stone) sur la base d'une plante cultivée à l'île Maurice mais qu'il pense provenir de Madagascar.

Huynh (1979b) renforce l'idée de Stone suite à la découverte de stomates à papilles ramifiées appartenant à la classe VI (selon Huynh 1974) dans les sept taxons de la sect. *Heterostigma* tandis que sur la face abaxiale des feuilles des espèces de la sect. *Sussea*, les stomates sont à papilles simples (classe I) (selon Huynh 1974).

La sect. *Heterostigma* est présente naturellement à l'Île Maurice (*P. sphaeroideus* Thouars) et en Afrique. En Afrique de l'Est, grâce au travail de Beentje (1993) lors de la réalisation de la Flore de l'Afrique de l'Est, les espèces sont bien connues. En Afrique de l'Ouest, par contre, un travail de révision s'impose avant de pouvoir lister les espèces avec certitude.

Cette révision permet de constater que Madagascar possède actuellement six espèces de la sect. *Heterostigma*, réparties dans trois Domaines phytogéographiques malgaches (Domaine Oriental, Domaine du Centre et Domaine Occidental). *Pandanus cephalotus* est l'unique espèce présente dans le Domaine oriental malgache. Toutes les autres sont inféodées aux Domaines orientales et du centre.

Taxonomie

***Pandanus* sect. *Heterostigma* (Gaudich.) B.C. Stone**

Botanical Journal of the Linnean Society 63: 107-108 (1970b). — *Heterostigma* Gaudich., *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite »*, Botanique Atlas: pl. 25 figs. 15-31 (1841); *Explication des planches par D'Alleizette*: (1866) [pro genus] — Type: *Pandanus heudelotianus* (Gaudich.) Balf. F.

Pandanus sect. *Foullioya* Warb. subsect. *Barbellatii* Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 121: 60 (1998). Type: *Pandanus barbellatus* Huynh, **syn. nov. INED.**

ESPECES INCLUSES: *P. ambongensis* Martelli, *P. bakeri* Warb., *P. barbellatus* Huynh, *P. cephalotus* B. C. Stone, *P. myriocarpus* Baker, *P. variabilis* Martelli.

Clé de détermination

- | | |
|---|---|
| 1-Infrutescence polysyncarpique (rarement 1) | 2 |
| 1a-Infrutescence monosyncarpique | 5 |
| 2-Feuille très coriace, large de 5-8 cm, à épines marginales plus longues et robustes (3-5 mm près de la gaine); forêts humides orientales à basse altitude <i>P. cephalotus</i> Stone | |
| 2a-Feuille coriace à subcoriace, étroite (<5 cm), à épines marginales courtes et fines (1-3 mm); forêts sèches et subhumides occidentales | 3 |
| 3-Feuille généralement à épines marginales rougeâtres, coriace (près de la gaine) ; syncarpe oblongo-ovoïde, parfois aplati dorso-ventralement; Isalo et ses environs (Sud-Ouest) | |
| | <i>Pandanus variabilis</i> Martelli |
| 3a-Feuille sans épines marginales rougeâtres, subcoriace (près de la gaine); syncarpe ovoïde, jamais aplati dorso-ventralement; Andohahela (Sud-Est), Domaine du Sambirano et ses environs (Nord-Ouest) | |
| | 4 |
| 4-Epines marginales serrées dans la partie médiane (4-6 mm d'espacement); feuille généralement sans canal sur la nervure principale (dans 1/3 inférieur); (1-)2(-3) syncarpe(s); Domaine du Sambirano (Nord-Ouest) | |
| | <i>Pandanus myriocarpus</i> Baker |
| 4a-Epines marginales espacées dans la partie médiane (6-10 mm d'espacement); feuille généralement munie d'un canal sur la nervure principale (dans 1/3 inférieur); 2-4 syncarpes; Andohahela (Sud-Est) | |
| | <i>Pandanus barbellatus</i> Huynh |
| 5- Feuille couverte d'un enduit cireux blanc s'enlevant au toucher, colorée d'un bleu glauque; syncarpe court (<20 cm); drupe petite: 15-20 x 6-7 x 3-5 mm; forêt à Tapia sur le haut plateau de la province de Fianarantsoa (entre 1.000 et 1.300 m altitude, domaine du Centre) | |
| | <i>Pandanus bakeri</i> Warb. |
| 5a- Feuille ne présentant pas d'enduit cireux blanc s'enlevant au toucher ou ni de coloration bleue glauque; syncarpe long (> 20 cm); drupe grande: 40-50 x 6-8 x 6-7 mm; forêt sèche caducifoliée du Domaine Occidental (<700 m d'altitude) | |
| | <i>Pandanus ambongensis</i> Martelli |

Description des taxons

Pandanus ambongensis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 82, fig. 15; fig.16 e-h (1951). *Pandanus betsibokaensis* H. St. John [in sched., *St. John* 26550], *Pandanus meridionalis* H. St. John [in sched., *Perrier de la Bâthie* 10931], *Pandanus ovoideus* H. St. John [in sched., *St. John* 26586].

Type: Madagascar. Prov. Majunga, Au bord du ruisseau Firingalava (petit affluent de droite de l'Ikopa), Sitampika, entre Maevatanana et Andriba, 50-100 m, [16°56'S, 48°43'E], IX.1904, *Perrier* 729 (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbre robuste, 4-6 m de hauteur, à stipe de 20 cm de diamètre, à racines échasses. Feuilles coriaces, 80-110 cm de longueur, 2,5-4 cm de largeur au milieu, 3 cm près de la gaine, rétrécies progressivement à partir du sommet de la gaine jusqu'à l'apex, terminées par une queue de 3 cm de longueur; épines marginales présentes de 4 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-2 mm de longueur (1 mm de largeur à la base) 0,5-0,8 cm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 0,5-1 mm de long 8-12 mm d'espacement, dans le tiers supérieur jusqu'à 0,5 mm de longueur 1 mm d'espacement; épines costales présentes de 15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex. Gaine 4 cm de longueur, 5 cm de largeur à la base. Infrutescence monosyncarpique, terminale; syncarpe oblongo-ovoïde, 20-25 x (15-)16,5(-20) x (5-) 8(-10) cm, composé de nombreuses drupes (environ 500), trièdre en coupe transversale; pédoncule trigone, 28 cm de longueur 12 mm de largeur à l'apex 8 mm au milieu. Drupe 40-50 x 6-8 x 6-7, 1/7 supérieur libre; pileus en forme de dôme; stigmat unique, réniforme, 1,4 x 1 mm, sessile; endocarpe 10-15 mm de longueur axiale, 5 mm de largeur, à apex distant de 7 mm de la base du stigmat, à base distante de 25 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 8,3 x 3 mm, à centre légèrement supra-médian, mésocarpe supérieur distinct à l'apex, vide au milieu (trace de moelle), fibreux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle 25-35 cm de longueur, (5-)15 cm de large; (8-)10-15 épis, 3-5x 1-2 cm; pédoncule 10-15 cm de long, 5-10 mm de large; colonne staminale ramifiée (fleur en pseudo-subombelle) (4-6 mm de longueur, 0,3 mm d'épaisseur); 2-4 filets (1,7 mm de longueur) groupés par ramification; anthère 2 mm de long 0,5 mm de large.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Majunga.** Bord de ruisseaux aux environs de Bekodoka, [16°58'S, 45°06'E], *Decary* 8300 (P); Bord de la rivière, Besalampy, 50 m, [16°44'30''S, 44°29'30''E], 13.IX.1940, *Decary* 15502 (K, P); Namoroka district Soalala, [16°21'S, 47°17'E], 18.IX.1940, *Decary* 15817 (P); 20 km de Mitsinjo (entre Majunga et Mitsinjo), bord de ruisseaux, 0-50 m, [16°01'S, 45°54'E], 10.X.1968, *Guillaumet* 2234 (KLU, P, TAN); 20 km de Mitsinjo (entre Majunga et Mitsinjo), bord de ruisseaux, 0-50 m, [16°01'S, 45°54'E], 10.X.1968, *Guillaumet* 2235 (KLU, PH); 20 km de Mitsinjo (entre Majunga et Mitsinjo), bord de ruisseaux, 0-50 m, [16°01'S, 45°54'E], 10.X.1968, *Guillaumet* 2236 (KLU, PH, TAN); 20 km de Mitsinjo (entre Majunga et Mitsinjo), bord de ruisseaux, 0-50 m, [16°01'S, 45°54'E], 10.X.1968, *Guillaumet* 2237 (KLU, P, PH); Bongolava, pres de Beroroha, 200 m, [21°40'S, 045°10' E], 1.VII.1910, *Perrier de la Bathie* 10931 (P). Sud Est d'Antsalova, 400 m, [18°45'S, 44°48'E], 23.VIII.1987, *Phillipson* 2232 (K, MO, PH); Île Ankaloka, fleuve Betsiboka, Marovoay district, 5 m, 15°43'S, 46°19'E, 20.VIII.1961, *St John* 26550 (BISH, BR, K, FI, P). **Prov. Toliara.** Bords de ruisseaux, RN35 à 10 km de Mahabo, 40-60 m, 20°22'02''S, 44°40'30''E, 1.I.1999, *Callmander et Wohlhauser* 78 (NEU, TAN); Janjina, galerie forestière en savane, route de Morondava à Ivato, [20°30'S, 45°50'E], 19.X.1968, *Guillaumet* 2275 (KLU, P, PH); Manamby, 80 km Est de Morondava, 80 m, [20°17'S, 44°20'E], 3.X.1961, *St John* 26586 (BISH, K, PH); 80 km est de Morondava, [15°43'S, 46°19'E], 3.VIII.1961, *St John* 26587 (BISH, FI, K, P).

Phénologie

Infrutescence: juillet-janvier.

Floraison: septembre.

Distribution et habitat

Pandanus ambongensis croît au bord des cours d'eau dans la forêt sèche caducifoliée de la moitié Sud de la Province de Majunga et de la partie Nord de la Province de Toliara (Fig. 57).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 129.308 km², une zone d'occupation de 99 km² et 11 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar, *P. ambongensis* est provisoirement considéré comme « Vulnérable » VU B2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus ambongensis est affine de *P. bakeri* Warb. en raison de la structure de son infrutescence monosyncarpique (Figs. 58, 59, 60) mais il s'en distingue par un syncarpe long (20-25 x (15-)16(-20) x (5-) 8(-10) cm), la dimension de sa drupe (environ 5 cm de longueur) et la couleur des feuilles (verte). *Pandanus bakeri* possède un syncarpe plus petit (10-20 x 5-10 x 4-8 cm), une drupe courte (1,5-2 cm) et des feuilles latérales couvertes d'un enduit cireux blanc s'enlevant au toucher donnant un aspect bleuté glauque à sa feuille. *Pandanus ambongensis* se trouve dans le Domaine Occidental (la moitié Sud de la Province de Majunga et dans la partie Nord de la Province de Toliara) tandis que *P. bakeri* pousse aux abords des rivières sur les hautes terres de la Province de Fianarantsoa (1.000-1.300 m).

Pandanus ambongensis présente un port pyramidal (Fig. 61) qui rappelle la sect. *Acanthostyla* (port coniféroïde). En effet, la sect. *Heterostigma* possède une légère hétérophylie entre les feuilles du bouquet terminal et les ramifications latérales disposées en verticilles le long du stipe: modèle architectural de Scarrone.

La surface épidermique de la feuille possède des stomates (face abaxiale) munis de papilles ramifiées (classe VI) (Huynh 1974).

Pandanus bakeri Warb., in Engler A., *Pflanzenreich*, 3: 65 (1900).

Type: Madagascar, XII.1890, *Baron 4931* (holo-, K; iso-, P).

Pandanus cyaneoglaucescens Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 87, fig. 16 i-n, (1951). **syn. nov. INED.**

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa. Bords de torrents dans le Bassin de Mania, 1000 m, [20°23'S, 47°00'E], sans date, *Perrier de la Bâthie 12406* (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbre robuste, 4-6 m de hauteur, à stipe de 30 cm de diamètre, à racines échasses. Feuilles couvertes d'un enduit cireux blanc s'enlevant au toucher, colorées en bleu glauque. Feuilles coriaces, 110-150 cm de longueur, 2,5-5 cm de largeur au milieu, environ 6 cm près de la gaine, rétrécies progressivement à partir du sommet de la gaine jusqu'à l'apex, terminées par une queue de 6 cm de longueur; épines marginales présentes de 16 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 2-3 mm de longueur (1 mm de largeur à la base) 0,5-1 cm d'espacement, dans la partie médiane environ 1 mm de long et 9-13 mm d'espacement, dans le tiers supérieur jusqu'à 0,7 mm de longueur 1,5 mm d'espacement; épines costales présentes de 8 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex. Gaine environ 9 cm de

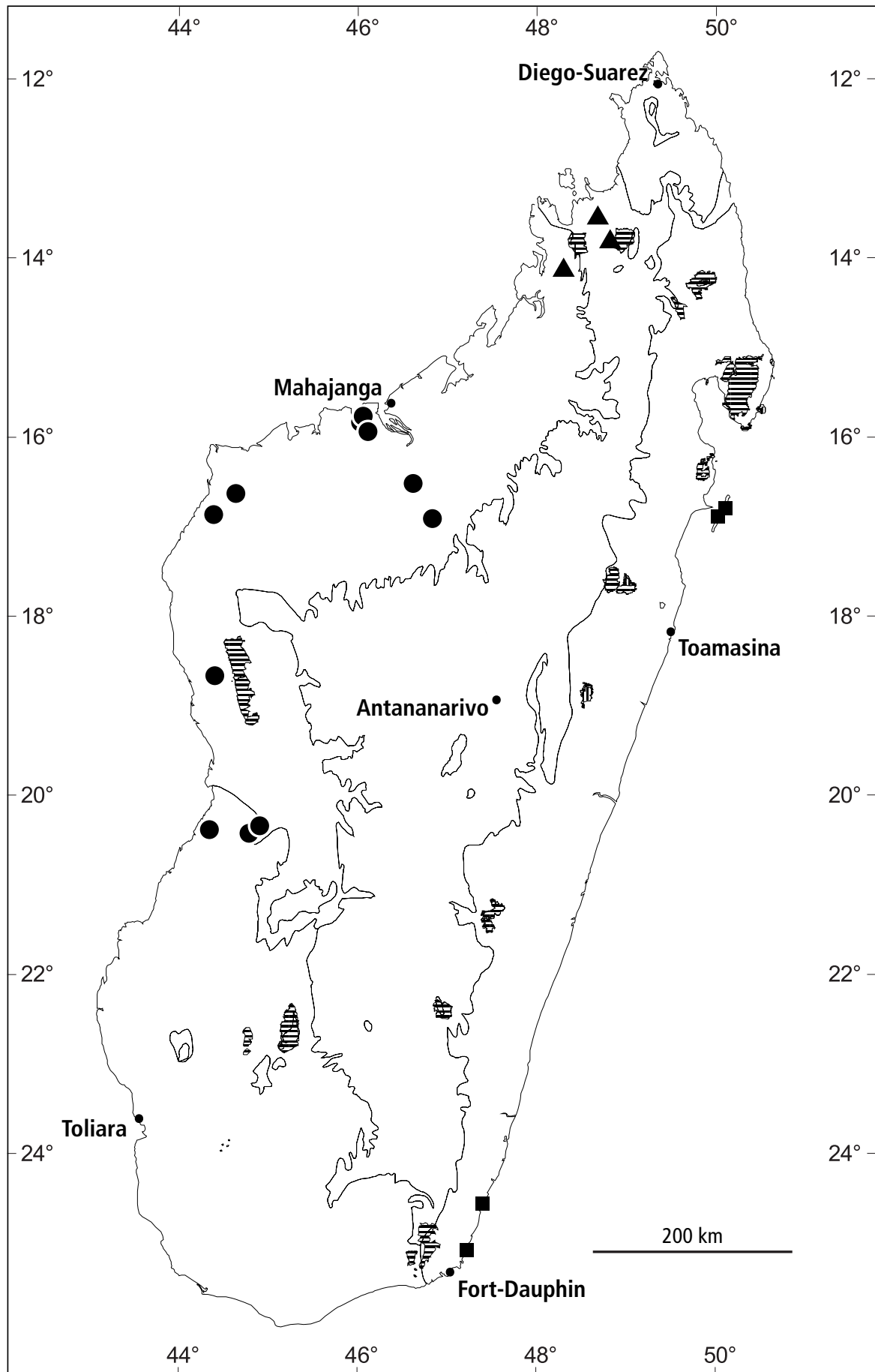


Fig. 57. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Heterostigma*. *P. cephalotus*: carré noir; *P. ambonensis*: rond noir; *P. myriocarpus*: triangle noir.



Fig. 58. *Pandanus ambongensis* Martelli, holotype à Paris (P) (Perrier de la Bâthie 729).



Fig. 59. *Pandanus ambongensis* Martelli, infrutescence, région de Morondava (Callmander & Wohlhauser 78).

longueur, 6 cm de largeur à l'apex, 7 cm de largeur à la base. Infrutescence monosyncarpique, terminale; syncarpe trigone, ovoïde, 10-20 x 5-10 x 4-8 cm, composé de nombreuses drupes (plus de 500); pédoncule trièdre, 15-30 cm de longueur 2 cm de largeur à l'apex 1 cm au milieu. Drupe obpyramidale, 15-20 x 6-7 x 3-5 mm, 1/7 supérieur libre; pileus en forme de dôme ou légèrement concave, 4 mm de hauteur, à côtes saillantes, à faces concaves; stigmat unique, réniforme, 1,5 x 2,5 mm, sessile; endocarpe 11 mm de longueur axiale, 5,5 mm de largeur, à apex distant de 2 mm de la base de stigmat, à base distante de 6 mm de la base de drupe; loge séminale ellipsoïde, 6,5 x 2,5 mm, à centre légèrement supra-médian, mésocarpe supérieur distinct à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibro-médulleux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antananarivo.** Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza, [18°55'S, 47°31'E], 29.VI.1973, *Cremers 2364* (TAN); Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza, 1300 m, [18°55'S, 47°31'E], 3.I.1985, *Dorr & Barnett 3427* (MO, P, PH, TAN). **Prov. Fianarantsoa.** Bords de torrents, près du col de Tapia, sur la route Fianarantsoa-Tananarive, 1200-1300 m, 20°15'S, 47°09'E, 3.I.1999, *Callmänder et Wohlhauser 79* (NEU, TAN); Près de Féoarivo Sud d'Ambalavao, 16.VIII.1972 *Cremers 2293* (TAN, PH); Le long de la route à l'est du col d'Itremo, entre 85 et 100 km à l'ouest d'Ivato sur Route nationale 35, 1100-1300 m, [20°32'S, 46°40'E], 27.I.1975, *Croat 29920* (MO, P); Galerie forestière, Itremo, 1000-1300 m, [20°34'S, 46°40'E], 1.I.1973, *Peyrieras s.n.* (P). **Prov. Toamasina.** Bord de la rivière dans une bande forestière à l'Ouest du lac Alaotra, 1300 m, [17°55'S, 48°04'E], II.1970, *Guillaumet 2516* (KLU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: decembre-août.

Distribution et habitat

Pandanus bakeri Warb. croît le long des rivières (galeries forestières) et dans les zones humides de la forêt de Tapia sur les hautes terres malgaches entre 1.000 et 1.300 m d'altitude (Fig. 62).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 191 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar, *P. bakeri* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus bakeri Warb., décrit en 1900 sur un échantillon de Baron (*Baron 4931*), possède des caractères identiques à *P. cyaneoglaucescens* décrit par Martelli un demi-siècle plus tard (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951). Il est clair que la couleur bleu glauque caractéristique n'est pas très bien visible sur le type mais on peut encore deviner l'enduit cireux sur ses feuilles (Fig. 63). *Pandanus bakeri* comme *P. cyaneoglaucescens* possède une infrutescence monosyncarpique, un syncarpe trigone de 10 à 20 cm de longueur, une drupe 15-20 mm de longueur dont 1/7 supérieur est libre et une feuille de 100-150 cm de longueur et 2,5-5 cm de largeur (Figs. 63-65), couverte d'un enduit cireux blanc (s'enlevant au toucher) et du bleu glauque caractéristique.

De plus, Baron a collecté sur les hauts plateaux malgaches entre 1878 et 1899 (Fianarantsoa et Tananarive) (Dorr 1997), il est fort probable qu'il a récolté le type de *P. bakeri* (*Baron 4931*)

sur les hauts plateaux malgaches entre Fianarantsoa et Tananarive, aussi lieu de récolte de *P. cyaneoglaucescens*. Ces caractères nous permettent de mettre en synonymie ces deux taxons.

Pandanus bakeri a une forte affinité avec *P. ambongensis* au niveau des feuilles, du syncarpe et de la drupe (cf. *P. ambongensis* pour les caractères distinctifs).

L'arbre possède un port pyramidal et une hétérophylle peu marquée (Fig.66). Les ramifications primaires sont placées en verticilles le long de stipe: modèle architectural de Scarrone.

La surface épidermique de la feuille est clairement zonée et les stomates (face abaxiale) sont munis de papilles ramifiées (classe VI) (Huynh 1974).

Pandanus barbellatus Huynh, *Bulletin de la société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 121: 58, figs 7-13; 59, fig. 14 (1998).

Type: Madagascar. Prov. Toliara, Andohahela RNI, au bord de ruisseau, parcelle 2, Nord Ouest de Tolanaro, 30 m, 24°57'S, 46°39'E, 23.XII.1993, *Malcomber* 2655 (holo-, P; iso-, MO, TAN).

Description

Arbre peu ramifié, environ 12 m de hauteur. Feuille à cannelures dans la partie inférieure (nervure principale), 80-150 cm de longueur, 3-4 cm de largeur au milieu environ 4 cm près de la gaine; limbe subcoriace; épines marginales antrorses et jaunâtres, présentes de 8-10 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans la partie inférieure près de la gaine jusqu'à 1,5-2 mm de longueur 5-10 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'environ 2 mm de long 5-10 mm d'espacement, dans la partie apicale 0,5-1 mm de long 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans 1/2 supérieure. Gaine 5-7 cm de longueur, environ 5 cm de largeur apicale et 5-7 cm de largeur à la base. Infrutescence polysyncarpique (2-4 syncarpes: 1 grand syncarpe à l'apex et autres petits en dessous) rarement 1; syncarpe trigone ovoïde, 5-10 x 5-7 x 3-5 cm, triangulaire obtus en coupe transversale, composé de nombreuses drupes: 350-500; pédoncule trièdre, longueur (inconnue), environ 1 cm de largeur à l'apex. Drupe 15-20 x 3-5 x 2-3 mm, 1/4 supérieur libre; pileus pyramidal, 3-5 mm de hauteur, à côtes légèrement saillantes; 1 stigmate réniforme, sessile, 1-1,5 x 0,5-1 mm; endocarpe 7-12 mm de longueur axiale, 5-6 mm de large; loge séminale hachée), 6 x 2 mm à centre légèrement infra médian; mésocarpe supérieur médulleux à l'apex et fibreux latéralement; mésocarpe inférieur fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autre matériel: Madagascar. **Prov. Toliara.** Aire protégée d'Andohahela, 125 m, 24°56'47S, 46°37'29'E, 5.III.2008, *Ratovoson et al.* 1446 (MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: décembre-mars.

Distribution et habitat

Pandanus barbellatus croît au bord de ruisseau dans le complexe d'Andohahela vers 30 m d'altitude (Fig. 62).

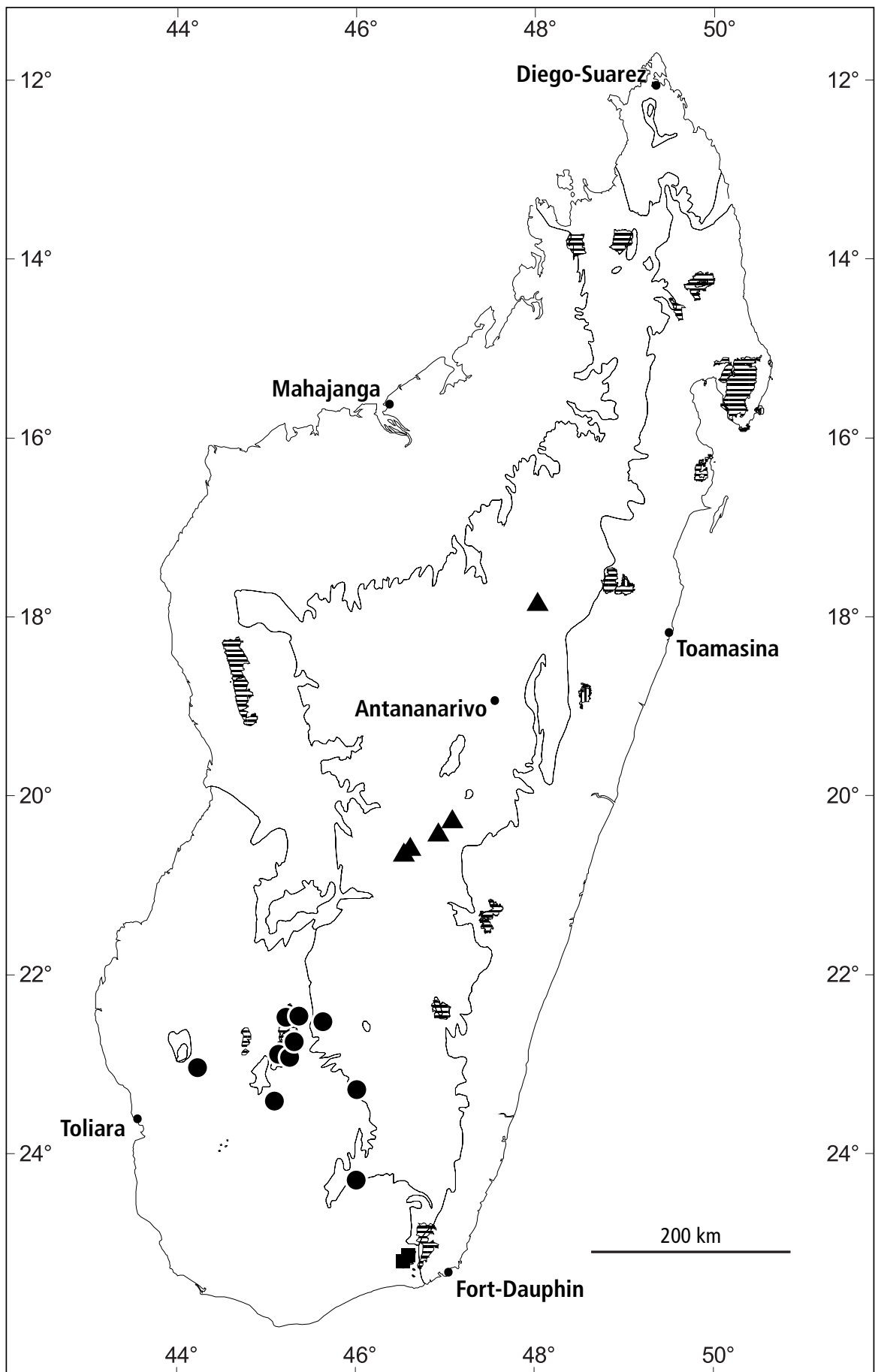


Fig. 62. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Heterostigma*. *P. barbellatus*: carré noir; *P. variabilis*: rond noir; *P. bakeri*: triangle noir.



Fig. 60. *Pandanus ambongensis* Martelli, infructescence, région de Morondava (Callmander & Wohlhauser 78).



Fig. 61. *Pandanus ambongensis* Martelli, infructescence, région de Morondava (Callmander & Wohlhauser 78).



Fig. 63. *Pandanus bakeri* Warb., holotype à Kew (Baron 4931).



Fig. 64. *Pandanus bakeri* Warb., holotype à Kew (Baron 4931).



Fig. 65. *Pandanus bakeri* Warb., près du col des Tapia (Call-
mander & Wohlhauser 79).



Fig. 66. *Pandanus bakeri* Warb., près du col des Tapia (Call-
mander & Wohlhauser 79).



Fig. 68. *Pandanus barbellatus* Huynh, Andohahela (Ratovoson *et al.* 1446) (Photo: F. Ratovoson).

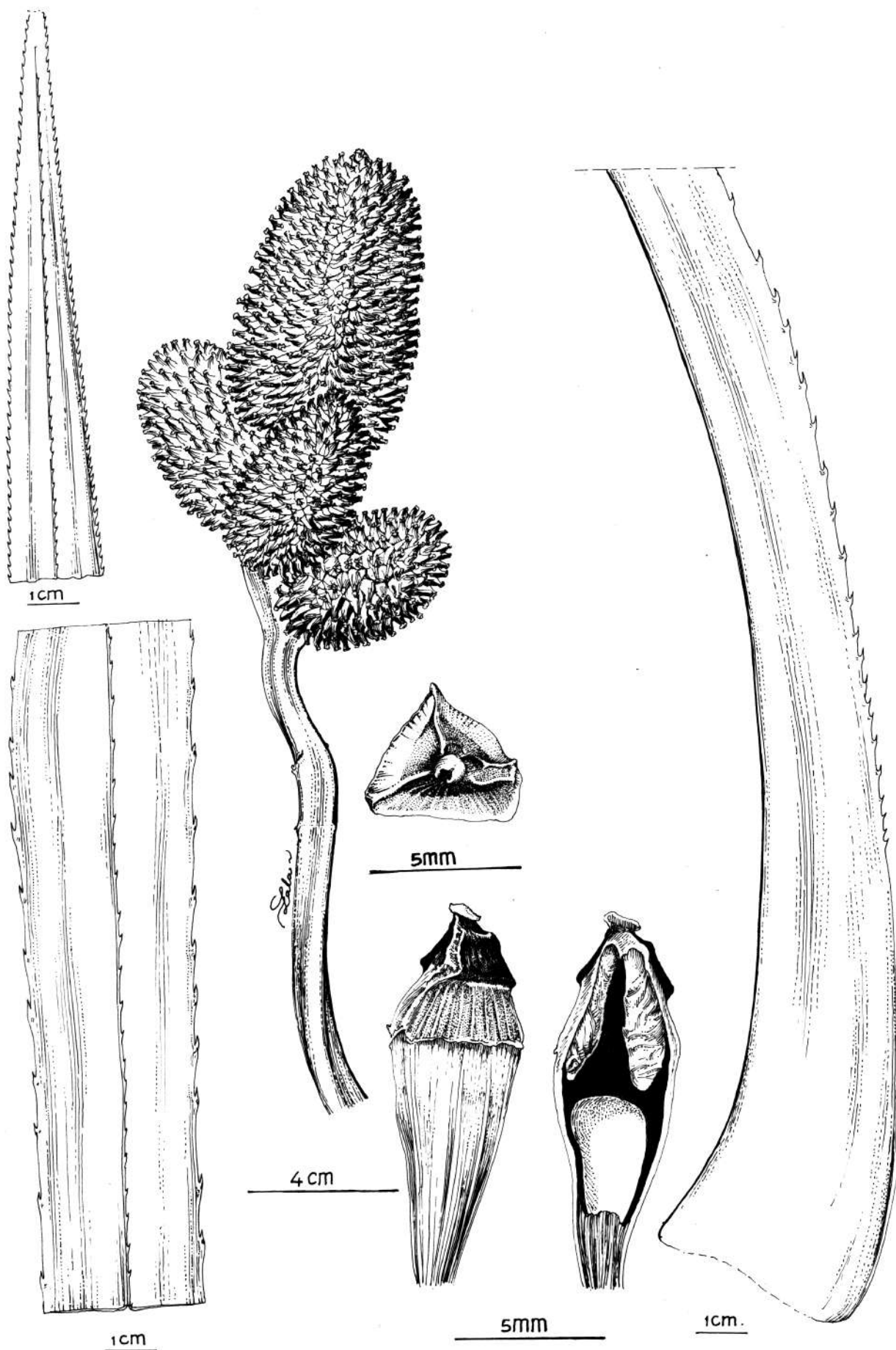


Fig. 67. *Pandanus barbellatus* Huynh, dessin de Roger Lala d'après le type à Paris (Malcomber 2655).



Fig. 69. *Pandanus barbellatus* Huynh, Andohahela (*Ratovoson et al. 1446*) (Photo: F. Ratovoson).

Fig. 70. *Pandanus barbellatus* Huynh, Andohahela (*Ratovoson et al. 1446*) (Photo: F. Ratovoson).



Fig. 71. *Pandanus cephalotus* B.C. Stone, holotype à KUL (Stone 7772).

Statut de conservation

Avec deux récoltes connues dans la réserve d'Andohalela, *P. barbellatus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D2 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus barbellatus Huynh (1998) a été décrit à partir d'un syncarpe immature (Fig. 67). De fait, ce taxon a été placé, par erreur, dans la sect. *Foullioya* (Huynh 1998). Huynh (1998) l'a considéré comme un taxon appartenant à la section au vu de la présence d'un stigmate fortement bilobé (Huynh 1998: 59, fig. 14) mais cette forme du stigmate est liée à l'immaturité du syncarpe. Martelli et Pichi-Sermolli (1951: 97) avaient déjà souligné la ressemblance de la forme des stigmates entre les sect. *Foullioya* et *Heterostigma* pendant leurs premiers stades de développement. Cette espèce appartient à la sect. *Heterostigma*: syncarpe trigone et ovoïde composé de nombreuses drupes (350-500 drupes), stigmate réniforme et feuille grande, coriace et large (3-4 cm).

Grâce à une récente récolte dans la forêt d'Andohahela (*Ratovoson et al. 1446*: Fig. 68), nous avons pu observer une infrutescence complète et mature de *P. barbellatus*. Nous décrivons pour la première fois ce syncarpe mature. Cette espèce possède donc une infrutescence polysyncarpique (2-4 syncarpes), un syncarpe ovoïde et trigone (5-10 x 3-5 x 2,5-5 cm), une pédoncule trièdre de 25-30 cm de longueur (Fig. 67). La drupe possède un pileus pyramidal de 3-5 mm de longueur, un stigmate réniforme (1-1,5 x 0,5-1 mm) et le quart de sa longueur libre (Fig. 69). Sa feuille est large (3-4 cm) et peut atteindre 150 cm de longueur.

Pandanus barbellatus est proche de *P. variabilis* par son infrutescence polysyncarpique composée de 2-4 syncarpes (rarement monosyncarpique) et la dimension de la feuille. Par contre, il diffère de ce dernier par un syncarpe ovoïde et trigone, une drupe à pileus pyramidal et à 1/4 libre et par une épine marginale jaunâtre près de la gaine tandis que *P. variabilis* possède un syncarpe généralement aplati dorso-ventralement, une drupe à pileus en forme de dôme et 1/7 supérieur libre, et une épine marginale rougeâtre (près de la gaine). *Pandanus barbellatus* possède aussi une certaine affinité avec *P. cephalotus*: un grand arbre peu ramifié, sans réelle anisophyllie et les ramifications primaires en verticilles, ainsi que la forme du syncarpe (ovoïde et trigone).

Les ramifications primaires sont placées en verticilles le long du stipe et l'hétérophyllie n'est pas très visible sur *P. barbellatus* (Fig. 70). Cette espèce appartient donc au modèle architectural de Scarrone.

La surface foliaire abaxiale est munie des stomates à papilles ramifiées de la classe V-VI de la classification de Huynh (1974).

Pandanus cephalotus B.C. Stone, *Mauritius Inst. Bull.* 7(1): 13-16, Pl. 11 (1971). *Pandanus supramedialis* H. St John, [in sched., St John 26554].

Type: Maurice. Plante cultivée provenant de Madagascar, bords de la forêt près de Curepipe (île Maurice), ex terrain de G. Antelme, 7.III.1968, Stone 7772 (holo-, KLU; iso-, G, K, P, TAN).

Description

Arbre 6-9 m de hauteur, à stipe épineux de 15-20 cm de diamètre; à racines adventives de 40 cm de hauteur. Port pyramidal. Feuille 100-120 cm de longueur, 5-8 cm de largeur au milieu environ 10 cm près de la gaine, rétrécie progressivement à l'apex; limbe coriace à plis latéraux inermes; épines marginales antrorsées, robustes, présentes de 12 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans la partie inférieure près de la gaine jusqu'à 4-6 mm de longueur (3-4 mm de largeur à la base) 3-10 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 1-3 mm de long 7-10 mm d'espacement, dans la partie apicale 1(-2) mm de long 1(-2) mm d'espacement; épines costales présentes dans 2/3 supérieurs. Gaine environ 11 cm de longueur, 14 cm de largeur à la base. Infrutescence polysyncarpique (4-7 syncarpes), terminale, pendante; syncarpe ovoïde-subgloboïde, 7-9 x 6-7 x 5-6 cm, triangulaire obtus en coupe transversale, composé de nombreuses drupes (250-350); pédoncule trièdre, environ 27 cm de longueur, 1,8 cm de largeur à l'apex 1,5 cm au milieu. Drupe 25-30 x 8-9 x 6-7 mm, 1/7 supérieur libre; pileus pyramidal court, environ 4 mm de hauteur, à côtes saillantes; stigmate réniforme unique parfois 2 ou 3 pour les 2 ou 3 drupes soudées, sessile, 0,8-1 x 1-1,5 mm; endocarpe environ 9 mm de longueur axiale, 5 mm de large; loge séminale ellipsoïde 5,5 x 3 mm à centre médian; mésocarpe supérieur distinct à l'apex, fibreux médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux et peu médulleux. Colonne staminifère ramifiée (8-12 mm de long), anthère 4 mm de long, filet court (2 mm).

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Toamasina.** Ste Marie, Ankarine, [16°55'00''S, 49°57'00'E], III.1847, *Boivin 1703* (P); Sainte Marie, [16°53'S, 49°53'E], s.d., *Boivin 1853* (G); bord de rivière, [17°56'S, 49°17'E], 26.VII.1954, *Réserves Naturelles 6109* (P); Sahambava, 14 km au Nord d'Ambodifototra (Sainte Marie), 5 m, [16°58'S, 49°51'E], 26.VIII.1961, *St John 26554* (BISH, BR, FI, K, P); 14 km au Nord Est de Maroantsetra, [15°26'032''S, 49°50'056''E], 2.IX.1961, *St John 26561* (BISH). **Prov. Toliara.** Marécages, Soavala, Ouest de Manantenina (Sud-Est de Madagascar), [24°17'S, 47°19'E], 1.XII.1971, *Guillaumet 4000* (KLU, P, PH); Mahiarambo, district de Fort Dauphin, au bord des rivières, 5.IX.1932. *Decary 10580* (P).

Phénologie

Infrutescence: mars-décembre.

Floraison: mars

Distribution et habitat

Pandanus cephalotus B. C. Stone croît le long de la forêt littorale orientale, de Soanierano Ivongo (Nord) jusqu'à Tolanaro (Sud Est). Cette espèce est liée aux endroits humides: bords des cours d'eau ou marécages (Fig. 57).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 10.152 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar, *P. cephalotus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B2ab(ii)(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus cephalotus a été décrit à base d'un matériel issu d'une plante, probablement d'origine malgache, cultivée dans l'île Maurice (Fig. 71, 72) (Stone 1971). L'observation de Stone (1975) sur la collection *Guillaumet 4000* a permis de connaître pour la première fois sa localisation dans le milieu naturel. Cette espèce est caractérisée par une infrutescence polysyncarpique stricte (4-7 syncarpes) et une feuille large (5-8 cm), très coriace, munie



Fig. 72. *Pandanus cephalotus* B.C. Stone, holotype à KUL (Stone 7772).



Fig. 73. *Pandanus cephalotus* B.C. Stone, Sainte-Marie (Côte Est) (Callmander obs.).



Fig. 74. *Pandanus maevaranensis* Martelli, Holotype à Florence (FI) (Perrier de la Bâthie 11887).

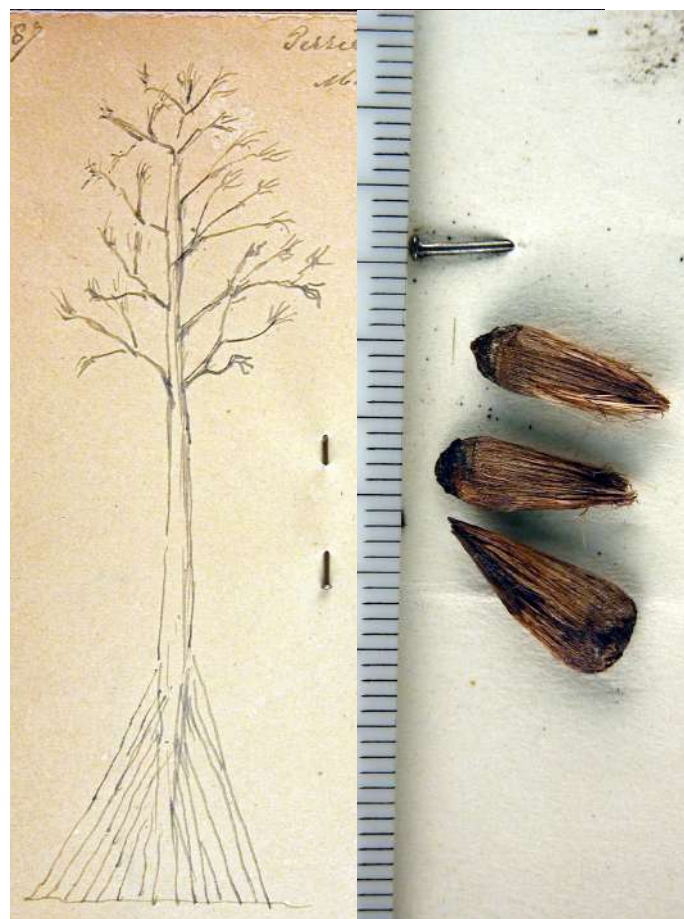


Fig. 75. *Pandanus maevaranensis* Martelli, Holotype à Florence (FI) (Perrier de la Bâthie 11887).

d'épines marginales longues (4-6 mm) et robustes (près de la gaine) qui rendent son identification aisée.

Pandanus cephalotus est l'unique espèce de la sect. *Heterostigma* qui croît dans le Domaine oriental, à savoir dans la forêt littorale de l'Est (Fig. 57). Cette espèce est différente des autres *Pandanus* de la sect. *Heterostigma* par le nombre de syncarpe sur l'infrutescence (4-7 syncarpes), une feuille très coriace et large et des épines marginales longues et robustes (près de la gaine). Elle possède pourtant quelques caractères communs avec *P. barbellatus*: le port de l'arbre (grand arbre peu ramifiée à ramifications primaires en verticilles), et la forme du syncarpe (ovoïde et trigone).

L'arbre peut atteindre 9 m de hauteur avec des branches très espacées le long du stipe (Fig. 73). Les ramifications latérales sont disposées en verticilles le long du tronc: modèle architectural de Scarrone.

La surface épidermique de la feuille est clairement zonée et les stomates (face abaxiale) sont munis de papilles ramifiées (classe VI) (Huynh1974).

Pandanus myriocarpus Baker, *Journal of Linnean Society* 25: 294-350 (1890).

Type: Nord-Ouest de Madagascar, IX.1887, *Baron 5921* (holo-, K).

Pandanus maevaranensis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 91-93, fig. 17 (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, Bords de la Maevahinja, affluent de droite de la Maevarano, [50 m], [14°34'S, 48°07'30"E], XI.1908, *Perrier 11887* (holo-, FI). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre environ 7 m de hauteur. Présence d'hétérophylle. Racines échasses formant un cône. Feuille subcoriace à coriace, 100-140 cm de longueur, 2,5 -3 cm de largeur au milieu 3,5 cm près de la gaine, progressivement à partir de la partie supérieure de l'oreillette jusqu'à l'apex; à limbe coriace; épines marginales présentes de 6 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-2 mm de longueur (1 mm de large à la base) 5-9 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à environ 1 mm de long et 4-6 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3 mm de longueur 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 3/4 supérieur. Gaine 8 cm de longueur, 3 cm de largeur à l'apex, 6 cm de largeur à la base. Infrutescence polysyncarpique (2, 3 syncarpes, rarement 1), terminale; syncarpe ovoïde, 5-10 x 3-7 cm, composé d'environ 300-400 drupes; pédoncule trièdre 35 cm de longueur. Drupe 20-25 x (5-)10 x (3-)5 mm, 1/4 supérieur libre; pileus en forme de dôme, 3 mm de hauteur; stigmat unique, réniforme, 2 x 1,5 mm, subsessile; endocarpe 7-15 mm de longueur axiale, 5-8 mm de large; loge séminale ellipsoïde, 3 x 2 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Colonne staminale ramifiée (fleur pseudo-subombelle) (3 mm de longueur, 0,3 mm d'épaisseur); 2-3 filets (1,5 mm de longueur) groupés par ramification; anthère 1,5 mm de long 0,4 mm de large.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Tsaratanana RNI, Commune Ambodimanga-Ramena, Fokontany Antsahabe, rivière Ramena, 557 m, 13°52'14''S,

48°50'43''E, 15.XI.2005, *Antilahimena* 801 (MO, P); Route d'Ambanja vers Ambilobe, Pk 54, 20 m, 13°28'941S, 49°43'667E, 31.X.2004, *Callmander et al.* 280 (G, MO, NEU, TAN); Ambakirano, bords de l'Antsiatsia, [13°24'S, 49°12'E], 9.I.1900, *Perrier de la Bâthie* 10932 (P). **Prov. Majunga.** 35 km avant Antsohihy en venant de Port Bergé, [14°32'04''S, 48°45'E], 29.VII.1968, *Guillaumet* 2151 (PH); Ruisseau torrentiel à 40 km de Bealanana sur route d'Antsohihy, 900 m, [14°32'04''S, 48°45'E], 01.VIII.1968, *Guillaumet* 2163 A-C (PH 3x).

Phénologie

Infrutescence: juillet-janvier.

Floraison: août

Distribution et habitat

Pandanus myriocarpus Baker croît aux bords des ruisseaux dans la forêt du Nord-Ouest de l'île (Sambirano et ses environs) (Fig. 57).

Statut de conservation

Avec une zone d'occupation de 18 km² et deux sous-populations dont une se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Tsaratanana), *P. myriocarpus* est provisoirement considéré comme «En Danger» EN B2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus myriocarpus et *P. maevaranensis* Martelli ont été décrits à partir d'anciennes collections incomplètes. Grâce à de nouvelles récoltes et des échantillons présents dans différents herbiers, nous avons pu constater que *P. myriocarpus*, décrit brièvement par Baker (1890), possède des caractères identiques à *P. maevaranensis* Martelli décrit plus d'un demi-siècle plus tard. Il est à noter ici que le matériel de *P. maevaranensis* à notre disposition est bien pauvre (Figs. 74, 75). Nous n'avons rien retrouvé dans l'herbier de Paris, comme le souligne déjà Pichi-Sermolli (Martelli & Pichi-Sermolli 1951). Le seul matériel retrouvé sont les quelques drupes de l'herbier de Florence ainsi qu'un dessin (Fig.75). *Pandanus myriocarpus*, comme *P. maevaranensis*, possède généralement une infrutescence polysyncarpique (2 ou 3 syncarpes rarement 1) (Figs. 76, 77), un syncarpe ovoïde de 5 à 10 cm de longueur, une feuille de 100-140 cm de longueur et étroite, et des épines marginales serrées dans la partie médiane de la feuille. De plus, Baron a voyagé dans le Nord-Ouest pendant son séjour à Madagascar (Dorr 1997), il a donc certainement récolté le type de *P. myriocarpus* (Baron 5921) dans le Domaine du Sambirano (Nord-Ouest) qui est aussi le lieu de récolte de *P. maevaranensis*. Ces arguments nous permettent de mettre en synonymie ces deux espèces.

Pandanus myriocarpus est caractérisé par une infrutescence polysyncarpique (2 ou 3 syncarpes ou rarement monosyncarpique) composé des petits syncarpes ovoïdes (4-10 x 3-7 cm) (Fig. 46), par une drupe ¼ supérieur libre et par une feuille subcoriace plus étroite (2,5-3 cm de largeur) munie d'épines marginales plus serrées dans sa partie médiane.

Pandanus myriocarpus et *P. barbellatus* ont certains caractères morphologiques communs (longueur de la feuille >100 cm, infrutescence polysyncarpique) mais ce dernier diffère du premier par l'absence d'hétérophylle, une feuille à cannelures très visibles dans la partie inférieure, une drupe à pileus pyramidal, un syncarpe ovoïde trigone et par l'absence des



Fig. 76. *Pandanus myriocarpus* Baker, Sambirano (Callmander & Wohlhauser 280).



Fig. 77. *Pandanus myriocarpus* Baker, Sambirano (Antilahi-mena 801).



Fig. 78. *Pandanus myriocarpus* Baker, Sambirano (Callmander & Wohlhauser 280).

racines échasses serrées formant un cône. A noter que *P. barbellatus* pousse dans la forêt d'Andohahela (Sud) tandis *P. myriocarpus* croît dans le domaine du Sambirano (Nord-Ouest).

Les ramifications sont disposées en verticilles le long du stipe: *Pandanus myriocarpus* appartient au modèle architectural de Scarrone avec des racines aériennes très serrées formant un cône à la base de stipe (Fig. 78).

L'étude de la surface foliaire abaxiale montre que les stomates sont pourvus de papilles ramifiées (classe VI) (Huynh).

Pandanus variabilis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 94-96 (1951). *Pandanus humbertianus* Martelli [in sched., *Humbert 2777*], *Pandanus onilayensis* H. St. John [in sched., *Humbert 2777*]. *Pandanus inaequalis* Martelli [in sched., *Leandri 3907*].

Type: Madagascar. Prov. Toliara, aux bords de ruisseaux, gneiss aux environs de Beroroka, bassin du Mangoky, [21°50'S, 44°31'E], VIII.1911, *Perrier 11908* A-D (holo-, P; iso-, FI, G, K, US, TAN).

Pandanus isalicus Huynh, *Candollea* 54: 11-20, figs 27-34; 167, fig 51 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa, Mont Isalo (plante femelle), 900 m, [22°20'S, 45°20'E], 7.XI.1967, *Bernardi 11280-bis* (holo-, P; iso-, G). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre d'environ 10 m de hauteur, à stipe de 20 cm de diamètre. Feuille munie d'un canal dans sa partie inférieure, 110 cm de longueur, 2,5-3 cm de largeur au milieu 3 cm au-dessus de la gaine, progressivement rétrécie de l'apex de l'oreillette jusqu'à l'apex de la feuille; à limbe très coriace; épines marginales rougeâtres présentes de 8 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans le tiers inférieur jusqu'à 1,5-3 mm de longueur 2-3(-6) mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'environ 1 mm de long 5 mm d'espacement, dans la partie supérieure jusqu'à 0,3 mm de longueur 1 mm d'espacement; épines costales présentes de 25 cm au-dessus de la base d'oreillette jusqu'à l'apex. Gaine d'environ 6 cm de longueur, 3-4 cm de largeur à l'apex, 4-5 cm de largeur à la base. Infrutescence généralement polysyncarpique (2-5 syncarpes) parfois monosyncarpique, terminale; syncarpe oblongo-ovoïde, parfois aplati dorso-ventral, 10-12 x 6-8 x 4-6 cm, composé de nombreuses drupes (environ 400); pédoncule trièdre, 35 cm de longueur 20 mm de largeur à l'apex 15 mm au milieu. Drupe 16-20 x 8-10 x 6-8 mm, 1/7 supérieur libre; pileus en forme de dôme ou aplati à l'apex, 4 mm de hauteur; stigmate unique, réniforme, 3 x 2 mm, subsessile; endocarpe environ 11 mm de longueur axiale, 5 mm de largeur, à apex distant d'environ 3 mm de la base de stigmate, à base distante de 5 mm de la base de drupe; loge séminale ellipsoïde, 6,5 x 2 mm, à centre médian, mésocarpe supérieur distinct à l'apex, fibreux latéralement, médulleux au milieu; mésocarpe inférieur fibromédulleux. Inflorescence mâle 25-40 cm de longueur, 10-15 cm de large; 10-15 épis, 3-6 x 1-2 cm; pédoncule 10-15 cm de long, 5-10 mm de large; colonne staminale ramifiée (fleur pseudo-subombelle) (5-10 mm de longueur, 0,2 mm d'épaisseur); 2-3 filets (1,7 mm de longueur) groupés par ramification; anthère 2 x 0,4 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antananarivo.** Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza, 23.VIII.1961, *St John 26552* (K); Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza, 11-

28.III.1968, *Stone* 7866 (BISH, P, PH, TAN); Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza, 23.III.1968, *Stone* 7866A (BISH, KUL, PH). **Prov. Toliara.** Isalo PN, rivière Malio, 700 m, [22°43'S, 45°18'E], 31.X.1940, *Decary* 16412 (P); In swampy area near Ilakaka, 600 m, [22°43'S, 45°14'E], 01.VIII.1995, *Edmonson* 95-39 (K, P); Vallée de la Sakamare (Plateau et vallée de l'Isalo), 300-400 m, [23°14'S, 45°08'E], 16-25.X.1924, *Humbert* 2777 (FI, P); Bassin Mangoky, 11.I.1900, *Perrier de la Bathie* 12866 (P); Ampandarandava entre Bekily et Tsivory, 900 m, [24°05'S, 46°04'E], 01.IX.1944, *Seyrig* 854B (P). **Prov. Fianarantsoa.** Mont Isalo (plante femelle), 900 m, [22°20'S, 45°20'E], 7.XI.1967, *Bernardi* 11280 (G, P); Isalo, vallée humide, peuplement dense, [22°35'S, 45°20'E], XI.1933, *Guillaumet* 2052 (MO, PH(3x)); Vallée d'Ihosa (bassin de Mangoky), 900-1100 m, [22°23'S, 45°42'E], 29-30.X.1924, *Humbert* 2962 (P); Ruisseau dans le ravin, Mont Vohipolaka au Nord de Betroka, 1300 m [23°10'S, 46°04'E], (plante femelle et mâle), XI.1933, *Humbert* 11703 (P); Massif de l'Isalo entre Ranohira et Bekijoly, 750 m, [22°19'S, 45°23'E], 18.XI.1960, *Leandri* 3907 (P); Bords des cours d'eaux entre le Menamaty et Zomandao, 700 m, [22°53'30'S, 44°14'E], 01.IX.1911, *Perrier de la Bâthie* 10906 (FI, P).

Phénologie

Infrutescence: août-mars.

Floraison: novembre.

Distribution et habitat

Pandanus variabilis croît aux bords des ruisseaux dans le bassin de Mangoky et de l'Isalo (Fig. 62).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 18.422 km², une zone d'occupation de 90 km² et 8 sous-populations dont deux se trouvent dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Isalo), *P. variabilis* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B2ab(ii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pichi-Sermolli (in Martelli et Pichi-Sermolli 1951) a séparé la récolte *Perrier de la Bâthie* 11908 en quatre parties (*Perrier* 11908A, 11908 B, 11908 C, 11908 D) pour n'en garder qu'une seule pour la description de l'espèce. C'est uniquement le fruit (partie A) (Fig. 79) qui est utilisé par Pichi-Sermolli. Cependant nous pensons que les trois autres parties de cette récolte (11908 B, 11908 C, 11908 D) (Figs. 79, 80) font partie intégrante d'un même taxon même si elles montrent une légère variation de la dimension de la drupe et l'existence d'infrutescences polysyncarpiques et monosyncarpiques sur un même arbre. Il ne nous semble pas possible qu'un mélange d'échantillon ait eu lieu. Un autre échantillon (*Perrier* 11906) récolté dans les environs du type confirme cette hypothèse par la présence d'une infrutescence monosyncarpique sur une collection.

Pandanus variabilis est une espèce présentant généralement des infrutescences polysyncarpiques (2-5 syncarpes, rarement 1). Sa feuille, coriace, peut atteindre 110 cm de longueur, 2,5-3 cm de large dans la partie médiane. Le syncarpe terminal oblongo-ovoïde mesure 10-12 x 4-8 cm tandis que le syncarpe de l'holotype a une dimension bien moindre (7 x 4 cm). La drupe est beaucoup plus longue dans les nouvelles récoltes (16-20 x 8-10 x 6-8 mm).



Fig. 79. *Pandanus variabilis* Martelli, Holotype à Paris (P)
(Perrier de la Bâthie 11908 A, D).



Fig. 80. *Pandanus variabilis* Martelli, Holotype à Paris (P)
(Perrier de la Bâthie 11908 B).

Pandanus isalicus décrit par Huynh (1999a) a été placé dans la sect *Souleyetia* par erreur. Elle possède bien les caractères typiques de la sect *Heterostigma*: feuille coriace, large, syncarpe ovoïde composé de 300-500 drupes. Sa description est basée sur un jeune syncarpe (Huynh 1999: 167, fig. 151) mais les caractères des feuilles (la couleur rougeâtre des épines marginales et la longueur des épines marginales (1-3 mm) près de l'aurole) et le syncarpe unique permettent de la mettre en synonymie avec *P. variabilis*. De plus, sa répartition est identique (Isalo, Zomandao, Mangoky).

Pandanus variabilis est proche de *P. barbellatus* par une infrutescence polysyncarpique composée de 2-4 syncarpes (rarement monosyncarpique) et la dimension de la feuille. Il se distingue de ce dernier par un syncarpe généralement aplati dorso-ventralement, une drupe à pileus en forme de dôme et 1/7 supérieur libre, et une épine marginale rougeâtre (près de la gaine) tandis que *P. barbellatus* possède un syncarpe ovoïde et trigone, une drupe à pileus pyramidale, au quart libre et par des épines marginales jaunâtre près de la gaine.

La plante présente des ramifications disposées en verticilles le long du tronc et de l'anisophyllie. Les branches inférieures semblent être plus longues que celles situées près de l'apex de la tige, ce qui donne à la plante une forme pyramidale à base large.

La face abaxiale de la feuille est clairement zonée et les stomates sont pourvus de papilles ramifiées (classe VI).

Conclusion

Madagascar compte actuellement 6 espèces dans la sect. *Heterostigma*. Ces espèces sont caractérisées par une drupe monoloculaire, un stigmate réniforme et un syncarpe généralement ovoïde. Celui-ci est composé de nombreuses drupes (300-500 drupes), un port généralement pyramidal à ramifications primaires verticillées et un dimorphisme foliaire peu marqué. Elles se répartissent dans toute la Grande Île. La forêt littorale orientale compte une espèce (*P. cephalotus*) tandis que le Domaine occidental en abrite deux: *P. ambongensis* (Ouest) et *P. myriocarpus* (Nord-Ouest). *P. bakeri* croît sur les hautes terres tandis que *P. variabilis* pousse dans la région d'Isalo. Enfin, *P. barbellatus* est inféodé aux forêts sèches d'Andohahelo (Sud).

Pandanus bakeri est facilement reconnaissable par une feuille couverte d'un enduit cireux blanc (s'enlevant au toucher) et d'un bleu glauque tandis que *P. variabilis* est caractérisé par des épines marginales rougeâtres.

Pandanus cephalotus, l'unique espèce de la forêt orientale, est caractérisé par une infrutescence portant 4 à 7 syncarpes, une feuille très coriace, large (5-8 cm), munie d'épines marginales longues (4-6 cm), larges à la base (3-4 mm) et robustes tandis que *P. barbellatus* possède une infrutescence polysyncarpique (2 à 4 syncarpes), un limbe subcoriace et des épines marginales courtes (1-2 mm) et fines.

Pandanus ambongensis possède une infrutescence monosyncarpique composée des longues drupes (4-5 cm) tandis que *P. myriocarpus* est caractérisé par une infrutescence généralement polysyncarpique avec une drupe courte (1,6-2 cm).

Les représentants des sect. *Heterostigma* et *Acanthostyla* ont des caractères morphologiques communs: une hétérophyllie et un port pyramidal ou coniféroïde. Ils se rencontrent généralement en milieu aquatique ou aux bords des cours d'eaux et des marais. Les

différences entre ces deux sections portent sur l'infrutescence: le stigmate (réniforme dans la sect. *Heterostigma* ; spiniforme dans la sect. *Acanthostyla*), le nombre de drupes par syncarpe (sect. *Heterostigma*: syncarpe ovoïde composé d' entre 350 à 500 drupes, sect. *Acanthostyla*: syncarpe globuleux composé des drupes en nombre inférieure à 100), dimension drupe (sect. *Acanthostyla* possèdent une drupe plus large que celle des espèces de la sect. *Heterostigma*) et la partie libre de la drupe (sect. *Acanthostyla* possède généralement une partie libre plus longue par rapport à celle des espèces de la sect. *Heterostigma*). Par ailleurs, les espèces de la sect. *Heterostigma* présentent généralement le modèle architectural de Scarrone (ramifications en verticilles le long du stipe) et celles de la sect. *Acanthostyla* le celui de Stone (Guillaumet 1973).

Les *Pandanus* de la sect. *Heterostigma* ressemblent à ceux de la sect. *Souleyetia* par la structure de l'infrutescence (mono- ou polysyncarpique) et de la drupe (monoloculaire à stigmate réniforme). Par contre, les espèces de la sect. *Heterostigma* possèdent un port arborescent, un syncarpe composé de nombreuses drupes (350-500), la partie libre de celles-ci très courte (1/4-1/7), un pileus généralement en forme de dôme et une feuille assez large, jamais flagellée et coriace tandis que la sect. *Souleyetia* possède un port arbustif grêle parfois à tendance lianescente, un syncarpe composé de moins de 100 drupes la partie libre de la drupe de 1/3 à 1/2, un pileus généralement en forme pyramidal et une feuille souvent étroite, flagellée et moins coriace. Quant à la fleur mâle, ces deux sections, comme la majorité des sections du sous-genre *Vinsonia*, possèdent la même structure florale: la colonne staminifère porte à l'apex des étamines disposées en ombelle ou subombelle. Mais, la différence se situe surtout au niveau de la longueur totale de l'inflorescence (pédoncule compris): dans la sect. *Heterostigma*, elle atteint une quarantaine de centimètres, 10-20 cm seulement dans la section *Souleyetia*.

La structure micro-morphologique de la feuille (Huynh 1974, 1979a, b) permet aussi de différencier les deux sections : les stomates abaxiaux de la sect. *Souleyetia* sont dépourvus de papilles (classe I) alors qu'ils portent des papilles ramifiées (classe VI) dans la sect. *Heterostigma*.

Révision de la sect. *Mammillarisia* St. John, *Pacific Science* 14: 229 (1960).

Introduction

La sect. *Mammillarisia* a été décrite par St John (1960) sur la base de *P. mammillaris*, endémique des Massifs du Tsaratanana et Manongarivo (Nord-Ouest). Elle renfermait sept espèces malgaches (*P. karaka* Martelli, *P. sambiranensis*, *P. saxatilis*, *P. bipyramidatus*, *P. diffusus*, *P. vandamii*, et *P. pervilleanus*) et plusieurs espèces venant d'autres pays comme des Philippines, d'Australie, et de Nouvelle Guinée. Stone (1974), lors de sa révision infragénérique du genre *Pandanus*, a mis ces espèces extra-malgaches dans des sections du sous-genre *Pandanus* (sect. *Athrostigma* B. C. Stone) dans le but de rendre la classification de la famille *Pandanaceae* biogéographiquement plus cohérente.

St John (1974) et Huynh (1985) ont ajouté *P. aldabraensis* H. St John de l'île d'Aldabra et *P. associatus* Huynh de l'île de Mayotte à cette section. En 2000, Huynh décrit sept espèces nouvelles (*P. ambalavaoensis* Huynh, *P. analamerensis* Huynh, *P. coriaceus*, Huynh, *P. ferox* Huynh, *P. insuetus* Huynh, *P. silvanus* Huynh et *P. tenuiflagellatus* Huynh). La sect. *Mammillarisia* compte alors 20 espèces dont 18 espèces malgaches et deux espèces extra-malgaches. Ces dernières ne seront pas traitées dans ce travail, mais sont en cours d'étude par M. Callmander.

La section *Mammillarisia* H. St John, décrite par St John (1960) pour rassembler les espèces à nombreux stigmates réniformes réunis à l'apex du pileus, englobe aussi quatre espèces à stigmates deltoïdes (*P. ferox*, *P. guillaumetii* B.C. Stone, *P. insuetus* Huynh et *P. pichi-sermollii* B.C. Stone). Ces quatre espèces atypiques de la section ont été rattachées ultérieurement à la section *Mammillarisia*, principalement d'après leur micromorphologie foliaire (Huynh 1979a, b, 2000). La sect. *Mammillarisia* semble donc être une section artificielle et certains taxons n'y trouvent pas leurs places.

De nouvelles récoltes nous permettent de réévaluer la position systématique et de clarifier l'identité des espèces de la section. Une étude morphologique et moléculaire a permis de reclasser *P. karaka* dans la sect. *Martellidendron* dans un premier temps (Callmander 2002) après avoir été placé par erreur dans la sect. *Dauphinensia* (Stone 1970a et b). Cette espèce a ensuite été transférée dans le genre *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callm. & Chassot (Callmander et al., 2003). *Pandanus bipyramidatus* appartient à la sect. *Stephanostigma* comme Martelli et Pichi-Sermolli l'ont montré dans leur publication de 1951.

Les quatre espèces à stigmates deltoïdes ont fait l'objet d'une publication (Laivao et al. 2006) présentée dans cette révision. Deux sections monospécifiques ont été décrites: sects. *Guillaumetia* (Huynh & B.C.Stone) Laivao, Callm. & Buerki et *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki pour souligner l'isolement taxonomique de *P. guillaumetii* et *P. insuetus* respectivement. *Pandanus ferox* et *P. pichi-sermollii* ont été aussi mis en synonymie avec *P. guillaumetii*.

La présente révision permet de redéfinir la sect. *Mammillarisia* à Madagascar. Elle comporte 12 espèces. Le statut des deux espèces extra-malgaches sera discuté dans une révision ultérieure (Callmander et al., in prep.).

Taxonomie

Pandanus sect. *Mammillarisia* St. John, *Pacific Science* 14: 229 (1960). — Type : *Pandanus mammillaris* Martelli & Pic. Serm.

ESPECES INCLUSES: *Pandanus aldabraensis* H. St. John (Aldabra, non traitée dans ce travail), *P. ambalavaoensis* Huynh, *P. analamerensis* Huynh, *P. aridus* H. St. John, *P. associatus* Huynh (Mayotte, non traitée dans ce travail), *P. connatus*, H. St. John, *P. coriaceus*, Huynh, *P. flagellibracteatus* Huynh, *P. grallatus* B. C. Stone, *P. mammillaris* Martelli & Pic. Serm., *P. pervilleanus* Solms, *P. sambiranensis* Martelli, *P. saxatilis* Martelli, *P. vandamii* Martelli & Pic. Serm.

Clé de détermination

- | | | |
|-----|---|---|
| 1- | Feuille rétrécie généralement de manière abrupte à l'apex, acuminée | 2 |
| 1a- | Feuille progressivement rétrécie à l'apex, généralement flagellée | 3 |
- 2- Drupe à partie libre présentant des côtes longitudinales plus ou moins marquées selon l'âge du fruit, à forme acuminoïde, pyramidal ; feuille à épine marginale longue (4-7 mm) et généralement espacées pouvant atteindre 15 mm d'espacement dans le 1/3 inférieure ; jeune arbre grêle à rameaux ascendants assez courts ; forêt humide de basse altitude et forêt littorale de l'Est
Pandanus pervilleanus Solms
- 2a- Drupe à partie libre présentant rarement des côtes longitudinales, généralement à forme hémisphérique ou en dôme ; feuille à épine marginale courte (1-3 mm) et moins espacées (5-10 mm) dans le 1/3 inférieure ; jeune arbre à feuilles très longues (2 m), arrangées en spirale très accusée ; le long des rivières à basse altitude de la région Nord-Ouest (Sambirano)
Pandanus vandamii Martelli & Pic. Serm.
- | | | |
|-----|--|---|
| 3- | Stigmates non groupés à l'apex de la drupe | 4 |
| 3a- | Stigmates groupés à l'apex de la drupe | 5 |
- 4- Stigmates jamais portés sur une sorte de socle ; feuille longue (>100 cm), épines marginales courtes (environ 2 mm) et peu saillantes (dans la partie médiane) ; syncarpe composé de 40-70 drupes ; drupe 1/3 supérieur libre, peu large (15-25 mm)
Pandanus coriaceus Huynh
- 4a- Stigmates portés sur une sorte de socle ; feuille courte (<100 cm), épines marginales longues (environ 3-4 mm) et robustes (dans la partie médiane) ; syncarpe généralement composé de 9-12 drupes ; drupe 1/2 supérieur libre, large (25-50 mm)
Pandanus grallatus Stone
- 5- Feuille généralement étroite (<2 cm) ; épines marginales peu saillantes (0,5-1,5 mm de longueur) (près de la gaine) ; milieu aride dans la partie Sud de l'île
6
- 5a- Feuille large (>2 cm) ; épine marginale très saillante ou robuste (2-5 mm de longueur) (près de la gaine) ; milieu humide de montagne et sec du Nord de l'île
7
- 6- Feuille généralement courte (<50 cm) ; pileus pyramidal ; drupe 1/2 supérieure libre ; région aride du Sud-Ouest
Pandanus aridus H. St. John
- 6a- Feuille longue (>50 cm) ; pileus en forme de dôme ; drupe 1/3 supérieure libre ; Ouest d'Ambalavao
Pandanus ambalavaoensis Huynh

- 7- Syncarpe composé de 15-30 drupes; pileus en forme de pyramide **8**
- 7a- Syncarpe composé de 40-70 drupes; pileus généralement en forme de dôme **10**
- 8- Feuille acuminée rarement flagellée ; drupe à (2-)3,4 stigmates ; >1000 m (Massif de Tsaratanana et de Manongarivo) *Pandanus saxatilis* Martelli
- 8a- Feuille généralement flagellées ; drupe à (1-)2 stigmate(s) ; <600 m (forêt d'Analamera, Daraina et plateau calcaire de Bemaraha) **9**
- 9- Pileus à côtes saillantes peu visibles ; feuille à épines marginales peu robustes dans le 1/3 inférieur; plateau de Bemaraha (Ouest) *Pandanus flagellibracteatus* Huynh
- 9a- Pileus à côtes saillantes très marquées; feuille à épines marginales robustes dans le 1/3 inférieur ; Sahafary, Analamera et Daraina (Nord) *Pandanus analamerensis* Huynh
- 10- Feuille submembraneuse dans le 2/3 supérieur, épines marginales serrées dans la partie médiane et apicale ; Montagne d'Ambre *Pandanus connatus* St John
- 10a- Feuille subcoriace dans le 2/3 supérieur, épines marginales espacées dans la partie médiane et apicale ; Massif du Manongarivo et Tsaratanana **11**
- 11-Drupe étroite (10 mm), ½ drupe libre; basse altitude (<800 m)
Pandanus sambiranensis Martelli
- 11a-Drupe large (15-20 mm), 1/3 drupe libre; moyenne altitude (>800 m)
Pandanus mammillaris Martelli
et Pic.Serm.

Description des taxons

Pandanus ambalavaoensis Huynh, *Botanische Jahrbücher Systematik* 122: 209, figs 7-11 (2000).

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa. Dans la forêt près d'un torrent, Nord-Est d'Ambasy, Ouest d'Ambalavao, 1000 m, [21°28'S, 46°11'E], 9.XII.1974, *Cremers* 3596 (holo-, P ; iso-, MO, PH).

Description

Arbre d'environ 5 m. Feuille 70-80 cm de longueur, (15-)16(-20) mm de largeur au milieu, 5-10 mm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 10 cm de longueur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe subcoriace dans le 2/3 supérieure, coriace sur 1/3 restant avec une cannelure; épines marginales antrorses, présentes de 3-4 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 3-5 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,3-0,5 mm de long 5-7 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,2-0,5 mm de long et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/2 supérieur. Gaine 3-4 cm de longueur, 3 cm de largeur dans la partie apicale, 4 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, environ 8 cm de diamètre, composé d'environ 25-30 drupes; pédoncule trièdre, 5-10 cm de longueur, environ 10 mm de largeur à l'apex 5 mm au milieu. Drupe 25-35 x 20-25 x 15-20 mm, 1/3 supérieure libre; pileus hémisphérique, environ 15 mm de hauteur; stigmate (1-)2-3, sessile, 2 x 1 mm; endocarpe 15-20 mm de longueur axiale, environ 18 mm de large, à apex distant de 4-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 7- 10 mm de la base de la drupe; loge

séminale ellipsoïde, 10 x 5 mm, à centre supra médian; mésocarpe supérieur étroit à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Fleur mâle inconnue.

Phénologie

Infrutescence: décembre (mal connue, une seule récolte).

Distribution et habitat

Pandanus ambalavaoensis croît dans la forêt sub-humide à l'Ouest d'Ambalavao vers 1000 m d'altitude (Fig. 81)

Statut de conservation

Avec une zone d'occupation de 9 km² et 1 sous-population dont aucune se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar, *P. ambalavaoensis* est provisoirement considéré comme « En danger critique d'extinction » CR A3c; B2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus ambalavaoensis n'est connu que par une seule récolte. Ce taxon possède une drupe munie d'un pileus hémisphérique, caractère rare dans la section (Figs. 81, 82). Certaines drupes de *P. arenicola* Huynh possèdent aussi ce type de pileus mais les drupes sont de dimensions plus petites et ne possède pas autant de stigmates. *Pandanus ambalavaoensis* se rapproche de *P. aridus* qui pousse dans la région Sud-Sud Ouest de l'Île.

Par contre, le pileus hémisphérique, la partie libre de la drupe (un tiers) ainsi que la longueur de la feuille (70-80 cm) de *P. ambalavaoensis* permettent de le distinguer facilement de *P. aridus* car ce dernier possède un pileus pyramidal, une drupe dont la moitié est libre et une feuille plus courte (<50 cm). A noter que *P. aridus* est l'unique espèce de la sect. *Mammillarisia* poussant aussi au sud dans le bush du Sud-Ouest.

Grâce à un croquis laissé par Cremers sur sa récolte (Cremers 3596), nous constatons que *P. ambalavaoensis* possède une "ramification rythmique" c'est-à-dire que les branches primaires sont disposées en verticille le long du tronc. *Pandanus ambalavaoensis* appartient donc au modèle architecturale de Scarrone.

Les stomates foliaires abaxiales sont dépourvus des papilles (Classe I).

Pandanus analamerensis Huynh, *Botanische Jahrbücher Systematik* 122: 214, figs 17-20 (2000).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Forêt d'Analamera (Est d'Anivorano Nord), [12°48'S, 49°23'E], 16.VIII.1973, Cremers 2496 (holo-, P ; iso-, BISH, MO, PH, TAN).

Pandanus validus Huynh & Callm., *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 126: 46, figs 1-3 (2003).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Massif de l'Ankarana ou Montagne des Français, 1969 (Cult. Munich n° 300/69), Bogner s. n. (holo-, PH). **Syn. nov. INED.**

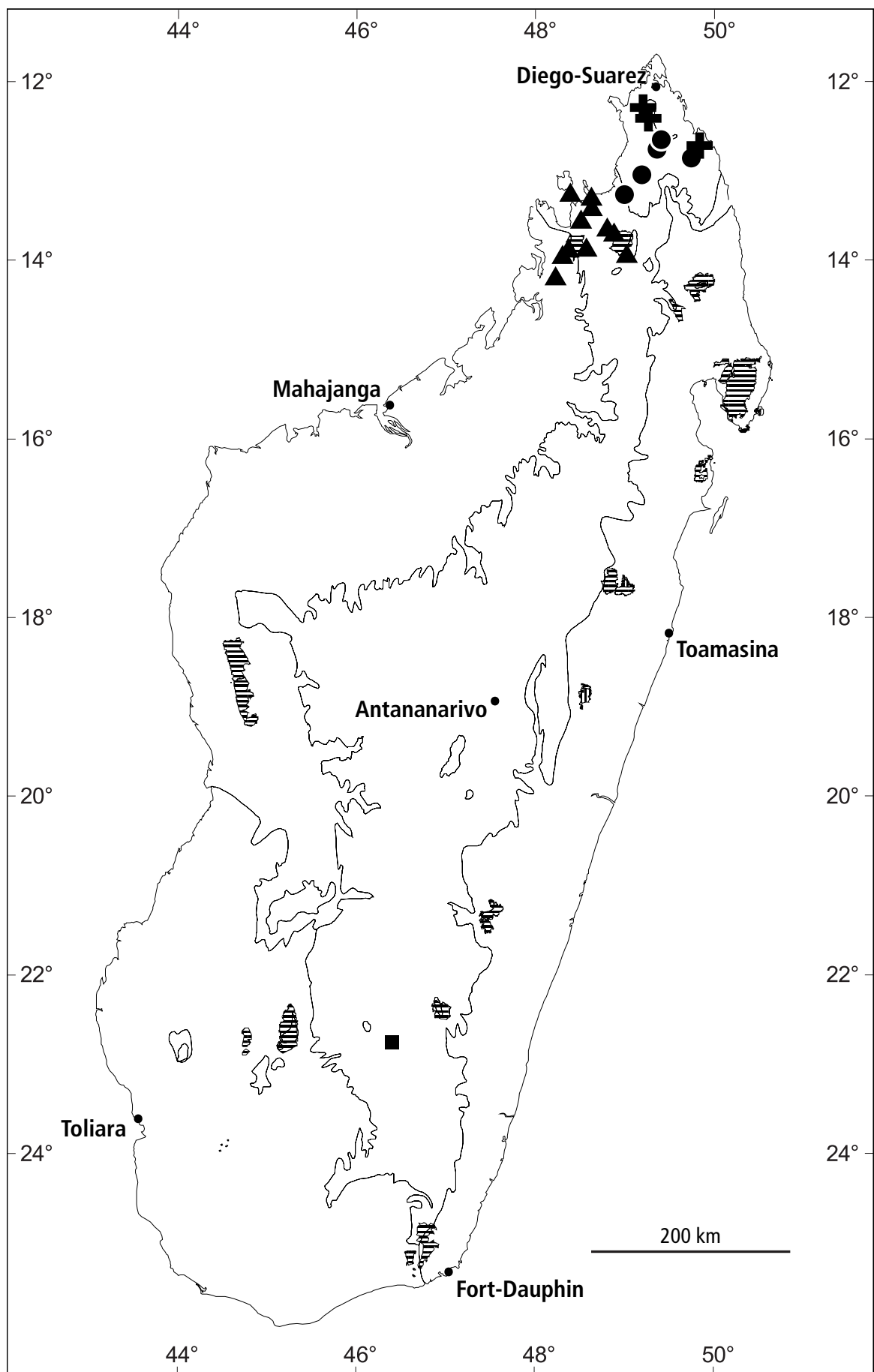


Fig. 81. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Mammillarisia*. *P. ambalavoensis*: carré noir; *P. vandamii*: triangle noir; *P. grallatus*: rond noir; *P. connatus*: croix noire.

Description

Arbre de 3-4 m, environ 5 cm de diamètre. Feuille 50-80 cm de longueur, 2,5-3 cm de largeur au milieu, 3-4 cm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 15 cm de longueur 1mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 3-4 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (2-)4-5(-8) mm de long, 2-3 mm de large et (2-)(5-)10 mm d'espacement, dans la partie médiane 1-2 mm de long 8(-10) mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,5-1 mm de long et 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes à partir de 10-15 cm au dessus de la base de drupe jusqu'à l'apex. Gaine 3-5 cm de longueur, 3-5 cm de largeur dans la partie apicale, 7 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, environ 4-8 cm de diamètre, composé d'environ 15-30 drupes; pédoncule trièdre, 5-10 cm de longueur, environ 10 mm de largeur à l'apex 8 mm au milieu. Drupe 15-30 x 15-20 x 10-15 mm, 1/2 supérieure libre; pileus pyramidal, apex acuminoïde, à côtes saillantes, faces planes ou légèrement convexes, 8-14 mm de hauteur; (1-)2(-3) stigmates, 2 x 1 mm; endocarpe 9-20 mm de longueur axiale, environ 17 mm de large, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 5-10 x 2-5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur étroit à l'apex, fibromeduleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence 15-20 x 3-5 cm, environ 7 épis; épis 3-5 x 1-2 cm; colonne staminifère parfois ramifiée, 3-5 x 0,5-1 mm, portant (2-)6 étamines, anthère apiculée 1,5-2 x 0,5-1 mm (*Gautier 4198*).

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Daraina, forêt d'Ambilondamba, 330 m, 13°10'S, 49°39'E, 26.X.2004, *Callmänder et Anselme Be 275* (G, NEU, TAN); Forêt d'Analamera (Est d'Anivorano nord), 400 m, [12°44'30''S, 49°14'E], 14.VIII.1973, *Cremers 2457* (P, KUL); Sud de Diego, Forêt Sahafary, à 10 km de Sadjoavato, [12°34'S, 49°26'E] 23.VIII.1973, *Cremers 2620* (KUL, MO, P, PH, TAN); 10 km Est de Sadjoavato, [12°34'S, 49°26'E], 28.VIII.1973, *Cremers 2621* (BISH(2x), P, PH, TAN); 300-400 m, [12°20'S, 49°20'E], 24.VIII.1973, *Cremers 2642* (MO, P, PH, TAN); Ankarana, km 88, route d'Ambilobe-Anivorano nord, 18.IV.1970, *Friedmann 494* (PH, TAN); Forêt de Binara, 500 m, 13°15'S, 49°37'E, 06.XI.2001, *Gautier et Ravelonarivo 4071* (G, NEU, TAN); Daraina, forêt de Bobankora, partie Nord, 300 m, 13°13'S, 49°46'E, 3.III.2003, *Gautier et al. 4198* (G); Forêt de Bekaraoka, 13°13'S, 49°46'E, 03.III.2003, *Gautier et al. 4203* (G, P, TAN); Daraina, forêt de Bobankora, 400 m, 13°13'S, 49°46'E, 03.III.2003, *Gautier 4206* (G, NEU); Forêt de Bobankora, 13°11'S, 49°42'E, 13.III.2003, *Gautier et al. 4351* (G, P, TAN); Forêt dense sèche d'Ambohitsitondroina, 100 m, 13°08'S, 49°28'E, 15.III.2004, *Gautier et al. 4581* (G); 10 km Est Sadjoavato, forêt Sahafary, [12°34'S, 49°26'E], 23.VIII.1973, *Guillaumet 2620* (MO, TAN); Sakaramy, 300 m, [12°26'S, 49°16'E], 08.XI.1944, *Humbolt 345* (P); Daraina, Forêt de Binara, 720 m, 13°15'S, 49°37'E, 22.XII.2003, *Nusbaumer 893* (G); Daraina, Forêt de Bobankora, 220 m, 13°13.75'S, 49°45.41'E, 25.I.2005, *Ranirison et Nusbaumer 911* (G, TAN).

Phénologie

Infrutescence: mars-décembre.

Floraison: mars

Distribution et habitat

Pandanus analameranensis pousse dans la forêt sèche du Nord de la région de Daraina (<800 m) à la Montagne des Français à l'Est de Antsiranana (Fig. 84).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 24441 km², une zone d'occupation de 72 km² et 8 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Analamera), *P. analameranensis* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c ; B2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus analamerensis est caractérisé par une drupe dont la moitié supérieure est libre, par un pileus pyramidal, acuminoïde, généralement à côtes saillantes (Figs. 85, 86) et par une feuille munie d'épines marginales longues (4-5 mm) et robustes (près de la gaine).

Les nombreuses récoltes dans la partie Nord de l'Île, grâce aux Conservatoire et Jardin botaniques de la ville de Genève et au projet ICBG (International Cooperative Biodiversity Group) du MBG (Missouri Botanical Garden), permettent aujourd'hui une bonne connaissance des *Pandanus* de cette région.

Une deuxième espèce du Nord, *Pandanus validus* Huynh & Callm. a été décrite sur un échantillon stérile du Jardin Botanique de Munich ramené en 1969 par Bogner (Fig. 87). Ce dernier pense avoir récolté cette jeune plante dans le Massif de l'Ankarana ou plus probablement dans la Montagne des Français. Malheureusement, la plante est morte sans n'avoir jamais fructifié (Bogner, comm. pers.).

Cette espèce connue que par des feuilles est caractérisée par des épines marginales longues (8 mm), larges (5 mm), plus ou moins perpendiculaires, voire antrorses et par des longues épines costales retrorses (7 mm). Huynh (2003) a utilisé un troisième caractère pour distinguer cette espèce: l'élargissement basal de la gaine, mais ce dernier n'est pas un caractère constant sur les feuilles de *Pandanus* et disparaît avec la maturité de la feuille. La description de *P. validus* était donc basée sur une jeune feuille. Ceci est aussi confirmé par la grandeur des épines marginales (8 mm de long) et costales (7 mm de long) car à l'état juvénile, les épines possèdent généralement des dimensions plus grande qu'au stade de maturité complète. *Pandanus analamerensis* récolté à Daraina (Gautier et al. 4581 et Gautier et al. 4203) présentent aussi des caractères similaires: épines marginales longues à l'état jeune et atteignant 4-5 mm de long à maturité, plus ou moins perpendiculaires ou antrorses ainsi que des épines costales retrorses près de la gaine. Ces caractères permettent de renforcer l'idée que *P. validus* ne peut être maintenu au rang spécifique. Cette espèce est donc considérée comme synonyme de *P. analamerensis*.

Pandanus analamerensis présente une certaine affinité morphologique avec *P. tenuiflagellatus* au regard de la forme générale de la feuille (flagellée) et de la drupe (bipyramidale). Par contre, ce dernier se distingue par un pileus strié, le tiers supérieur de la drupe libre et par les feuilles à épines marginales plus fines. Les dimensions des parties fertiles et stériles de cette dernière espèce sont aussi très différentes (cf. *P. tenuiflagellatus*). De plus, *P. tenuiflagellatus* pousse dans la forêt sèche du plateau calcaire de Bemaraha tandis que *P. analamerensis* croît dans la forêt sèche du Nord (entre Montagne des Français et Daraina).

Les ramifications latérales sont disposées en verticilles tout le long de stipe (modèle architectural de Scarrone) et c'est pour la première fois qu'on connaît le modèle architectural de *P. analamerensis*.

Les stomates de la face abaxiale foliaire sont dépourvus de papille (classe I) (Hyunh 1974).



Fig. 82. *Pandanus ambalavoensis* Huynh, Holotype à Paris (P) (Cremers 3596).



Fig. 83. *Pandanus ambalavoensis* Huynh, Holotype à Paris (P) (Cremers 3596).



Fig. 85. *Pandanus analamerensis* Huynh, forêt de Daraina (Nusbaumer 893) (Photo: L. Nusbaumer).



Fig. 86. *Pandanus analamerensis* Huynh, baie de Rigny (Nord) (Photo: F. Ratovoson).

Pandanus aridus St John, *Pacific Science* 12: 130, figs 262 a-h (1968).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Ranomainty, 18 Km à l'Est d'Amboasary (Ouest Fort dauphin), 100 m, [25°01'S, 46°27'E], 26.IX.1961, *St John* 26582 (holo-, BISH ; iso-, BR, G, FI, K, LISC, US).

Pandanus toliarensis Huynh, *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 124: 38, figs 9-11 (2001).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Per viam Tuléar-Ihossy ad km 44, 250-300 m, [23°15'S, 44°01'E], 12 .XI.1967, *Bernardi* 11399 (holo-, P ; iso-, G). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre d'environ 4 m de hauteur, à stipe de 5-8 cm de diamètre, portant à la base des racines visible sur 18 cm environ. Feuille de 40-50 cm de longueur, 10(-15) mm de largeur au milieu, 8-10 mm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 5 cm de longueur et 1mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe subcoriace dans les 2/3 supérieurs, coriace vers sa base; épines marginales antrorses, présentes à partir de 2-3 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, longues de 1-1,5 mm avec 3-5 mm d'espacement dans le tiers inférieur, de 0,5-1 mm de long avec 5-10 mm d'espacement dans la partie médiane, de 0,3-0,5 mm de long avec 2-3 mm d'espacement dans la partie apicale; épines costales présentes de 10-15 cm au-dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'apex. Gaine de 2-3 cm de longueur, 2-3 cm de largeur dans la partie apicale, de 3-5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 5-7cm de diamètre, composé d'environ 20-30 drupes; pédoncule trièdre, de 5-10 cm de longueur et 10 mm environ de largeur à l'insertion du syncarpe, de 6 mm au milieu. Drupe de 20-30 x 15-20 x 10-15 mm, libre dans la moitié 1/2 supérieure; pileus pyramidal, à côtes saillantes, de 15-2 mm de hauteur; stigmat (1-)2(-3), subsessile, 2 x 1,5 mm; endocarpe de 15-20 mm de longueur axiale, de 18 mm environ de large, à apex distant de 4-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-9 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 8 x 5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar, **Prov. Toliara**. Andohahela, parcelle 3, 100 m, 24°49'20''S, 46°33'49''E, 26.I.1999, *Callmänder* 80 (NEU, TAN); Haute vallée du Fiherenana, [300 m], [22°45'S, 44°40'E], 02.VIII.1928, *Humbert* 5088 (P); Km 22 au Nord d'Ifarantsa et km 30 au Nord de RN 13, Ambovombe, 430 m, 24°47'S, 46°52'E, 27.IV.1988, *Lowry* 4450 (BISH, K, MO, TAN); Andranovory, 400 m, [23°12'S, 44°10'E], 16.IV.1971, *Mabberley* 970 (K); Andohahela RN, parcelle 2, 100 m, 24°50'S, 46°32'E, 30.X.1987, *Phillipson* 2854 (BISH, K, MO, TAN); Ranomainty, 18 km Est d'Amboasary, 24°59'S, 46°32'E, 15.III.1988, *Willing* 67 (FI, K, MO).

Phénologie

Infrutescence: octobre-mars.

Distribution et habitat

Pandanus aridus croît dans le bush du Sud-Ouest de Madagascar: dans la forêt de Zombitsy et de la Réserve d'Andohahela vers 100 m d'altitude (Fig. 84).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 19482 km², une zone d'occupation de 81 km² et 6 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Andohahela, Zombitsy), *P. aridus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus aridus possède un pileus pyramidal à apex acuminoïde portant généralement deux stigmates réniformes (Fig. 88). Ce taxon est caractérisé par une feuille étroite (10-15 mm) généralement inférieure à 50 cm et par une drupe dont la moitié supérieure est libre. Une autre espèce décrite par Huynh (2001), *P. toliarensis* possèdent les mêmes caractères morphologiques foliaires et fructifères que *P. aridus*. *Pandanus toliarensis*, placé par Huynh dans la sect. *Souleyetia* car il possède des drupes à un seul stigmate est en fait caractérisé par des drupes qui possèdent souvent plus d'un stigmate. *Pandanus toliarensis* pousse aussi dans le même climat sub-aride du Sud de l'île. Tous ces arguments nous permettent de mettre en synonymie *P. aridus* et *P. toliarensis*.

Pandanus aridus est aussi proche de *Pandanus arenicola* Huynh. Ces deux espèces sont munies de feuilles étroites se terminant par un flagelle et pousse dans le même type d'habitat. Par contre, *P. arenicola* se distingue de *P. aridus* par la forme du pileus (dôme vs pyramidal) et le nombre de stigmate (1 vs 2-3).

Cette forte ressemblance entre *P. aridus* et *P. arenicola* pourrait aboutir à la mise en synonymie de ces deux espèces, mais plus récoltes sont nécessaires pour trancher.

Les ramifications latérales sont disposées en verticilles le long du stipe: modèle architectural de Scarrone (Fig. 89).

Les stomates foliaires abaxiales sont dépourvus des papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus connatus St John, *Pacific Science* 12: 132, figs 263 a-j (1968).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. 6 km Sud-Ouest de Joffre ville, Mont d'Ambre, 1000 m, [12°32'S, 49°08'E], 14.IX.1961, *St John* 26578 (holo-, BISH ; iso-, BR, FI, P).

Description

Arbre de 5-7 m de hauteur, à stipe de 7-10 cm de diamètre. Feuilles de 70-100 cm de longueur, 20-25 mm de largeur au milieu, 30 mm environ près de la gaine, terminées par une queue d'environ 3 cm de longueur sur 1 mm de largeur; limbe submembraneux dans les 2/3 supérieurs, coriace dans le 1/3 inférieur; épines marginales antrorses, présentes à partir de 5-7 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (1-)2-4 mm de long et 5(-10) mm d'espacement, dans la partie médiane 0,5-1 mm de long avec 3-5(-10) mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long avec 2(-5) mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 4-7 cm de longueur, de 3 cm environ de largeur dans la partie apicale et 4-6 cm dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 8 cm environ de diamètre, composé d'environ 40-70 drupes; pédoncule trièdre, de 5-15 cm de longueur, 8 mm environ de largeur à l'apex et 5 mm au milieu. Drupes de 25-35 x 25-30 x 15-20 mm, libres dans le 1/3 supérieur; pileus en forme de dôme, sans côtes saillantes ou peu visibles, 13-15 mm de hauteur; 1-2(-3)

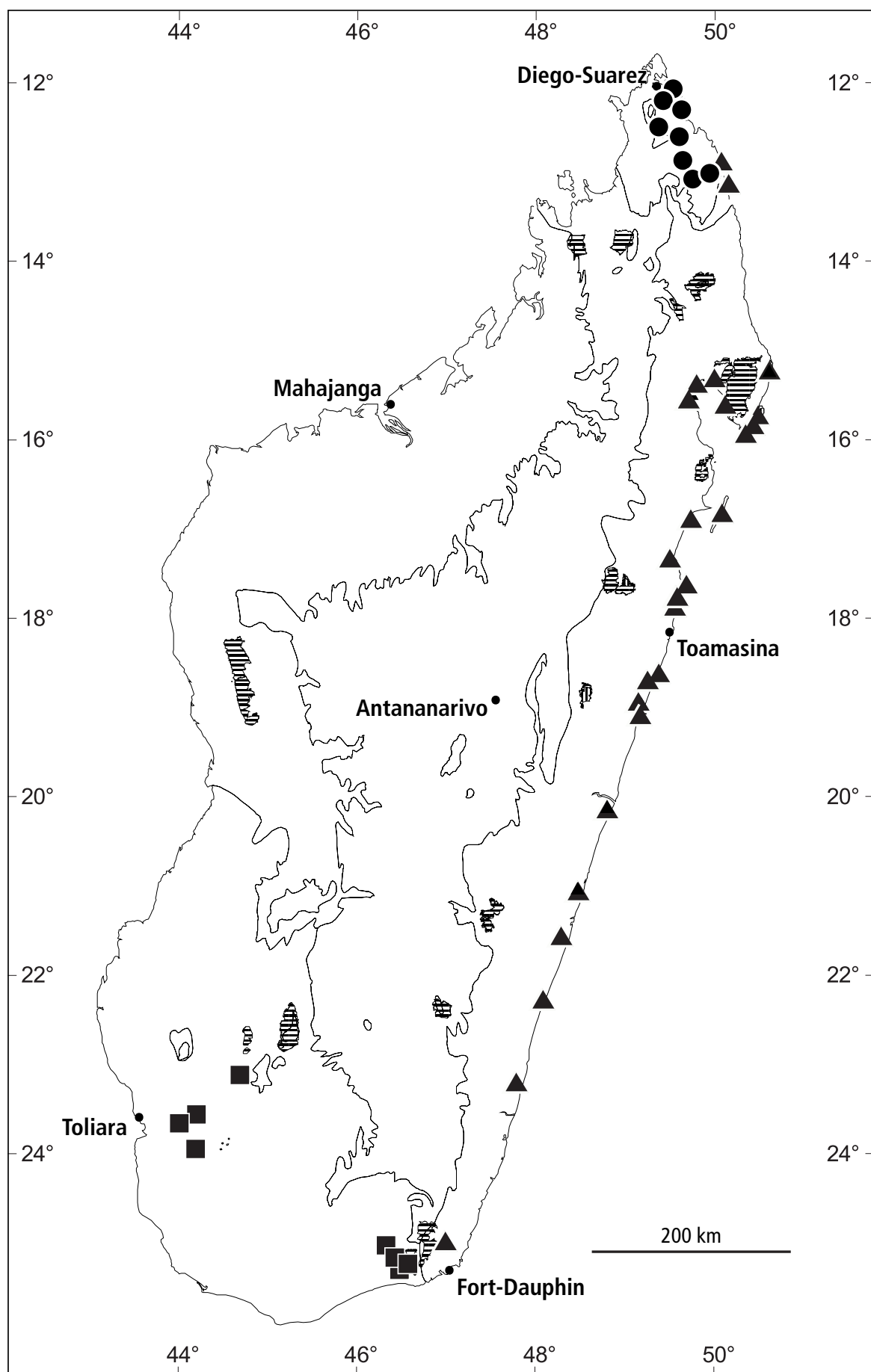


Fig. 84. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Mammillarisia*. *P. aridus*: carré noir; *P. pervilleanus*: triangle noir; *P. analamerensis*: rond noir.

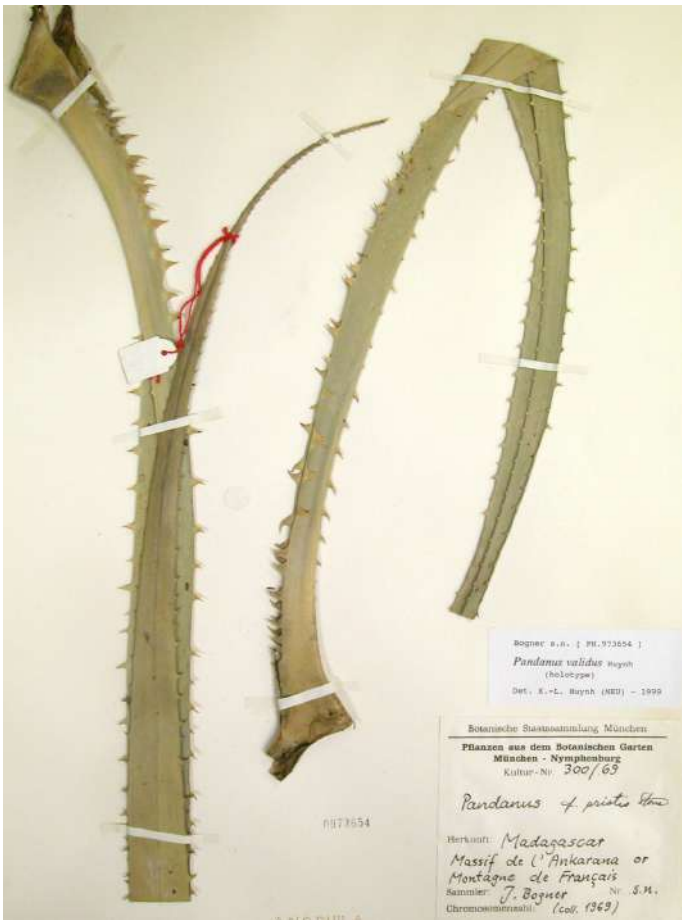


Fig. 87. *Pandanus validus* Huynh & Callm., isotype à PH (Bogner s.n.) (Photo: Hebaria PH).



Fig. 88 *Pandanus aridus* H. St. John, Andohahela (Buerki & Phillipson 66).



Fig. 89. *Pandanus aridus* H. St. John, Andohahela (Buerki & Phillipson 66).



Fig. 90. *Pandanus connatus* H. St. John, Montagne d'Ambre (Callmänder 45).

stigmat(s), sessile(s), de 2,5 x 2 mm ; endocarpe de 15-20 mm de longueur axiale, environ 18 mm de large, à apex distant de 4-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 8 x 5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Roussette STF, 800-1000 m, 12°31'S, 49°08'E, 4-9.VIII.1997, *Andrianantoanina et Bezana 220* (MO, P, TAN) ; Mont d'Ambre, près de la cascade touristique, 940 m, 12°31'13''S, 49°10'17''E, 28.VIII.1997, *Callmander 45* (NEU, TAN); Près du sentier botanique, Montagne d'Ambre, 800 m, 12°31'01S'', 49°10'32''E, 29.VIII.1997, *Callmander 46* (NEU, TAN); Daraina, Massif d'Antsahabe, forêt humide sur sol profond, 990 m, 13°13'S, 49°33'E, 14.X.2004, *Callmander et al. 224* (G, NEU, TAN); Face Nord du Montagne d'Ambre, [12°32'S'', 49°09'E], 22.VIII.1973, *Cremers 2583* (BISH, KUL, P, PH, TAN).

Phénologie

Infrutescence: juillet-septembre.

Distribution et habitat

Pandanus connatus croît dans la forêt humide de la Montagne d'Ambre et de Daraina entre 800 à 1000 m d'altitude (Fig. 81).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 3 km², une zone d'occupation de 18 km² et 2 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Montagne d'Ambre), *P. connatus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus connatus est l'unique espèce de la sect. *Mammillarisia* qui pousse dans la forêt humide de la Montagne d'Ambre. Cette espèce est caractérisée par des stigmates sessiles groupés à l'apex de pileus (Figs. 90, 91), par une feuille étroite et brusquement rétrécie vers la partie supérieure et submembraneuse dans les deux-tiers supérieure.

Pandanus connatus est proche morphologiquement de *P. vandamii* par sa feuille submembraneuse dans la partie supérieure et par la forme de pileus (généralement en forme de dôme). Cependant *P. connatus* peut être distingué *P. vandamii* par sa feuille (feuille étroite de 2-2,5 cm et par un rétrécissement progressif de la feuille dans sa partie apicale) alors cette dernière possède une feuille large (5 cm) et brusquement rétrécie dans la partie supérieure.

L'arbre possède un stipe à croissance rythmique: ramifications primaires en verticilles (modèle de Scarrone) (Fig. 92). C'est la première description du port de *P. connatus* est décrite.

Les stomates foliaires abaxiales sont dépourvus des papilles (classe I) (selon Huynh 1974).

Pandanus coriaceus Huynh, *Botanische Jahrbücher Systematik* 122: 216, figs 21-27 (2000).
Pandanus accuratus H. St. John [in sched., *St. John 26532*].

Type: Madagascar. Prov. Majunga, forêt d'Antsohihy, 100 m, [14°39'S, 48°11'E], 18.VIII.1973, *Cremers 2540* (holo-, P; iso-, KUL, PH).

Description

Arbre d'environ 6 m de hauteur. Feuilles de 120-160 cm de longueur, 3-4 cm de largeur au milieu, environ 4 cm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 7 cm de longueur sur 1-2 cm de largeur; limbe coriace; épines marginales antrorsées, présentes de 5-7 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, longues de (2-)4 mm dans le tiers inférieur avec (2-)5-10 mm d'espacement, puis de 1-2 mm de long dans la partie médiane pour un espacement de 5-10 mm, de 0,5-1 mm de long dans la partie apicale avec 2-5 mm d'espacement; épines costales présentes dans les 2/3 supérieurs. Gaine de 5-7 cm de longueur, environ et 4 cm de largeur dans la partie apicale, large de 6-8 cm dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 6-10 cm de diamètre, composé d'environ 40-70 drupes; pédoncule trièdre, long de 10-15 cm, large de 15 mm environ à l'apex, de 10 mm au milieu. Drupe de 25-40 x 15-25 x 10-15 mm, libre dans le 1/3 supérieur; pileus en forme de dôme, soudé à l'apex, de 10-15 mm de hauteur, à côtes saillantes; (1-)2-3(-4) stigmates, moins groupés, stipité (1 mm), 2 x 1 mm; endocarpe de 15-20 mm de longueur axiale, large de 18 mm environ, à apex distant de 4-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 1-3 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 3 x 2 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Forêt sèche caducifoliée près de l'Ankarana RS, 80-100 m, 12°57'30''S, 49°07'27''E, 30.VIII.1997, *Callmander* 48 (NEU, TAN); Forêt d'Analabe (Amboloboz'be), 0-20 m, 12°31'30''S, 49°32'E, 30.VIII.1997, *Callmander et Wohlhauser* 149 (NEU); Vohémar, Massif de l'Ankerana, forêt sur éboulis versant Est, 206 m, 13°18'S, 49°52'E, 22.X.2004, *Callmander et al.* 254 (G, NEU, TAN); Entre Vohémar et Ambilobe, 175 m, [13°11'S, 49°41'E], 29.VIII.1939, *Decary* 14974 (P); Daraina, forêt de Bekarakoa, 400 m, 13°11'S, 49°42'E, 03.III.2003, *Gautier et al.* 4408 (G, NEU, P, TAN). **Prov. Majunga.** Forêt avec *Eugenia* et *Cephalanthus*, [15°40'S, 46°37'E], 07.VIII.1961, *St John* 26532 (BISH, BR, FI, K, P).

Phénologie

Infrutescence: janvier-août.

Distribution et habitat

Pandanus coriaceus pousse dans les forêts sèches du Nord de Madagascar (Fig. 93).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 9988 km², une zone d'occupation de 72 km² et 5 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Analamera), *P. coriaceus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus coriaceus est caractérisé par un syncarpe composé de 40-70 drupes, un pileus hémisphérique à côtes saillantes et 2-3 stigmates stipités espacés (de 3-4 mm) dans la partie apicale de la drupe (Fig. 94). Sa feuille est longue (120-160 cm) en comparaison aux autres espèces de la sect. *Mammillarisia* poussant dans la forêt sèche du Nord (*P. grallatus*, *P. analameranensis*).

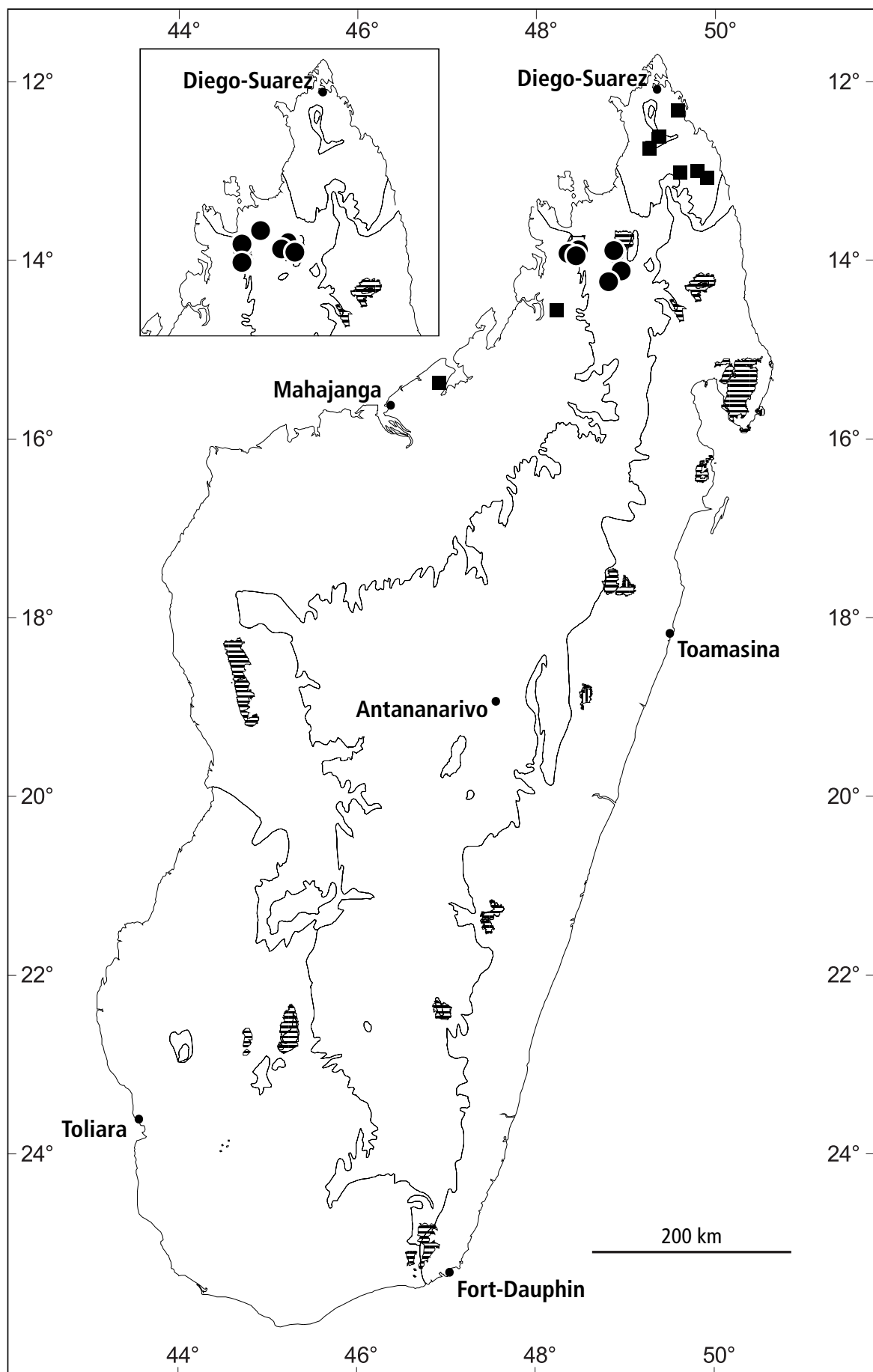


Fig. 93. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Mammillarisia*. *P. coriaceus*: carré noir; *P. saxatilis*: rond noir; encadré: *P. mammillaris*: rond noir.



Fig. 91. *Pandanus connatus* H. St. John, Montagne d'Ambre (*Callmander 45*).



Fig. 92. *Pandanus connatus* H. St. John, Montagne d'Ambre (*Callmander 45*).



Fig. 94. *Pandanus coriaceus* Huynh, Massif de l'Ankerana (*Callmander et Wohlhsauser 254*).

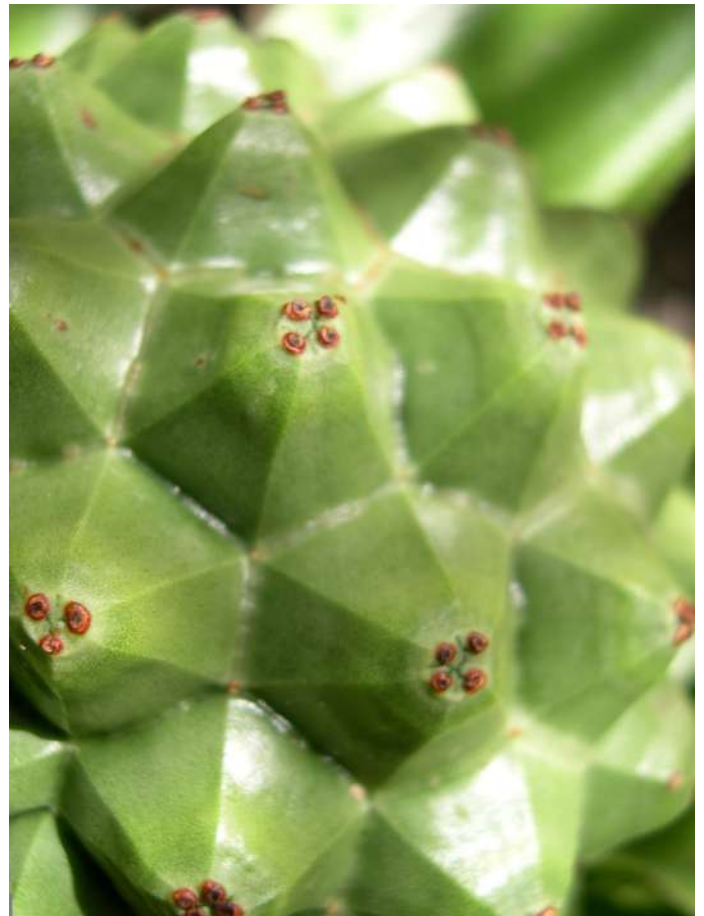


Fig. 95. *Pandanus coriaceus* Huynh, Massif de l'Ankerana (*Callmander et Wohlhsauser 254*).

Pandanus coriaceus est proche de *P. grallatus* par ses stigmates non groupés à l'apex de la drupe, caractère unique dans la section (Fig. 95). Cependant, ces deux espèces possèdent de nombreux caractères discriminants. *Pandanus coriaceus* diffère de *P. grallatus* par la dimension de la feuille (120-160 cm vs. 40-80 cm) (Fig. 96), par le grand nombre de drupes par syncarpe (40-70 drupes vs. 9-12). *Pandanus grallatus* possède aussi un pileus incomplètement soudé à l'apex qui l'isole au sein des *Pandanus* de la section.

Les ramifications latérales sont en verticilles: modèle architectural de Scarrone. Cependant, nous avons pu observer le passage vers le modèle de Stone (ramification en croissance continue) sur quelques arbres (Fig. 97).

Les cellules polaires du stomate abaxial possèdent des papilles simples de la classe II (selon Huynh 2000).

Pandanus flagellibracteatus Huynh, Candollea 54: 161, figs 7-10; 169, fig. 56 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Nord de Morondava, [20°14'00''S, 04°21'30''E], 29.VIII.1974, *Cremers 3507* (holo-, P ; iso-, PH).

Pandanus tenuiflagellatus Huynh, *Botanische Jahrbücher Systematik* 122: 211, figs 12-15 (2000).

Type: Madagascar. Prov. Majunga. Tsingy de Bemaraha RNI, Est d'Antsalova, [18°40'S, 44°40'E], 24.I.1975, *Cremers 3698* (holo-, P, iso-, PH, TAN). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre d'environ 3-4 m de hauteur, à stipe d'environ 5cm de diamètre, portant à la base des racines échasses visible sur 50 cm environ de hauteur. Feuilles amplexicaules, de 60-80 cm de longueur, 20-25 mm de largeur au milieu, 20-30 mm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 15 cm de longueur sur 1mm de largeur; limbe subcoriace; épines marginales antrorsées, présentes de 2-3 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur, elles mesurent jusqu'à (1-)2 mm de long avec un espacement de 3-5(-10) mm, 0,5-1 mm de long dans la partie médiane pour 5(-10) mm d'espacement, jusqu'à 0,3-0,5 mm de long dans la partie apicale et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine longue de 2-4 cm, large de 2-3 cm dans la partie apicale et de 3-6 cm dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 3-4 cm environ de diamètre, composé d'environ 15-25 drupes; pédoncule trièdre, long de (7-)9(-10) cm, large de 10 mm environ à l'apex et de 8 mm au milieu. Drupes de 15-20 x 10-15 x 5-10 mm, libres dans le 1/3 supérieur; pileus en forme de pyramide, apex acuminoïde, faces légèrement concaves, haut de 7 mm environ; (1-)2 stigmates, stipités (1 mm), 3 x 2 mm; endocarpe de 10(-13) mm de longueur axiale, 11 mm de large environ, à apex distant de 1-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-8 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 7 x 5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur sub-nul, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Majunga.** Forêt de Tsiampihy et Forêts côtières près de Besaraha, de Bemihia et de Soahanina, 0-20 m, [18°39'S, 44°17'E], 25.XII.1952, *Leandri et al. 2241* (P). **Prov. Toliara.** Petit affluent de la rivière Tsiribihina (Nord Morondava), 272 m, 19°45'21''S, 45°10'59'E, 18.XI.1998, *Callmander et Wohlhauser 65* (NEU, TAN); Au Nord

de Morondava, aux environs de Belo sur Tsiribihina, 18.X.1968, *Guillaumet 2274* (PH); Forêt dense sèche entre Morondava et Belo sur Tsiribihina, 3.XII.1970, *Guillaumet 3616* (BISH, PH); Forêt dense sèche entre Morondava et Belo sur Tsiribihina, 3.XII.1970, *Guillaumet 3616 bis* (KLU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: août-janvier.

Distribution et habitat

Pandanus flagellibracteatus croît dans la forêt sèche au Nord de Morondava et sur le plateau calcaire de Bemaraha (Fig. 98).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 2387 km², une zone d'occupation de 27 km² et 3 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Bemaraha), *P. flagellibracteatus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus flagellibracteatus est la seule espèce de la sect. *Mammillarisia* rencontrée dans la région centre Ouest de Madagascar (Fig. 99). Cette espèce possède trois bractées florales flagellées (38 x 1,6 cm, 35 x 1,4 cm, 15 x 1,4 cm) fixées sur le pédoncule et des bractées naviculaires, ovales et acuminées à la base de syncarpes. Les bractées florales longuement flagellées sont des caractères communs des espèces de la sect. *Mammillarisia* et sect. *Souleyetia* poussant dans la forêt décidue de Madagascar. Le syncarpe de l'holotype (*Cremers 3698*) est très jeune et les drupes sont totalement libres (Fig. 100). Par contre, nos récoltes permettent de montrer, qu'à maturité, les drupes possèdent un pileus qui représente la moitié de la drupe

Pandanus flagellibracteatus est caractérisé par un syncarpe composé de 15-25 drupes, par un pileus pyramidal à apex acuminoïde (Fig. 101) et par une feuille flagellée munie d'épines marginales de 1-2 mm de longueur (près de l'auricule). Ces caractères sont également observés chez *P. tenuiflagellatus* qui, placé dans la sect. *Souleyetia* par Huynh (1999), possède pourtant une drupe munie souvent de deux stigmates réniformes. Les parties fertiles et stériles sont identiques chez ces deux taxa. De plus, ils poussent dans la même région au Nord de Morondava. Nous considérons donc ici *P. tenuiflagellatus* comme synonyme de *P. flagellibracteatus*.

Il est à souligner que le type de *P. tenuiflagellatus* est plus représentatif de l'espèce car son fruit est mature. Malheureusement, *P. flagellibracteatus* a été décrit avant et nous devons garder le nom de *P. flagellibracteatus* pour cette espèce.

Un croquis laissé par Cremers sur l'étiquette de sa collection (*Cremers 3698*) et nos propres observations sur le terrain permettent de décrire le port de cette espèce. Les ramifications latérales sont en verticilles le long du stipe et cette espèce possède donc un modèle de Scarrone (Fig. 102). Cette espèce possède de nombreuses racines aériennes très serrées, qui forment un cône.



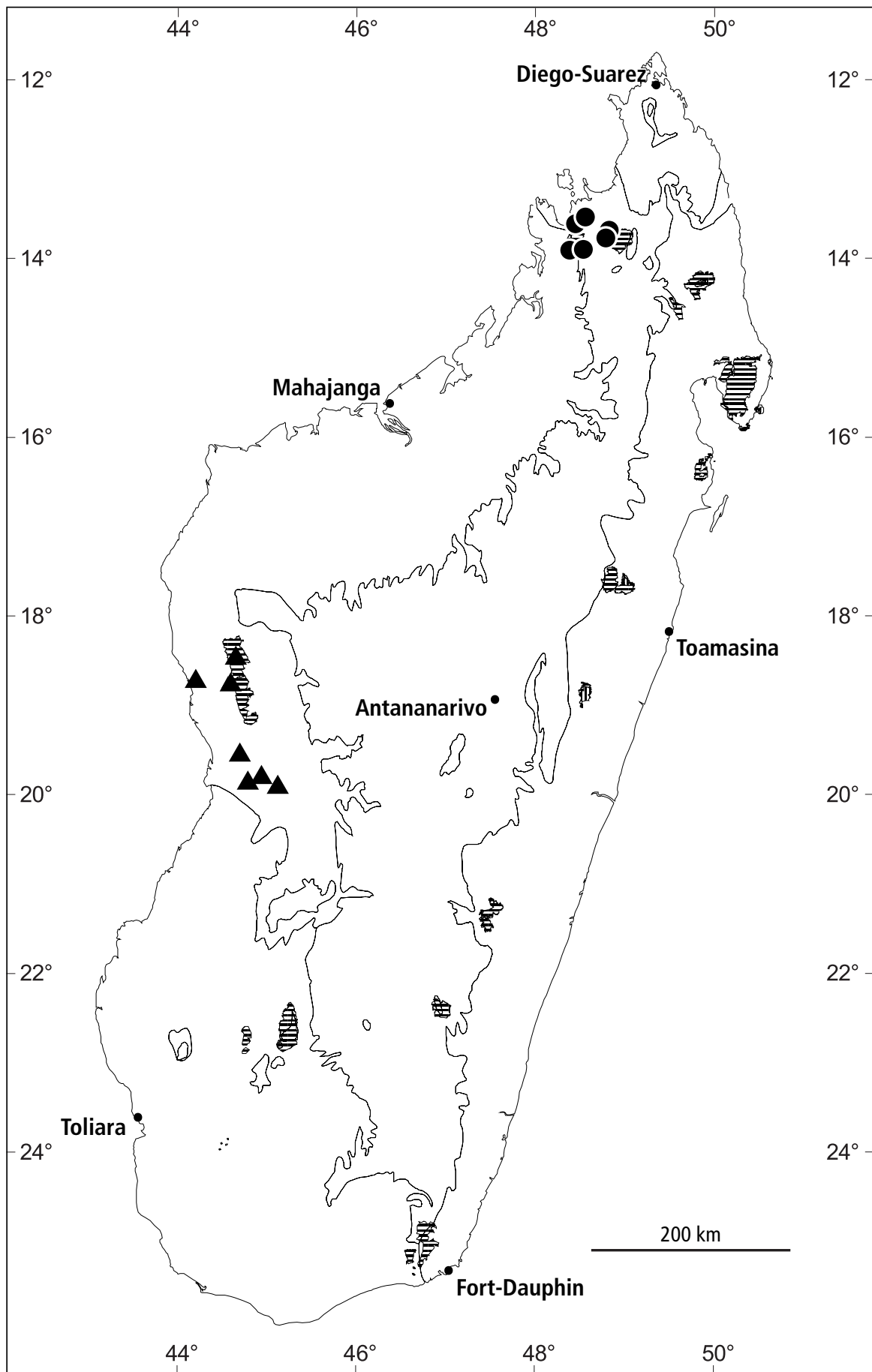


Fig. 98. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Mammillarisia*. *P. flagellibracteatus*: triangle noir; *P. sambiranensis*: rond noir.



Fig. 101. *Pandanus flagellibracteatus* Huynh, petit affluent de la rivière Tsiribihina (Callmander et al. 65).

Fig. 102. *Pandanus flagellibracteatus* Huynh, petit affluent de la rivière Tsiribihina (Callmander et al. 65).



Fig. 103. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, holotype à KUL (Cremers 2699).

Fig. 104. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, isotype à P (Cremers 2699).

Pandanus flagellibracteatus se rapproche de *P. aridus* par la structure du syncarpe et son port mais il s'en différencie par la dimension de sa feuille qui, pour *P. flagellibracteatus*, peut atteindre jusqu'à 80 cm avec une longue flagelle (15 cm) tandis que pour *P. aridus*, elle n'atteint qu'environ 50 cm avec une courte flagelle.

Les stomates sont sans papille sur la face abaxiale de *P. flagellibracteatus* et appartiennent à la classe I (selon Huynh 1974).

Pandanus grallatus B.C. Stone, *Adansonia* 14: 549, fig. 2 (1975).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, 10 km à l'Est d'Ambilobe, en petite population sur rocher, 100 m, [13°11'30''S, 49°03'30''E], 29.VIII.1973, *Cremers* 2699 (holo-, KLU ; iso-, MO, P, TAN).

Description

Arbre de 2,5-3 m de hauteur, à tronc épineux de 5-6 cm de diamètre, à racines échasses nombreuses, atteignant jusqu'à 1 m de hauteur. Feuilles subcoriaces, de 40-85 cm de longueur, 2-6 cm de largeur dans la partie médiane, 4,5 cm près de la gaine, progressivement rétrécies à partir de la partie médiane jusqu'à l'apex, terminées par une queue de 5 cm de longueur sur 1-3 mm de largeur; épines marginales présentes de 8-10 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, presque perpendiculaires près de la gaine et antrorses ailleurs, longues de 4-6 mm et larges de 1-3 mm à la base dans le tiers inférieur avec un espacement de 0,5-1,5 cm, dans le tiers moyen jusqu'à 3-4 mm de long pour 0,8-1 cm d'espacement, dans le tiers supérieur jusqu'à 2-3 mm de longueur pour 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes à partir de 15 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, rétrorses dans le tiers inférieur. Gaine longue de 4-8 cm, large de 6 cm à l'apex, de 7,3 cm à la base. Infrutescence monosyncarpique, terminale; syncarpes subglobuleux, de 6-12 x 5-11 cm, généralement composés de 9-12 drupes rarement plus; pédoncule trièdre, de 10-26 cm de longueur, large de 1-2 cm à l'apex, de 0,5-1 cm au milieu. Drupes de 25-55 x 25-50 x 25-40 mm, à moitié supérieure libre, à faces planes dans la partie inférieure; pileus hémisphérique, généralement à apex incomplètement soudé, de 21-24 mm de hauteur, muni parfois de côtes saillantes; (2-)(3-)(4-)(5-)(8-)(9-)(14) stigmates réniformes, non groupés au sommet du pileus (distance entre des stigmates de 1-5 mm), de 3 x 2 mm, obliques, subsessiles; endocarpe de 10-17 mm de longueur axiale, 20-30 mm de largeur; loge séminale obovoïde, de 3-6 x 2-5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur large, fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Ankarana RS, près des petits Tsingy, 100 m, 12°55'S, 49°14'S, 30.VIII.1997, *Callmänder* 49 (NEU, TAN); Daraina, forêt rupicole entre gros blocs granitiques, 580 m, 13°13'S, 49°33'S, 15.X.2004, *Callmänder* 228 (G, MO, P, TAN); Kalabenono, 456 m, 13°38'S, 48°40'E, 20.XI. 2006, *Callmänder et al.* 671 (G, MO, P, TAN); Vers la forêt de Mahory, 300 m, [12°49'S, 49°14'E], 14.VIII.1973, *Cremers* 2466 (KUL, MO, P, PH, TAN); Daraina, forêt d'Ambilondomba, 728 m, 13°10'S, 49°39'S, 25.I.2004, *Nussbaumer* 1105 (G) ; Ankarana AP, 12°59'S, 49°11'E, 223 m, 08.XII.2007, *Randrianaivo et al.* 1515 (CNARP, MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: janvier-octobre.

Distribution et habitat

Pandanus grallatus pousse dans les régions sèches du Nord de Madagascar (Fig. 81).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 3067 km², une zone d'occupation de 45 km² et 5 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Ankarana), *P. grallatus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(i, ii, iii)2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus grallatus pousse dans le Nord aride de Madagascar. Son type provient de la région d'Ambilobe (*Cremers* 2699). Plusieurs nouvelles récoltes dans la région notamment à Daraina, au Kalabenono et dans le massif calcaire de l'Ankarana nous montrent que cette espèce possède des variations morphologiques importantes. Ces variations se retrouvent notamment sur le type. En effet, le pileus de l'holotype à Kuala Lumpur (KUL) a une forme de dôme (Fig. 103) tandis que l'isotype à Paris possède une drupe à pileus acuminoïde (Fig. 104). Cette variation se retrouve aussi dans d'autres collections comme au massif du Kalabenono quelques dizaines de kilomètres plus au Sud (*Callmander et al.* 671: Figs. 105, 106).

D'autres récoltes notamment à Daraina et dans l'Ankarana montrent des variations de dimensions au niveau des feuilles et du syncarpe. Ces collections (*Callmander* 49, *Callmander et al.* 228: Fig. 107 et *Randrianaivo* 1515: Fig. 108) montrent en effet des variations spectaculaires avec des drupes et des feuilles pouvant atteindre 2 à 3 fois les dimensions du type.

Malgré ces différences, beaucoup de caractères sont bien constant au sein de ces différentes collections. Il est clair que les collections de Daraina et de l'Ankarana pourraient représenter une nouvelle espèce mais nous garderons pour l'instant un concept large pour cette espèce poussant dans des conditions similaires et possédant les caractères spécifiques suivants:

- petit nombre de drupe par syncarpe (9-12 drupes).
- drupe aussi longue que large.
- stigmates généralement séparés à l'apex de la drupe donnent l'impression que les carpelles ne sont pas complètement soudés.
- racines échasses longues soutenant parfois le stipe
- épines marginales longues (4-6 mm) et les épines marginales retrorses dans le tiers inférieur de la feuille.
- syncarpe juteux à maturité (séparation des drupes très facile).

Les données de terrains et les photos de terrain prises par *Cremers* nous montrent que les ramifications primaires sont généralement disposées en verticille le long du tronc (modèle architectural de Scarrone) et on observe parfois le passage au modèle architecturale de Stone. Les branches placées dans la partie basale sont plus longues que celles se trouvant près de la touffe apicale: ce qui donne une forme pyramidale à base élargie.

Cette espèce est proche de *P. coriaceus* par la présence des stigmates non groupés à l'apex de drupes (cf. *P. coriaceus*).



Fig. 105. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, massif du Kalabenono (*Callmander et al. 671*).



Fig. 106. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, massif du Kalabenono (*Callmander et al. 671*).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates foliaires abaxiales sont dépourvus des papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus mammillaris Martelli & Pic-Serm., *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 49, fig. 6 a-e (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Monts Tsaratanana, forêt à 1200 m d'altitude, 01.XII.1922, *Perrier de la Bâthie 15234* (holo-, P ; iso-, FI).

Description

Arbre d'environ 6 m de hauteur, à stipe de 5-10 cm de diamètre. Feuilles de 90-130 cm de longueur, 2-3 cm de largeur au milieu, 2-2,5 cm près de la gaine, terminées par une queue d'environ 3 cm de longueur sur 2 mm de largeur; limbe subcoriace dans les 2/3 supérieurs, coriace dans le 1/3 inférieur; épines marginales antrorses, présentes de 5-8 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, longues de 1,5-2(-3) mm dans le tiers inférieur avec 5(-10) mm d'espacement, de 0,5-1 mm dans la partie médiane avec 10-15 mm d'espacement, de 0,3-0,5 mm dans la partie apicale avec 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes dans les 2/3 supérieurs. Gaine de (4-)5 cm de longueur, 2,5(-3) cm de largeur dans la partie apicale, 4 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpes globuleux/légèrement oblongs, de 7-10 cm de diamètre, composés d'environ 40-60 drupes; pédoncule trièdre, long de (10-)13 cm, large de 10 mm environ à l'apex et 7 mm au milieu. Drupe de 25-30 x 15-20 x 10-15 mm, libres dans le 1/3 supérieur; pileus hémisphérique, à côtes très saillantes, d'environ 10 mm de hauteur; (1-)2-3-4(-6) stigmat(e)s, de 3 x 2 mm; endocarpe (15-)20 mm de longueur axiale, d'environ 17 mm de large, à apex distant de 1-2 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 6 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur fibreux. Inflorescence mâle de 3-4 cm de long, 1-1,5 cm de large ; colonne staminifère parfois ramifiée, de 5-10 x 0,5-1 mm, portant 4-6 étamines; filet de 1,5-2 x 0,5-0,7 mm; anthère de 2-3 x 0,8-1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Bassin du Sambirano, Sud-Ouest de la Réserve, 1200 m, 14°02'20''S, 48°47'10''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 134* (NEU, TAN); Bassin du Sambirano, Sud-Ouest de la Réserve, 1200 m, 14°02'20''S, 48°46'59''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 136* (NEU, TAN); Crête d'Andetrifotsy bassin supérieur de l'Ambahatra, 1330 m, 14°00'02''S, 48°25'51''E, 22.XI.2000, *Callmander et al. 154* (G, NEU, TAN); Massif de Galoko, 960 m, 13°35'158S, 48°43'589E, 22.II.2005, *Callmander et al. 355* (NEU, TAN); Manongarivo massif, au dessus du village Ambodisakoana, 800-1000 m, 14°05'S, 48°20'E, 20.X.1994, *McPherson et Van der Werff 16428* (MO, NEU, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: octobre-décembre.

Floraison: décembre.

Distribution et habitat

Pandanus mammillaris pousse uniquement dans la région du Sambirano à moyenne altitude (800 et 1200 m) (Fig. 93).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 227 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont 2 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo, Tsaratanana), *P. mammillaris* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus mammillaris est l'espèce type de la sect. *Mammillarisia*. Cette espèce est caractérisée par une drupe large (Fig. 109) et un pileus généralement arrondi au sommet ainsi qu'un syncarpe globuleux ou légèrement oblong (Fig. 110).

Pandanus mammillaris se rapproche de *P. sambiranensis* par une feuille subcoriace dans les deux-tiers supérieures et par les épines marginales (robustes et espacées dans le tiers inférieure). Par contre, *P. mammillaris* se distingue de ce dernier par une drupe large (15-20 mm) et par la forme de pileus (arrondie à l'apex). *Pandanus sambiranensis* possède généralement une drupe étroite [10(-15) mm] et un pileus à apex acuminoïde. Ces deux espèces poussent dans la région de Sambirano mais pas aux mêmes altitudes: *P. mammillaris* pousse dans la forêt de moyenne altitude (800-1200 m) tandis que *P. sambiranensis* pousse dans la forêt de basse altitude (<800 m).

Comme pour toutes les espèces de *Pandanus*, la fleur mâle ne varie que très peu au sein d'une même section. La fleur mâle de *P. mammillaris* possède à la fois des étamines ramifiées et non ramifiées, et une longue colonne staminifère comme la fleur de *P. sambiranensis*.

Les rameaux latéraux apparaissent d'une façon continue le long du stipe (modèle de Stone). Cette observation provient des données récoltées sur les terrains et nous permet de rectifier pour la première fois l'architecture de *P. mammillaris* car *P. mammillaris* appartenait au modèle architectural de Leeuwenberg (Guillaumet 1973).

Les stomates foliaires abaxiales sont dépourvus des papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus pervilleanus Solms, *Linnea* 42: 35. 1878. *Vinsonia pervilleana* Gaudich., Voy. Bonite, *Botanique atlas*, t. 3: figs. 1-7 (1843) [nom. inv.]. *Pandanus pervilleanus* Kurz, *As. Soc. Bengal* 38: 2, 149. 1869 [nom. nud.]. *Pandanus stellaris* H. St. John [in sched., *St. John* 26560].

Type: illustration de Gaudichaud, in Voy. Bonite, *Botanique atlas*, t. 31: fig. 1-7 (1841).

Pandanus silvanus Huynh, *Bot. Jahrb. Syst.* 122(2): 206-208, Figs. 2-6 (2000).

Type: Madagascar. **Prov. Toamasina**. Forêt entre Foulpointe et Andondabe, [19°41'S, 49°31'E], 12.V.1972, *Cremers* 2122 (holo-, P ; iso-, TAN). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 4-6 m de hauteur, à tronc épineux de 8-12 cm de diamètre; racines échasses de 10-15 cm de hauteur, 15 mm de diamètre. Feuilles de 50-90 cm de long, de 3-5 cm de large au milieu, de 3 cm près de la gaine, brutalement rétrécies dans le 1/3 apical, terminées par un acumen de 2,5 cm de longueur sur 1-2 mm de largeur; à plis latéraux inermes; limbe subcoriace; épines marginales antrorses, présentes de 3-5 cm au-dessus de la base jusqu'à



Fig. 107. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, Antsahabe, Daraina (Nord-Est) (Callmander et al. 228).



Fig. 108. *Pandanus grallatus* B.C. Stone, Massif de l'Ankarana (Centre-Nord) (Randrianaivo et al. 1515).



Fig. 109. *Pandanus mammillaris* Martelli, Massif du Tsaratanana (Callmander & Wohlhauser 134).



Fig. 110. *Pandanus mammillaris* Martelli, Massif du Tsaratanana. Holotype à Florence (Perrier de la Bâthie 15234).

Maroantsetra, forêt littorale, [15°32'S, 49°37'E], 16.VI.1968, *Guillaumet 2068* (PH(2x), TAN); 10 km Sud de Soanierano Ivongo, forêt littorale, 0-10 m, [16°52'S, 49°40'30''E], 25.II.1969, *Guillaumet 2533* (KUL, P); Ouest d'Ambila lemaitso, forêt littorale, 10 m, 18°48'S, 49°09'E, 16.I.1999, *Miller et al. 10465* (MO); Dunes littorales, 10 m, [21°57'S, 47°58'E], 1.X.1911, *Perrier de la Bâthie 11900* (P); Tampina, Forêts littorales, 10 m, [18°31'S, 49°17'E], 1.XI.1920, *Perrier de la Bâthie 13228* (FI, P); Forêts sublittorales de Vohibola, 18°35'36''S, 49°13'51''E, 10.II.2003, *Rabevohitra 4453* (MO); Sainte marie, Lokintsy forêt d'Ambodimena, 28 m, 16°49'56''S, 49°57'40''E, 10.X.2003, *Razakamala et al. 802* (MO, P, TEF); Ambila lemaitso, forêt littorale 0-50 m, 18°51'S, 49°08'E, 29.VIII.1987, *Schatz et D'Arcy 1485* (K, MO, TAN, P); Anribe, [20 m], [16°55'S, 49°48'E], 30.VIII.1961, *St John 26560* (BISH, BR, K, P); Près d'Ambila lemaitso, 0-100 m, 14.III.1968, *Stone et al. 7811* (K, PH (2x)); Entre Brickaville et Ambila, [50 m], [18°50'S, 49°07'E], 11-28.III.1968, *Stone et al. 7811-A* (P, PH, TAN); Masoala péninsule, Piste d'Andronobe vers Point Tampolo, 0-700 m, 15°39'30''S, 49°57'30''E, 7.I.1990, *Zhira et Hutcheon 412* (MO); Masoala péninsule, Ambanizana, 0 m, 15°39'30''S, 49°57'30''E, VII.1993, *Zira et Hutcheon 435* (MO). **Prov. Toliara.** [20-50 m], [25°03'S, 47°00'E], 04.X.1972, *Cremers 2366* (P); Andohahela RNI, forêt bordant Andohahela rivière, 200-500 m, [24°38'S, 46°46'E], 14-19.V.1992, *Malcomber et al. 1533* (BRIT, MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: janvier-décembre.

Floraison: mars-octobre.

Distribution et habitat

Pandanus pervilleanus croît dans la forêt humide de basse altitude et la forêt littorale de l'Est entre Vohémar (Nord-Est) et Fort dauphin (Sud-Est) (Fig. 84).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 60194 km², une zone d'occupation de 198 km² et 14 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Masoala), *P. pervilleanus* est provisoirement considéré comme «Préoccupation mineure» LC selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus pervilleanus est une espèce bien connue le long de la côte orientale et dans la forêt humide de basse altitude, entre Vohémar et Fort dauphin. Sa large répartition entraîne une variation assez importante au niveau de certains organes tels que la feuille et l'infrutescence (Figs. 111, 112, 113, 114). On constate que la feuille de *P. pervilleanus* poussant entre la région de Masoala et Vohémar est généralement plus courte (environ 50 cm) et moins large (environ 3 cm) que celle des *P. pervilleanus* se trouvant au Sud de Tamatave (Brickaville, Ambila lemaitso). La forme de la drupe et le nombre de drupe par syncarpe varient également car les *P. pervilleanus* situant entre Maroantsetra et Vohémar possèdent des pileus assez courts, plus ou moins aplatis et de syncarpe avec peu de drupe (27 drupes par syncarpes) tandis que pour les autres régions les pileus représentent une proportion importante (moitié de la drupe) par rapport à la longueur totale du drupe et ont une forme pyramidale très nette et puis le syncarpe possède de nombreux drupes (50 par syncarpe).

Pandanus sylvanus Huynh a été décrit sur un jeune syncarpe récolté par Cremers à Andodabe-Foulpointe (Huynh 2000). Les principaux arguments sont basés sur le fait que les drupes ne sont pas soudées complètement entre elles et en conséquence leur partie libre atteint 2/3 de la

longueur totale. A noter que, le syncarpe des *Pandanus* n'est pas totalement soudé lorsqu'il est immature et c'est la raison pour laquelle les drupes de *P. sylvanus* possèdent une partie libre assez conséquente (2/3). Les autres spécimens récoltés dans la même localité prouvent que ce taxon n'est autre que *Pandanus pervilleanus*.

Pandanus pervilleanus est une espèce très proche de *P. vandamii*: leurs feuilles se ressemblent fortement par un apex brusquement rétrécies avec un acumen et leurs ramifications sont en verticilles (modèle de Scarrone). Par contre, ces deux espèces se différencient légèrement par la forme de pileus, les épines marginales des feuilles (près de la gaine) et longueur des feuilles à l'état jeunes: *P. pervilleanus* possède un pileus pyramidal acuminoïde (Figs. 111, 114), une feuille à épines marginales plus longue (4-7 mm) et un jeune arbre grêle à rameaux ascendants assez court tandis que *P. vandamii* a un pileus généralement en forme de dôme et une feuille à épines marginales plus courte (1-3 mm)(près de la gaine); jeune arbre à feuilles très longues (2 m), arrangé en spirale très accusé. Ces deux espèces ont des aires de distributions différentes: *P. pervilleanus* se répartissent le long de la côte est de l'île, sur le sable de la forêt littorale et dans forêt humide de basse altitude tandis que *P. vandamii* croît le long des rivières à basse altitude du domaine de Sambirano et ses environs.

Les étamines de *P. pervilleanus* sont portées par une courte colonne staminifère (2-5 mm) tandis que *P. vandamii* possède une longue colonne staminifère (7-10 mm).

La surface cuticulaire abaxiale de la feuille est zonée et les stomates appartiennent à la classe I (Huynh 1974).

Pandanus sambiranensis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 49, fig. 6 f-i (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, massif du Manongarivo, bords de Ramena et toute la région du Sambirano, 300-1000 m, [13°51'50''S, 48°50'53''E], 01.XI.1909, *Perrier de la Bâthie 10934* (holo-, P ; iso-, FI).

Pandanus manongarivensis Huynh, *Candollea* 54(1): 153 (1999a).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Manongarivo RS, Besinkara, 350m, 14°04'S, 48°17'E, 13.V.1995, *Gautier et Chatelain 2648* (holo-, NEU ; iso-, G, MO, P, TAN). **Syn. nov. INED**

Description

Arbre de 5-6 m de hauteur, à stipe de 5-10 cm de diamètre. Feuille 80-100 cm de longueur, 2-2,5 cm de largeur au milieu, 1,5-2 cm près de la gaine, terminées par une queue de 3-5 cm de longueur 1mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe subcoriace dans le 2/3 supérieure, coriace dans le 1/3 inférieure; épines marginales antrorses, présentes de 3-7 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 2(-3) mm de long (1mm de large basale)(épine robuste) et 2-5(-10) mm d'espacement, dans la partie médiane 0,5-1 mm de long (5-)8-13 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes de 10-15 cm au dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'apex. Gaine 5-6 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 3 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, 6-8 cm de diamètre, composé d'environ 40-60 drupes; pédoncule trièdre, 10-15 cm de longueur, environ 12 mm de largeur à l'apex 10 mm au milieu. Drupe 25(-30) x 10(-15) x 5-10 mm, 1/2 supérieure libre; pileus en forme de dôme généralement acuminoïde, environ 14 mm de hauteur; stigmate (1-)2-3(-4), stipité (1 mm), 2 x 1 mm; endocarpe 15-20 mm de

longueur axiale, environ 15 mm de large, à apex distant de 3-4 mm de la base des stigmates, à base distante de 2-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 5 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibreux. Epi 3-4 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur; colonne staminifère, parfois ramifiée, 4-7 x 1-1,5 mm, portant (5-)7-10 étamines; filet 3-5 x 0,5-1 mm; anthère 2-3 x 0,5-1 mm (*Perrier 10934*).

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Massif Manongarivo, près du Mont Antsatsora, 25.X.1970, *Bogner 323* (KLU); Manongarivo RS, descente versant Nord-Ouest du Bassin de l'Antsahabe, 800 m, 14°04'59''S, 48°21'02''E, 30.XI.2000, *Callmander et al. 161* (NEU, G, TAN); Tsaratanana RNI, rivière Antsaharatsy, 500 m, 13°48'49''S, 48°47'29''E, 16.III.2000, *Birkinshaw 697* (MO, P, TAN); Manongarivo RS, à côté du tavy de Tsarazara, 640 m, 13°58'17''S, 48°25'47''E, 20.XI.2000, *Callmander et al. M151a* (G, NEU, G); Manongarivo RS, à côté du tavy de Tsarazara, 640 m, 13°58'17''S, 48°25'47''E, 20.XI.2000, *Callmander et al. M151b* (G, NEU, TAN); Ambilobe, Beramanja-Anketrakabe, forêt de Kalabenono, 360 m, 13°36'15''S, 48°40'08''E, 18.XI.2002, *Callmander 542* (G, MO, P, TAN); Manongarivo RS, Besinkara, en dessous d'Ambalafary, 200 m, 14°04'S, 48°17'E, 29.VIII.1997, *Gautier et al. 3207* (G, MO, NEU); Ambanja, Sahadiamanevika, 0-100 m, 13°27'57''S, 48°33'09''E, 24-27.V.1998, *Rabenantoandro et Antilahimena 32* (MO, P, TAN); Ambilobe, Beramanja-Anketrakabe, forêt de Kalabenono, 800 m, 13°38'30''S, 48°40'53''E, 22.XI.2002, *Razafitsalama 1101* (G, MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: novembre-août.

Floraison: novembre

Distribution et habitat

Pandanus sambiranensis est endémique de l'enclave humide du domaine de Sambirano à basse altitude (<800 m) (Fig. 98).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 1847 km², une zone d'occupation de 63 km² et 5 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo, Tsaratanana), *P. sambiranensis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(i,iii)2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus sambiranensis est une espèce endémique de la forêt humide de la région du Sambirano et ne dépasse pas 800 m d'altitude. Cette espèce est caractérisée par une drupe étroite [10(-15) mm] (Fig. 115) et un pileus généralement en forme de dôme à apex acuminoïde (Fig. 116). Sa feuille subcoriace dans 2/3 supérieure et coriace dans 1/3 inférieure, est munie de longues épines marginales (2-3 mm) généralement serrées près de la gaine tandis que dans la partie médiane possède des épines marginales courtes (0,5-1 mm) et plus espacées [(5-)-8-13 mm].

Ces caractères sont également observés chez *P. manongarivensis* qui était placé, par erreur, dans la sect. *Souleyetia* (Huynh 1999). Contrairement, aux drupes (toujours munie d'un seul stigmate) des espèces appartenant à la sect. *Souleyetia*, celles de *P. manongarivensis* possèdent généralement 2 stigmates rarement 1 ou 3 stigmates. Elles sont donc considérées comme des drupes pluriloculaires avec des stigmates réniformes. L'étude

l'extrémité apicale, longues de 4-7 mm avec un espacement de 5-15 mm dans le tiers inférieur, de 1-2 mm de long avec 5-10 mm d'espacement dans la partie médiane, de 0,5-1 mm de long avec 2-5 mm d'espacement dans la partie apicale; épines costales présentes à partir de 20 cm au-dessus de la base de la gaine jusqu'à l'apex. Gaine de 3-4 cm de longueur, large de 3 cm à l'apex, de 4-6 cm à la base. Infrutescence monosyncarpique (rarement trisyncarpique avec 2 syncarpes avortés); syncarpes globuleux, de 7-8 cm diamètre, composé de 27-50 drupes; pédoncule trièdre, de 13-20 cm de longueur, 8 mm de largeur à l'apex et 5 mm au milieu. Drupe généralement bipyramidale, 25-45 x 20-26 x 16-20 mm, libre sur 1/3-1/2 dans sa partie supérieure; pileus en forme de pyramide, à angles saillants, à faces légèrement concaves, 10-20 mm de hauteur; (1-)2-3(-4) stigmates réniformes, 2 x 1 mm, horizontaux, groupés à l'apex du pileus; endocarpe de 11-17 mm de longueur axiale, 11 mm de largeur; loge séminale obovoïde, de 6 x 2 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur fibromédulleux et étroit latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle d'environ 16 cm de longueur et 3,5 cm de large, constitué d'environ 6 épis de 2-4,5 x 1-1,3 cm, épi terminal plus petit; la colonne staminifère porte à son apex (3)-4-5-(6) étamines fixées généralement au même niveau; inflorescence de 20-25 x 5-8 cm; épi 3-5 x 1-1,5 cm; 6 -8 épis; filet de 2 mm de longueur, 0,3 mm d'épaisseur; anthère 1 mm de longueur, 0,6 mm d'épaisseur; colonne staminifère de 2-5 mm de long, 0,5-1 mm épaisseur, parfois ramifiée, 3-5 x 0,2-0,5 mm; anthère 1-1,5 x 0,3-0,5 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Vohémar, Manakana, forêt sublittorale d'Ambondrombe sur sable, 13°43'10''S, 50°05'48''E, 03.III.2005, *Rabevohitra et al.* 4607 (MO, P, TEF) ; Vohémar, Manakana, forêt sublittorale d'Ambondrombe sur sable, 13°42'58''S, 50°05'37''E, 25.X.2006, *Rabenantoandro et al.* 1022 (MO); Vohémar, forêt littorale d'Analabe, 13°04'59''S, 49°54'26''E, 10.VII.2003, *Razakamalala et al.* 522 (MO, P, TEF); Masoala PN, forêt littorale, 2 km à l'Ouest du Cap Est, 5 m, 15°16'23''S, 50°27'24''E, 23.I.1999, *Schatz et al.* 3782 (MO); 20 km Sud d'Antalaha, 5 m, [15°17'S, 50°28'E], 06.IX.1961, *St John* 26570 (BISH, FI, K, P). **Prov. Fianarantsoa.** Bord de la piste au Nord de Mananjary, [0-50 m], [21°13'30''S, 48°18'E], 14.IX.1972, *Cremers* 2248 (KUL, MO, P, PH, TAN); Zone côtière, 50 m, [21°13'S, 48°21'E], 31.VII.1909, *Geay* 7389 (P); Bord de lagunes sur sable aux environs de Farafangana, [0-10 m], [22°49'S, 47°49'E], sans date, *Perrier de la Bâthie de la Bâthie* 12616 (FI, P); Nosy varika, Ambahy, forêt littorale, [20°45'44''S, 48°29'07''E], 27.III.2003, *Razakamalala et al.* 416 (MO, P, TAN). **Prov. Toamasina.** Foulpointe, XII.1962, *Bosser* 17139 (BISH, K); Péninsule de Masoala, chemin menant au poste forestier de Farankaraina, 259 m, 15°26'032''S, 49°50'056''E, 19.IX.1996, *Callmender et al.* 1 (NEU, TAN); Forêt classée de Tampolo 0-10 m, 17°17'09''S, 49°24'22''E, 30.VII.1997, *Callmender et al.* 39 (NEU, TAN); Après la colline Varingohitra, 0-10 m, 15°27'58''S, 49°40'27''E, 05.XI.1999, *Callmender et Bemandiny* 124 (NEU, TAN); Forêt entre Foulpointe et Andodabe, forêt littorale, 0 m, 17°41'S, 49°31'E, 1.IV.2001, *Callmender* 164 (NEU, TAN); Cordon dunaire entre Foulpointe et Fénérive-Est, 15.X.1971, *Cremers* 1930 (KUL); En sous bois, forêt entre Foulpointe et Andodabe, forêt littorale, 0-30 m, 19°54'S, 48°48'E, 02.VII.1972, *Cremers* 2243 (KUL, MO, PH, TAN); 15 km Sud Mahanoro, 0-100 m, [19°54'S, 48°48'E], 02.VII.1972, *Cremers* 2245 (BISH, KUL, MO, P, PH, TAN); Sud Tamatave, forêt littorale, 30 m, [19°49'S, 49°08'E], 04.V.1928, *Decary* 6342 (P); Sud Tamatave, forêt littorale, [19°49'S, 49°08'E], 10.V.1928, *Decary* 6571 (P); Ouest de Foulpointe, Analalava, forêt littorale, 0-50 m, [17°42'S, 49°29'E], 09.XII.1984, *Dorr et Barnett* 3366 (K, MO, TAN); Tampolo, forêt littorale, 0-10 m, 17°17'09''S, 49°24'23''E, 22.III.1997, *Laivao* 16 (NEU, TAN); 1 km Nord d'Ambila lemaitso, forêt littorale, 5-10 m, [18°48'S, 49°09'E], 24.XI.1988, *Miller* 3674 (MO, P); 5 km Sud de Maroantsetra, forêt littorale, [15°32'S, 49°37'E], 16.VI.1968, *Guillaumet* 2067 (P, PH, TAN); 5 km Sud de



Fig. 111. *Pandanus pervilleanus* Solms, Farankaraina, Masoala (*Callmander et al. 1*) (Photo: S. Wohlhauser).



Fig. 112. *Pandanus pervilleanus* Solms, Après la colline Varingohitra, Maroantsetra (*Callmander et Bemandiny 124*).



Fig. 113. *Pandanus pervilleanus* Solms, Après la colline Varingohitra, Maroantsetra (*Callmander et Bemandiny* 124).



Fig. 114. *Pandanus pervilleanus* Solms, Cap Est, Sud d'Antalaha (*Callmander obs.*).



Fig. 115. *Pandanus sambiranensis* Martelli, isotype à Florence (Fl) (*Perrier de la Bâthie* 10934).



Fig. 116. *Pandanus sambiranensis* Martelli, détail des stigmates de *Callmander et al.* 151.

micromorphologique ne permet pas de distinguer les espèces de la sect. *Souleyetia* de celles de la sect. *Mammillarisia*. De plus, *P. manongarivensis* croît également dans la forêt de basse altitude de la Réserve spéciale de Manongarivo. En effet, tous ces critères nous permettent de mettre en synonymie *P. sambiranensis* et *P. manongarivensis*.

La différence entre les *Pandanus* de la sect. *Mammillarisia* et de la sect. *Souleyetia* est très difficile à définir car elle se limite uniquement sur le nombre de stigmate par drupe. Pour certaines espèces qui ont de nombreux stigmates (≥ 3) (*P. vandamii*, *P. pervilleanus*, *P. grallatus*...) ou 1 stigmate réniforme, ce critère permet de distinguer facilement la section. Par contre, pour les espèces qui ont des stigmates variant de 1-3, il est très difficile de déterminer leurs sections car le port, la fleur mâle, la forme et la dimension des feuilles, et la catégorie de stomate abaxiale (feuille) des espèces appartenant à la sect. *Mammillarisia* et sect. *Souleyetia* sont les mêmes.

Grâce à l'observation sur terrain que nous pouvons décrire pour la première fois l'architecture de *P. sambiranensis*: les ramifications primaires sont disposées en verticilles le long de stipe (modèle architectural de Scarrone). La majorité des *Pandanus* de la sect. *Mammillarisia* appartiennent au modèle architectural de Scarrone.

La surface cuticulaire est zonée et les stomates appartiennent à la classe I (Huynh 1974).

Remarque

Le syncarpe mature de l'échantillon *Perrier 10934 bis* a été renuméroté par Martelli et Pichi-Sermolli lors de la description de *P. sambiranensis*. Nos observations nous permettent de constater que ce syncarpe fait partie intégrante de l'échantillon *Perrier 10934* et doit être rattaché à *P. sambiranensis*.

Pandanus saxatilis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar* sér. B, 3(1): 56, fig. 8a (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Ankaizina, près du massif Tsaratanana, 1500-1700 m, [14°15'S, 48°51'E], 01.IX.1908, *Perrier de la Bâthie 11886* (holo-, FI, iso-, P).

Description

Arbre de 5-6 m de hauteur, à stipe de 5-10 cm de diamètre. Feuille, amplexicaule, 50-100 cm de longueur, 2-3 cm de largeur au milieu, 1,5-2 cm près de la gaine, terminées par une queue de 3-5 cm de longueur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe subcoriace; épines marginales antrorses, présentes de 3-5 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (2-)3 mm de long (2 mm de large basale)(épine robuste) et (3-)5-10 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,5-1 mm de long 5-10 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes de 10-15 cm au dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'apex. Gaine 3-4 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 4-5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, 4-6 cm de diamètre, composé d'environ 15-30 drupes; pédoncule trièdre, (7-)9(-10) cm de longueur, environ 13 mm de largeur à l'apex 8 mm au milieu. Drupe 20-25 x 10-15 x 5-10 mm, 2/3 supérieure libre; pileus généralement en forme de pyramide mais très arrondi à la séparation de pileus et la partie inférieure, apex acuminoïde, environ 17 mm de hauteur; stigmate (2-)3-4(-5), stipité (1 mm), 2 x 1 mm; endocarpe 15-20 mm de longueur axiale, environ 10(-13) mm de large, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 5-10 mm de la base de la

drupe; loge séminale ellipsoïde, 4 x 2 mm, à centre médian ; mésocarpe supérieur fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibreux. Inflorescence mâle 15-20(-25) x 5-6 cm; pédoncule 6-10 x 0,5-0,8 cm; 5-10 épis, 4-5 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur; colonne staminifère parfois ramifiée, 2-5 x 0,5-1 mm, portant 5-6 étamines; filet 2-3 x 0,2-0,3 mm; anthère 1,5-2 x 0,2-0,3 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Bassin du Sambirano, Sud-Ouest de la Réserve, 1200 m, 14°02'20''S, 48°47'10''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 132* (NEU, P, TAN); Bassin du Sambirano, Sud-Ouest de la Réserve, 1200 m, 14°02'20''S, 48°47'10''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 133* (NEU, TAN); Bassin du Sambirano, Sud-Ouest de la Réserve, 1200 m, 14°02'52''S, 48°47'10''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 137* (G, NEU, TAN) Vallée de l'Ambahatra, 1280-1300 m, 14°00'02''S, 48°25'51''E, 22.XI.2000, *Callmander et al. 152* (G, NEU, P, TAN); Crête d'Andefitritotsy, vallée de l'Ambahatra, 14°00'02''S, 48°25'51''E, 22.XI.2000, *Callmander et al. 153* (G, NEU, TAN); Cours supérieur de la Bekolosy, 1240 m, 14°02'S, 48°18'E, 29.III.1996, *Gautier 2922* (G, K, MO, NEU, TAN); Massif de Manongarivo, cours supérieur de la Bekolosy, 1240 m, 14°02'S, 48°18'E, 29.III.1996, *Gautier et Totozafy 2924* (G); Ambahatra cours supérieur, 1150 m, 14°02'S, 48°18'E, 03.III.1998, *Gautier et al. 3318* (G, NEU, TAN); Est d'Ambanja, 1100-1600 m, 14°02'03''S, 48°45'46''E, 8-12.V.1993, *Malcomber 2486* (MO, P, TAN); Ankaizina, bois rocailleux, gneiss, 1200 m, [14°21'S, 48°26'E], 01.IX.1908, *Perrier de la Bâthie 10938* (P).

Phénologie

Infrutescence: mars-novembre.

Floraison: mars-septembre.

Distribution et habitat

Pandanus saxatilis croît dans les forêts de moyenne altitude des montagnes du Nord-Ouest. On le retrouve à Manongarivo et au Tsaratanana (Fig. 93).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 1160 km², une zone d'occupation de 45 km² et 5 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Manongarivo, Tsaratanana), *P. saxatilis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(i,iii)2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus saxatilis est caractérisé par un syncarpe composé de petit nombre de drupe (15-30) (Fig. 117) et par un pileus généralement en forme pyramidale à apex acuminoïde (Fig. 118). La drupe a une forme arrondie à la séparation de pileus et sa partie inférieure (cf. fig. 8 a, Martelli 1951).

Pandanus saxatilis et *P. mammillaris* poussent parfois dans le même milieu vers 1200 m d'altitude. Ces deux espèces se ressemblent par la feuille (50-100 x 2-3 cm) mais *P. saxatilis* diffère par la dimension plus petite de syncarpe (20-25 x 10-15 x 5-10 mm), formé d'un nombre plus petit de drupes (15-30 drupes), par la partie libre de la drupe (2/3), par un pileus pyramidal à apex acuminoïde et par une forme très arrondie qui sépare la partie libre et soudée de la drupe.



Fig. 117. *Pandanus saxatilis* Martelli, isotype à Florence (FI) (Perrier de la Bâthie 11886).

Fig. 118. *Pandanus saxatilis* Martelli, détail des stigmates de Callmander et al. 152.

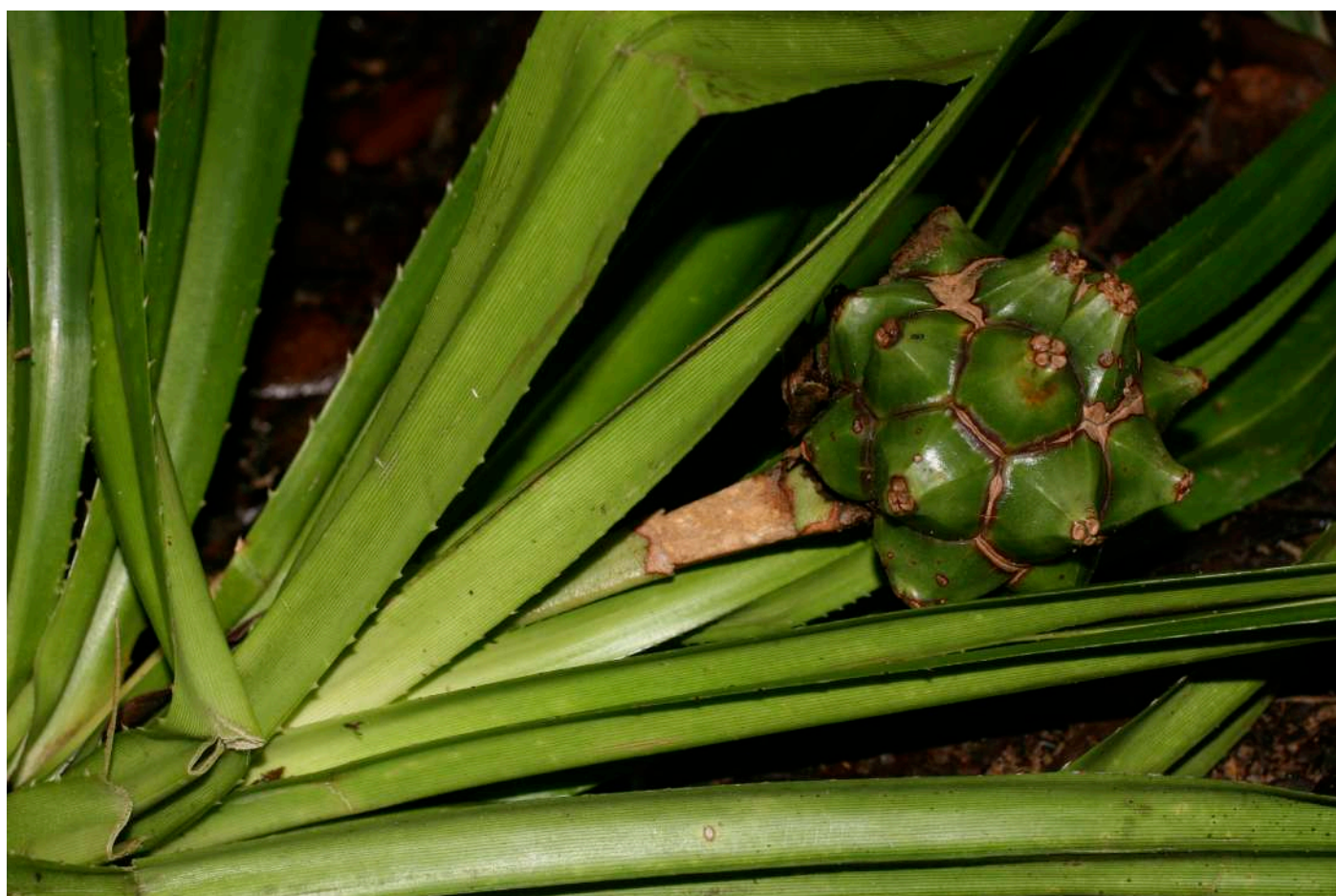


Fig. 119. *Pandanus vandamii* Martelli & Pic. Serm., massif du Kalabenono (Callmander et al. 597).

Pandanus sambiranensis se rapproche de *P. saxatilis* par la forme de pileus, par la dimension de la feuille et par l'architecture. De plus, ces deux taxons poussent dans la région de Sambirano. Ils présentent une forte affinité entre eux mais ils se distinguent généralement par la dimension de la drupe, par la portion de la partie libre de la drupe et par l'aire de répartition: *P. sambiranensis* possède un syncarpe plus grand (25-30 mm de long) que celui de *P. saxatilis*, la moitié de sa drupe constitue la partie libre tandis que chez *P. saxatilis* cette partie libre est de 2/3. *P. sambiranensis* pousse dans la forêt de basse altitude (<800 m) tandis que *P. saxatilis* se répartit dans la forêt de moyenne altitude vers 1200 m.

La fleur mâle de *P. saxatilis* possède généralement des étamines fixés directement à des colonnes staminifères mais il existe parfois 2 étamines dont filets sont soudés entre eux et cette courte pédoncule sera fixée sur l'apex de la colonne staminifère. Ceci montre que, sur une seule inflorescence, on peut voir les deux types de fixation des étamines sur la colonne staminifère c'est-à-dire anthères à filets libres ou soudés.

Les ramifications latérales sont disposées en verticilles le long du stipe: modèle architectural de Scarrone. Les données de terrain nous montrent que c'est la première fois que l'architecture de *P. saxatilis* est décrite.

La surface cuticulaire est zonée et les stomates appartiennent à la classe I (Huynh 1974).

Pandanus vandamii Martelli et Pic.Serm. *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 32, fig. 4e-i (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, Sud du Massif Manongarivo, environ de Maromandia, [100 m], [14°13'S, 48°06'E], 01.V.1909, *Perrier de la Bâthie 10935* (holo-, P ; iso-, FI).

Description

Arbre 7-9 m de hauteur, à tronc épineux de 20-25 cm de diamètre, à racines adventives; les ramifications latérales en verticilles. Feuilles recourbées près de la gaine, 50-80 cm de longueur 4-5 cm de largeur au milieu, environ 4 cm près de la gaine, rétrécies brutalement dans l'apex, terminées par une queue de 1,5 cm de long 1 mm de largeur; limbe subcoriace/submembraneuse; épines marginales antrorsées, présentes de 5(-10) cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-3 mm de long et 5-10 mm d'espacement, dans la partie médiane 1-2 mm de long 5-10 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,5-1 mm de long et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/2 supérieur. Gaine 4-7 cm de longueur, 3-4 cm de largeur dans la partie apicale, 4-6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monsyncarpique, terminale; syncarpe globuleux, 5-10 cm, composé de 25-64 drupes; pédoncule trièdre, 15-20 cm de longueur, 15 mm de largeur à l'apex 7 mm au milieu. Drupe 25-30 x 16-22 x 13-15 mm, 1/3 supérieure libre; pileus généralement en forme de dôme, à cotes saillantes, parfois strié; 2-3 stigmates réniformes/hippocrepiformes, groupés au sommet du piléus, 3 x 2 mm, stipités (1 mm); endocarpe 15 mm de longueur axiale; loge séminale obovoïde, 7 x 1,5 mm, à centre inframédian; mésocarpe supérieur large, fibro-meduleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle 20-25 x 5-10 cm; pédoncule 7(-10) x 0,5-0,8 cm; (5-)9-10 épis, 6-10 x 1,5-2 cm; colonne staminifère, parfois ramifiée, 7-10 x 1-1,5 mm, portant 5-10 étamines; filet court 1-1,5 x 0,5-1 mm; anthère 2-3 x 0,5-1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antananarivo.** Parc Tsimbazaza, 1400 m, 18°55'45''S, 47°31'33''E, 14.VII.1997, *Callmander et Laivao 22* (NEU, TAN); Parc botanique et

Zoologique de Tananarive, 23.VIII.1961, *St John* 26553 (K); Parc botanique et Zoologique de Tananarive, 11-28.III.1968, *Stone* 7802 (K, PH, TAN); Parc botanique et Zoologique de Tananarive, 11-28.III.1968, *Stone* 8767 (K). **Prov. Antsiranana.** Lokobe RS (Nosy be), 0-5 m, 13°25'40''S, 48°15'10''E, 20-22.V.1998, *Antilahimena et al.* 359 (MO, P, TAN); RNI Tsaratanana, rivière d'Antsaharatsy, 500 m, 13°48'49''S, 48°47'29''E, 16.III.2000, *Birkinshaw et al.* 697 (MO, P, TAN); Ambilobe, Beramanja, forêt de Kalabenono, 456 m, 13°38'20''S, 48°40'17''E, 24.XI.2002, *Callmander et al.* 597 (G, MO, P, TAN); 20 km Nord de Maromandia, 100 m, [14°09'S, 48°05'E], sans date, *Cremers* 2712 (KUL, P, PH, TAN); Bord de l'Andranomalaza, au Sud du massif, 480 m, 14°04'S, 48°17'E, 21.V.1995, *Gautier et Chatelin* 2758 (G, MO, NEU, TAN); Besinkara, 1 km en dessous d'Ambalafary, 200 m, 14°04'S, 48°17'E, 17.IX.1996, *Gautier* 3056 (G, MO, NEU); Ambalafary, Andavakevana, 410 m, 14°04'S, 48°17'E, 04.IX.1997, *Gautier et al.* 3240 (G, MO, NEU); 1 km en dessous d'Ambalafary, 670 m, 13°59'S, 46°26'E, 01.VI.1997, *Gautier et al.* 3303 (G, MO, NEU); Crête entre les deux bras de l'Ambahatra, 670 m, 13°59'S, 46°26'E, 21.VI.1997, *Gautier et al.* 3304 (G, MO, NEU); Forêt sèche à km 65 d'Ambanja sur la route Antsohihy vers Ambanja, 02.VIII.1968, *Guillaumet* 2173C (PH); 50 km d'Ambanja sur la route d'Antsohihy, [14°00'00''S, 48°11'30''E], 08.II.1968, *Guillaumet* 2175 (K, MO, PH); [13°24'S, 48°19'E], 15.X.1882, *Humbolt* 388 (P); Presqu'île d'Ambato et toute la région de Sambirano, [0-60m], [13°22'30''S, 48°29'30''E], 01.IX.1909, *Perrier de la Bâthie* 10939 (FI, P); Manongarivo RS, à l'Est d'Ankaramibe, Bekolosy, 600-800 m, 14°03'05''S, 48°17'07''E, 05.XII.1993, *Rakotomalala et Malcomber* 43 (P). **Prov. Majunga.** Nord de Maromandia, [14°12'S, 48°05'E], 13.VIII.1973, *Cremers* 2446 (KUL, MO, P, PH, TAN); Nord de Maromandia, [15°00'S, 50°08'30''E], 04.VIII.1939, *Decary* 14973 (P); Sur la route entre Antsohihy et Bealanana, [14°32'04S, 48°45'E], 30.VIII.1968, *Guillaumet* 2153 (P, TAN); Sur la route entre Antsohihy et Bealanana, sans date, *Guillaumet* 2173 (PH, TAN); Bord de la rivière Andranomalaza, [200 m], [14°19'S, 48°09'E], 01. X.1908, *Perrier de la Bâthie* 10939 bis (FI, P).

Phénologie

Infrutescence: octobre-août.

Floraison: octobre.

Distribution et habitat

Pandanus vandamii est une espèce endémique du bassin de Sambirano et la région Nord-Ouest de Madagascar (Fig. 81).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 5222 km², une zone d'occupation de 1352 km² et 7 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Lokobe, Manongarivo, Tsaratanana), *P. vandamii* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B1ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus vandamii est caractérisé par une feuille acuminée et brusquement rétrécie à l'apex. Les épines marginales sur les feuilles sont généralement plus courtes (1-3 mm) que celles de *P. pervilleanus*. A l'état jeune, la plante possède des feuilles longues (2 m), arrangées en spirale très accusé. Sa drupe a généralement une forme de dôme ou hémisphérique avec des crêtes. Une légère variation de la forme de pileus peut être observée sur les drupes, exemple: un pileus légèrement pyramidal.

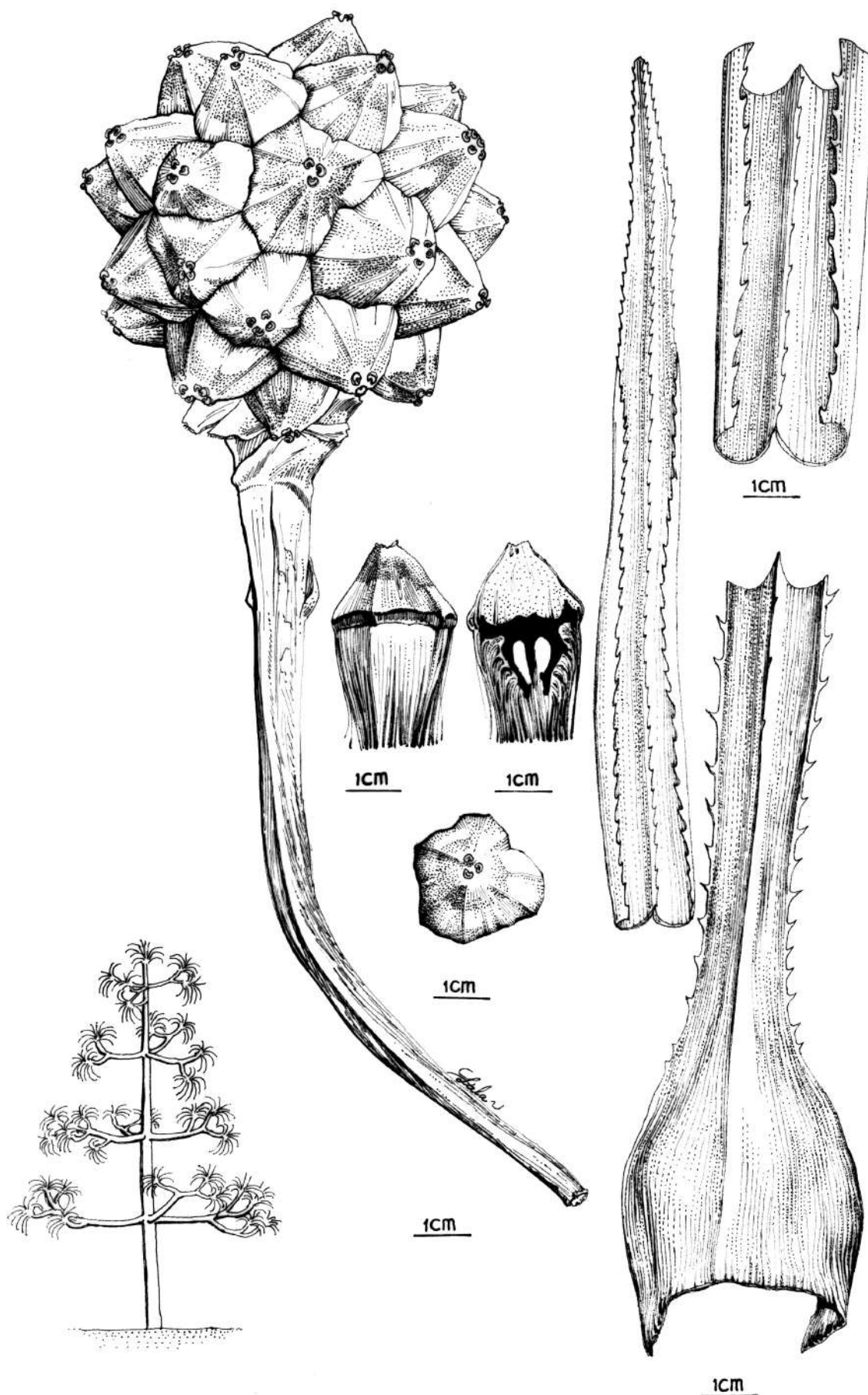


Fig. 120. *Pandanus vandamii* Martelli & Pic. Serm., dessin de Roger Lala d'après *Cremers* 2446.



Fig. 121. *Pandanus vandamii* Martelli & Pic. Serm., vallée de l'Ambahatra, massif du Manongarivo (*Callmander & Wohlhauser, obs.*)

Pandanus vandamii se rapproche de *P. pervilleanus* par la forme de la partie supérieure de la feuille (feuille rétrécie de manière abrupte à l'apex) mais ce taxon se distingue de ce dernier par la forme de pileus (généralement hémisphérique) (Figs. 119, 120), les épines marginales courtes et la forme de jeune arbre (cf. *P. pervilleanus*). De plus, *P. vandamii* pousse uniquement dans le Nord Ouest (domaine de Sambirano) et ses environs tandis *P. pervilleanus* se développent dans la forêt humide de basse altitude et la forêt littorale de l'Est.

La fleur mâle de *P. vandamii* est caractérisée généralement par des étamines fixées directement à des colonnes staminifères mais parfois on observe de soudures des filets de deux étamines qui forment un court pédoncule fixé à l'apex de la colonne staminifère. Ceci prouve que, sur une inflorescence, on peut voir les deux types de fixations des étamines sur la colonne staminifère (Humblot 388). *P. vandamii* possède une longue colonne staminifère (7-10 mm).

Les ramifications latérales sont disposées en verticilles le long de stipe: modèle architectural de Scarrone (Fig. 120). A l'état jeune, les plantes sont souvent non ramifiées (Fig. 121)

Les stomates de la face abaxiale de la feuille appartiennent à la classe I (Huynh 1974).

Espèce exclue de la section

Pandanus diffusus Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 57-58 (1951).

Type: Madagascar. Prov. Fianarantsoa. Bord de ruisseaux, Rienana, bassin du Matitanana, 100 m, [22°26'S, 47°41'E], 01.X.1911, *Perrier de la Bâthie 11899* (holo-, P ; iso-, FI, P, TAN).

Description

Arbuste d'environ 5-6 m de hauteur; à racines adventive de 58 cm de hauteur. Feuille coriace, amplexicaule, 100-170 cm de longueur, 4-5,5 cm de largeur au milieu, environ 6,5 cm près de la gaine; à limbe rétrécie progressivement dans la partie apicale; épines marginales antrorses, présentes de 13(-15) cm de la base de la feuille jusqu'à l'apex, près de la gaine jusqu'à 4-5 mm de longueur (2-3 mm de largeur basale), 4-6 mm d'espacement, dans partie médiane jusqu'à 2,5 mm de longueur 3-5 mm d'espacement, dans l'apex jusqu'à 1-2 mm de long 0,5-1 mm d'espacement; épines costales présentes de 20 cm de la base de la gaine jusqu'à l'apex. Gaine 6 cm de longueur, 6,2 cm de largeur à l'apex 9 cm à la base, sans alvéoles. Infrutescence polysyncarpique (7 syncarpiques), terminale, 43 cm de longueur; syncarpe jeune, ovoïde, 2 x 3,2 cm, composé 150 drupes environ; pédoncule trièdre, 32 cm de longueur, 8 cm de largeur à l'apex 6 mm au milieu. Drupe 7-9 x 2,5-4 x 1,5-2 mm, libre jusqu'à la base; pileus pyramidal court, 2,2 mm de hauteur ; (1-)2(-3) stigmates groupés à l'apex de pileus, réniformes, horizontale, loge séminale ellipsoïde; mésocarpe supérieur fibromédulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle développée 30-50 cm de longueur, composé de plusieurs épis; épi 20 cm de longueur, 2 cm de largeur; colonne staminifère 5 mm de longueur 1mm de largeur, ramifiée 1 ou 2 fois; filet de 1 mm de longueur; anthère 3-4 mm de longueur.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Fianarantsoa.** Haute vallée de la Mananara, 27.VIII.1926, *Decary 4924* (P); Vondrozo, bord de torrents, 720 m, [22°49'S, 47°16'E],

28.VIII.1928, *Decary 5218* (K,P); Est d'Ivohibe, 800 m, 19.IX.1926, *Decary 5309* (P); Vondrozo, 16.IX.1926, *Decary 5349* (P). **Prov. Toamasina.** Mananara Nord, 2 km de Vavary direction vers le long de la Mangahokoro, 270 m, 16°21'54''S, 49°38'31''E, 3.XI.1999, *Callmander et Raveloson 121* (NEU, TAN); Près de Beforona, au bord de torrents, 700 m, [18°58'S, 48°34'E], 01.XI.1921, *Perrier de la Bâthie 14067* (FI).

Phénologie

Infrutescence: août-novembre.

Floraison: août-novembre.

Selon les données à nos dispositions, l'infrutescence et la floraison se passe dans la même période. Comme la floraison de *Pandanus* est très courte, la période de l'infrutescence devait normalement être beaucoup plus longue que celle de la floraison. L'infrutescence devrait donc se prolongée après le mois de novembre.

Distribution et habitat

Pandanus diffusus croît au bord de ruisseau/torrent dans la forêt humide de basse altitude (<800 m) et la forêt littorale de l'Est entre Mananara-nord (Nord-Est) et Fleuve de Matitanana (Sud-Est).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 8383 km², une zone d'occupation de 27 km² et 3 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Mananara Nord), *P. diffusus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(i.iii)2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Bien que les syncarpes à ma disposition soient jeunes, *P. diffusus* est très différent des autres espèces puisqu'il est le seul taxon qui possède une infrutescence polysyncarpique jusqu'à 7 syncarpes dans la sect. *Mammillarisia*. Sa feuille coriace, rétrécie progressivement à partir de la partie médiane, peut atteindre jusqu'à 140 cm de longueur et de 5,5 cm de largeur. C'est une feuille très large avec des épines marginales robustes (4-5 mm) près de la gaine. L'échantillon *Callmander 121* montre que cette espèce peut posséder jusqu'à 7 syncarpes alors que l'holotype ne présente que 6 syncarpes. De plus, la longueur de pédoncule peut atteindre une trentaine de centimètre. Il est difficile d'estimer le rapport entre la partie libre et la partie soudée de la drupe car à l'état juvénile, les drupes ne se tiennent que par sa base ou par une petite partie de sa partie inférieure: ce qui ne reflète pas la réalité à maturité.

Les bractées florales (en forme de feuille) sur le pédoncule peuvent atteindre 70 cm de longueur et 9 cm de largeur au niveau de l'oreillette tandis que celles qui se trouvent à l'aisselle des syncarpes prennent une forme naviculaire, oblongue et acuminée (6-10 cm x 4-5 cm). Martelli & Pichi-Sermolli (1951) avait signalé la présence de ces grandes bractées florales.

Les branches primaires sont disposées en verticilles le long de tronc: *P. diffusus* possède donc un modèle architectural de Scarrone (Fig. 51).

L'étude de la surface épidermique des feuilles révèle que les stomates de la face abaxiale présentent des papilles complexes appartenant à la classe VI selon Huynh (1979). La présence conjointe de papilles ramifiées et d'une infrutescence polysyncarpique isole *P. diffusus* au

sein de la sect. *Mammillarisia*. Ces caractères ont poussé Huynh (1979) à décrire une nouvelle sous-section monospécifique pour cette espèce (sous-sect. *Diffusi* Huynh).

Tous ces caractères discriminants nous poussent à exclure logiquement *P. diffusus* de la sect. *Souleyetia*. Malgré son architecture qui diffère quelque peu des espèces de la sect. *Heterostigma* (Guillaumet 1973), nous pensons que *P. diffusus* pourrait trouver une place provisoire au sein de cette section. Seule la découverte d'une infrutescence mature de cette espèce nous permettra de résoudre avec certitude sa position systématique au sein l'incroyable diversité des Pandanaceae malgaches.

Conclusion

Madagascar compte 12 espèces dans la sect. *Mammillarisia* et elles se répartissent dans toute la région de l'Île. La forêt sèche (région de l'Ouest, Nord et Sud-Sud-Ouest) recèle plus d'espèces (10 espèces) que la forêt humide (2 espèces). Dans cette forêt ombrophile, *P. pervilleanus* pousse dans la forêt littorale de l'Est et forêt humide de basse altitude (Est) (<800 m) tandis que *P. vandamii* croît dans l'enclave humide du Sambirano (Nord Ouest).

Pandanus pervilleanus et *P. vandamii* sont des taxons particuliers dus à leurs feuilles larges dont l'apex se rétrécit souvent d'une manière abrupte. Par contre, les autres espèces récoltées dans les milieux plus secs et sémi-arides (domaine occidentale et Sud-sud-ouest) possèdent une feuille étroite et généralement longuement flagellée (Huynh 2000: 211, fig. 12).

Pandanus grallatus est aussi une espèce très caractéristique à cause de la structure de syncarpe et de la drupe. Le pileus a une forme généralement hémisphérique dont partie apicale est partiellement soudée. Contrairement aux autres espèces de la sect. *Mammillarisia* (à l'exception de *P. coriaceus*), *P. grallatus* possède généralement peu de drupe par syncarpe (9-12 drupes)(Fig. 53) et des stigmates excentriques. Pour cette espèce, on observe une variation de dimension de la feuille, de la forme de pileus selon l'endroit de récolte. A noter que *P. coriaceus* est la deuxième espèce possédant une drupe pourvue des stigmates excentriques dans cette section.

Pandanus validus a été décrite à base d'un matériel stérile mais grâce à de nos nombreuses récoltes dans la région Nord de l'Île, nous avons pu le mettre synonymie avec *P. analamerensis*.

Les *Pandanus* sect. *Mammillarisia* présentent une affinité entre eux, surtout s'ils ont plus ou moins les mêmes conditions écologiques. *Pandanus* de la région de Sambirano tels que *P. sambirenensis*, *P. saxatilis* et *P. mammillaris* sont très proches les uns des autres. Il en est de même pour *P. aridus* et *P. flagellibracteatus*.

Pandanus ambalavaoensis n'est représenté que par une seule récolte. Quoique mal connu, ce taxon possède une drupe munie d'un pileus hémisphérique rare dans la section. Il est proche de *P. arenicola* qui est une espèce récoltée dans la forêt de Zombitsy (Sud-Ouest) et placée dans la sect. *Souleyetia* jusqu'à nos jours.

Pandanus guillaumetii (syn. *P. ferox* et *P. pichi-sermolii*) possèdent des stigmates deltoïdes, un port coniféroïde et un stomate abaxiale (feuille) de type VI (Huynh 1974). Ces caractères sont absents chez les espèces de la sect. *Mammillarisia*. De plus, ces espèces se rapprochent les unes des autres et sont inféodées à des forêts littorales de l'Est et humides de basse

altitude. En effet, elles ne trouvent pas leurs places dans la sect. *Mammillarisia* et appartiennent à une nouvelle sect. *Guillaumetia* (Laivao et al. 2006).

Actuellement, la sect. *Mammillarisia* est composé uniquement des espèces possédant des stigmates réniformes plus ou moins regroupés au sommet des drupes. *P. diffusus* est le seul taxon qui possède une infrutescence polysyncarpique, un long pédoncule, et un stomate foliaire abaxiale à papille ramifiée (classe VI). Par contre, les autres espèces possèdent une infrutescence monosyncarpique munie d'un pédoncule plus court et des stomates foliaires abaxiales simples (classe I ou II).

La dimension et la forme du syncarpe et de la drupe varient légèrement au sein d'un même taxon: exemple de *P. pervilleanus* (Fig. 56, 58). Cette mensuration n'est forcément pas utile à la taxonomie des *Pandanus* sauf s'il y a une énorme différence de la dimension. *Pandanus pervilleanus* est une espèce bien connue le long de la côte orientale et dans la forêt humide de basse altitude, entre Vohémar et Fort dauphin. Sa large répartition entraîne une variation assez importante au niveau de certains organes tels que la feuille et l'infrutescence. Nous avons constaté que la feuille de *Pandanus pervilleanus* poussant entre la région de Masoala et Vohémar est généralement plus courte (environ 50 cm) et moins large (environ 3 cm) que celle des *P. pervilleanus* se trouvant au Sud de Tamatave (Brickaville, Ambila lemaïso...). La forme de la drupe et le nombre de drupe par syncarpe varient également: *P. pervilleanus* situant entre Maroantsetra et Vohémar possèdent des pileus plus ou moins aplatis et de syncarpe avec peu de drupe (27 drupes) tandis que pour les autres régions les pileus représentent la ½ de la drupe et ont une forme pyramidale très nette et puis le syncarpe possède de nombreuses drupes (50). On doit donc recourir à d'autres critères tels que le rétrécissement apical de la feuille ou la consistance foliaire (coriace, membraneuse) et les épines marginales pour déterminer une espèce.

Pandanus de la sect. *Mammillarisia* appartient en général au modèle de Scarrone car les ramifications sont en verticille le long de stipe.

L'inflorescence mâle de la sect. *Mammillarisia* peut atteindre 25 cm de long et de 3,5 cm de large. La fleur en pseudo-ombelle et pseudo-subombelle est observée sur la totalité des espèces récoltées possédant des fleurs mâles. En effet, ce caractère ne permet pas de distinguer réellement les espèces entre elles.

Pandanus sect. *Mammillarisia* décrit par St. John (1960) pour les espèces possédant plusieurs stigmates réniformes réunis à l'apex du pileus et non 1 seul pour la sect. *Souleyetia* doit être certainement considéré comme synonyme de cette dernière. Les différences sont triviales comme le souligne Stone (1970b : 116) où il écrit « A merging of *Sussea* and *Mammillarisia* may be well advisable ». L'étude micromorphologique confirme que toutes ces espèces possèdent une micromorphologie foliaire simple de la classe I (Huynh 1979a) et il est même impossible « ...de distinguer sûrement par la micromorphologie foliaire entre *P.* sect. *Souleyetia* et *P.* subsect *Mammillares* [note : représentant la sect. *Mammillarisia* comme nous l'entendons, c'est-à-dire excluant *P. guillaumetii* (syn. *P. pichi-sermolii*) et *P. diffusus*)]... » Huynh (1979b : 492-493). Nos nombreuses récoltes montrent à quel point il est souvent impossible de placer certaine espèce dans l'une ou l'autre des sections car tous les stades morphologiques intermédiaires existent sur le même individu.

La limite entre sect. *Souleyetia* et sect. *Mammillarisia* n'est pas très nette puisque ces deux sections possèdent des habitats similaires (forêt sèche du domaine occidentale) et des

caractères communs (stigmate réniforme, feuille étroites et souvent flagellées, syncarpes globuleux et monosyncarpiques, stomates foliaires abaxiales simples). Le nombre de stigmate est le seul caractère permettant de distinguer ces deux sections: *Pandanus* de la sect. *Souleyetia* possède une drupe pourvue d'un unique stigmate tandis que la drupe des *Pandanus* de la sect. *Mammillarisia* porte plusieurs stigmates. Parfois, certains syncarpes possèdent 1, 2 voire 3 stigmate(s): *P. manongarivensis* (Huynh 1999), *P. flagellibracteatus* (Huynh 1999) et *P. toliarensis* (Huynh 2001). Ces taxons étaient placés par erreur dans la sect. *Souleyetia* malgré l'existence de 2 voire 3 stigmates sur leurs drupes. Ils ressemblent fortement à des *Pandanus* de la sect. *Mammillarisia* récoltés dans les mêmes localités qu'eux. Actuellement, ils sont placés dans la sect. *Mammillarisia* et respectivement mis en synonymie aux *P. sambiranensis*, *P. tenuiflagellaris* et *P. aridus*. Le plus facile serait sans doute de faire un grand groupe rassemblant ces deux sections (sect. *Souleyetia* et sect. *Mammillarisia*).

Révision de la sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz, *J. Asiat. Soc. Bengal* 38 (2): 151 (1869).

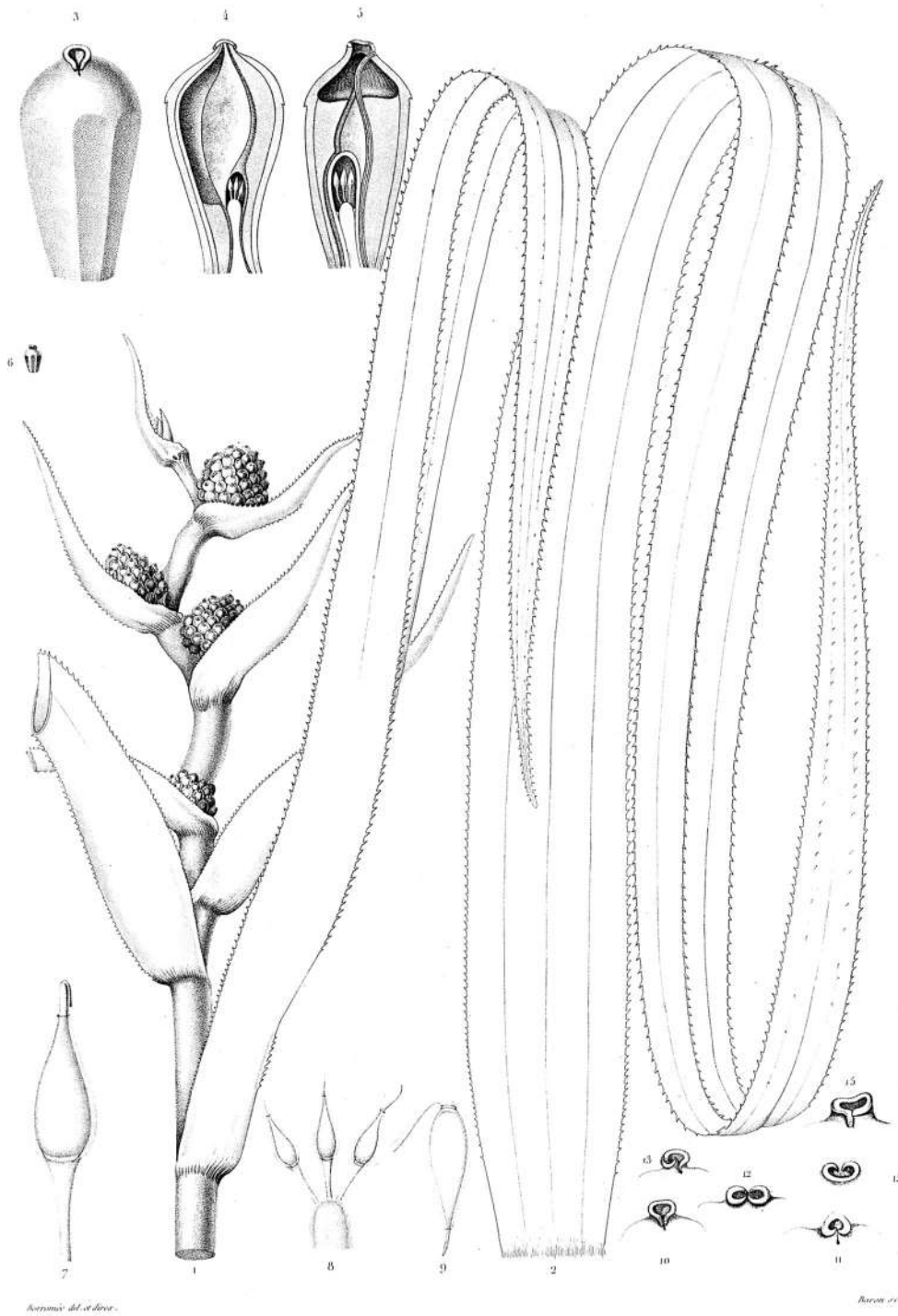
Introduction

Le nom de *Souleyetia* a été utilisé pour la première fois par Gaudichaud (1841) (Fig. 122) sur l'illustration de *Souleyetia freycinetioides* Gaudich. L'épithète du binôme soulignait la similarité de la structure du carpelle de cette nouvelle espèce avec celle des espèces appartenant au genre *Freycinetia* (carpelle multi-ovulés). Kurz (1869) a mis le genre *Souleyetia* en synonymie avec *Pandanus* en décrivant la sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz en prenant pour type le *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz. Warburg (1900) a complété la description de *P. freycinetioides* en utilisant l'illustration de Gaudichaud qui a été l'unique référence concrète à cette espèce pendant plus d'un siècle. Les échantillons récoltés lors de l'expédition de « la Bonite » (Gaudichaud-Beaupré 1841) n'ayant jamais été retrouvés dans les herbiers.

Warburg (1900) a englobé *P. freycinetioides* dans la sect. *Sussea* avec toutes les espèces à drupes monoculaires de la région Afrique-Madagascar et des îles du sud-ouest de l'Océan Indien. On retrouve aujourd'hui ces espèces dans les sect. *Heterostigma* (Gaudich.) B. C. Stone et *Souleyetia*. Ces 2 sections proches morphologiquement se distinguent par leur mode de croissance et leur architecture (Guillaumet 1973), par la morphologie des infrutescences (Stone 1970b, 1974) ainsi que par la micromorphologie foliaire (Huynh 1979a, b). *Pandanus* sect. *Sussea* a été typifié sur le nom invalide *Sussea conoidea* Gaudich. puis lectotypifié par Stone (1970b) sur *Pandanus microcarpus* (= *Sussea microcarpa* Gaudich. nom. invalid.). Cette espèce de l'île Maurice représente l'une des deux espèces extra-malgaches de la section, l'autre étant *P. multispicatus* (Mahé, Seychelles). Comme souligné par Huynh (1979b: 506-507), *P. microcarpus* et *P. multispicatus* n'ont que très peu d'affinités avec les espèces malgaches de *Pandanus* sect. *Sussea*. Huynh n'a maintenu ces deux espèces dans cette section que parce *P. microcarpus* représente le lectotype de la section (Stone 1979). *Pandanus microcarpus* pourrait être placé dans la sect. *Vinsonia* comme préconisé par Huynh (1979) mais la morphologie de ses drupes et son syncarpe (Fig. 123) le rapproche de *Pandanus* sect. *Barklyia* avec lequel il partage aussi un stomate complexe (à papilles ramifiées) intermédiaire entre les classes V et VI. Nous pensons donc que *P. microcarpus* trouve naturellement sa place dans cette section endémique de l'île Maurice. L'appartenance de *P. multispicatus* à une section existante est peu probable. Cette espèce pourrait bien être si isolée morphologiquement (Fig. 124) qu'une nouvelle section devrait être décrite, mais ceci dépasse le cadre du présent travail.

Pandanus microcarpus étant exclu de la section pour les raisons mentionnées plus haut, une nouvelle lectotypication doit avoir lieu. La section *Sussea* au sens de Warburg (1900) est aujourd'hui « à cheval » entre deux sections aujourd'hui bien définies : sect. *Heterostigma* et sect. *Souleyetia*. *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz, espèce connue de Warburg, s'impose naturellement comme nouveau lectotype de la sect. *Souleyetia* au sens où nous l'entendons. Ce choix permet de garder l'association historique entre *Souleyetia* et *Sussea* (Stone, 1970a, b; Stone, 1974; Huynh 1979a, b; Callmander & Laivao, 2003).

Pandanus sect. *Souleyetia* est caractérisé par une drupe monoloculaire, un stigmate réniforme, par un syncarpe généralement globuleux et monosyncarpique (<100 drupes par syncarpe) et par un aspect arbustif, généralement grêle. Certaines espèces possèdent cependant un port



SOULEYETIA FREYCINETIODES. Nolt

Paris, Arthur Bertrand, Éditeur.

Angouard imp.

Fig. 122.

Dessin de *Souleyetia freycinetioides* Gaudich. (= *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz) tiré de Gaudichaud-Beaupré 1843.

arborescent (ex: *P. leptopodus* Martelli, *P. neoleptopodus* Martelli) et un port plus ou moins lianescent (*P. oligocarpus* Baker, *P. membranaceus* Huynh, *P. stellatus* Martelli).

Huynh (1999a, 2001) a décrit quatorze nouvelles espèces dans le Domaine occidental et central de l'île. Ces espèces décrites sans connaissance de la réalité de terrain et des variations spécifiques ne peuvent pas être maintenues et plusieurs sont mises en synonymie dans ce travail. De plus, une espèce décrite par Huynh (1999a) ne trouve pas sa place au sein de la section (*P. isalicus* Huynh). En effet, cette espèce caractérisée par de gros syncarpes ovoïdes composés de 500 drupes voire plus et par des feuilles larges très coriaces propres aux espèces de la sect. *Heterostigma*.

Finalement, *P. flagellaris* B. C. Stone décrit sans appareil reproducteur femelle (syncarpe) par Stone (1975a) a été récemment retrouvé par les chercheurs du Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève lors de leurs études de la flore de Daraina dans le nord-est de l'île. Cette étude encore en cours permettra de mieux comprendre la flore et ses affinités d'une région encore inconnue.

Après l'étude minutieuse de toutes les récoltes en herbier ainsi que nos connaissances de terrain, nous reconnaissons aujourd'hui 16 espèces dans la sect. *Souleyetia*, distribuées dans toutes les régions phytogéographiques de Madagascar.

Taxonomie

***Pandanus* sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz**

Journal Asiatic Society Bengal 38: 151 (1869). — *Souleyetia* Gaudich., *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite »*, *Botanique Atlas*: pl. 1 (1843); *Explication des planches par D'Alleizette*: 121 (1866) [*pro genus*] — Type : *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz.

Pandanus sect. *Sussea* Warb., in Engler, *Pflanzenreich* 3: 44 (1900). — *Sussea* Gaudich., *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite »*, *Botanique Atlas*: pl. 19, figs. 1-15 (1843); *Explication des planches par D'Alleizette*: 126-127 (1866), *nom. inval.* — Type : *Sussea microcarpa* Gaudich., *nom. illegit.* Lectotype désigné ici : *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz.

ESPECES INCLUSES: *P. arenicola* Huynh, *P. dyckiioides* Baker, *P. flagellaris* B.C. Stone, *P. freycinetioides* (Gaudich.) Kurz, *P. latistigmaticus* Huynh, *P. leptopodus* Martelli, *P. longipes* H. Perrier ex Martelli, *P. manamboloensis* Huynh, *P. membranaceus* Huynh, *P. neoleptopodus* Pic. Serm., *P. oligocarpus* Martelli, *P. oligocephalus* Baker, *P. pristis* B.C. Stone, *P. stellatus* Martelli, *P. tsaratananensis* Martelli, *P. tolanarensis* Huynh.

Clé de détermination

1-	Infrutescence polysyncarpique	2
1a-	Infrutescence monosyncarpique	6
2-	Feuille progressivement rétrécie à l'apex	3
2a-	Feuille généralement rétrécie de manière abrupte dans la partie apicale	5

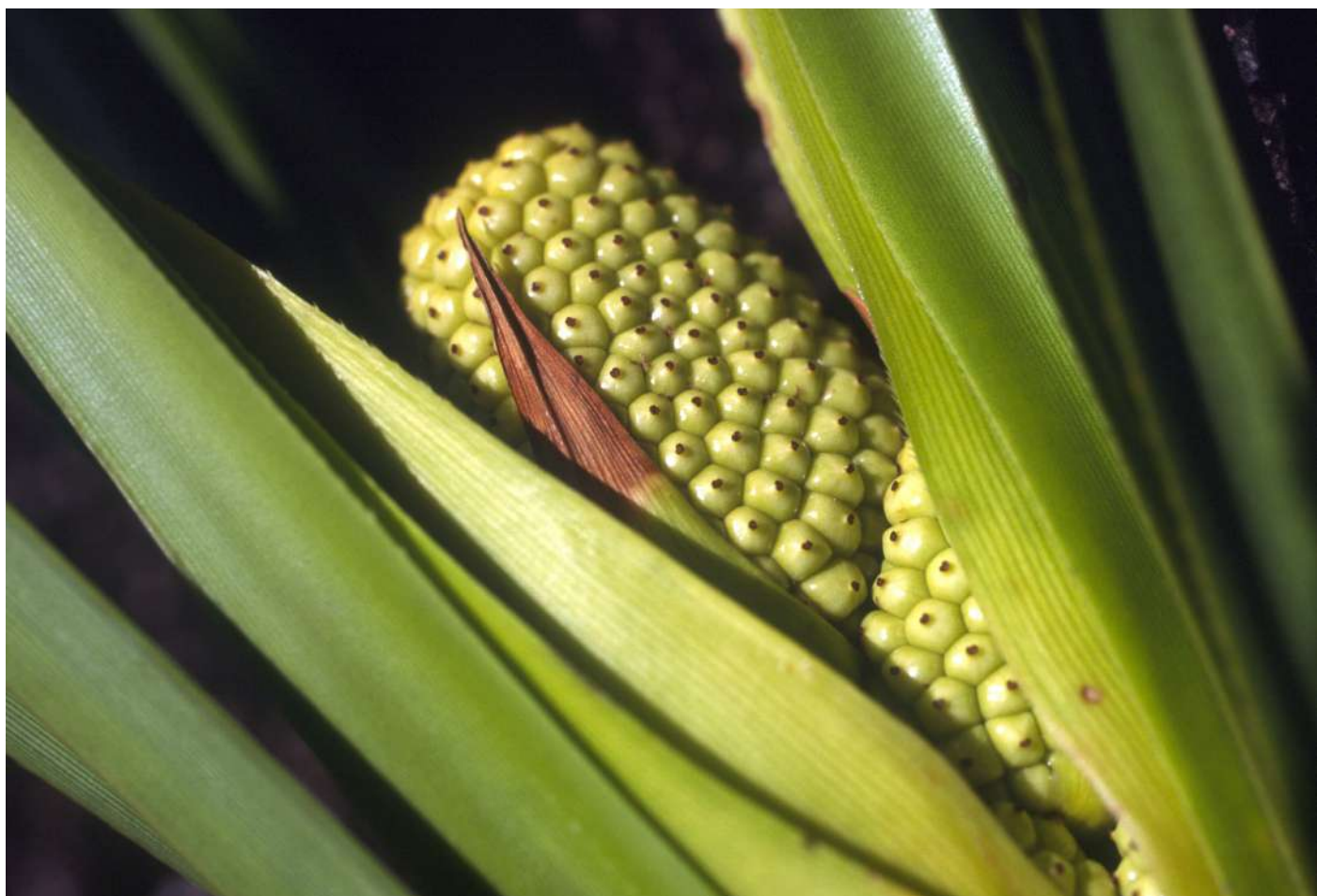


Fig. 123. *Pandanus multispicatus* Balf. F. sur les glacis au Nord de Victoria, Mahé, Seychelles (*Callmander 91*).



Fig. 124. *Pandanus microcarpus* Balf. F. dans la région de Perrier à l'île Maurice (*Callmander 105*).

- 3- Syncarpe grand (>3 cm de diamètre à maturité); pileus en forme de pyramide, à côtes saillantes *Pandanus leptopodus* Martelli
- 3a- Syncarpe petit (<3 cm de diamètre à maturité); pileus en forme de dôme ou hémisphérique, à côtes non-saillantes 4
- 4- Drupe petite (6-7 x 3-4 x 2-3 mm), libre dans le quart supérieur; syncarpe ovoïde composé d'environ 80 drupes; feuille large (>1,5 cm), non flagellée; forêt humide orientale *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz
- 4a- Drupe plus grande (18-20 x 10-13 x 9-11 mm), libre dans sa moitié supérieure; syncarpe globuleux, composé de 15-20 drupes; feuille étroite (<1,5 cm) et flagellée; forêt sèche et subhumide du Nord (Analamera, Daraina) *Pandanus flagellaris* Stone
- 5- Feuille à épines marginales basales courtes (1,5 x 1 mm) et fines; syncarpe subglobuleux/ovoïde (4-5 x 3-4 cm); drupe courte [(13-)15 x (8-)10 x (4-)7 mm], libre dans la moitié supérieure; pileus court (5 mm) à faces légèrement convexes vers l'apex; forêts littorales du centre-est *Pandanus neoleptopodus* Martelli
- 5a- Feuille à épines marginales basales longues (3-5 mm) et robustes; syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre); drupe plus longue (20-25 x 8-10 x 5-6 mm), libre dans les deux tiers supérieurs; pileus plus long (14 mm) à faces légèrement concaves vers l'apex; forêts du littoral et de basse altitude du sud-est *Pandanus tolanarensis* Huynh
- 6- Feuille rétrécie brusquement à l'apex ou possédant des zébrures blanchâtres (*Pandanus pristis*) 7
- 6a- Feuille rétrécie progressivement à l'apex et sans zébrures blanchâtres 9
- 7- Feuille large (>4 cm), à épines marginales exceptionnellement longues (7-10 mm de long) près de l'auricule, à rayures blanchâtres sur la face abaxiale, sans points circulaires creux et denses sur les deux faces près de la gaine; forêt sèche sur calcaire de l'Ankarana (Nord) *Pandanus pristis* Stone
- 7a- Feuille étroite (<4 cm), à épines marginales courtes (1-1,5 mm de long) près de l'auricule, jamais à rayures blanchâtres sur la face abaxiale, munie de points circulaires creux et denses sur les deux faces près de la gaine; forêt humide de l'Est *Pandanus oligocephalus* Baker
- 9- Syncarpe composé d'un petit nombre de drupes (<20) 10
- 9a- Syncarpe composé d'un nombre grand de drupes (>20) 13
- 10- Feuille longue (90-100 cm), terminée par un long flagelle (10-15 cm); pileus hémisphérique; forêt sèche de la région subaride (Zombitsy) *Pandanus arenicola* Huynh
- 10a- Feuille courte (25-70 cm), terminée par un court flagelle (3-5 cm); pileus pyramidal; forêt sèche d'Ankarafantsika et du plateau calcaire de Bemaraha 11
- 11- Drupe à moitié supérieure libre; feuille à épines marginales basales peu saillantes *Pandanus stellatus* Martelli

- 11a- Drupe aux deux tiers supérieurs libres; feuille à épines marginales basales très saillantes 12
- 12- Stigmate stipité; pileus généralement large *Pandanus membranaceus* Huynh
 12a- Stigmate non stipité; pileus étroit, rarement large *Pandanus oligocarpus* Baker
- 13- Feuille généralement longue (>70 cm) et large (>2 cm); endémique du plateau calcaire de Bemaraha *P. manamboloensis* Huynh
 13a- Feuille généralement courte (<70 cm) et étroite (<2 cm); jamais sur le plateau calcaire 14
- 14- Feuille à épines marginales robustes (4-7 mm) près de la gaine et très espacées dans les deux tiers inférieurs 15
 14a- Feuille à épines marginales moins robustes (0,5-2 mm) près de la gaine et moins espacées dans les deux tiers inférieurs 16
- 15- Stigmate très développé (7 x 5 mm) recouvrant le sommet de la drupe; Montagne d'Ambre et Daraina (extrémité nord) *P. latistigmaticus* Huynh
 15a- Stigmate peu développé (3 x 2 mm), recouvrant jamais le sommet de la drupe; Domaine du Centre et aux confins du Domaine de l'Est et de l'Ouest *P. dyckiioides* Baker
- 16- Syncarpe généralement oblong; drupe grande (>25 mm de longueur), à moitié supérieure libre; pileus en forme de pyramide; pédoncule court (5 cm) *P. tsaratananensis* Martelli
 16a- Syncarpe globuleux; drupe petite (<25 mm de longueur), au tiers supérieur libre; pileus en forme de dôme; pédoncule long (15 cm) *P. longipes* Perrier ex Martelli

Description des taxons

Pandanus arenicola Huynh *Candollea* 54: 162, figs 11-14; 169, fig. 57 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Zombitsy RNI, 600-700 m, [22°54'S, 44°38'E], 26.III.1985, *Dorr 4173* (holo-, MO; iso-, P, PH).

Description

Arbre de 4-5 m de hauteur. Feuilles amplexicaules, de 80-100 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur au milieu, environ 1,2 cm près de la gaine, terminées par une queue de 10-15 cm de longueur sur 1 mm de largeur; limbe subcoriace-coriace; épines marginales antrorses, présentes de 8(-10) cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur de (1,5-)2 mm de long avec 5-10 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 4-7 cm de longueur, 1,5 cm environ de largeur dans la partie apicale, de 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 40-45 mm de diamètre, composé d'environ 18 drupes; pédoncule trièdre, de 9-12 cm de longueur, 10 mm environ de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe de 15-20 x 15(-17) x 10-15 mm, à 1/2 supérieure libre; pileus hémisphérique, de 7-9 mm de hauteur; stigmate unique, rarement 2 ou 3, stipité, de 2 x 1 mm; endocarpe de 14 mm environ de longueur axiale, 12 mm environ de large, à apex distant de 2-

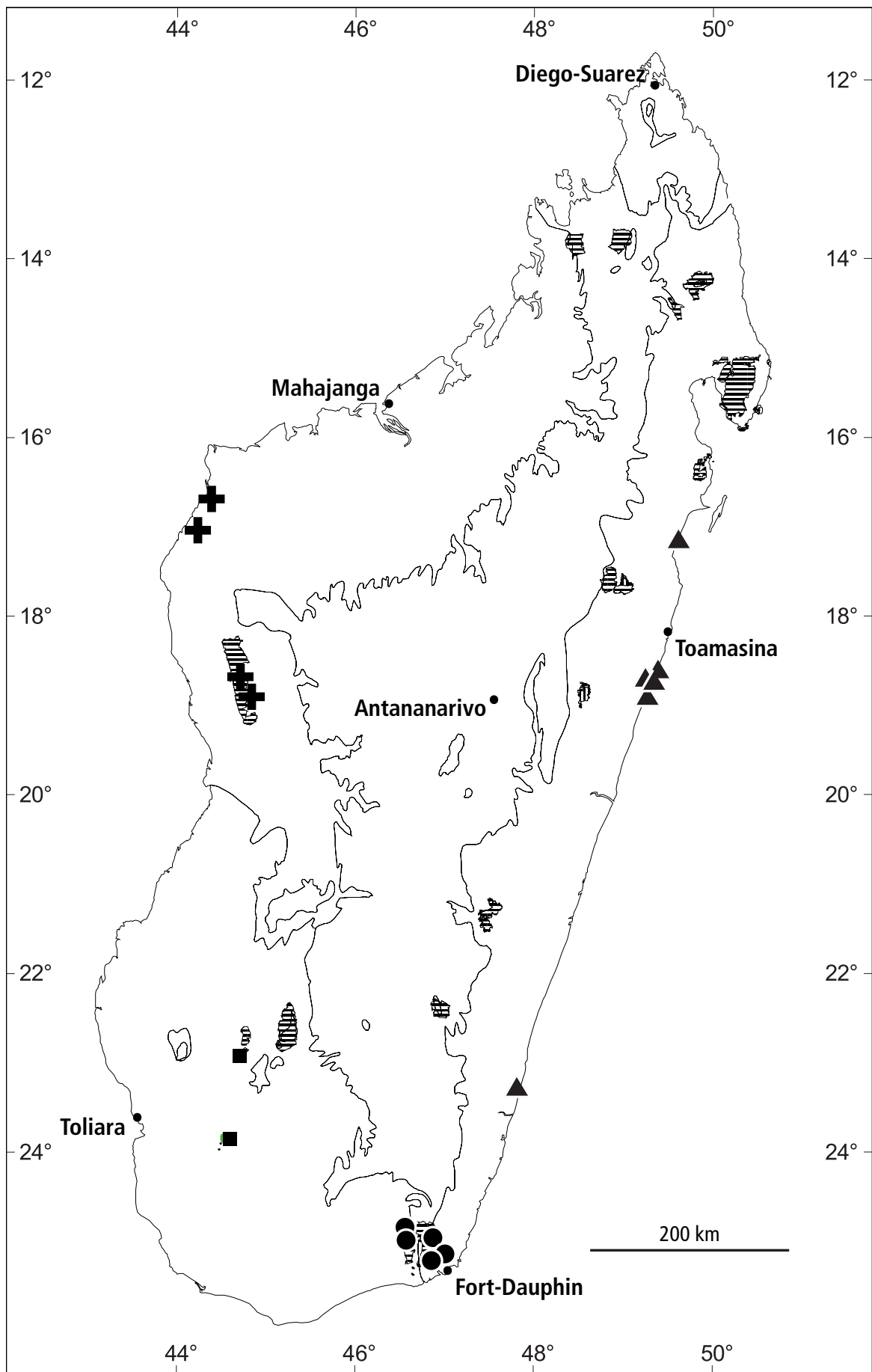


Fig. 125. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Souleyetia*. *P. arenicola*: carré noir; *P. neoleptopodus*: triangle noir; *P. tolanarensis*: rond noir; *P. stellatus*: croix noire.

3 mm de la base des stigmates, à base distante de 1-3 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 7 x 4 mm, à centre infra médian, mésocarpe supérieur nul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autre matériel: Madagascar. **Prov. Toliara.** Beza Mahafaly RNI, 180 m, [23°40'S, 44°39'E], 30.X.1987, *Phillipson 2489* (MO).

Phénologie

Infrutescence: mars

Distribution et habitat

Pandanus arenicola se trouve dans la Réserve de Zombitsy et de Beza Mahafaly entre 180 et 700 m d'altitude. Cette espèce croît dans les milieux subarides du sud-ouest de l'île (Fig. 125).

Statut de conservation

Avec une zone d'occupation de 18 km² et 2 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Zombitsy, Beza Mahafaly), *P. arenicola* est provisoirement considéré comme « Vulnérable » VU D1 selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus arenicola, récolté dans la région subaride de Madagascar, n'est connu que par deux échantillons. Cette espèce est caractérisée par un syncarpe composé d'environ 18 drupes, un pileus hémisphérique (Fig. 126), par une feuille de 1 m de longueur, munie d'un long flagelle (10-15 cm). Elle se rapproche de *P. dyckiioides* et *P. latistigmaticus* par la forme du syncarpe (arrondie) et du pileus (hémisphérique). En revanche, elle se distingue par une feuille munie d'épines marginales courtes (2 mm) et par un syncarpe composé uniquement de 18 drupes tandis que *P. dyckiioides* et *P. latistigmaticus* possèdent une feuille à épines marginales longues (4-7 mm) et un syncarpe constitué par 30-50 drupes. De plus, *P. arenicola* pousse dans la forêt décidue du Sud-Ouest tandis que *P. dyckiioides* et *P. latistigmaticus* croissent respectivement dans le domaine du Centre, aux confins du domaine de l'Est et de l'Ouest et dans la partie nord de l'Île.

Pandanus arenicola est aussi proche des *Pandanus* poussant sur le plateau calcaire de Bemaraha et ses environs (*P. stellatus* Martelli, *P. manamboloensis* Huynh, *P. membranaceus* Huynh et *P. oligocarpus* Baker) par ses feuilles étroites et flagellées et son syncarpe composé de peu de drupes. En revanche, elle s'en distingue par une drupe à pileus hémisphérique alors qu'il est pyramidal chez *P. stellatus*, *P. manamboloensis*, *P. membranaceus* et *P. oligocarpus*. Les *Pandanus* des régions sèches de l'Ouest et du Sud malgache possèdent des caractères communs qui rendent difficile leur détermination. Certaines de ces espèces représentent peut-être des morphotypes ou écotypes sans grande valeur taxonomique, mais notre connaissance de ces régions et le peu de collection à notre disposition ne nous permet pas de trancher aujourd'hui avec certitude.

Les ramifications primaires sont placées en verticille le long du stipe (modèle de Scarrone). (Fig. 127).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus dyckiioides Baker, *Journal of The Linnean Society, Botany* 32: 527 (1887).

Type: Centre de Madagascar, *Baron 3815* (lectotype désigné ici, K; iso-, P).

Pandanus intricatus Martelli, *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 64 (1951) [in sched.].

Pandanus angustifolius Baker, *Journal of the Linnean Society, Botany* 32: 348 (1890).

Type: Madagascar. Chiefly from North-West Madagascar, IX.1887, *Baron 5269* (Holo-, K; Iso-, P).

Pandanus ambohitantelensis Huynh, *Candollea* 54, 156-157, figs 35-38, 58 169 (1999). — Type: Madagascar. Prov. Antananarivo, special reserve Ambohitantely, 18°19'42"S, 47°17'00"E, 1530 m, 23-24.XI.1993, *Schatz et al. 3577* (holo-, MO; iso-, P, TAN), **syn. nov. INED.**

Pandanus majungensis Huynh, *Candollea* 54 : 164, figs 31-34; 168, fig. 55 (1999). — Type : Madagascar. Prov. Majunga, 16 km au Nord-Ouest d'Ambohitsarotelo-Bebao (Nord Ouest Tsiroanimandidy), 1100 m, 18°16'S, 45°30'E, 11.I.1985, *Dorr 3488* (holo-, MO, TAN). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 4-6 m de hauteur, à stipe de 5-10 cm de diamètre, à racines adventives de 35 cm de hauteur. Feuilles, lancéolées, de 20-50 cm de longueur, 15-20 mm de largeur au milieu, 15 mm environ près de la gaine, terminées par une queue de 1-3 cm de longueur sur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe submembraneux-subcoriace dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorsées, présentes de 2-4 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 4-5 mm de long et 5-10(-15) mm d'espacement, dans la partie médiane 2-3 mm de long et 5-10 mm d'espacement, dans la partie apicale de 0,5-1 mm de long et 2-5 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 2-4 cm de longueur, 1-3 cm de largeur dans la partie apicale, 4 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 5-7 cm de diamètre, composé d'environ 30-50 drupes; pédoncule trièdre, de 5-15 cm de longueur, 8 mm environ de largeur à l'apex et 5 mm au milieu. Drupe de (20-)22(-25) x (15-)17(-20) x (10-)14(-15)mm, au 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal à faces convexes (pseudo-hémisphérique) ou pileus très court à sommet légèrement aplati, de 2-8 mm de hauteur; stigmate unique, subsessile, de 3 x 2 mm; endocarpe de 15-20 mm de longueur axiale, 18 mm environ de large, à apex distant de 4-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 1-3 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 8 x 5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur large, fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle de 20-25 cm de longueur; 6-7 épis de 3-4 x 1-2 cm; pédoncule de 5-10 cm de long, 5-10 mm de large; colonne staminifère de 5-6 mm de long, 0,5-1 mm d'épaisseur avec (3-)5-7 étamines directement fixées à son apex; filet de 2-3 mm; anthère de 3 x 1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antananarivo.** Sous bois vestige forestier, 1500 m, [17°58'30"S, 47°12'00"E], 01.IV.1955, *Bosser 8020* (P, TAN); Sous bois humide, vestige forestier, centre, 1200 m, [17°55'S, 47°06'E], sans date, *Bosser 8585* (P); PK 125 route Tananarive-Majunga, 1100-1200 m, [18°07'S, 47°18'E], 05.VII.1971, *Cremers 1593 et*



Fig. 126. *Pandanus arenicola* Huynh, Holotype à MO (Dorr 4173).



Fig. 127. *Pandanus arenicola* Huynh, Beza Mahafaly (Phillipson 2489) (Photo P.B. Phillipson).



Fig. 129. *Pandanus dyckiioides* Baker, Holotype à Kew (Baron 3815).



Fig. 130. *Pandanus augustifolius* Baker, Holotype à Kew (Baron 5269).

1593bis (G); Forêt d'Anjozorobe à 50 km Nord-Est de Tananarive, 20.IX.1971, *Cremers 1858* (TAN); PK 100 Est du Tsiroamandidy vers Morafenobe, 1300 m, [18°49'S, 45°40'E], sans date, *Cremers 3285* (MO, P, PH, TAN); PK 50, forêt d'Anjozorobe, 20.IX.1971, *Cremers 1858* (TAN); Pentes des forêts du Mont d'Ankazobe, 1200 m, [18°19'S, 47°06'30"E], 12.III.1930, *Decary 7483* (P); La Mandraka, vallée opposée au barrage, [18°55'S, 47°56'E], 8.II.1985, *Dorr et al. 3717* (MO, TAN, PH); Mandraka, vallée opposée du barrage, 1200 m, [18°55'S, 47°56'E], 08.II.1985, *Dorr et al. 3728* (MO); Km 18 Nord-Ouest d'Ankazobe, [18°10'S, 47°18'E], 21.XI.1985, *Dorr et al. 4367* (MO, P, PH); Entre Antsirabe et Ambositra, col tapia, 1500 m, 8.IV.1968, *Guillaumet 2051* (PH, TAN) La Mandraka, 1210 m, [18°55'30"S, 48°55'10"E], 13.XII.1939, *Herbier TAN 4250* (P); Ambatolaona, 1400 m, [18°56'S, 47°54'E], 17.VI.1940, *Herbier TAN 4376d* (P); Forêt d'Ambohitantely, 1200-1400 m, [17°58'S 47°12'E], 17.IV.1909, *Humbert 11063bis* (P); 16 km Sud-Est Tsinjoarivo, le long de la rivière Andrindimbola, 1450 m, 19°42'04"S, 47°50'01"E, 19.I.1999, *Messmer 741* (G); Manankazo, nord-est d'Ankazobe, 1000-1200 m, [18°09'S, 47°14'E], 01.XI.1913, *Perrier de la Bâthie 10905* (FI); Est d'Ankazobe, 1600 m, [18°05'S, 47°18'E], 01.XI.1913, *Perrier de la Bâthie 10930* (FI); Ambohitantely RS, 1530 m, 18°10'42"S, 47°17'E, 23-24.XI.1993, *Schatz et al 3578* (MO, P); km 125 nord-est de Tananarive, [17°58'30"S, 47°12'00"E], 20.III.1968, *Stone 7853* (BISH, FI, P, PH). **Prov. Majunga**, 16 km au Nord-Ouest d'Ambohitsaratelo-Bebao (Nord-Ouest, Tsiroanimandidy), 1100 m, [18°18'S, 45°30'E], 11.I.1985, *Dorr et al. 3475* (K, MO, PH, TAN); Analabe, forêt de Montagne à 20 km à l'est de Bealanana, 31.VII.1969, *Guillaumet 2159* (KLU, TAN). **Prov. Toamasina**. Zahamena entre Anonokambo et Manakambahiny, 7.XI.1970, *Bogner 337* (KLU, PH); Zahamena RNI, bord de la rivière Manam; Zahamena RNI, 900 m, 17°31'16"S, 48°45'24"E, 24.VII.1997, *Callmander et al. 31* (NEU, TAN); [18°56'S, 48°26'E], XII.1905, *D'Alizette 657bis* (P); 11 km au Nord-Nord-Ouest de Didy en direction d'Ambatondrazaka, 900 m, 18°01'07"S, 48°31'15"E, 23.IV.1995, *Gereau et al. 5771* (MO, P); Ouest de lac Alaotra sur route du chrome, km 8 à l'Est d'Andranonampanga, 1200 m, 25.VII.1968, *Guillaumet 2135* (PH); Dépression Tampoketsa, à l'ouest de lac Alaotra, km 8 à l'Est d'Andranonampanga, 25.VII.1968, *Guillaumet 2136* (KLU, PH); ouest du lac Alaotra, route vers Andriamena, 1500 m, s. d., *Guillaumet 2522* (PH); Moramanga, islet of forest, km 12 West of Moramanga, s. d., *Guillaumet 3875* (PH (2x), TAN); Zahamena AP, 1107 m, 17°29'S, 048°44'E, 26.I.2001, *Ratovoson et al. 392* (CNARP, MO, TEF). est d'Ambatondrazaka, Ankosy, vers Manambato, 975 m, 17°28'26"S, 48°44'16"E, 01.II.2001, *Ratovoson et al. 419* (CNARP, MO, P, TEF).

Phénologie

Infrutescence: novembre-juillet.

Floraison: novembre-février.

Distribution et habitat

Pandanus dyckiioides croît dans le domaine du Centre et aux confins du domaine de l'Est et de l'Ouest. C'est une espèce commune des forêts de moyenne altitude et des hauts plateaux malgaches (Fig. 128).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 48.004 km², une zone d'occupation de 144 km² et 9 sous-populations dont 3 se trouvent dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Ambohitantely, Zahamena), *P. dyckiioides* est provisoirement considéré comme « Préoccupation mineure » LC selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

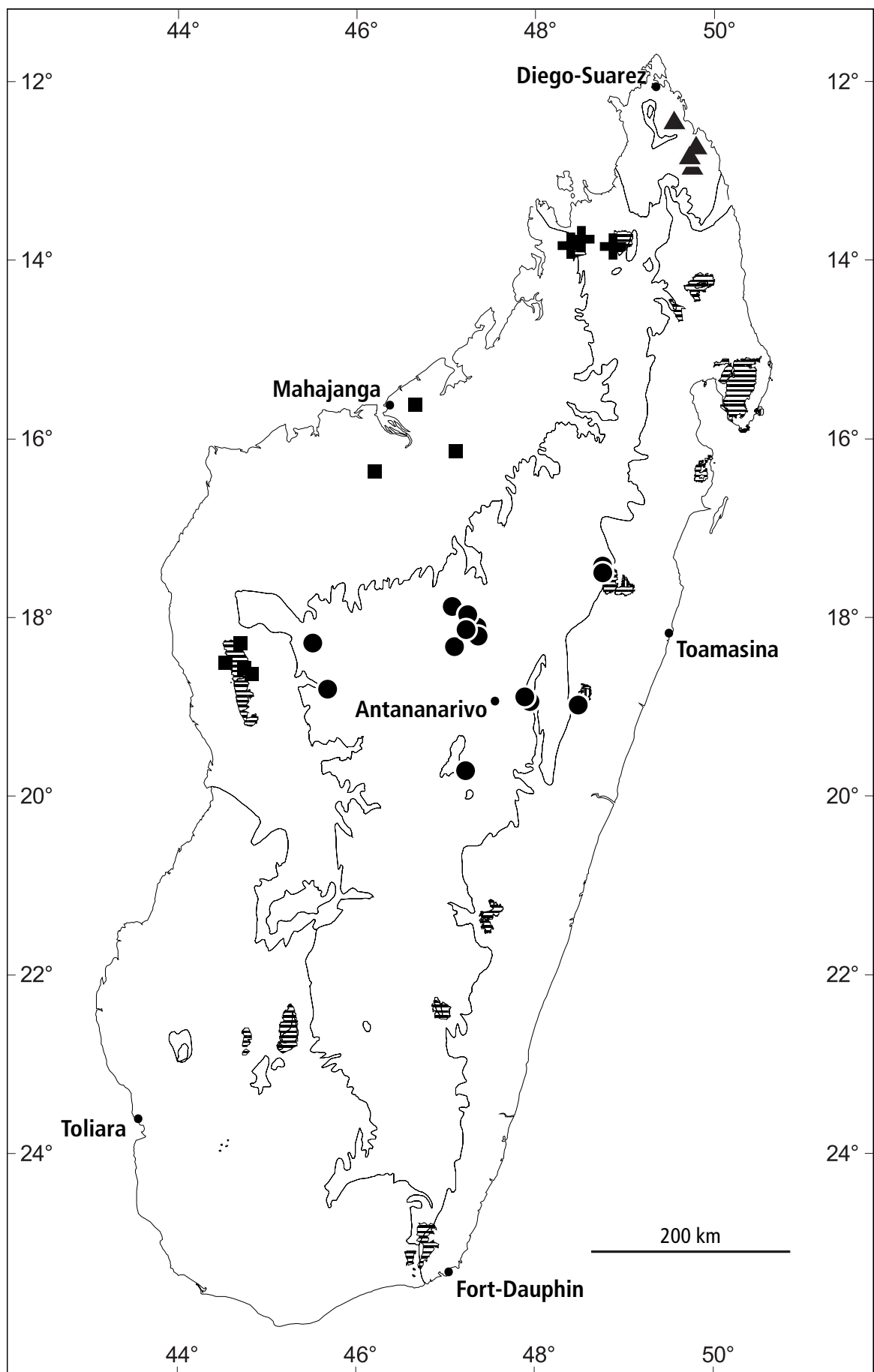


Fig. 127. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Souleyetia*. *P. oligocarpus*: carré noir; *P. flagellaris*: triangle noir; *P. dyckiioides*: rond noir; *P. longipes*: croix noire.



Fig. 131. *Pandanus angustifolius* Baker, Isotype à P (Baron 5269).



Fig. 132. *Pandanus majungensis* Huynh, Holotype à MO (Dorr 3488).



Fig. 133. *Pandanus dyckiioides* Baker, dans la forêt dense de Zahamena (Callmander et al. 31).



Fig. 134. *Pandanus dyckiioides* Baker, dans la forêt dense de Zahamena (Callmander et al. 31).

Identité de l'espèce

Dans son énumération des Pandanaceae, Martelli (1913) a considéré *P. angustifolius* Baker comme synonyme de *P. dyckioides* Baker, vision confirmée par la suite par les différents systématiciens ayant travaillé sur le genre à Madagascar (Martelli & Pichi-Sermolli 1951, Stone 1970a, b). Les échantillons de Kew (K) montrent clairement que cette synonymie est justifiée (Baron 491, 3815: Fig. 129), 5269: Fig. 130). Il est intéressant de remarquer que l'isotype de *P. angustifolius* à Paris possède des feuilles plus larges et dont les épines marginales sont moins espacées et moins saillantes (Fig. 131). Il s'agit bien d'une espèce à morphologie variable comme toutes les espèces à large répartition sur la Grande Ile (voir *P. pygmaeus* Thouars, Laivao *et al.* 2007). *P. ambohitantelensis* et *P. majungensis* (Fig. 132) possèdent une morphologie en tous points identiques au *P. dyckioides* et ne peuvent être considérés comme appartenant à une autre espèce. *Pandanus dyckioides* est caractérisé par un syncarpe globuleux à subglobuleux (5-7 cm de diamètre), une drupe pyramidale dont la partie libre représente le 1/3 ou la 1/2 de sa longueur (Fig. 133). Sa feuille est généralement courte et fine (15-20 mm de largeur au milieu x 20-50 mm de longueur), munie d'épines marginales généralement longues (4-5 mm), espacées entre elles (10-25 mm) mais pouvant être nettement plus petites (2-3 mm) et moins espacées (5-10 mm) selon la maturité et l'écologie de la plante. Cette espèce pousse du Col des Tapia au Sud d'Antsirabe (1500 m), à la région de Bealanana (1900 m) sur les hautes terres malgaches mais peut pousser jusqu'à 900 m dans les forêts de moyenne altitude de l'Est (Analamazaotra, Zahamena).

Pandanus latistigmaticus, une espèce décrite par Huynh (1999), ressemble aussi à *P. dyckioides* mais ses stigmates étonnamment grand (7 x 5 mm) par rapport à ceux de *P. dyckioides* (3 x 2 mm) ainsi que sa répartition limitée à la forêt humide de l'extrême Nord nous pousse à les garder comme deux espèces distinctes bien qu'elles semblent être très proches morphologiquement (cf. *P. latistigmaticus*).

La disposition des ramifications primaires de *P. dyckioides* varie. Certaines plantes ont des branches en verticilles le long du stipe: modèle de Scarrone (ex: *Guillaumet 2136*) tandis que d'autres ont des ramifications alternées: modèle architectural de Stone (ex: *Guillaumet 2135*, *Callmander et al. 31*). Ce cas montre qu'il y a une relation étroite entre ces deux modèles architecturaux (Fig. 134).

Les étamines de *P. dyckioides* sont disposées en ombelle ou rarement en subombelle à l'apex de la colonne staminifère comme celles de *P. intricatus*.

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus flagellaris B.C. Stone, *Adansonia*, sér. 2, 14(4): 551, fig. 3 (1975).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Forêt d'Analamera, [12°42'S, 49°20'E], 16.VIII.1973, *Cremers 2497* (holo-, KLU; iso-, BISH, MO, P).

Description

Arbuste grêle de 2,5 m de hauteur, à stipe épineux de 3 cm de diamètre, à racines échasses de 15 cm de hauteur. Feuilles coriaces, étroites, flagelliformes, de 170-190 cm de longueur, 9-13 mm de largeur au milieu, 22 mm près de la gaine, progressivement rétrécies à partir du sommet de la gaine jusqu'à l'apex de la feuille, non recourbées et non rétrécies près la gaine,



Fig. 135. *Pandanus flagellaris* B.C. Stone, détail du fruit à Daraina (Nord-Est) (*Ranarison et al. 303*) (Photo: L. Nusbaumer).



Fig. 136. *Pandanus flagellaris* B.C. Stone, fruit de *Ranarison et al. 303* (Photo: E. Fortis).



Fig. 137. *Pandanus flagellaris* B.C. Stone, détail du fruit de *Ranarison et al. 303* (Photo: E. Fortis).



Fig. 138. *Pandanus flagellaris* B.C. Stone, marque foliaire sur le stipe (*Callmander obs.*).

terminées par un long flagelle de 30 cm environ; à limbe à plis latéraux inermes; épines marginales offrant dans le tiers inférieur 1,5-2 mm de longueur et 5-13 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,8-1 mm de longueur et 4-6 mm d'espacement, à l'apex 0,3 mm de longueur et 1-2 mm d'espacement; épines marginales présentes dans le tiers supérieur. Gaine de 2 cm de longueur, 5 cm de largeur basale. Infrutescence polysyncarpique (5 syncarpes), terminale; syncarpe globuleux, sessile, (syncarpe en dessous, petite dimension), de 4,5-5 cm de diamètre, composé de 15-20 drupes; trognon obovoïde, de 8 x 11 mm; pédoncule trièdre, de 3-4 cm de longueur, 6 mm de largeur à l'apex, 4 mm au milieu. Drupe obpyramidale, de 18-20 x 10-15 x 9-10 mm, à 1/2 supérieure libre; pileus en forme de dôme ou hémisphérique, de 8-10 mm de hauteur; stigmate unique, de 3 x 2 mm, stipité, réniforme; endocarpe de 13-15 mm de longueur axiale, 9-12 mm de largeur, à apex distant de 3 mm de la base du stigmate, à base distante de 2 mm de la base de la drupe; loge séminale ovoïde, de 10 x 9 mm, à centre médian, à paroi supérieure endocarpique de 3 mm de hauteur; mésocarpe supérieur large et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Daraina, forêt décidue d'Ampondrabe, 12°58'S, 49°42'E, 23.II.2005, *Nusbaumer et Ranirison 1491* (G); Daraina, forêt d'Ambilondamba, 13°10'S, 49°39'E, 26.I.2004, *Ranirison et al. 303* (G, NEU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: janvier-février

Distribution et habitat

Pandanus flagellaris croît à l'extrémité nord de l'Île au nord-ouest de Madagascar de part et d'autre de la rivière Loky, dans forêts sèches d'Ampondrabe et d'Ambilondamba et dans la région de Daraina au sud de la rivière et au nord dans les forêts d'Analamera (Fig. 128).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 577 km², une zone d'occupation de 36 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Analamera), *P. flagellaris* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(i, ii,iii)2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus flagellaris est une espèce décrite par Stone (1975a) sur un spécimen stérile. Cette collection (*Cremers 2497*) a été récoltée dans la forêt sèche d'Analamera. Sa position taxonomique était alors non définie, la taxonomie des *Pandanus* se basant sur les caractères de l'infrutescence. Huynh (1979a), lors de son étude micro-morphologique des feuilles, a montré que *P. flagellaris* possède une papille simple sur les cellules polaires des stomates (classe I) (selon Huynh 1974). Par la structure des papilles, l'architecture de la plante (modèle de Scarrone) et les caractéristiques foliaires, l'appartenance aux sect. *Mammillarisia* ou *Souleyetia* semblait alors probable, deux sections que l'on retrouve dans la forêt sèche d'Analamera.

Grâce à la découverte récente de son infrutescence lors d'inventaires dans la région de Daraina par les équipes du CJBG, nous pouvons aujourd'hui décrire la morphologie du fruit de cette espèce (Fig. 135). Elle possède une infrutescence polysyncarpique, à petits syncarpes arrondis qui rappellent ceux de la sect. *Foullioya*. Mais cette espèce trouve pourtant bien sa place au sein de la sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz comme le présentait Huynh (1979) au regard de sa micromorphologie foliaire.

Pandanus flagellaris est caractérisé par une feuille coriace, flagelliforme, longue (175-245 cm), étroite (9-13 mm) et par un long flagelle d'environ 30 cm de longueur. Il présente aussi une infrutescence polysyncarpique (Fig. 136), composée de drupes monoloculaires ayant un stigmate réniforme (Fig. 137). Elle trouve bien sa place au sein de la sect. *Souleyetia*.

Pandanus flagellaris ressemble à *P. freycinetioides* par son type d'infrutescence polysyncarpique et par la forme hémisphérique du pileus mais il en diffère par une longue feuille flagelliforme (170-190 cm), une drupe à ½ supérieure libre ainsi que par un stigmate large (3 x 2 mm) et stipité. En revanche, *P. freycinetioides* possède une feuille courte (<85 cm) jamais flagelliforme, un stigmate sessile et étroit (0,8 x 0,4 mm) et aussi une drupe à ¼ supérieur libre. *P. flagellaris* pousse dans la forêt sèche du Nord tandis *P. freycinetioides* croît dans la forêt humide de l'Est. Cette espèce est facilement reconnaissable à Madagascar par ses feuilles longues, coriaces et fines, les traces foliaires sur son tronc (Fig. 138) ainsi que par son infrutescence polysyncarpique à petits syncarpes globuleux portant des drupes monoloculaires à stigmates réniformes.

Les ramifications primaires sont placées en verticilles le long du stipe et *P. flagellaris* appartient ainsi au modèle de Scarrone (Fig. 139).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus freycinetioides (Gaud.) Kurz, *Journal of the Asiatic Society of Bengal* 38 (2): 151 (1869).

Type: Illustration de Gaudichaud, *Atlas Botanique*, Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite » commandé par M. Vallant, pl. 19, (1843).

Description

Arbuste épineux d'environ 4 m de hauteur, à stipe de 6 cm de diamètre; à racine adventive de 50 cm de hauteur. Feuille latérale coriace, amplexicaule, de 85 cm de longueur, 2 cm de largeur au milieu et 2,5 cm près de la gaine; à limbe progressivement rétréci de la partie médiane jusqu'à l'apex; à plis latéraux inermes. Gaine de 4 cm de longueur, 26 mm de largeur à l'apex, 32 mm à la base, à alvéoles à la face adaxiales. Infrutescence polysyncarpique (6 syncarpes), terminale; syncarpe ovoïde, de 21-26 x 16-18 x 14-16 mm, subsessile, semi-circulaire en coupe transversale, aplati du côté adaxial, composé d'environ 80 drupes; trognon ellipsoïde, de 14 x 4 mm; pédoncule trièdre, de 12 cm de longueur, 9 mm de largeur à l'apex et 6 mm au milieu. Drupe obovoïde, à base pointue, de 6-7 x 3-4 x 2-3 mm, au 1/4 supérieur libre; pileus en forme de dôme, de 1,5-2 mm de hauteur, à côtes légèrement saillantes; stigmate unique, réniforme placé au sommet du pileus, de 0,4 x 0,8 mm, oblique, sessile; endocarpe de 5 mm de longueur axiale, 3 mm de largeur, à apex distant de 0,5 mm de la base des stigmates, à base distante de 1,3 mm de la base de la drupe; loge séminale obovoïde, de 3,5 x 2,5 mm, à centre médian, à apex distant de 1,4 mm de la base des stigmates, à base distantes de 1,7 mm de la base de drupe, à paroi supérieure endocarpique épaisse de 1 mm de hauteur; mésocarpe supérieur quasi-nul; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Fianarantsoa.** 42 km sur la route de Mananjary à partir de la RN7, [600-800 m], [21°15'S, 47°26'E], 06.IV.1968, *Guillaumet 2036* (KLU); 42 km sur

la route de Mananjary à partir de la RN7, [600-800 m], [21°15'S, 47°26'E], 06.IV.1968, *Guillaumet 2037* (PH, TAN); Près du village Mahabo, Sud de Farafangana, 20 m, 23°10'42''S, 47°42'24''E, 07.XI.2001, *McPherson et Rabenantoandro 18359* (MO). **Prov. Toamasina.** Sur la route de Lakato (Moramanga) 600-750 m, 19°11'30''S, 47°50'01''E, 24.XII.1998, *Callmander 76* (NEU, TAN); Forêt de Lakato, 1000 m, [19°10'S, 48°25'E], VII.1973, *Guillaumet 4280* (PH); Ambatovy, Moramanga, 1000 m, 18°50'54''S, 48°17'56''E, 01.II.1997, *Rakotomalaza et al. 1095* (MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: février-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus freycinetioides est inféodé à la forêt humide de l'Est, de 20 à 1000 m d'altitude (Fig. 140).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 17.958 km², une zone d'occupation de 45 km² et 3 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar, *P. freycinetioides* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(i, iii)2ab(i, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus freycinetioides est resté méconnu durant plus d'un siècle, faute de collection dans les herbiers. On ne connaissait ni le port, ni le lieu de récolte. Grâce aux deux récoltes de Guillaumet (*Guillaumet 2036*, *Guillaumet 2037*) dans la région sud-est de l'Île, Stone (1970b) a pu compléter la description de *P. freycinetioides*.

La redécouverte de *P. freycinetioides* (*Callmander 76*: Fig. 141) permet de compléter certains caractères tels que le nombre de drupes par syncarpe (80 drupes), la dimension du syncarpe (21-26 x 16-18 x 14-16 mm) et de son pédoncule (120 x 9 mm), autant d'informations qui ne sont pas précisées dans sa description.

Pandanus freycinetioides se distingue des autres *Pandanus* de la sect. *Souleyetia* par l'infrutescence polysyncarpique (Fig. 142), son petit syncarpe et une petite drupe (6-7 x 3-4 x 2-3 mm). Cette espèce a une forte affinité avec les *Pandanus* de la sect. *Fouilloya* par une feuille courte, étroite (85 x 2 cm), progressivement rétrécie à l'apex, et par une infrutescence polysyncarpique composée de petits syncarpes arrondis (21-26 x 16-18 x 14-16 mm). Elle en diffère cependant par le type de stigmaté réniforme alors que la drupe des *Pandanus* de la sect. *Fouilloya* est munie d'un stigmaté bilobé.

Les ramifications primaires de *P. freycinetioides* sont alternées le long du stipe (modèle de Stone) (Fig. 143).

L'étude micromorphologique de la feuille révèle que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papilles: classe I (Huynh 1974).

Pandanus latistigmaticus Huynh, *Candolea* 54: 161, figs 2-6 (1999a).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, le long d'une piste dans le Parc national d'Ambohitra (Mont d'Ambre), 900 m, 12°31'S, 49°10'E, 28.VI.1987, *Phillipson 1974* (holo-, MO; iso-, K, P, PH).

Description

Arbre de 6-7 m de hauteur, à tronc épineux de 9-10 cm de diamètre, à racines adventives de 35 cm de hauteur. Feuilles lancéolées, de 50-55 cm de longueur, 14-16 mm de largeur au milieu, environ 12 mm près de la gaine, terminées par une queue de 9,5 cm de longueur sur 1-2 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorsées, présentes de 2-3 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur de 4-7 mm de long et 5-10 mm d'espacement, dans la partie médiane de 1-2 mm de long avec 5-10 mm d'espacement, dans la partie apicale de 0,5-1 mm de long et 2-3 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 1,5-2 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 6-7 cm de diamètre, composé d'environ 30-45 drupes; pédoncule trièdre, de 8-10 cm de longueur, environ 8 mm de largeur à l'apex et 6 mm au milieu. Drupe de 20-30 x 15-20 x 10-15 mm, au 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal, de 8 mm environ de hauteur; stigmat unique, pelté, recouvrant l'apex du pileus, de 7 x 5 mm; endocarpe de 15-20 mm de longueur axiale, 17 mm environ de large, à apex distant de 2-5 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 12 x 6 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Montagne d'Ambre PN, au bord de chemin vers la grande cascade, 940 m, 12°39'56''S, 49°10'32''E, 29.VII.1997, *Callmänder 47* (NEU, TAN); Daraina, massif d'Antsahabe (forêt humide sur sol profond), 990 m, 13°13'S, 49°33'E, 14.X.2004, *Callmänder 223* (G, NEU, TAN); Daraina, massif d'Antsahabe, 915 m, 13°13'S, 49°33'E, 04.XII.2004, *Nusbaumer et Ranirison 1312* (G).

Phénologie

Infrutescence: juin-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus latistigmaticus croît dans le Parc National de la Montagne d'Ambre (îlot de forêt sempervirente cantonnée au milieu de la forêt sèche du Nord) à une altitude d'environ 900 m et dans la partie humide du complexe forestier de Daraina entre 900-1000 m (Fig. 144).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 307 km², une zone d'occupation de 27 km² et 3 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Montagne d'Ambre), *P. latistigmaticus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

La montagne d'Ambre est considérée comme un îlot de forêt humide au milieu de la forêt sèche. Avant la description de *P. latistigmaticus* par Huynh (1999a), cette forêt humide

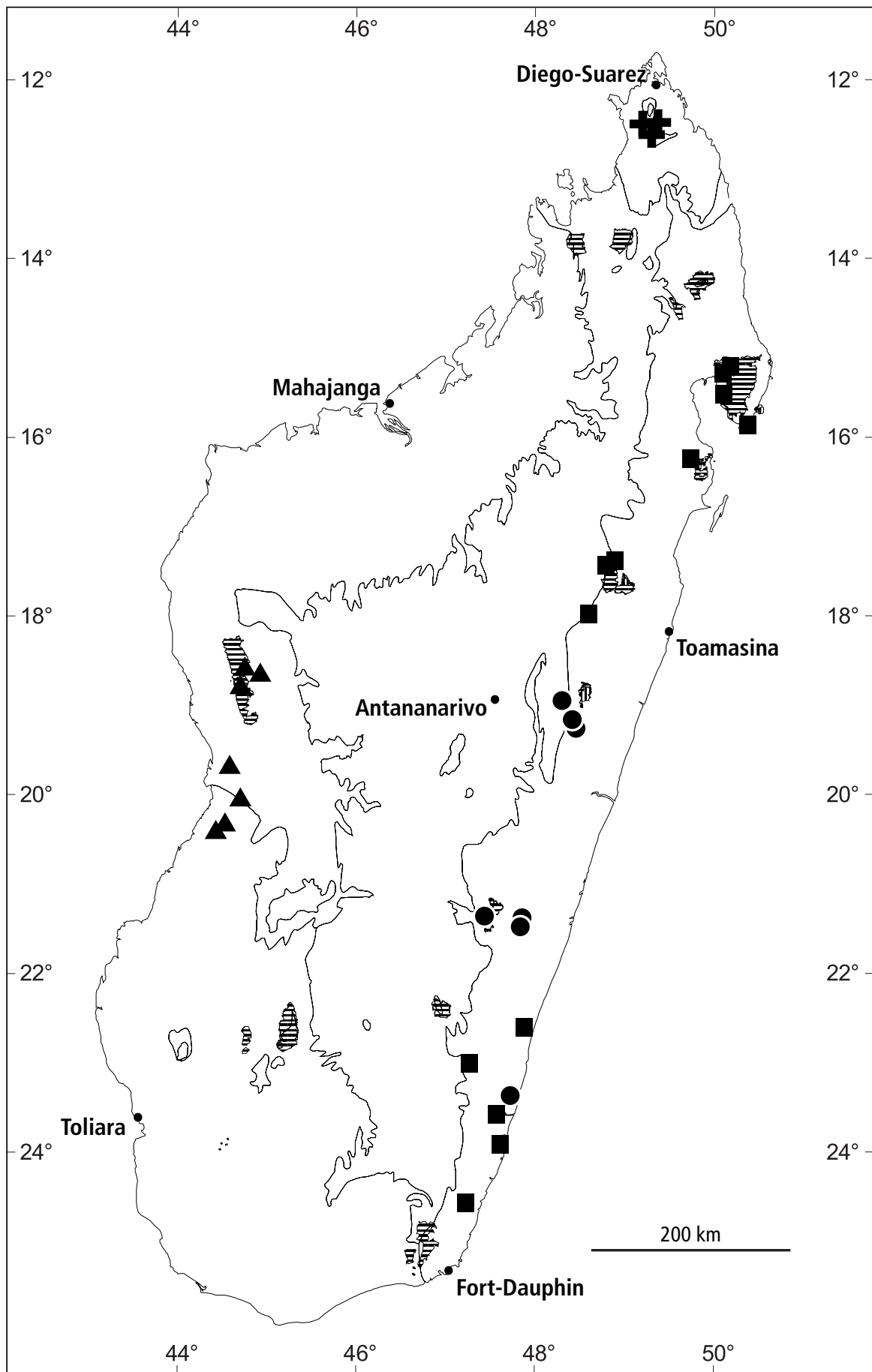


Fig. 140. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Souleyetia*. *P. oligocephalus*: carré noir; *P. manambolensis*: triangle noir; *P. freycinetioides*: rond noir; *P. pristis*: croix noire.



Fig. 139. *Pandanus flagellaris* B.C. Stone, vue générale (*Callmander obs.*).



Fig. 141. *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz, détail de l'infrutescence, *Callmander 76*.



Fig. 142. *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz, détail de l'infrutescence, *McPherson et Rabenantoandro 18359 (MO)*.



Fig. 143. *Pandanus freycinetioides* (Gaudich.) Kurz, région de Lakato, *Callmander 76*.

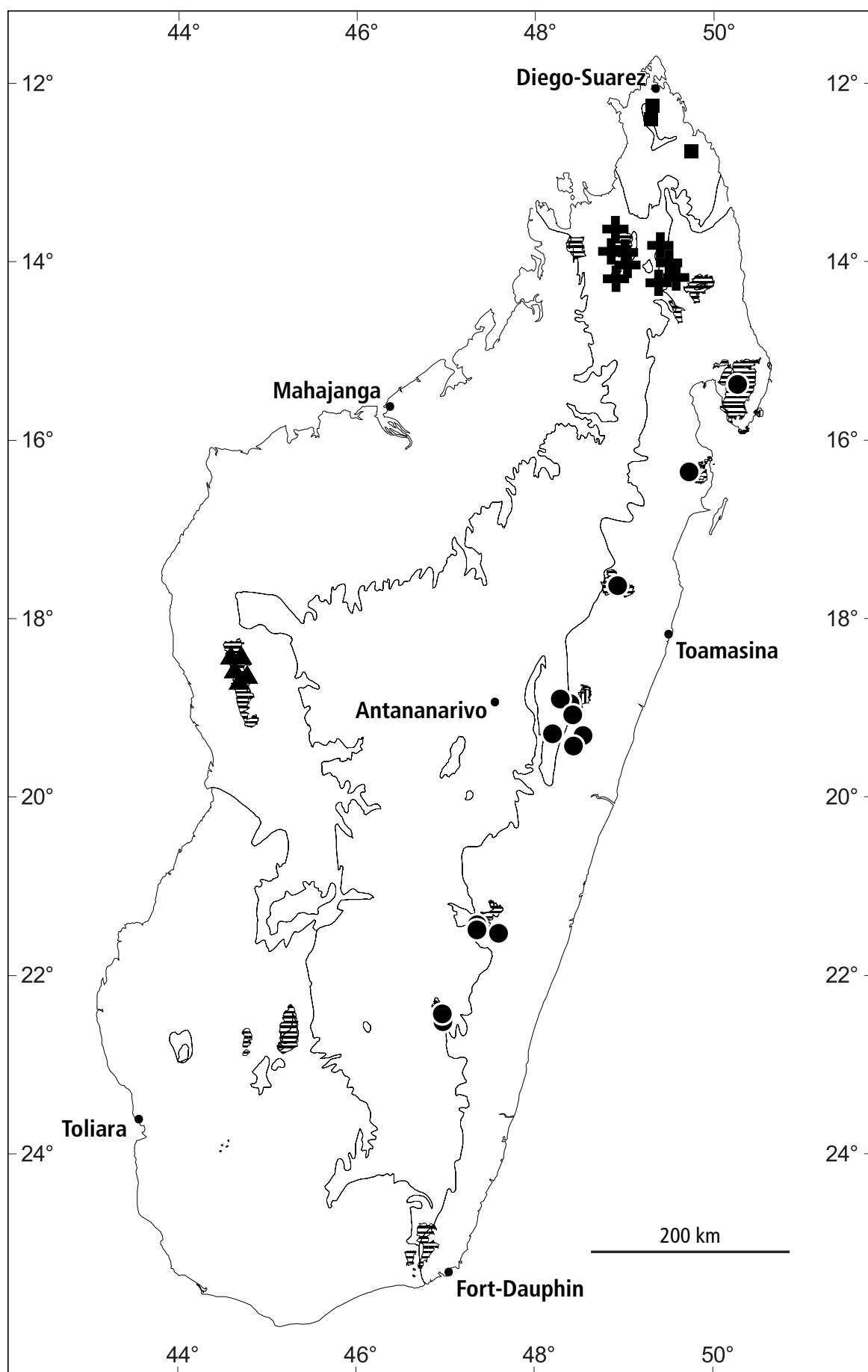


Fig. 144. Carte montrant la distribution de *Pandanus* sect. *Souleyetia*. *P. latistigmaticus*: carré noir; *P. membranaceus*: triangle noir; *P. leptopodus*: rond noir; *P. tsatanensis*: croix noire.



Fig. 145. *Pandanus latistigmaticus* Huynh, Montagne d'Ambre (Nord) (*Callmander 47*).



Fig. 146. *Pandanus latistigmaticus* Huynh, Massif d'Antsahabe, Daraina, (Nord-Est) (*Callmander 223*).

n'abritait aucune espèce de la sect. *Souleyetia*. Seules deux espèces y étaient connues: *P. spicatus* H. St. John (sect. *Dauphinensia*) et *P. connatus* (sect. *Mammillarisia*). *P. latistigmaticus* était donc considéré comme une espèce endémique de la Montagne d'Ambre (Fig. 145). En 2004, nous l'avons récoltée pour la première fois dans le massif d'Antsahabe à Daraina (Nord-Est) dans une forêt humide sur sol profond vers 900 m d'altitude (*Callmander* 223; *Nusbaumer et Ranirison* 1312).

Pandanus latistigmaticus se distingue des autres espèces de la sect. *Souleyetia* par l'existence d'un grand stigmaté pelté qui recouvre l'apex du pileus (Fig. 146). En revanche, cette espèce possède des feuilles flagellées, rétrécies près de la gaine et munies d'épines marginales de grandes tailles près de l'oreillette rappelant celles de *P. dyckioides*. A cause de ce stigmaté unique et sa répartition, Huynh (1999a) a considéré *P. latistigmaticus* comme un taxon à part entière. Nous pensons que son statut d'espèce semble peu défendable. Peut être que *P. latistigmaticus* n'est qu'une variation de *P. dyckioides* à stigmates plus grand?

Les ramifications sont placées en verticille le long du tronc et la plante appartient donc au modèle architectural de Scarrone (*Callmander* 47).

L'étude micro-morphologique de la feuille montre que les cellules polaires du stomate abaxial sont dépourvues des papilles, d'où l'appartenance à la classe I (Huynh 1974).

Pandanus leptopodus Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifiques de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 70, fig. 10; 71: fig. 11 a-e (1951).

Type: Madagascar. Prov. Toamasina. Forêt orientale, 800 m, [18°49'S, 48°18'E], I.1912, *Perrier de la Bâthie* 10927 (lectotype, P; isolectotype, FI).

Pandanus cuneatus Huynh, *Candollea* 54: 165, figs 39-42; 168, fig. 53 (1999).

Type: Madagascar. Prov. de Fianarantsoa, Ranomafana, 50 km Est de Fianarantsoa sur la route de Mananjary, traversant la rivière Namorona en partant d'Ambatolahy, 950 m, 21°45'S, 47°28'E, 4.XI.1986, *Nicoll* 131 (holo-, MO). **syn. nov. INED.**

Description

Arbre de 3-7 m de hauteur, à stipe épineux de 6-8 cm de diamètre. Feuilles de 80-100 cm de longueur, (10-)15(-16) cm de largeur au milieu, environ 2 cm près de la gaine, rétrécies progressivement vers l'apex, terminées par un acumen de 1.5 cm de longueur sur 1mm de largeur; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorses, présentes de 8-10 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement, dans la partie médiane et apicale épines minuscules; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 3-5 cm de longueur, environ 2 cm de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Polysyncarpe (3-4 syncarpes); syncarpe globuleux, sessile ou subsessile (syncarpe le plus bas), de 45-55 mm de diamètre, composé de 65-80 drupes; pédoncule trièdre, de 15-20 cm de longueur, environ 8 mm de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe de 18-20 x 8-10 x 4-5 mm, à 1/2 supérieure libre; pileus en forme de pyramide, à côtes très saillantes de 7-9 mm de hauteur, à faces légèrement concaves vers l'apex; stigmaté unique, de 2-3 x 1,8-2 mm, sessile; endocarpe de (12-)14 mm de longueur axiale, 6 mm environ de large, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, à base distante de 5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 6 x 2 mm, à centre médian, mésocarpe supérieur nul à l'apex, fibro-médulleux

latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle de 10-15 cm de longueur; de 6-8 épis, de 4-6 x 1-2 cm; pédoncule (4-)5 cm de long, environ 5 mm de large. Inflorescence mâle 15-20 x 3-6 cm; 6-10 épis, 5-6 cm de long, 1-2 cm d'épaisseur; colonne staminifère de 3-6 mm de long, 0,5-1 mm d'épaisseur ; 3-6 étamines sont directement fixées à son apex; filet de 2-3 mm environ; anthère de 4 x 1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Masoala PN, descente sur Ilampy, Antsahariradimy, 800 m, 15°25'49''S, 50°00'07''E, 23.IX.1996, *Callmander et al.* 4 (NEU). **Prov. Fianarantsoa.** [21°06'S, 47°31'E], 01.V.1972, *Cremers* 2064 (G, P, TAN); Pente du Vatovavy, Kianjavato, 45 km de Mananjary sur la route d'Ambohimahaso, 650 m, [21°15'S, 47°26'E], 05.III.1968, *Guillaumet* 2029 (PH (2x)); 10 km Est d'Ifanadiana sur route de Fianarantsoa-Mananjary, 400-500 m, [21°18'S, 47°38'30''E], 21.VIII.1968, *Guillaumet* 2200 (MO, P, PH, TAN); Andringitra RNI, 43 km Sud d'Ambalavao, 810 m, 22°13'40''S, 47°00'13''E, 22-29.XI.1993, *Lewis et al.* 848 (MO, P); Ranomafana PN, 1100 m, 21°15'S, 47°27'E, 11-15.XI.1991, *Malcomber* 1044 (BRIT, K, MO, P); 7 Km Ouest de Ranomafana, Sud du rivièr Namorona, 1000 m, [21°16'S, 47°25'E], 18.V.1987, *Schatz et Seigle* 1410 (K, MO, P, TAN); 7 Km Ouest de Ranomafana, Sud du rivièr Namorona, 1000 m, [21°16'S, 47°25'E], 05.XII.1988, *Schatz et Miller* 2430 (MO, TAN); Ranomafana PN, Vatoaranana, 1025 m, 21°17'S, 47°26'E, 02.X.2000, *Randriantafika et al.* 129 (TAN); Ranomafana PN, Talatakely, parcelle 3, [21°16'S, 47°25'E], IV-V.1992, *Rakoto* 27 (MO); Andringitra RNI, Ambahatsy, 2ème campement, 810 m, [22°13'40''S, 47°00'13''E], 06.X.1994, *Razafindrabe et al.* 102 (TAN); Andringitra RNI, Ambarongy, 720 m, [22°13'S, 47°01'E], 13.X.1994, *Razafindrabe et al.* 153 (TAN). **Prov. Toamasina.** Périnet, près du lac bleu, 865 m, 18°56'30''S, 49°25'E, 19.VIII.1997, *Callmander et al.* 40 (NEU, TAN); Mananara Nord, 5 km de Vavary en direction de Beketra 270 m, 16°22'44''S, 49°39'40''E, 03.XI.1999, *Callmander et Raveloson* 116 (NEU, TAN); Masoala PN, source d'Anaovandrano, 750 m, 15°36'20''S, 50°00'49''E, 27.IX.2003, *Callmander et Raveloson* 175 (NEU, TAN); Beforona, 600 m, [19°01'S, 48°34'E], 01.X.1973, *Cremers* 2784 (P, PH, TAN); 800 m, [18°57'S, 48°14'E], 14.II.1930, *Decary* 7174 (P); Au Sud de Moramanga, [18°56'20''S, 48°14'E], 02.IX.1942, *Decary* 18355(P); Forêt de Mantadia, 900 m, 18°55'S, 48°25'E, 09.XI.1994, *McPherson et Van der Werff* 16556 (MO); Ambodimangavalo, Ambatoharanana, Moango, forêt dense humide, 740-1200 m, 17°33'57''S, 48°53'45''E, 25.X.2000, *Ratovoson et al.* 317 (MO, P, TAN); Forêt Analamazaotra, 800 m, [18°56'S, 48°26'E], *Perrier* 11910 (P, FI); 885 m, [17°10'59''S, 48°19'E], 04.XI.1953, *Service forestier* 8000 (P); Between Moramanga et chutes de la mort, East centre, highlands, [1000 m], [19°10'30''S, 48°13'30''E], 18.III.1968, *Stone et al.* 7839 (PH (2x)); Ampasimpotsy, 47 km Sud de Moramanga, [19°10'30''S, 48°13'30''E], 18.III.1968, *Stone* 7842 (BISH, PH).

Phénologie

Infrutescence: février-décembre.

Floraison: novembre-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus leptopodus croît dans la forêt humide de basse et moyenne altitude. Généralement, cette espèce se rencontre entre 750 et 1100 m d'altitude (Fig. 144).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 19.905 km², une zone d'occupation de 135 km² et 10 sous-populations dont 4 se trouvent dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Masoala, Ranomafana, Zahamena), *P. leptopodus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable»

VU A3c; B1ab(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus leptopodus est caractérisé par un syncarpe globuleux, par un pileus pyramidal à des faces légèrement concaves vers son apex (Fig. 147) et par une feuille étroite (15 mm) progressivement rétrécie vers la partie apicale.

Huynh (1999a) a décrit une nouvelle espèce (*Pandanus cuneatus*) sur un spécimen ayant une jeune infrutescence. *Pandanus leptopodus* et *P. cuneatus* ont plusieurs caractères communs: le nombre de syncarpes par infrutescence (3-4), la forme du syncarpe (globuleux) et du pileus (pyramidal) ainsi qu'une feuille étroite, submembraneuse sur les deux tiers supérieurs et progressivement rétrécie. Le caractère discriminant, à savoir le mésocarpe supérieur large, ne nous paraît pas garantir à lui seul le rang d'espèce puisqu'il est lié à l'immaturité du syncarpe de *P. cuneatus*. De plus, *P. leptopodus* est une espèce commune dans la forêt humide de basse et moyenne altitude. Tous ces caractères nous conduisent à mettre en synonymie ces deux taxons.

Pandanus leptopodus est proche de *P. neoleptopodus* par la consistance des feuilles (feuille submembraneuse sur les deux tiers supérieurs) et par l'infrutescence polysyncarpique (3-5 syncarpes globuleux/subglobuleux de 4-5 cm de diamètre composés de 60-80 drupes environ). En revanche, cette espèce diffère de *P. neoleptopodus* par le rétrécissement apical de la feuille (progressivement rétrécie à l'extrémité supérieure) et par un pileus pyramidal à côtes saillantes tandis que *P. neoleptopodus* possède une feuille rétrécie d'une manière abrupte dans sa partie supérieure et un pileus en forme de dôme. De plus, *P. leptopodus* pousse dans la forêt humide de moyenne et basse altitude tandis que *P. neoleptopodus* croît dans la forêt littorale de l'Est sur un substrat sableux.

Pandanus leptopodus présente aussi une affinité avec *P. tolanarensis* par les caractères suivants: le nombre de syncarpes par infrutescence (4-6 syncarpes), la forme des syncarpes (globuleux) et leur dimension (4-5 cm de diamètre) (Fig. 147). En revanche, il en diffère par une feuille étroite (15 mm), munie d'épines marginales courtes (1-1,5 mm de longueur) et par un pileus en forme de pyramide tandis que *P. tolanarensis* possède une feuille large (3-4 cm) avec de longues épines marginales (3-5 mm de longueur) et un pileus généralement hémisphérique. De surcroît, *P. leptopodus* croît dans la forêt humide de moyenne et basse altitude tandis que *P. tolanarensis* pousse dans la région sud-sud-est de l'Île entre 50 et 500 m d'altitude.

Les ramifications primaires sont placées généralement en subverticilles le long du tronc; *P. leptopodus* appartient donc au modèle architectural de Stone (Guillaumet 2029; Callmander 41).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus longipes Perrier ex Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique Madagascar*, Sér. B, 3(1): 79, fig 14 b, 87: figs 16 a-d (1951).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana. Bois secs, Gneiss liasiques, Sud du Massif de Manongarivo, Nord de Maromandia, 01.XI.1908, *Perrier de la Bâthie 10933* (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbuste grêle de 2-3 m de hauteur, à tige de 3-4 cm de diamètre, à racines adventives. Feuilles de 40-60 cm de longueur, 1-1,5 cm de largeur au milieu, progressivement rétrécies à l'apex; à limbe coriace; épines marginales présentes de 5 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur de 0,5-1 mm de longueur et 2-5 mm d'espacement, dans la partie médiane de 0,8 mm de longueur et 6 mm d'espacement, dans l'apex de 0,5 mm de longueur et 1-4 mm d'espacement; épines costales présentes dans le tiers supérieur. Gaine de 4 cm de longueur, 2 cm de largeur apicale et 3 cm de largeur basale. Infrutescence monosyncarpique, terminale; syncarpe globuleux, de 6,3 cm diamètre, composé d'environ 35 drupes; pédoncule trièdre, de 15 cm de longueur, 0,7 cm de largeur à l'apex, 0,4 cm au milieu. Drupe de 15-20 x 10-15 x 5-10 mm, au 1/3 supérieur libre; pileus hémisphérique ou en forme de dôme, environ 6 mm de hauteur, à apex pointu; stigmat unique, réniforme; endocarpe de 16 mm environ de longueur axiale, 12 mm de large; loge séminale ellipsoïde, de 5 x 2 mm, à centre médian, mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Inflorescence mâle de 10-15 cm de longueur; 5-6 épis, de 2-3 x 1-1,5 cm; pédoncule de 5 cm environ de long, 5 mm d'épaisseur; colonne staminifère de 4-6 mm de long, 0,5-1 mm d'épaisseur avec 6-8 étamines directement fixées à son apex; filet de 1-2 mm; anthère de 4 x 1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Tsaratanana RN, 1200 m, 14°02'20''S, 48°47'10''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 135 et 135bis* (NEU, TAN); Manongarivo RS, 1330 m, 14°00'02''S, 48°25'51''E, 22.XI.2000, *Callmander et Wohlhauser 155* (G, NEU, TAN).

Phénologie

Floraison: novembre

Infrutescence: novembre

Distribution et habitat

Pandanus longipes est endémique des massifs du Nord Ouest entre 900 à 1330 m d'altitude (Fig. 128).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 151 km², une zone d'occupation de 75 km² et 3 sous-populations dont trois se trouvent dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Manongarivo, Tsaratanana), *P. longipes* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU D1 selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Martelli et Pichi-Sermolli (1951) ont décrit *P. longipes* sur un jeune syncarpe mais les caractères sont suffisamment précis pour distinguer des autres *Pandanus*. Nos nouvelles observations nous permettent de décrire pour la première fois le syncarpe mature de *P. longipes*: la dimension de ce syncarpe peut atteindre 6 cm de diamètre à maturité tandis que dans la description initiale (jeune syncarpe), la dimension mentionnée était inférieure de moitié. La dimension de la drupe à maturité varie de 15-20 mm de longueur tandis que la



Fig. 147. *Pandanus leptopodus* Martelli, ramification latéral portant l'infrutescence, péninsule de Masoala (Nord-Ouest) (Callmander et al. 4).



Fig. 148. *Pandanus longipes* Perrier ex Martelli, jeune fruit dans le massif de Manongarivo (Nord-Ouest) (Callmander 155).



Fig. 149. *Pandanus longipes* Perrier ex Martelli, jeune fruit dans le massif de Manongarivo (Nord-Ouest) (*Callmander 155*).

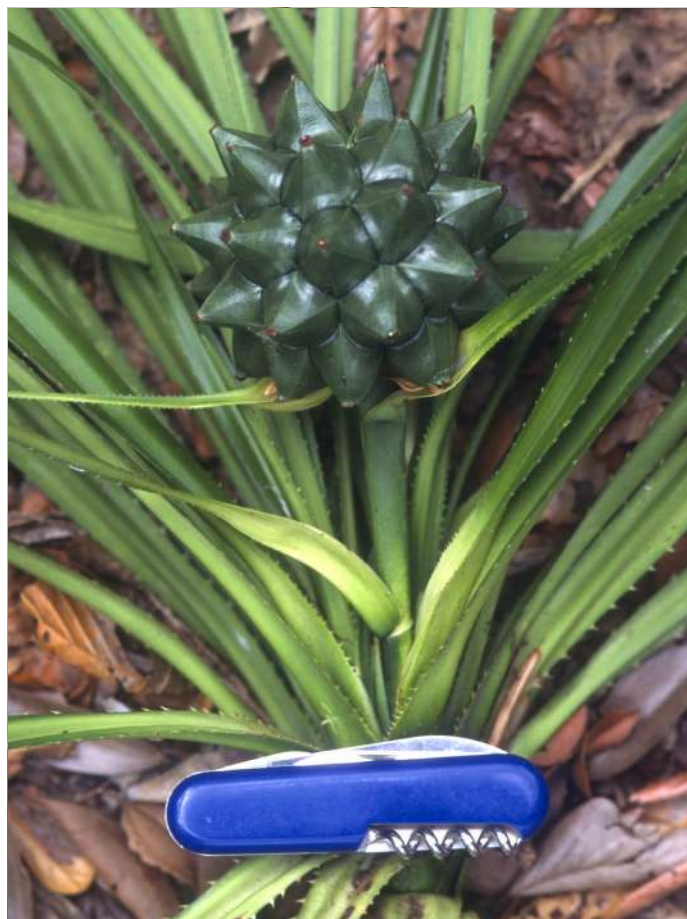


Fig. 150. *Pandanus manamboloensis* Huynh, Nord de Morondana (Ouest) (*Callmander et al. 12*).



Fig. 151. *Pandanus manamboloensis* Huynh, Nord de Morondana (Ouest) (*Callmander et al. 12*).



Fig. 152. *Pandanus manamboloensis* Huynh, Nord de Morondana (Ouest) (*Callmander et al. 12*).

longueur de la jeune drupe est de 12 mm. Dans le syncarpe mature, la partie libre de la drupe est estimée à 1/3. En revanche, dans la description de Martelli et Pichi-Sermolli (1951), la partie libre représente les deux tiers de la longueur totale, car, généralement, les drupes d'un jeune syncarpe ne sont solidaires qu'à la base ou sur une très faible hauteur.

Pandanus longipes se rapproche de *P. tsaratananensis* par son infrutescence monosyncarpique (Fig. 148), une feuille courte et étroite (40-60 x 1-1,5 cm) et des épines marginales moins longues (0,5-1,5 mm). En revanche, il se distingue de ce dernier par le syncarpe généralement globuleux, 1/3 supérieur, muni d'un pileus en forme de dôme (légèrement aplati à maturité) tandis que *P. tsaratananensis* possède un syncarpe oblong, à drupe libre dans la moitié supérieure, avec un pileus en forme de pyramide (cf. *P. tsaratananensis*).

Les ramifications primaires sont généralement en verticille le long du stipe (modèle de Scarrone) mais sur le même arbre, on peut aussi observer des ramifications alternées le long du tronc (modèle de Stone) (*Callmander et al. 1955*). (Fig. 149).

L'étude micromorphologie de la feuille révèle que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus manamboloensis Huynh, *Bulletin de la société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 124: 53, figs 5-8 (2001). *Pandanus bipyramidalis* H. St. John [in sched., *St. John* 26588].

Type: Madagascar. Prov. Majunga. Sud du rivièrè Manambolo (Tsingy de Bemaraha), 50 m, 19°09'S, 44°49'E, 16.XII.1996, *Jonking et al* 3564 (holo-, WAG).

Description

Arbre de 4-5 m de hauteur. Feuilles progressivement rétrécies à l'apex, de 80-100 cm de longueur, 2-2,5 cm de largeur au milieu, 1,2 cm environ près de la gaine, terminées par une queue de 10-15 cm de longueur sur 1 mm de largeur; limbe subcoriace-coriace; épines marginales antrorses, présentes de 5(-8) cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (1-)2 mm de long et 5-10 mm d'espacement, dans la partie médiane de 0,5-1 mm de long et environ 5 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de (4-)5(-7) cm de longueur, environ 3 cm de largeur dans la partie apicale, 8 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 40-50 mm de diamètre, composé d'environ 30 drupes; pédoncule trièdre, de 5-10 cm de longueur, 10 mm environ de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe de 25-30 x 15-20 x 7-10 mm, à 1/2 supérieure libre; pileus pyramidal, de 7-9 mm de hauteur; 1(-2) stigmate, de 2 x 1 mm; endocarpe de 14 mm environ de longueur axiale, 15 mm de large, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 8-10 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 7 x 4 mm, à centre infra-médian, mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibromédulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Majunga.** Forêt sèche caducifoliée sur roche calcaire, Nord ouest de Morondava, [50 m], [19°42'S, 44°33'E], 18.IV.1968, *Guillaumet* 2247 (P, PH, TAN); Forêt sèche caducifoliée sur roche calcaire, Nord ouest de Morondava, [50 m], [19°42'S, 44°33'E], 18.IV.1968, *Guillaumet* 2248 (P, PH (2x), TAN); Ambodiriana, Tsingy de Bemaraha, [18°40'S, 44°44'E], 21-27.I.1960, *Leandri* 2767 (FI, P); Ambodiriana, Tsingy

de Bemaraha, [100-150 m], [18°44'S, 44°54'E], 21-27.I.1960, *Leandri et Saboureau* 2768 (FI, P). **Prov. Toliara.** Forêt de Kirindy sur le chemin de *Pandanus*, 20-30 m, 20°05'S, 44°38'E, 04.IX.1996, *Callmander* 12 (NEU, TAN); 80-100 m, 20°03'01''S, 44°40'57''E, 31.XII.1998, *Callmander et al.* 77 (NEU, TAN); 23 km Nord Morondava sur la route Belo sur Tsiribihina, [80 m], [20°17'S, 44°20'E], 03.X.1961, *St John* 26584 (BISH, BR, FI, K); 23 km Nord Morondava sur la route Belo sur Tsiribihina, [80 m], [20°17'S, 44°20'E], 03.X.1961, *St John* 26588 (BISH, G, K); 15 km à l'Est de l'Ankilirimotsy, [18°51'S, 44°52'E], 28.III.1993, *Villiers et al.* 4970 (P).

Phénologie

Infrutescence: septembre-avril.

Distribution et habitat

Pandanus manamboloensis pousse sur le plateau calcaire de Bemaraha et au nord de Morondava (côte ouest) (Fig. 140).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 2.387 km², une zone d'occupation de 63 km² et 7 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aires Protégées de Madagascar (Bemaraha), *P. manamboloensis* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B1ab(ii,iii)2ab(ii,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Les *Pandanus* poussant dans le domaine de l'Ouest en particulier sur le plateau calcaire de Bemaraha et ses environs sont très proches les uns des autres. Leurs feuilles sont généralement courtes (<70 cm) et étroites (<25 mm) avec parfois de longs flagelles. Elles sont munies d'épines marginales saillantes et toujours rétrécies progressivement vers l'extrémité supérieure. Leurs syncarpes sont globoïdes, généralement composés de 6-15 drupes et la partie libre de la drupe est assez dominante (au moins la moitié de la longueur totale de la drupe). Les drupes possèdent souvent des pileus en forme de pyramide (Annexe 1).

Pandanus manamboloensis est caractérisé par une drupe dont la moitié supérieure est libre, un pileus pyramidal et par une feuille longue et large (80-100 x 2-2,5 cm). Son syncarpe est composé d'environ 30 drupes (Fig. 150).

Pandanus manamboloensis présente des affinités avec *P. stellatus*: un syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre), une drupe à pileus pyramidal et une drupe libre dans sa moitié supérieure. En revanche, *P. manamboloensis* diffère de *P. stellatus* par une feuille longue (80-100 cm), coriace/subcoriace dans les deux tiers supérieurs et par un syncarpe composé de 30 drupes. *P. stellatus* possède généralement une feuille courte (20 cm), une feuille submembraneuse et un syncarpe généralement constitué de 15 drupes (Annexe 1).

Pandanus manamboloensis a aussi une étroite affinité avec *P. oligocarpus* et *P. membranaceus* par la forme générale de la feuille (étroite et rétrécie progressivement vers l'apex), la forme et la dimension du syncarpe (globuleux et 4-5 cm de diamètre). En revanche, elle possède un syncarpe composé de 30 drupes, une drupe longue (25-30 mm), une feuille munie d'un long flagelle (10-15 cm) et une drupe libre seulement dans sa ½ supérieure, se distinguant ainsi de *P. oligocarpus* et *P. membranaceus* qui possèdent un syncarpe composé

d'un petit nombre de drupes (6-12), une drupe de 10-15 mm de longueur, une feuille sans long flagelle et une drupe dont les deux tiers supérieurs restent libres (Annexe 1).

Finalement, *P. manamboloensis* est proche de *P. flagellibracteatus* (sect. *Mammillarisia*) par les caractères suivants: une feuille progressivement rétrécie avec de long flagelle, un syncarpe globuleux ayant des drupes à pileus pyramidal. Mais il en diffère par la portion libre de la drupe (1/2) et le nombre de stigmat (1 rarement 2) tandis que *P. flagellibracteatus* possède une drupe libre dans le 1/3 supérieur et généralement 2 stigmates (rarement 1). A noter que ces deux espèces poussent sur le plateau calcaire de Bemaraha. La ressemblance entre ces deux espèces appartenant à deux sections différentes (sect. *Mammillarisia* et sect. *Souleyetia*) souligne encore une fois la forte affinité entre ces deux sections.

Nos observations sur le terrain permettent de compléter les connaissances sur l'architecture de cette espèce qui possède des ramifications latérales en verticilles le long du stipe (modèle de Scarrone) et de nombreuses racines échasses formant une sorte de cône à la base du stipe (*Callmander 12*) (Figs. 151, 152).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus membranaceus Huynh, *Candollea* 54: 162, fig. 15-18; 168, fig. 52 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Majunga, 14 km à l'Est d'Antsalova, [18°41'S, 44°43'E], 18.III.1993, *Villiers et al.* 4833 (holo-, P; iso-, MO).

Description

Arbuste grêle d'environ 4 m de hauteur, plus ou moins lianescent. Feuilles amplexicaules, progressivement rétrécies à l'apex, de (30-)35(-40) cm de longueur, 8(-10) mm de largeur au milieu, 8 mm environ près de la gaine, terminées par une queue de 3 cm de longueur sur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorses, présentes de 1-1,5 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (3-)5(-6) mm de long et 5-15 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 1,5-2 mm de long et 10-15 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 1 mm environ de long et 2-5 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 1-1,5 cm de longueur, 7 mm environ de largeur dans la partie apicale, 1 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de (3-)4 cm de diamètre, composé d'environ 9-12 drupes; pédoncule trièdre, de 3-5 cm de longueur, 5 mm environ de largeur à l'apex, 3 mm au milieu. Drupe de 10-15 x 10-15 x 9-11 mm, libre dans les deux tiers supérieurs; pileus pyramidal, de 8 mm environ de hauteur; stigmat unique, de 2 x 1 mm, stipité; endocarpe de 12 mm environ de longueur axiale, 10 mm environ de large, à apex distant de 2-4 mm de la base des stigmates, à base distante de 1-3 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 5 x 4 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Majunga.** Ambinda, Andranopasasa, Bemaraha, Antsalova, 90 m, 18°42'28''S, 44°42'58''E, 01.III.1995, *Labat et al.* 2649 (K, G, MO, P, TAN); Antsalova, Ambinda, Andranopasasa, forêt caducifoliée, 24°45'S 46°42'E, 11.VII.1996, *Laha 147* (MO, P, TAN); forêt sèche caducifoliée sur calcaire de Bemaraha, vers Ambodiriana Est d'Antsalova, [18°40'S, 44°44'E], 21-27.I.1960, *Leandri 2654* (P);

Forêt sèche caducifoliée sur calcaire, vers Bevary, 400-600 m, [18°37'S, 44°48'E], 27.I-05.II.1960, *Leandri* 2890 (P); Bemaraha RN, 100 m, [18°48'S, 44°37'E], 24.II.1961, *Réserves Naturelles* 11082 (P).

Phénologie

Infrutescence: janvier-juillet.

Distribution et habitat

Pandanus membranaceus est endémique de la forêt sèche du plateau calcaire des Tsingy du Bemaraha du domaine occidental (Fig. 144).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 27 km², une zone d'occupation de 45 km² et 2 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Bemaraha), *P. membranaceus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c B1ab(iii)2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus membranaceus est caractérisé par un syncarpe composé d'un petit nombre de drupes (9-12), une drupe aussi longue que large (10-15 mm de longueur, 10-15 mm de largeur), libre dans ses deux tiers supérieurs, une feuille munie de longues épines marginales près de la gaine ((3-)5(-6) mm) et par un stigmate stipité.

Pandanus membranaceus a des affinités avec *P. oligocarpus* par son syncarpe constitué d'un petit nombre de drupes (6-12), une drupe dont les deux tiers restent libres et une feuille à longues épines marginales (environ 4 mm) (Annexe 1). Cependant, il s'en distingue par un stigmate stipité et par une drupe aussi longue que large tandis que *P. oligocarpus* possède un stigmate sessile et une drupe plus longue que large (Fig. 153).

Vu la forte ressemblance des caractères entre *P. membranaceus* et *P. oligocarpus*, des missions sur le plateau de calcaire de Bemaraha permettraient donc de trancher si ce taxon doit être maintenu au rang d'espèce ou non.

L'étude micro-morphologique de la feuille montre que la cellule polaire du stomate est dépourvue des papilles sur la face abaxiale (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus neoleptopodus Pic. Serm., *Mémoire de l'Institut Scientifiques de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 71, figs 11 f-l, 79: fig 14 a, (1951).

Type: Madagascar. Prov. Toamasina, Bois sablonneux de Tampina au Sud de Toamasina, [0-10 m], [18°31'S, 49°17'E], 01.XI.1920, *Perrier de la Bâthie* 13289 (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbre de 3-4 m de hauteur, à stipe épineux de 5-8 cm de diamètre. Feuilles de 100-120 cm de longueur, 3-3,5 cm de largeur au milieu, 3 cm environ près de la gaine, brusquement rétrécies à l'apex et terminées par un acumen de 5 cm de longueur sur 1mm de largeur; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorses, présentes de (7-) 10 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de long et 5-7 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 8-10 cm de longueur, 3 cm environ



Fig. 153. *Pandanus membranaceus* Huynh, détail du fruit de Leandri 2890.



Fig. 154. *Pandanus neoleptopodus* Pic. Serm., détail du fruit de l'holotype (P) (Perrier de la Bâthie 13289).



Fig. 155. *Pandanus neoleptopodus* Pic. Serm., détail du fruit de Rabehevitra et al. 522.



Fig. 156. *Pandanus neoleptopodus* Pic. Serm., dans la forêt littorale de Tampolo (Centre-Est) (Callmander et al. 36).

de largeur dans la partie apicale, 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (3-5 syncarpes); syncarpes subglobuleux/ovoïdes, de 4-5 x 3-4 cm, composés de 60-80 drupes; pédoncule trièdre, de 13-15 cm de longueur, 8 mm environ de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe de (13-)15 x (8-)10 x (4-)7 mm, libre dans le 1/3 ou la 1/2 supérieur; pileus pyramidal court, de 5 mm de longueur, à faces légèrement convexes; stigmate unique, de 2 x 1 mm; endocarpe de 8 mm environ de longueur axiale; 6 mm environ de large, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 5 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Toamasina.** Tampolo, 8 km de Fénérive-Est, 0-10 m, 17°17'09''S, 49°24'22''E, 30.VII.1997, *Callmander et al.* 36 (NEU, TAN). – Manompana, Soanierana Ivongo, 26.XI.1970, *Guillaumet* 2536 (KLU, TAN). – Forêt sublittorale de Vohibola, Brickaville, 18°35'36''S, 49°13'51''E, 10.II.2003, *Rabevohitra et al.* 4442 (MO). – Forêt de Vohibola, Brickaville, 16 m, 18°34'12''S, 49°14'18''E, 03.VIII.2003, *Razakamalala et Rabehevitra* 667 (MO, P, TEF) . – Entre Ambila lemaitso et Brickaville, 0-100 m, 11-28.III.1968, *Stone* 7819 (PH). – **Prov. Fianarantsoa**, Analazaha, 22 m, 23°10'S, 047°43'E, 26.VIII. 2003, *Rabehevitra et al.* 522 (MO, P, TAN).

Phénologie

Infrutescence: février-novembre.

Distribution et habitat

Pandanus neoleptopodus pousse sur le sable de la forêt littorale ou sub-littorale de la côte Est (Fig. 125).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 7815 km², une zone d'occupation de 36 km² et 3 sous-populations dont aucune ne se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar, *P. neoleptopodus* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(i, ii, iii) 2ab(i, ii, iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus neoleptopodus présente une grande affinité avec *P. leptopodus* par la consistance des feuilles (feuille sub-membraneuse sur les deux tiers supérieurs) et par l'infrutescence polysyncarpique (3-5 syncarpes globuleux/subglobuleux de 4-5 cm de diamètre composés d'environ 60-80 drupes). En revanche, cette espèce diffère de *P. leptopodus* par le rétrécissement apical de la feuille (rétrécie brusquement à l'apex) et par un pileus pyramidal à faces légèrement convexes (Fig. 154) tandis que *P. leptopodus* possède une feuille rétrécie progressivement dans sa partie supérieure et un pileus pyramidal à faces légèrement concaves. De plus, *P. neoleptopodus* croît dans la forêt littorale de l'Est sur un substrat sableux tandis que *P. leptopodus* pousse dans la forêt humide de moyenne et basse altitude. Martelli et Pichi-Sermolli (1951) signalent la ressemblance entre *P. neoleptopodus* et *P. leptopodus* lors de la description des deux taxa.

Pandanus neoleptopodus se rapproche aussi de *P. tolanarensis* par une feuille large (>3 cm) brusquement rétrécie à l'apex et par une infrutescence polysyncarpique (3-5). Mais, cette dernière espèce s'éloigne de *P. neoleptopodus* par un syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre), par une longue portion libre de drupe (deux tiers), par un pileus pyramidal long (15 mm) à face légèrement concave et par une feuille à épines marginales longues (3-5 mm)

tandis que *P. neoleptopodus* possède un syncarpe ovoïde/subglobuleux (4-5 x 3-4 mm), une partie libre de drupe plus réduite (1/3-1/2), un pileus pyramidal court (5 mm) à faces légèrement convexes (Fig. 78) et une feuille à épines marginales courtes (1-1,5 mm) (Fig. 155). Par ailleurs, *P. neoleptopodus* croît dans la forêt littorale sur substrat sableux tandis *P. tolanarensis* pousse entre 200-500 m d'altitude dans la région du Sud-Est.

Les ramifications primaires sont en verticilles le long du stipe (Fig. 156) et ceci montre que *P. neoleptopodus* appartient au modèle architectural de Scarrone.

L'étude micro-morphologique de la feuille montre que les cellules polaires du stomate abaxial sont dépourvues de papilles, d'où l'appartenance à la classe I (Huynh 1974).

***Pandanus oligocephalus* Baker, *Journal of Linnean Society* 21: 448 (1885).**

Type: Centre de Madagascar, XII. 1883, *Baron 1666* (holo-, K).

Pandanus microcephalus Baker, *Journal of Linnean Society* 21: 447 (1885).

Type: Centre de Madagascar, XII.1883, *Baron 2321*(holo-, K). **syn. nov. INED.**

Pandanus punctulatus Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique Madagascar*, Sér. B, Biol. Vég. 3 (1): 74-75, fig. 13 a-c (1951).

Type: Madagascar. Prov. de Fianarantsoa, sur basalte, bas Matitanana, [22°26'S, 47°55'E], 01.X.1911, *Perrier 11903* (holo-, P; iso-, FI). **syn. nov. INED.**

Arbuste de 2-4 m de hauteur, à stipe épineux de 4-5 cm de diamètre, à racines adventives jusqu'environ 1 m de hauteur. Feuille de 50- 60 cm de longueur, 2-2,5 cm de largeur au milieu, 1,5-2 cm au-dessus de la gaine, brusquement rétrécie à l'apex; à limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs, coriace dans 1/3 inférieur à plis latéraux inermes; épines marginales présentes de 4 cm au-dessus de la base jusqu'au sommet, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de longueur et 2-5 mm d'espacement, dans le tiers moyen jusqu'environ 0,7 mm de long et 3-5 mm d'espacement, dans le tiers supérieur jusqu'à 0,3 mm de longueur 1mm d'espacement; épines costales présentes dans les deux tiers supérieurs. Gaine de 5 cm de longueur, 2(-3) cm de largeur à l'apex, 3 cm de largeur à la base; à veines longitudinales et à alvéolules sur les deux faces. Infrutescence monosyncarpique, rarement avec un syncarpe avorté, terminale; syncarpe globuleux-subgloboïde, de 4-5 cm de diamètre, composé de 30-60 drupes; pédoncule trièdre, de 10 cm de longueur, 7 mm de largeur à l'apex, 5 mm au milieu. Drupe bipyramidale, de 15-20 x 8-10 x 5-8 mm, à 1/2 supérieure libre; pileus pyramidal, à côtes saillantes, pointu, de 8-10 mm de hauteur; stigmat unique, réniforme, 2 x 1,5 mm, sessile; endocarpe de 10-15 mm de longueur axiale, de 5-7 mm de largeur, à apex distant de 1 mm de la base de stigmat, à base distante de 5 mm de la base de drupe; loge séminale ellipsoïde, de 7 x 4 mm, à centre médian, mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibreux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Fianarantsoa.** Route Farafangana-Vangaindrano, vestige de forêt côtière, [23°20'50''S, 47°36'50''E], 01.XII.1963, *Bosser 18709* (TAN). – Vondrozo, [720 m], [22°49'S, 47°16'E], 04.IX.1926, *Decary 5058* (FI, P). – Sud de Farafangana, près de du village Mahabo, 25 m, 23°11'09''S, 47°42'22''E, 09.XI.2001, *McPherson et Rabenantoandro 18379* (MO). – Sud de Farafangana, près de Manombo

Réserve, 50 m, 23°04'02''S, 47°40'14''E, 17.XI.2001, *McPherson et Rabenantoandro 18443* (G, MO, TAN). – **Prov. Toamasina.** Masoala PN, Ambanizana, 0-720 m, 15°42'30''S, 49°57'46''E, 01.IX.1997, *Aridy et Toly 289* (MO). – Masoala PN, Antsariradimy, descente sur Ilampy, 800 m, 15°25'42''S, 50°00'07''E, 23.IX.1996, *Callmander et al. 5* (NEU, TAN). – Masoala PN, Antsariradimy, descente sur Ilampy, 800 m, 15°25'36''S, 50°00'14''E, 23.IX.1996, *Callmander et al. 6* (NEU, TAN). – Est d'Ambatondrazaka, 950 m, 17°28'52''S, 48°44'51''E, 22.VII.1997, *Callmander et al. 26* (NEU, TAN). – Zahamena RNI, 890 m, 17°29'40''S, 48°45'35''E, 22.VII.1997, *Callmander et al. 27-28* (NEU, TAN). – Est d'Ambatondrazaka, bord de Manambato, 895 m, 17°31'02''S, 48°45'15''E, 22.VII.1997, *Callmander et al. 30* (NEU, TAN). – Est d'Ambatondrazaka, 950 m, 17°31'37''S, 48°45'33''E, 26.VII.1997, *Callmander et al. 32* (NEU, TAN). – Mananara Nord, 5 km de Vavary en direction Est, Beketra, 270 m, 16°22'44''S, 49°39'40''E, 03.XI.1999, *Callmander et Raveloson 119* (NEU, TAN). – Forêt littorale sur sable, [24°17'S, 47°16'E], 06.VII.1971, *Guillaumet 3852* (TAN, PH). – Varahina, forêt de l'Est aux confins du pays Sihanaka, 19.VIII.1937, *Jardin Botanique 2762* (P). – Masoala Péninsule, piste à l'Est du village Hiaraka, 350-400 m, [15°30'S, 49°56'E], 09.X.1986, *Lowry et al. 4044* (MO, PH, TAN).

Phénologie

Infrutescence: avril-décembre.

Distribution et habitat

Pandanus oligocephalus est une espèce commune de la forêt humide de basse altitude et de la forêt littorale orientale (Fig. 140).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 16,6017 km², une zone d'occupation de 90 km² et 12 sous-populations dont 3 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Mananara-Nord, Masoala, Zahamena), *P. oligocephalus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus oligocephalus a été décrit sur un échantillon à maturité incomplète (*Baron 1666*: Figs. 157, 158). Il est alors considéré comme possédant une infrutescence polysyncarpique (2 ou 3 syncarpes), caractère confirmé par Warburg (1900). L'observation minutieuse de l'holotype à Kew, des autres collections dans les herbiers et de nos récoltes nous permet de rectifier les caractères diagnostiques. *P. oligocephalus* possède bien une infrutescence monosyncarpique et les syncarpes de l'holotype sont avortés. Il possède donc les caractères discriminants suivants: présence d'alvéolules sur les deux faces foliaires près de la gaine, feuille submembraneuse dans les deux tiers supérieurs et rétrécie d'une manière abrupte à l'apex, épines marginales de 1-1,5 mm de long, pileus pyramidal et infrutescence monosyncarpique. Ces caractères sont identiques chez *P. microcephalus*. Le fruit de ce dernier est jeune et il semble qu'il soit muni d'un plus grand nombre de drupes mais ceci ne justifie pas la description d'un autre taxon. A noter que *P. oligocephalus* a une large répartition et il est donc normal d'observer une légère variation de nombre des drupes par syncarpe.

Pandanus oligocephalus se distingue des autres espèces par: pileus pyramidal généralement à faces planes possédant des côtes saillantes (Fig. 159), feuilles submembraneuses dans les deux tiers supérieurs et munies de nombreux alvéolules sur les deux faces (près de la gaine) (Fig. 160), feuilles rétrécies généralement d'une manière abrupte à l'apex et syncarpe globuleux de 4-5 cm de diamètre, composé d'environ 30-60 drupes (Fig. 159).



Fig. 157. *Pandanus oligocephalus* Baker, Holotype à Kew (Baron 1666).



Fig. 158. *Pandanus oligocephalus* Baker, Holotype à Kew (Baron 1666).



Fig. 159. *Pandanus oligocephalus* Baker, péninsule de Ma-soala (Callmander et al. 12).



Fig. 160. *Pandanus oligocephalus* Baker, Partie basale des feuilles de McPherson et Rabenantoandro 18379.



Fig. 161. *Pandanus microcephalus* Baker, Holotype à Kew (Baron 2321).



Fig. 162. *Pandanus microcephalus* Baker, Holotype à Kew (Baron 2321).



Fig. 163. *Pandanus oligocephalus* Baker, collection McPherson et Rabenantoandro 18443.



Fig. 164. *Pandanus oligocephalus* Baker, collection McPherson et Rabenantoandro 18379.

Ces caractères discriminants sont aussi rencontrés chez *P. microcephalus*, taxon décrit sur un jeune syncarpe par Baker (*Baron 2321*: Figs. 161, 162). Le nombre de drupes est supérieur au type de *P. oligocephalus* mais c'est la seule différence notable. Il en est de même pour *P. punctulatus* décrit par Martelli (Martelli et Pichi-Sermolli 1951) qui ne peut non plus être maintenu au rang d'espèce. Le nom de *P. oligocephalus* doit être retenu pour suivre le code de nomenclature bien que le type de *P. punctulatus* possède un syncarpe mature et bien plus représentatif de ce taxon. Nous préférons *P. oligocephalus* à *P. microcephalus* car ce dernier possède un syncarpe jeune et très peu représentatif de l'espèce.

Nous remarquons que les échantillons provenant de la côte sud-est à basse altitude (*McPherson et Rabenantoandro 18443* et *Perrier de la Bâthie 11903*) possèdent généralement plus de drupes (60) et des feuilles abruptement rétrécies dans la partie terminale (Fig. 163). Les espèces des forêts de basse altitude dans la région centrale (*Callmander et al. 26, 27, 28*) possèdent généralement moins de drupes (30) et des feuilles rétrécies dans la partie terminale. Ces différences pourraient défendre un statut infraspécifique pour les espèces du sud-est mais il existe des récoltes morphologiquement intermédiaires (*McPherson et Rabenantoandro 18379*) qui ne permettent pas de trancher de façon définitive (Fig. 164).

Pandanus oligocephalus forme un groupe d'espèces morphologiquement isolé avec *P. leptopodus* et *P. neoleptopodus* par la consistance de leur feuille (feuille submembraneuse dans les deux tiers supérieurs), le pileus en forme de pyramide souvent aigu. Cependant, *P. oligocephalus* se distingue de *P. leptopodus* par une feuille brusquement rétrécie à l'apex et une infrutescence monosyncarpique tandis que *P. leptopodus* a une feuille rétrécie progressivement vers l'apex et une infrutescence polysyncarpique (3-4). *P. oligocephalus* diffère de *P. neoleptopodus* par une feuille courte et étroite (50-60 x 2-2,5 cm) et par une infrutescence monosyncarpique tandis que *P. neoleptopodus* possède une feuille longue et large (120-100 x 3-3,5 cm) et une infrutescence polysyncarpique.

Les ramifications primaires sont placées en verticilles le long du stipe et ceci lui confère un modèle architectural de Scarrone

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papilles (classe I) (selon Huynh 1974).

Pandanus oligocarpus Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifiques de Madagascar*, sér. B, 3(1): 68, fig. 9 (1951).

Type: Madagascar, Prov. Majunga. Bois secs, sable de l'Ankarafantsika, [80 m], [16°08'30''S, 47°30'00''E], XII.1910, *Perrier de la Bâthie 11895* (lectotype, P; isolectotype, FI).

Pandanus bemarahensis Huynh, *Candollea* 54: 163, figs 19-22; 167, fig. 50 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Majunga. Est d'Antsalova Tsingy de Bemaraha, [18°40'S, 44°47'E], 03.III.1975, *Cremers 3799-bis* (holo-, P). **syn. nov. INED.**

Pandanus subglobosus St John, *Pacific Science* 12: 134-135, fig. 256 a-h; 136, fig. 266 (1968).

Type: Madagascar. Prov. Majunga. 20 km Nord-Est de Majunga, Amaninombo, [10 m], [15°40'S, 46°37'E], 08.VIII.1961, *St John* 26533 (holo-, BISH; iso-, BR, K, P, TAN). **syn. nov. INED.**

Description

Arbuste grêle, plus ou moins lianescent. Feuilles amplexicaules, progressivement rétrécies à l'apex, de (40-)65 cm de longueur, (5-) 8(-10) mm de largeur au milieu, 9 mm environ près de la gaine, terminées par une queue de 4 cm de longueur sur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe subcoriace; épines marginales antrorsées, présentes de 2,5-3 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à (1-3-)4 mm de long et 2-3 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 0,5-1 mm de long et 5-7 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 2-3 cm de longueur, 15 mm environ de largeur dans la partie apicale, 5 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de (4-)5 cm de diamètre, composé d'environ 6-12 drupes; pédoncule trièdre, de 3-5 cm de longueur, 5 mm environ de largeur à l'apex, 3 mm au milieu. Drupe de 15-20 x 9-11 x 8-10 mm, libre dans les deux tiers supérieurs; pileus pyramidal, à faces légèrement convexes, de (12-)15 mm de hauteur; stigmat unique, de 1 x 0,8 mm; endocarpe de 12 mm environ de longueur axiale, 13 mm de large, à apex distant de 1-2 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 4 x 3 mm, à centre médian à légèrement infra-médian, mésocarpe supérieur étroit, fibreux; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar, **Prov. Majunga**. Est d'Antsalova Tsingy de Bemaraha, [18°40'S, 44°47'E], 03.III.1975, *Cremers* 3799 (PH (2x), TAN); aux environs de l'ancien poste militaire, [18°37'S, 44°48'E], II.1960, *Leandri et Saboureau* 2958 (MO, P); rocaillies sèches et ombragées du plateau d'Antanimena (Boina), [100-200 m], [16°28'30S, 46°11'30E], 01.VI.1906, *Perrier de la Bâthie* 10937 (FI, P); Ambondromamy, 16°22'S, 047°10'E, 17.IV.2007, *Razakamalala et al.* 3387 (MO, P, TAN); Amaninombo, 20 km North east of Majunga, 2 km inland, [10 m], [15.40S 46.37 E], 8.VIII.1961, *St John* 26534 (BISH).

Phénologie

Infrutescence: décembre-août.

Distribution et habitat

Pandanus oligocarpus pousse sur le plateau calcaire et le sable entre Antsalova et Majunga (Domaine occidental) (Fig. 128).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 19212 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Bemaraha), *P. oligocarpus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B1ab(iii) 2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus oligocarpus est caractérisé par un syncarpe formé d'un petit nombre de drupes (6-12), libres dans les deux tiers supérieurs, par un pileus pyramidal à faces légèrement convexes et par une feuille étroite (environ 8 mm) munie généralement de longues épines marginales (1-4 mm) près de la gaine (Annexe 1).

Huynh (1999a) et St John (1968) ont respectivement décrit *P. bemarahensis* et *P. subglobosus* qui possèdent peu ou pas de caractères distinctifs avec *P. oligocarpus* mais seulement une légère variation de la forme du pileus et la longueur des feuilles. Perrier de la Bâthie avait noté sur sa collection (Perrier 11895) que *P. oligocarpus* est une espèce très commune dans le sous-bois sec (calcaires, basaltes ou sables) de cette région (Martelli et Pichi-Sermolli 1951). Selon nous, *P. bemarahensis* et *P. subglobosus* doivent être considérés comme synonymes de *P. oligocarpus* (Figs. 165-167).

Pandanus oligocarpus est proche de *P. membranaceus* car ce dernier possède un syncarpe constitué par un petit nombre de drupe (9-12), une drupe dont les deux tiers supérieurs restent libres et une feuille à longues épines marginales (3-6 mm) (Annexe 1). Cependant, *P. oligocarpus* se distingue par un stigmate sessile et une drupe plus longue que large en général tandis que *P. membranaceus* possède un stigmate stipité (Huynh 1999a : fig. 52) et une drupe aussi longue que large. De nouvelles récoltes seront nécessaires pour trancher sur une éventuelle synonymie entre ces deux taxa proches du point de vue morphologique et poussant dans les mêmes conditions écologiques.

Pandanus oligocarpus est une espèce à port grêle et parfois, presque lianescent en raison de ses nombreuses racines échasses (Fig. 168).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papilles (classe I) (Huynh 1974).

Pandanus pristis B.C. Stone, *Adansonia*, sér. 2, 11(2): 320, fig. 1; 321, fig. 2a-f; 322, fig. 3 (1971).

Type: Madagascar. Prov. Antsiranana, Jardin Botanique de Munich, Plante provenant du Plateau calcaire de l'Ankarana, 200-300 m, [12°56'S 49°06'E], 20.XI.1970, *Bogner 351* (holo-, KLU; iso-, M).

Description

Arbuste grêle de 1-2 m de hauteur. Feuilles à rayures blanchâtres sur la face abaxiale, brusquement rétrécie à l'apex, de 30-40 cm de long, 4-5 cm de large dans la partie médiane; épines marginales présentes à partir de 2,5 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex; épines marginales robustes, de 7-10 mm de long et 2-4 mm de largeur basale avec un espacement de 5-9 mm près de la gaine, dans la partie médiane longues de 4-5 mm et espacées de 15-20 mm, dans la partie apicale longues de 1-1,5 mm et espacées de 1-2 mm; épines costales présentes dans le tiers supérieur de la feuille. Gaine de 2,5 cm de longueur, 3 cm de largeur apicale, 4,5 cm de largeur basale. Infrutescence monosyncarpique, terminale. Syncarpe oblong-ovoïde, de 7 x 5 cm, composé de 70-75 drupes; pédoncule trièdre de 12 cm de long, 5-6 mm de large. Drupe de 18-21 mm de long, 10-12 mm de large, au 1/3-1/2 libre, pileus généralement pyramidal et acuminoïde à 1(-2) stigmate, de 2,5 x 2 mm. Colonne staminifère de 2 mm environ de long, 1 mm d'épaisseur et 3-5 étamines directement fixées à son apex (étamines en pseudo-ombelle). Anthère oblongue, de 3 x 0,8 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Forêt de Mahory, à l'Est de l'Ankarana, [300-400 m], [12°49'S, 49°14'E], 14.VIII.1973, *Cremers 2467* (KLU, MO, P, PH, TAN); Massif de l'Ankarana, [200 m], [12°57'S, 49°07'E], 03.VIII.1968, *Guillaumet 2177* (K, PH, TAN); Calcaires de l'Ankarana, [50 m], [13°00'S, 49°14'E], 01.I.1938, *Humbert 18807bis*

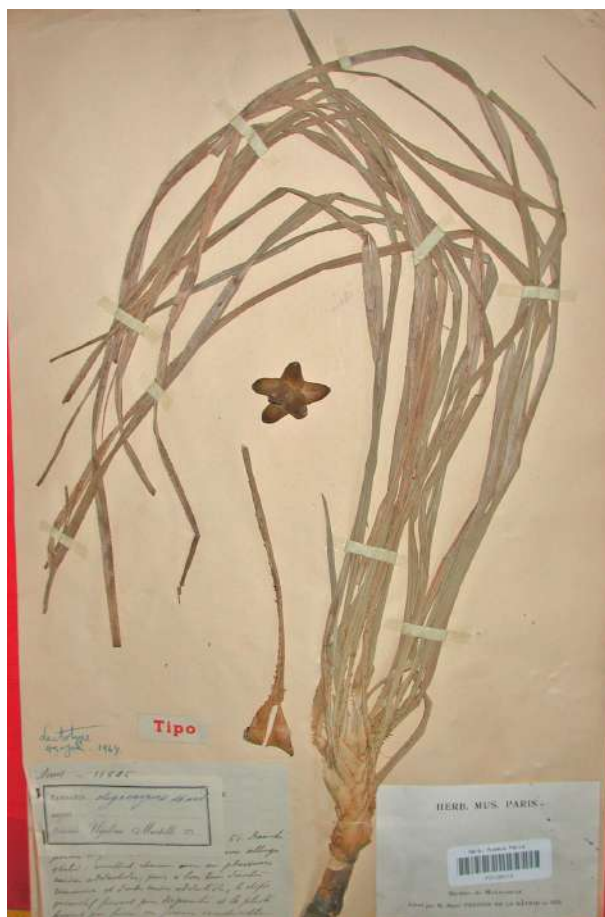


Fig. 165. *Pandanus oligocarpus* Martelli, Holotype à Paris (Perrier de la Bâthie 11895).



Fig. 166. *Pandanus subglobosus* H. St. John, isotype Kew, détail des épines basales (St. John 26533).



Fig. 167. *Pandanus subglobosus* H. St. John, isotype Kew, détail d'un syncarpe (St. John 26533).



Fig. 168. *Pandanus oligocarpus* Martelli, dans la région Nord de Mahajunga (Razakamalala et al. 3387).

(P); collines et plateau calcaire de l'Ankarana, [30-350 m], [12°50'S, 49°14'E], II.1960, *Humbert 32582A* (MO, P).

Phénologie

Infrutescence: août

Floraison: novembre (plante du jardin botanique de Munich).

Distribution et habitat

Pandanus pristis est endémique du plateau calcaire de l'Ankarana (Nord) (140).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 25 km², une zone d'occupation de 27 km² et 2 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Ankarana), *P. pristis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN B1ab(iii)2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Dr. Werner Rauh a récolté une jeune plante de *Pandanus* sur le massif calcaire de l'Ankarana et il l'a plantée au Jardin Botanique de Munich. Cette plante a fleuri en 1970 et Bogner l'a récoltée et soumise à Stone pour identification et finalement description comme une nouvelle espèce: *P. pristis*. Sa description repose donc sur une inflorescence mâle récoltée au Jardin Botanique de Munich (Stone 1971a) (Fig. 169). Cette espèce est caractérisée par une feuille très particulière qui présente des bandes de coloration blanche à la face abaxiale (rayure blanche). Huynh (2001) a constaté à juste titre que c'est la seule espèce malgache possédant une telle structure foliaire.

La fleur mâle de *P. pristis* ressemble à celle de *P. biceps* B. C. Stone qui a été récolté sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Stone 1971a). Stone a ainsi conclu que *P. biceps* et *P. pristis* sont probablement des espèces affines, appartenant au même sect. *Mammillarisia* (Stone 1971a). La redécouverte de *P. pristis* par Cremers (2467) sur le plateau de calcaire de l'Ankarana a finalement permis de décrire le syncarpe de cette espèce et de la placer dans la sect. *Souleyetia* car sa drupe possède généralement un stigmate réniforme (Stone 1975a).

Pandanus pristis est proche de *P. grallatus* par l'existence de feuilles munies d'épines marginales très saillantes mais cette espèce diffère de cette dernière par la feuille à rayure blanchâtre, par le pileus généralement pyramidal et acuminoïde et par le nombre de stigmate (1) tandis que *P. grallatus* possède une feuille sans bande blanche, un pileus généralement en forme de dôme avec l'apex incomplètement soudé et plusieurs stigmates (4-8).

Pandanus pristis ressemble aux *P. dyckiioides* et *P. latistigmaticus* par une feuille à épines marginales longues (4-7 mm), par un stigmate assez grand et par un syncarpe globuleux ou subglobuleux. En revanche, il diffère de ces derniers par une feuille large (4-5 cm) munie des rayures blanchâtres et brusquement rétrécie à son extrémité supérieure tandis que *P. dyckiioides* et *P. latistigmaticus* possèdent une feuille sans bande blanchâtre, étroite (1-2 cm) et progressivement rétrécie vers son apex. De plus, *P. pristis* est endémique de la forêt sèche du plateau calcaire de l'Ankarana tandis que *P. dyckiioides* pousse dans le domaine du Centre et aux confins du domaine de l'Est et de l'Ouest et *P. latistigmaticus* croît à la Montagne d'Ambre (îlot de forêt sempervirente cantonnée au milieu de la forêt sèche du Nord) et dans la partie humide du complexe forestier de Daraina.

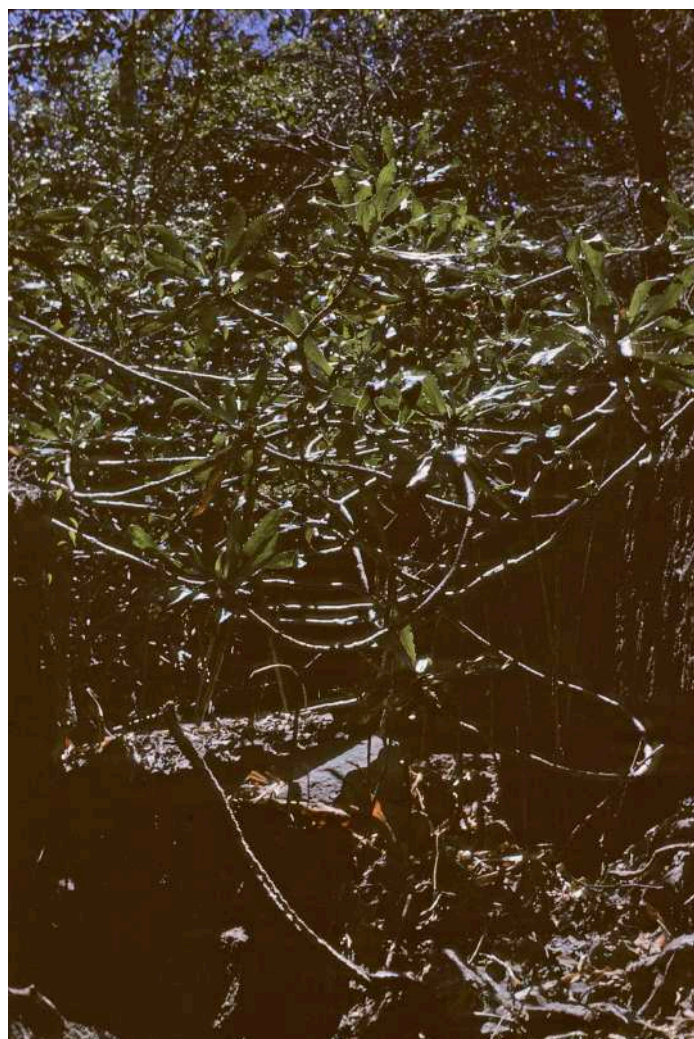


Fig. 169. *Pandanus pristis* B.C. Stone, Holotype à KUL (Bogner 351).

Fig. 170. *Pandanus pristis* B.C. Stone, dans le massif de l'Ankarana (Cremers 2467) (Photo: G. Cremers).



Fig. 171. *Pandanus pristis* B.C. Stone, dans le massif de l'Ankarana (Guillaumet 2177) (Photo: J.-L. Guillaumet).

L'architecture de *P. pristis* est difficile à placer dans l'un des quatre grands modèles (Guillaumet 1973). Mais la structure la plus proche de l'arbre de *P. pristis* est celle de Stone avec une tige plus ou moins parallèle à la surface du sol (Guillaumet 1974) (Figs. 170, 171).

Pandanus stellatus Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifiques de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 67-68 (1951).

Type: Madagascar. Prov. Majunga. Besalampy, Sud de Cap St André, IX.1906, *Perrier de la Bâthie* 10929 (holo-, P; iso-, FI).

Description

Arbuste de 1,5-4 m de hauteur, à racines adventives en forme de cône. Feuilles amplexicaules, progressivement rétrécies à l'apex, de 20(-40) cm de longueur, (8-)10 mm de largeur au milieu, 8 mm environ près de la gaine, terminées par une queue de 2 cm de longueur sur 1 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorses, présentes de 1,5-2 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le 1/3 inférieur jusqu'à 0,5-1 mm de long et 5-10 mm d'espacement, minuscules épines marginales dans la partie médiane et la partie apicale; épines costales présentes dans le 1/3 supérieur. Gaine de 1-1,5 cm de longueur, 7 mm environ de largeur dans la partie apicale, 1 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe globuleux, de 4-5 cm de diamètre, composé d'environ 15 drupes; pédoncule trièdre, de 3-5 cm de longueur, 5 mm environ de largeur à l'apex 3 mm au milieu. Drupe de 20-25 x 10-15 x (8-)10 mm, à ½ supérieure libre; pileus pyramidal à apex acuminoïde, de 10 mm environ de hauteur; stigmate unique de 3 x 2 mm; endocarpe de 15(-17) mm de longueur axiale, 12 mm environ de large, à apex distant de 2-3 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 5 x 3 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur étroit à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Majunga.** Aux environs de Tsiandro, Tsingy de Bemaraha, [18°43'S, 44°55'E], 01.I.1953, *Leandri* 2349 (MO, P); Bemaraha RNI, 400 m, [18°45'S, 44°48'E], 23.VIII.1987, *Phillipson* 2232 (MO); Soalala district, Aniranomavo canton, station forestière, 18.VIII.1952, *Service Forestier (Rakotovao)* 4553 (P, PH (3x), TAN).

Phénologie

Infrutescence: août-janvier.

Distribution et habitat

Pandanus stellatus croît sur le plateau calcaire de Bemaraha et sur le sable entre Besalampy (Sud Cap St André) et Morondava (Fig. 125).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 10751 km², une zone d'occupation 36 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Bemaraha), *P. stellatus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus stellatus est une espèce emblématique. Elle est, en effet, proche des autres *Pandanus* poussant sur le plateau calcaire de Bemaraha (Annexe 1). Elle est caractérisée par un syncarpe composé d'un petit nombre de drupes (environ 15) (Fig. 172), à drupe libre dans sa $\frac{1}{2}$ supérieure, un pileus en forme de pyramide à apex acuminoïde et une feuille submembraneuse dans les deux tiers supérieurs, munie de courtes épines marginales (0,5-1 mm), très espacées (5-10 mm). Son holotype est très fragmentaire comme l'isotype d'ailleurs (Fig. 173).

Pandanus stellatus et *P. manamboloensis* sont des espèces affines car elles partagent plusieurs caractères, par exemple: un syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre), une drupe à pileus pyramidal et une drupe libre dans sa $\frac{1}{2}$ supérieure. En revanche, *P. manamboloensis* diffère de *P. stellatus* par une feuille longue (80-100 cm), par une feuille coriace/subcoriace dans les deux tiers supérieurs et par un syncarpe composé de 30 drupes. Ce dernier possède généralement une feuille courte (20 cm), submembraneuse, et un syncarpe généralement constitué par 15 drupes (Annexe 1). En revanche, la différence avec les espèces de la même région possédant relativement peu de drupes (<15 drupes) n'est pas claire. Il est intéressant de noter que Perrier de la Bâthie a noté sur son étiquette le caractère très variable de cette espèce (Fig. 174). La similarité des caractères entre *P. membranaceus*, *P. oligocarpus* et *P. stellatus* est donc d'autant plus troublante. Des missions sur le plateau de calcaire de Bemaraha permettraient donc de trancher si on doit les mettre en synonymie ou non.

Les branches latérales primaires sont disposées en verticilles le long du tronc (modèle architectural de Scarrone).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (selon Huynh 1974).

Pandanus tolanarensis Huynh, *Candollea* 54: 166, figs 43-46; 169, fig. 59 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Forêt de Lakandava, 100-200 m, 24°58'S, 46°58'E, 25.I.1990, *McPherson et al.* 14888 (holo-, MO; iso-, BISH, P, TAN).

Pandanus tubulatus Huynh, *Candollea* 54: 166, figs 47, 48; 169, fig. 60 (1999).

Type: Madagascar. Prov. Toliara. Andohahela RNI, forêt bordant rivière d'Andohahela (parcelle 1), 200-500 m, 27°36'S, 49°34'E, 17-19.V.1992, *Malcomber et al.* 1534 (holo-, MO; ISO-, BRIT, K, TAN). **syn. nov. INED.**

Description

Arbuste de 4-5 m de hauteur. Feuilles de 60-70 cm de longueur, 3(-4) cm de largeur au milieu, 2,5 cm au-dessus de la gaine, brusquement rétrécies dans le $\frac{1}{3}$ apical; à limbe subcoriace dans les deux tiers supérieurs, coriace dans le $\frac{1}{3}$ inférieur; épines marginales antrorses, présentes de 8(-10) cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 3-5 mm de long et 3-5 mm d'espacement, minuscules épines dans la partie médiane et apicale; épines costales présentes dans le $\frac{1}{3}$ supérieur. Gaine de 5-7 cm de longueur, environ 3 cm de largeur dans la partie apicale, 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence polysyncarpique (4-6 syncarpes), terminale; syncarpe globuleux, de 4-5 cm de diamètre, composé de 60-70 drupes; pédoncule trièdre, de 20-25 cm de longueur, 14 mm environ de largeur à l'apex et 10 mm au milieu. Drupe de 20-25 x 8-10 x 5-6 mm, libre dans

les deux tiers supérieurs; pileus pyramidal, à côtes saillantes, pointu, à faces légèrement concaves vers l'apex, de 14 mm de hauteur; stigmate unique rarement deux, réniforme, de 2 x 1 mm, subsessile; endocarpe de 16 mm environ de longueur axiale, 7 mm de largeur, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, à base distante de (3-)4 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 9 x 2 mm, centre légèrement supra-médian; mésocarpe supérieur étroit à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Toliara.** Près d'Andohahela RN, 200-300 m, 24°38'S, 46°34'E, 04.II.1999, *Callmander* 85 (NEU, TAN); km 60, à l'Ouest d'Ampanihy, 1.X.1970, *Guillaumet* 3328 (KLU, TAN); forêt de Manantantely, 60-300 m, [24°59'S, 46°55'E], 22.IX.1928, *Humbert* 5829 (P).

Phénologie

Infrutescence: janvier-octobre.

Distribution et habitat

Pandanus tolanarensis croît généralement au bord de la rivière dans le sud-sud-est de l'île entre 60 à 500 m d'altitude (Fig. 125).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 604 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Andohahela), *P. tolanarensis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus tolanarensis et *P. tubulatus* ont été décrits sur la base de syncarpes immatures (Huynh 1999a: figs 59 & 60). Huynh (1999a) a fondé son opinion sur la forme des endocarpes mais ceux-ci varient durant les phases de développement du syncarpe. De ce fait, les caractères de l'endocarpe ne sont que peu fiables pour distinguer des espèces. A noter que Huynh (1999a) avait déjà été surpris par la ressemblance de ces deux espèces qui ont une aire de distribution commune dans la région de Tolanaro (ex Fort Dauphin). Il avait tout de même décidé de les décrire comme espèces indépendantes. L'observation d'autres échantillons à syncarpe mature (par ex. *Humbert* 5829), récoltés dans la même localité, nous permet de mettre en synonymie ces deux espèces. *Pandanus tolanarensis* s.l. possède plusieurs caractères discriminants: une feuille large (3-4 cm) et rétrécie généralement de façon abrupte à l'apex, une épine marginale longue (3-5 mm) et robuste et une partie libre de la drupe (deux tiers) plus longue que la base soudée.

Pandanus tolanarensis se rapproche de *P. neoleptopodus* par une feuille large (>3 cm) brusquement rétrécie à l'apex et par une infrutescence polysyncarpique (3-5) (Fig. 175). *Pandanus tolanarensis* en diffère toutefois par un syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre), par une longue partie libre de la drupe (deux tiers), par un pileus pyramidal long (15 mm) à faces légèrement concaves et par une feuille à épines marginales longues (3-5 mm) tandis que *P. neoleptopodus* possède un syncarpe ovoïde/subglobuleux (4-5 x 3-4 mm), une partie libre de drupe courte (1/3-1/2), un pileus pyramidal court (5 mm) à faces légèrement convexes et une feuille à épines marginales courtes (1-1,5 mm). Par ailleurs, *P. neoleptopodus* croît dans la forêt littorale sur substrat sableux tandis *P. tolanarensis* pousse dans la forêt humide de basse altitude de la région du Sud-Est.

Les ramifications primaires, placées en verticilles le long du stipe, confère à *P. tolanarensis* un modèle architectural de Scarrone.

L'étude micro-morphologique montre que les cellules polaires du stomate abaxial sont dépourvues de papilles: classe I (Huynh 1974).

Pandanus tsaratananensis Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, Sér. B, 3(1): 81-82 (1951).

Type: Madagascar. **Prov. Antsiranana**, Mont Tsaratanana, 700-1000 m, [14°03'S, 48°50'E], 11.XI.1912, *Perrier de la Bâthie 11893* (holo-, P; iso-, FI, TAN).

Description

Arbuste grêle d'environ 3 m de hauteur, à stipe de 5 cm environ de diamètre, appuyé sur un faisceau de racines. Feuilles lancéolées, de 50-55 cm de longueur, 14-16 mm de largeur au milieu, environ 12 mm près de la gaine, terminées par une queue de 9,5 cm de longueur, 1-2 mm de largeur, recourbées près de l'auricule; limbe submembraneux dans les deux tiers supérieurs; épines marginales antrorses, présentes de 2-3 cm au-dessus de la base jusqu'à l'extrémité apicale, dans le tiers inférieur jusqu'à 1-1,5 mm de long et 2-5 mm d'espacement, dans la partie médiane 0,5-1 mm de long et 35 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 0,3-0,5 mm de long et 1-2 mm d'espacement; épines costales présentes dans la 1/2 supérieure. Gaine de 5-6 cm de longueur, 2,5 cm environ de largeur dans la partie apicale, 6 cm de largeur dans la partie basale. Infrutescence monosyncarpique; syncarpe oblong, de 8-10 x 5-6 cm, composé d'environ 40-60 drupes; pédoncule trièdre, de 5(-10) cm de longueur, environ 1 cm de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe de 27-35 x 13-17 x 10-13 mm, libre dans sa 1/2 supérieure; pileus pyramidal, de 10-15 mm de hauteur; stigmate unique, sessile, de 3 x 2 mm; endocarpe de 20-25 mm de longueur axiale, 15 mm environ de large, à apex distant de 2-4 mm de la base des stigmates, à base distante de 3-7 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, de 10 x 5 mm, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul à l'apex, fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux. Colonne staminifère de 4-6 mm de long, 0,5-1 mm d'épaisseur; 2-4 étamines directement fixées à son apex. Filet de 1,5 mm environ, anthère de 3 x 1 mm.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana**. Andapa, Anjialavabe, ankiakabe, forêt autour du village Tsaralanto, 1028 m, 14°12'27''S, 49°22'53''E, 3.III.2002, *Antilahimena et al. 4619* (G, MO, P, TAN); Massif de Behavona, Nord de Tsaratanana RNI, 1000-1300 m, 13°47'50''S, 48°48'26''E, 17.IV.2000, *Birkinshaw et al. 717* (G, MO, P, TAN); Tsaratanana RNI, 1100 m, 14°02'28''S, 48°47'41''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 139* (NEU, TAN); Tsaratanana RNI, 1300 m, 14°02'14'S, 48°47'41''E, 26.XI.1999, *Callmander et Wohlhauser 140* (NEU, P, TAN); Bord du rivièr Sambirano, 1200 m, 14°04'23''S, 48°54'30''E, 7.XII.1999, *Callmander et Wohlhauser 146* (NEU, TAN); bord du rivièr Sambirano, 1070 m, 14°04'23''S, 48°54'30''E, 7.XII.1999, *Callmander et Wohlhauser 147* (G, NEU, TAN); Bord du Sambirano, 1000 m, 14°04'22''S, 48°54'21''E, 7.XII.1999, *Callmander et Wohlhauser 148* (NEU, P, TAN); Forêt Tsaratanana, [1200 m], [14°01'S, 48°45'E], XII.1922, *Perrier de la Bâthie 15234bis* (PMasoala PN, Antsoko-Ambodiletry, 15°59'S, 50°13'E, 13.XI.1994, *Rahajaso et al. 867* (MO, TAN);); Andapa, Ambodivohitra, Anjialavabe, versant Ouest, 940 m, 14°14'12'S, 49°23'05''E, 1.I.2003, *Rakotovao et al. 2777* (MO); Andapa, Ambodivohitra, Anjialavabe, 1156 m, 14°14'20'S, 49°23'14''E, 3.III.2002, *Rakotovao et al. 2848* (G, MO, P, TAN); Andapa, Doany, Andranomololo, 1240 m, 14°23'02'S, 49°21'46''E, 24.IV.2002, *Rakotovao et al. 3014* (MO, P, TAN). Sambava,

Bevontro, Morafeno, forêt dense humide, 907 m, 14°10'33"S, 49°18'38"E, 7.II.2007, *Rakotovao et al.* 3538 (MO, P, TAN). Andapa doany, Anjialavahely, lohan'Andongozabe, 1293 m, 14°12'03"S, 49°23'01"E, 28.II.2002, *Ravelonarivo et al.* 1709 (G, MO, P, TAN); Andapa, Doany, Andranomilolo, forêt d'Andrakengy, 942 m, 14°19'43"S, 49°17'12"E, 6.XI.2006, *Razakamalala et al.* 2833 (G, MO, P, TAN); Andapa, Doany, Andranomilolo, 1222 m, 14°19'02"S, 49°19'04"E, 18.XI.2006, *Razakamalala et al.* 2983 (G, MO, P, TAN). **Prov. Majunga**, Antsahivo, 1500 m, 14°14'27"S, 49°00'30"E, 28.XI.2001, *Andriariamiarino et Randrianarivony* 53 (G, K, MO, P, TAN, S); Massif Ambohimirahavavy, forêt perturbée, descente sur Antsahivo, 1816 m, 14°14'47"S, 49°01'27"E, 31.X.2001, *Callmander* 457 (G, MO, P, TAN); Massif de Tsaratanana, piste venant de Mangidrano, 1800-2000 m, 11.IV.1974, *Gentry* 11686 (MO, TAN); Bealanana, 1233 m, 14°14'27"S, 49°00'18"E, 29.XI.2001, *Rakotovao et Jaovazaha* 2613 (MO, P, TAN); Bealanana, 1365 m, 14°14'54"S, 49°00'45"E, 1.XII.2001, *Rakotovao et Jaovazaha* 2655 (MO, P, TAN).

Phénologie

Floraison: mai

Infrutescence: janvier-décembre

Distribution et habitat

Pandanus tsaratananensis est endémique du massif de Tsaratanana (Nord) entre 1000 et 1600 m d'altitude (Fig. 144).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 218 km², une zone d'occupation de 45 km² et 4 sous-populations dont 1 se trouve dans le réseau d'aires protégées de Madagascar (Tsaratanana), *P. tsaratananensis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(iii)2ab(iii) selon les critères de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus tsaratananensis est très proche de *P. longipes* car les deux espèces possèdent: une infrutescence monosyncarpique (Fig. 176), une feuille courte et étroite (40-60 x 1-1,5 cm) et une épine marginale assez courte (10-15 mm). De plus, ces espèces poussent dans les mêmes localités. En revanche, *P. tsaratananensis* diffère de *P. longipes* par un syncarpe oblong, à ½ supérieure de la drupe libre, un pileus en forme de pyramide et un pédoncule court (5 cm) tandis que ce dernier possède un syncarpe généralement globuleux, au 1/3 supérieur de la drupe libre, un pileus hémisphérique et un long pédoncule (15 cm) (cf. *P. longipes*).

Les ramifications latérales primaires de *P. tsaratananensis* sont disposées en subverticilles le long du stipe (modèle architectural de Scarrone (Fig. 177).

L'étude de la surface épidermique de la feuille montre que les stomates de la face abaxiale sont dépourvus de papille (classe I) (Huynh 1974).

Conclusion

Dans sa présene acception, la sect. *Souleyetia* compte 16 espèces endémiques de Madagascar, toutes en arbustes grêles, et caractérisées par une drupe monoloculaire, un stigmate réniforme, un syncarpe généralement globuleux et monosyncarpique (<100 drupes par syncarpe). Il est présent dans toutes les régions phytogéographiques de l'Île. La forêt sèche sur le plateau calcaire de Bemaraha (Région Ouest) et ses environs recèlent quatre espèces affines (*P.*



Fig. 176. *Pandanus tsaratananensis* Martelli, Massif du Tsaratanana (*Callmander et Wohlhauser 147*).



Fig. 177. *Pandanus tsaratananensis* Martelli, Massif du Tsaratanana (*Callmander et Wohlhauser 147*).

stellatus, *P. membranaceus*, *P. manambolensis*, *P. oligocarpus*) tandis que le Domaine oriental abrite sept espèces plus ou moins différentes (*P. freycinetioides*, *P. leptopodus*, *P. longipes*, *P. oligocephalus*, *P. neoleptopodus*, *P. tolanarensis*, *P. tsaratananensis*.) croissant dans la forêt humide de moyenne et de basse altitude et la forêt littorale. *P. dyckiioides* est une espèce à large répartition poussant dans le Domaine du Centre et aux confins du Domaine de l'Est et de l'Ouest tandis que *P. pristis* est inféodé à la forêt sèche sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Nord). Dans la partie nord de l'Île, *P. latistigmaticus* pousse dans le Parc National de la Montagne d'Ambre (îlot de forêt sempervirente cantonnée au milieu de la forêt sèche du Nord) vers 900 m d'altitude et dans la partie humide du complexe forestier de Daraina (900-1000 m). En revanche, *P. flagellaris* croît dans la forêt sèche d'Analamera (à l'Est d'Anivorano Nord) et de Daraina (Nord-Est). *P. arenicola* est la seule espèce croissant dans la forêt décidue de Zombisty et du Beza Mahafaly dans la Région Sud-Sud Ouest.

Pandanus dyckiioides est une espèce à large répartition dont la dimension des feuilles, des drupes et du syncarpe varie beaucoup. Malgré cette variation, la présence des épines marginales longues sur une feuille courte et étroite constitue un caractère discriminant suffisant de cette espèce. *Pandanus ambohitantelensis* et *P. majungensis* possèdent une morphologie en tous points identiques au *P. dyckiioides* et ne peuvent être considérés comme appartenant à une autre espèce

Pandanus latistigmaticus, une troisième espèce décrite par Huynh (1999a), ressemble aussi à *P. dyckiioides* mais ses stigmates étonnement grand (7 x 5 mm) par rapport au *P. dyckiioides* (3 x 2 mm) ainsi que sa répartition limitée dans la forêt humide de l'extrême Nord nous oblige à prendre une position différente (cf. *P. latistigmaticus*).

Pandanus oligocephalus, décrit par Baker, était une espèce mal connue. Grâce à plusieurs récoltes, nous pouvons aujourd'hui conclure que *P. oligocephalus* se distingue des autres espèces par ses feuilles sub-membraneuses, rétrécies généralement de manière abrupte à l'apex et un syncarpe globuleux (4-5 cm de diamètre), composé de 30-65 drupes, caractère rare dans la section. Ces caractères discriminants se rencontrent également chez *P. punctulatus* et *P. oligocephalus*. Nous ne pouvons donc considérer ces espèces comme appartenant à des espèces distinctes et une synonymie est requise.

Les quatre espèces (*P. manambolensis*, *P. membranaceus*, *P. oligocarpus*, *P. stellatus*) croissant sur le plateau calcaire de Bemaraha et ses environs (Domaine de l'Ouest) sont très proches les unes des autres. Leurs feuilles sont généralement courtes (<70 cm) et étroites (<25 mm). Ces feuilles sont parfois garnies d'épines marginales saillantes et toujours rétrécies progressivement vers apex. Leurs syncarpes sont globoïdes et généralement composés de 6-15 drupes. Les drupes possèdent souvent des pileus en forme de pyramide (Annexe 1). Mais les caractères distinctifs de ces espèces se basent sur la consistance de la partie apicale des feuilles, l'existence de la feuille flagellée et d'épines marginales longues et la portion libre de drupe. *P. bemarahensis* Huynh et *P. subglobosus* H. St John ressemblent au *P. oligocarpus* par plusieurs caractères et nous les avons mis en synonymie.

Pandanus flagellaris a été décrit sur une collection stérile (Cremers 2497) par Stone (1975a). La redécouverte de *P. flagellaris* (Nusbaumer et Ranirison 1491) dans la partie nord de l'Île (forêt de Daraina) nous a permis de décrire pour la première fois son syncarpe.

Pandanus leptopodus, *P. neoleptopodus* et *P. tolanarensis* sont des espèces très proches les unes des autres par plusieurs caractères mais elles se distinguent entre elles par le

rétrécissement de la feuille à l'apex, la nature de la consistance du feuille, la portion libre de drupe et par la dimension d'épines marginales de la feuille. De plus, *P. leptopodus* pousse dans la forêt humide de moyenne et basse altitude tandis que *P. neoleptopodus* et *P. tolanarensis* croissent respectivement dans la forêt littorale de l'Est sur un substrat sableux et la forêt humide de basse altitude dans la région de Tolanaro (ex Fort dauphin). *P. cuneatus* décrit par Huynh (1999a) sur une collection immature est mis en synonymie avec *P. leptopodus* car ces espèces possèdent plusieurs caractères communs: le nombre de syncarpe par infrutescence (3-4), la forme du syncarpe (globuleux) et celle du pileus (pyramidal) ainsi que la feuille étroite, submembraneuse aux deux tiers supérieurs et progressivement rétrécie. Le caractère qui les différencie, le mésocarpe supérieur large, ne garantit pas un rang d'espèce puisqu'il est lié à l'immaturité du syncarpe de *P. cuneatus*. *P. tolanarensis* et *P. tubulatus* ont été aussi décrits sur la base des syncarpes immatures (Huynh 1999a: figs 59 & 60). L'observation d'autres échantillons à syncarpe mature (Humbert 5829), récoltés dans la même région (région de Fort Dauphin), permet de les réunir sous le même binôme et mettre également en synonymie sous le nom de *P. tolanarensis*.

Pandanus pristis est une espèce à part et facilement reconnaissable car sa feuille possède des bandes blanchâtres (cas unique chez les *Pandanus* malgaches).

Pandanus arenicola, la seule espèce de la sect. *Souleyetia* dans la Région Sud-Ouest, possède une feuille étroite et flagellée comme les espèces du plateau calcaire de Bemaraha. Elle en diffère par la forme du pileus (hémisphérique). *P. arenicola* se rapproche aussi de *P. ambalavaoensis* (cf sect. *Mammillarisia*) car ce dernier possède un pileus en forme de dôme mais les drupes semblent plus grandes. *P. ambalavaoensis*, poussant un peu plus au nord (à l'ouest d'Ambalavao), n'est aussi connu que par deux récoltes. De futures récoltes dans la région permettront de mieux cerner ces deux taxa.

Pandanus freycinetioides est l'espèce type de la sect. *Souleyetia*. Sa redécouverte par Guillaumet (Guillaumet 2037) avait permis à Stone (1975a) de compléter sa description mais la collection n'est formée que par des restes de drupes et d'un pédoncule sans syncarpe complet. Cette espèce était donc fondée jusqu'ici sur la seule base de l'illustration de Gaudichaud (1843). Ce travail permet d'observer pour la première fois une infrutescence intacte et de compléter sa description.

Pandanus tsaratananensis et *P. longipes* sont deux espèces inféodées aux massifs du Nord qui partagent le caractère de feuilles courtes et étroites mais elles se différencient entre elles par la forme du syncarpe et du pileus et par la dimension du pédoncule de l'infrutescence. Elles sont cependant très proches et peut-être conspécifiques.

Chez *Pandanus* sect. *Souleyetia*, le port est en général soit arbustif dressé soit lianescent grêle est les plus observés. Le premier type est observé chez les espèces poussant dans la forêt humide et littorale de l'Est tandis le second se rencontre généralement chez les taxons localisés dans les milieux où les conditions écologiques sont extrême (Région Sud, plateau calcaire de Bemaraha). La majorité des espèces possèdent des branches primaires en position verticillées le long du stipe (modèle architectural de Scarrone). Cette étude a permis de préciser le modèle architectural de 8 espèces de la sect. *Souleyetia*: *P. flagellibracteatus*, *P. latistigmaticus*, *P. leptopodus*, *P. longipes*, *P. manambolensis*, *P. microcephalus*, *P. tolanarensis*, *P. tsaratananensis*.

Pandanus manongarivensis et *Pandanus flagellibracteatus* (Huynh 1999a) ainsi que *P. toliarensis* (Huynh 2001) ne trouvent pas leurs places dans la sect. *Souleyetia* et sont transférés dans la sect. *Mammillarisia* puisqu'ils possèdent généralement 2-3 stigmates réniformes (rarement 1 seul). Ils possèdent aussi plusieurs caractères communs avec d'autres taxons de la sect. *Mammillarisia* comme *P. sambiranensis* Martelli, *P. tenuiflagellaris* Huynh et *P. aridus* St John (cf. sect. *Mammillarisia*). De plus, *P. manongarivensis*, *P. flagellibracteatus* et *P. toliarensis* sont localisées dans un même habitat ex: *P. manongarivensis* et *P. sambiranensis* croissent dans le Domaine du Sambirano (Nord-Ouest) tandis que *P. flagellibracteatus* et *P. tenuiflagellaris* poussent dans la forêt sèche du plateau calcaire de Bemaraha (Ouest). *Pandanus toliarensis* et *P. aridus* sont inféodés au climat subaride de l'extrême Sud de l'Île.

Pandanus isalicus (Huynh 1999a) ne trouve pas non plus sa place au sein du sect *Souleyetia* car il possède des caractères discriminants de la sect. *Heterostigma*: un syncarpe de 300-500 drupes et une feuille coriace généralement large, munie d'épines marginales parfois rougeâtres (cf. sect. *Heterostigma*).

Comme pour la sect. *Mammillarisia*, nous avons adopté un concept d'espèces assez large. Ainsi, la mensuration des organes n'est pas considérée comme suffisamment discriminante pour la description et l'identification des *Pandanus* de la sect. *Souleyetia*. Par exemple, *P. dyckioides* est une espèce à large répartition dont la dimension des feuilles varie du simple au triple (20-60 cm) suivant les individus. Mais, les caractères généralement constants tels que les épines marginales saillantes, le rétrécissement apical de la feuille, la forme du pileus et la portion libre de la drupe pourraient être utiles pour déterminer les espèces. De plus, la prise en compte des observations sur le terrain est très importante (port, architecture, variabilité, etc.). Ainsi, les espèces poussant sur le plateau calcaire de Bemaraha et ses environs sont difficiles à déterminer car elles sont très proches les unes des autres. D'autres missions sur le terrain seront nécessaires pour confirmer certaines observations.

La limite entre les sect. *Souleyetia* et *Mammillarisia* n'est pas très nette car elle se fonde uniquement sur le nombre de stigmates de chaque drupe. La sect. *Souleyetia* est caractérisée par un seul stigmate réniforme tandis la sect. *Mammillarisia* possède plusieurs stigmates réniformes groupés ou non à l'apex de la drupe. Le problème de ce caractère se pose lorsque, sur un même syncarpe, on trouve certaines drupes munies d'un stigmate tandis que d'autres en possèdent deux. Les trois espèces de la sect. *Souleyetia* (*P. toliarensis*, *P. flagellibracteatus* et *P. manongarivensis*) replacés dans la sect. *Mammillarisia* illustrent bien ce cas. Comme discuté dans la conclusion de la sect. *Mammillarisia*, chacune de ces deux sections n'est probablement pas monophylétique et une étude moléculaire permettrait d'y voir plus claire.

L'étude micro-morphologique de la feuille ne permet pas non plus de différencier la sect. *Mammillarisia* de la sect. *Souleyetia* car les cellules polaires des stomates abaxiaux des *Pandanus* appartenant à ces deux sections sont dépourvus de papille. Normalement, la classification des stomates permet généralement de confirmer l'appartenance d'une espèce à une section (Huynh 1974, 1979a, 1979b). Ceci accentue encore le caractère artificiel de ces deux sections.

Révision de la sect. *Stephanostigma* Pic. Serm., *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3 (1): 112-122 (1951).

Introduction

La sect. *Stephanostigma* a été décrite en 1951 par Pichi-Sermolli pour les deux espèces: *P. analamazaotrensis* Martelli et *P. bipyramidatus* Martelli possédant deux sortes de stigmates: un stigmaté réiniforme/deltoïde ou spiniforme et un stigmaté spiniforme très court qui a l'aspect d'une canine. Les stigmates réiniformes/deltoïdes sont généralement entourés par des stigmates spiniformes. Les drupes sont pluriloculaires: les loges centrales sont fertiles et les loges périphériques souvent avortées.

Au moment de sa description, cette section regroupe deux espèces à morphologie unique mais peu connue. En effet, *P. bipyramidatus* n'est connu que grâce à des fragments de la récolte de Rollot (*Rollot* 7). Il est alors considéré comme monosyncarpique, caractère repris par Martelli et Pichi-Sermolli (1951).

Les nombreuses missions de terrain ont permis de retrouver cette espèce à plusieurs reprises dans les forêts du Domaine de l'Est. Nous sommes aujourd'hui en mesure de mieux comprendre la taxonomie de cette petite section endémique de Madagascar.

Taxonomie

***Pandanus* section *Stephanostigma* Pic. Serm., *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3 (1): 112-122 (1951).** — Type: *Pandanus analamazaotrensis* Martelli.

ESPECES INCLUSES: *P. analamazaotrensis* Martelli, *P. bipyramidatus* Martelli.

Clé de détermination

- 1- Drupe à pileus hémisphérique, stigmaté fertile réiniforme, tronc ramifié dichotomiquement *P. analamazaotrensis*
- 1a- Drupe à pileus pyramidal, stigmaté fertile deltoïde, branches latérales disposées en verticilles le long du stipe *P. bipyramidatus*

Descriptions des taxons

***Pandanus analamazaotrensis* Martelli, *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar*, sér. B, 3(1): 116-119, fig.19 a-l, 120-122 (1951).**

Type: Madagascar, **Prov. Toamasina**. Forêt d'Analamazaotra, Forêt dense humide, 800 m, [18°56'S, 48°26'E], XII.1914, *Perrier de la Bâthie* 4607 (holo- P; iso-, FI).

Description

Arbre 7-10 m de hauteur, à tronc épineux de 10-16 cm de diamètre, sans racines adventives. Feuilles amplexicaules, coriaces, 150-200 cm de longueur, 9(-10) cm de largeur au milieu, environ 14 cm près de la gaine, terminées par une queue de 11 cm de long; épines marginales, antrorsées présentes de 20-25 cm au dessus de la base jusqu'à l'apex, dans la partie basale jusqu'à 0,5-1 mm de longueur, 3(-5) mm d'espacement (petites épines), dans la partie médiane jusqu'à 0,5-1 mm de longueur, (2-)5 mm d'espacement, la partie apicale munie des minuscules épines (<0,5 mm) mm de longueur, 2-3 mm d'espacement; épines costales

présentes de 30 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex. Gaine 20-25 cm de longueur, environ 15 cm de largeur à l'apex, 13-15 cm de largeur à la base. Infrutescence terminale, polysyncarpique (16 syncarpes); syncarpe ovoïde oblong, aplati du côté adaxial, subsessile, 15-17 cm de longueur, 7-9 cm de largeur, 5-7 cm d'épaisseur, semi-circulaire en coupe transversale, composé d'environ 135 drupes; pédoncule trièdre, environ 60 cm de longueur 3,5 cm de largeur à l'apex 2,5 cm au milieu. Drupe à base tronquée, (25-)28(-30) x (15-)18(-20) x (11-)13(-15) mm, 1/3 supérieur libre; pileus en forme de dôme, à côtes saillantes, (10-)12 mm de hauteur; 2 types de stigmates: 2-3 stigmates réniformes/cordiformes centraux (0,7-1 x 0,5-0,7 mm), fertiles, stipités(deltôïde) (environ 1mm), obliques, entourés de 5-7 stigmates spiniformes courts(aspect d'une canine), 0,5-1 mm de longueur; endocarpe 15- 20 mm de longueur axiale, 10-15 mm de largeur, à apex distant d'environ 2 mm de la base des stigmates, à base distante d'environ 8 mm de la base de drupe; loges séminales ellipsoïdes, 10 x 3 mm, à centre supra-médian; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur large et richement fibreux. 5 ou 7 étamines ramifiées ou non fixées à l'apex de la colonne staminifère (11-15 mm de long): fleur mâle pseudo-ombelle ou pseudo-subombelle. Filet 10 mm de longueur, anthère 4 mm de long.

Autres matériels: Madagascar, **Prov. Toamasina**. Mantadia RN, Forêt ombrophile, 900 m, 18°56'22''S, 48°25'01''E, 28.XI.1998, *Callmander* 66 (NEU, TAN); near Périnet, forêt d'Analamazaotra, 800 m, [18°57'20''S, 48°24'30''E], VII.1972, *Peyrieras s.n* (TAN); Moramanga, commune d'Andasibe, Fokontany menalamba, forêt humide d'Analamay, 18°47'57,9''S, 48°19'39,2''E, 03.XII.2005, *Antilahimena* 4334 (MO, TAN).

Phénologie

Infrutescence: décembre- juillet.

Inflorescence: décembre.

Distribution et habitat

Pandanus analamazaotrensis croît dans la forêt dense humide vers 800. On le trouve généralement dans les forêts du district de Moramanga (Fig. 54).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 24 km², une zone d'occupation de 27 km² et 2 sous-populations dont une se trouve dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Périnet-Analamazaotra), *P. analamazaotrensis* est provisoirement considéré comme «En danger» EN A3c; B1ab(i,iii)2ab(i,iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Pandanus analamazaotrensis est l'espèce type de la sect. *Stephanostigma*. Elle est caractérisée par l'existence de deux types de stigmates: un stigmate réniforme/cordiforme (stigmate fertile) (Fig. 178) porté par un stipe deltoïde entouré des stigmates caniniformes (stigmate stérile) (Martelli et Pichi-Sermolli 1951: 119, fig. 19h), par une ramification pseudo dichotomique de l'arbre (modèle architectural de Leeuwenberg) (Guillaumet 1973), par une infrutescence toujours polysyncarpique (Fig. 179, 180) et un syncarpe ovoïde aplati du côté adaxiale et par un pileus en forme de dôme (Fig. 178, 180).

Pandamus analamazaotrensis est proche de *P. bipyramidatus* par la présence de deux types de stigmate (un ou plusieurs stigmates fertiles entourés par des stigmates caniniformes stériles) (Fig. 180). Cette espèce diffère de *P. bipyramidatus* par un stigmate réniforme fertile,



Fig. 178. *Pandanus analamazaotrensis* Martelli, Périnet (Centre-Est) (Callmander 66).



Fig. 179. *Pandanus analamazaotrensis* Martelli, Périnet (Centre-Est) (Callmander 66).



Fig. 181. *Pandanus bipyramidatus* Martelli, Mandena (Sud-Est) (Callmander 89).

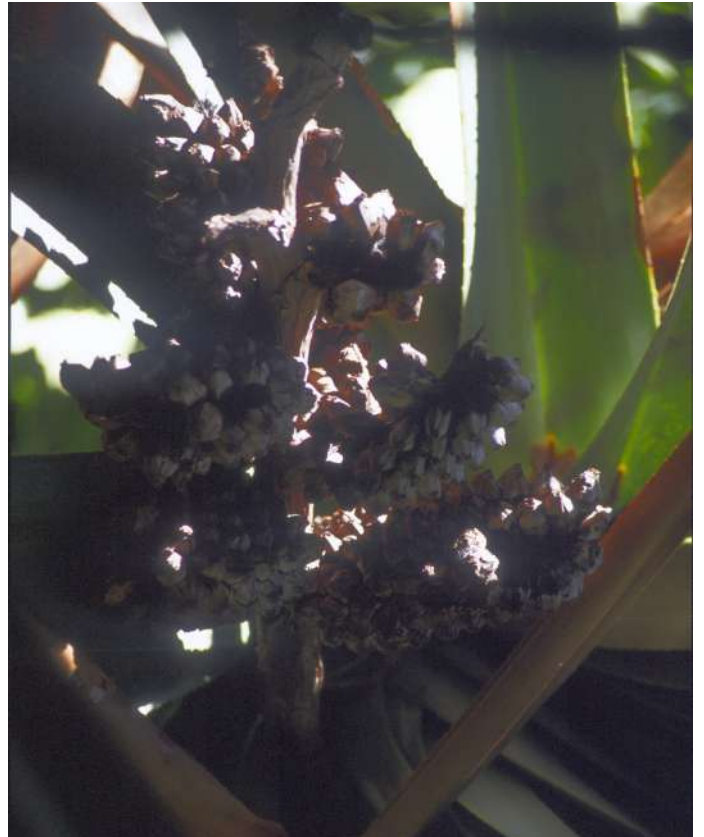


Fig. 182. *Pandanus bipyramidatus* Martelli, Mandena (Sud-Est) (Callmander 89).

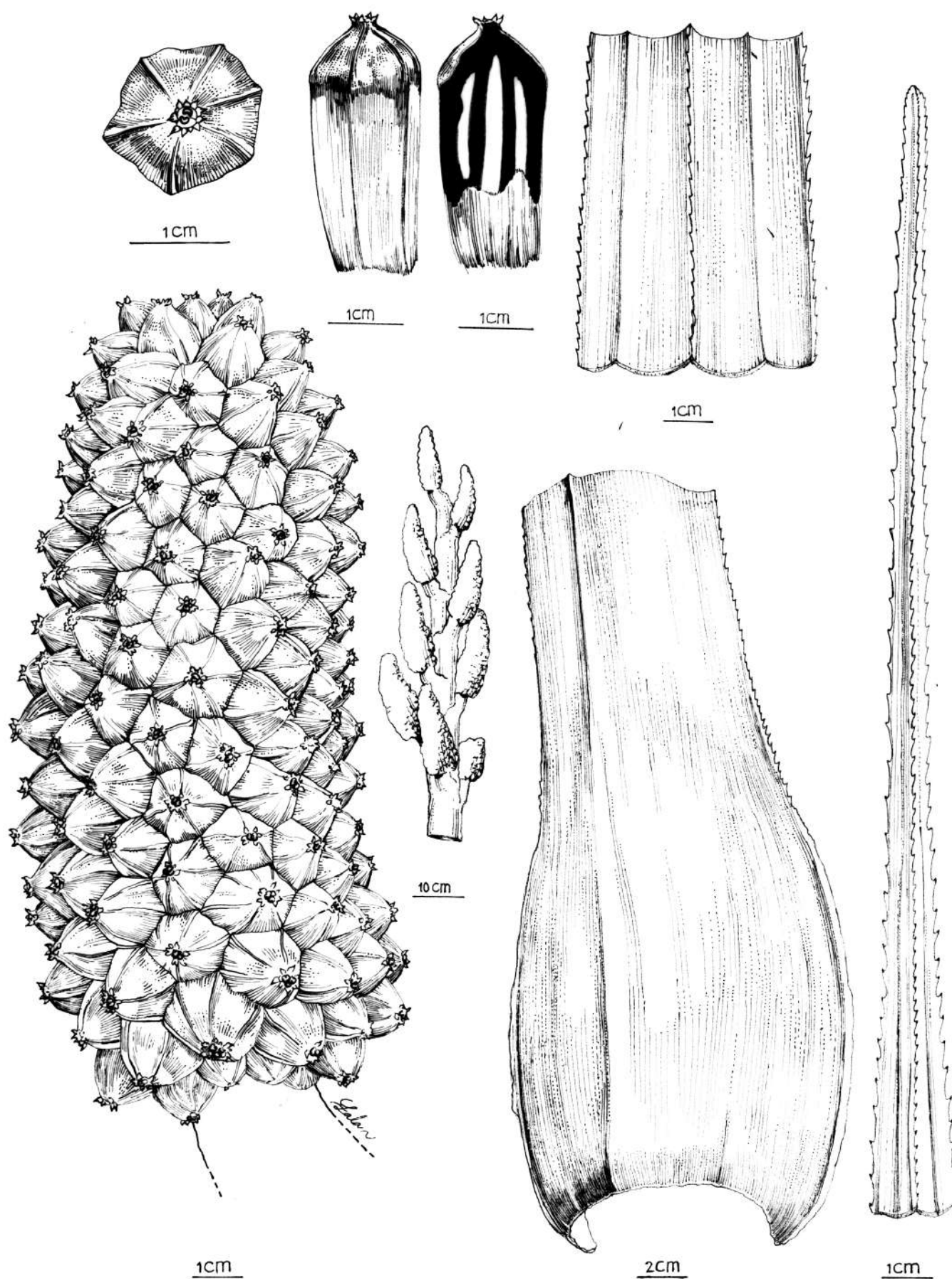


Fig. 183. *Pandanus analamazaotrensis* Martelli, dessin de Roger Lala d'après Callmander 66.

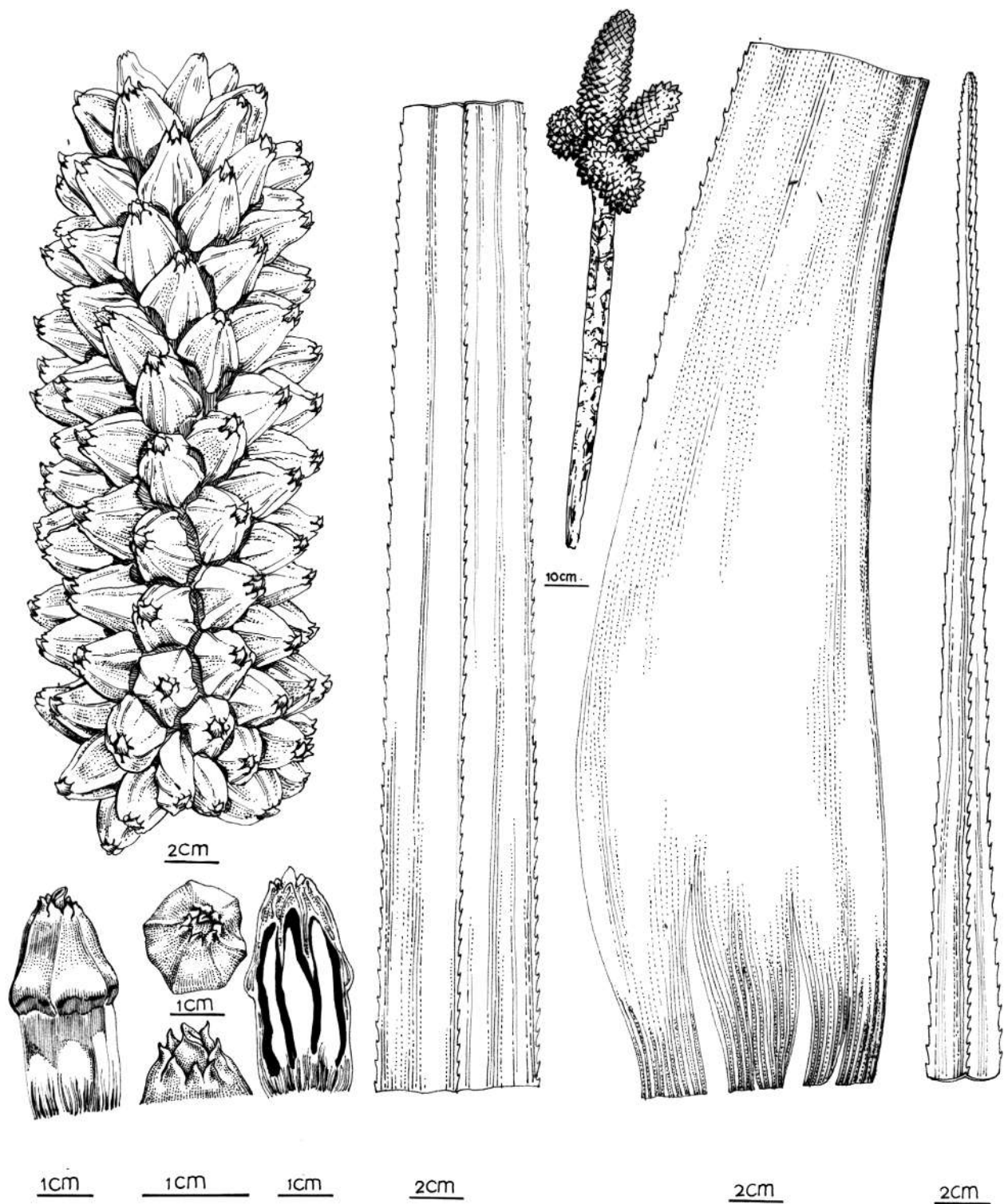


Fig. 180. *Pandanus bipyramidatus* Martelli, dessin de Roger Lala d'après Callmander 55.

par un pileus en forme de dôme avec des côtes saillantes, par un syncarpe ovoïde aplati du côté adaxial et par une ramification plus ou moins dichotomique tandis que *P. bipyramidatus* possède un stigmate spiniforme ou deltoïde fertile, un pileus généralement pyramidal et des ramifications primaires placées plus ou moins en verticilles le long du stipe (Annexe 2).

Contrairement à ce que Martelli et Pichi-Sermolli (1951) avaient indiqué lors de la description de *P. analamazaotrensis*, la drupe de ce dernier est plus petite que celle de *P. bipyramidatus*. Ceci est probablement dû à la large répartition de *P. bipyramidatus* car il croît dans la forêt humide de basse altitude de Marojejy, de Masoala jusqu'à Fort dauphin et dans la forêt littorale.

Les fleurs mâles sont soit fixées directement à l'apex des colonnes staminifères (10-15 mm de longueur) soit portées par un court pied (issu de la soudure de la base des filets d'étamines) qui est, à son tour, fixé à l'apex de la colonne staminifère (Martelli 1951: 119, fig.19i, l). Elles sont, donc, en pseudo-ombelle et pseudo-subombelle.

La surface épidermique abaxiale de la feuille de *P. analamazaotrensis* possède un stomate à papilles polaires ramifiés appartenant à la classe V (Huynh 1974).

Pandanus bipyramidatus Martelli, *Webbia* 2: 423-439 (1913).

Type: Madagascar. Provincia di Imerina, 1906, *Rollot* 7 (Holo-, FI).

Description

Arbre 8-12 m de hauteur, à tronc épineux de 15-25 cm de diamètre, à racines adventives de 20 cm de hauteur. Feuilles coriaces, 190-220 cm de longueur, 10-15 cm de largeur au milieu, environ 16 cm près de la gaine; épines marginales, antrorses présentes de 25-30 cm au dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 1,5-2 mm de longueur 1-2 mm d'espacement, dans la partie médiane jusqu'à 0,5-1 mm de longueur 15-20 mm d'espacement, dans la partie apicale jusqu'à 1 mm de longueur 5 mm d'espacement; épines costales présentes de 80 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex. Gaine (25-)27-30 cm de longueur, environ 15 cm de largeur à l'apex, 20-25 cm de largeur à la base. Infrutescence terminale, polysyncarpique (8-10 syncarpes positionnés dans le 1/3 apical) rarement monosyncarpique (avortement de certains syncarpes), pendant; syncarpe ovoïde, oblong cylindrique rarement subgloboïde, sessile, 15-20 cm de longueur, 10-12 cm de diamètre, arrondi en coupe transversale, composé d'environ 190 drupes; pédoncule trièdre, environ 60 cm de longueur, 3,5 cm de largeur à l'apex 3 cm au milieu. Drupe à base tronquée, 25-40 x 15-20 x 14-17 mm, 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal, à côtes saillantes moins nettes, 10-15 mm de hauteur; 2 types de stigmates: 2-4 stigmates deltoïde ou réniformes centraux (1-3 mm de longueur), fertiles, stipités(deltoïde)(0,5-1mm),obliques, entourés de 6-8 stigmates spiniformes courts (caniniforme), 1-1,5 mm de longueur; endocarpe 20- 25 mm de longueur axiale, (10-)15 mm de largeur, à apex distant d'environ 5 mm de la base des stigmates, à base distante d'environ 12 mm de la base de drupe; loges séminales ellipsoïdes, 15 x 4 mm, à centre supra médian; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur large et richement fibreux. Fleur mâle inconnue.

Autres matériels: Madagascar. **Prov. Antsiranana.** Marojejy, forêt dense humide, 700 m, [14°27'30''S, 49°42'E], 12.XII.1972, *Guillaumet* 4212 (P, BISH, TAN); Marojejy, forêt dense humide, 700 m, [14°27'30''S, 49°42'E], 12.XII.1972, *Guillaumet* 4216 (P, PH, TAN);

Forêt ombrophile, Marojejy RNI, 800 m, 6.XI.1998, *Callmander et Laivao* 55 (NEU, TAN); Masoala PN, sources d'Anaovandrano, 540 m, 15°36'59''S, 50°01'S14''E, 27.XII.2003, *Callmander et Laivao* 173 (NEU, TAN). **Prov. Toamasina.** Maroantsetra, 10 m, 15°27'873''S, 49°40'545''E, 3.XII.1998, *Callmander et Bemandiny* 73 (NEU, TAN). **Prov. Toliara.** Ste Luce 80 km est de Fort Dauphin, 10 m, 24°46'193''E, 47°10'221''S, 03.II.1999, *Callmander* 86 (NEU, TAN); Mandena STF, Fort Dauphin, 10 m, 24°57'187''S, 47°01'742''E, 05.II.1999, *Callmander* 89 (NEU, TAN).

Phénologie

Infrutescence: novembre- février

Distribution et habitat

Pandanus bipyramidatus croît dans la forêt littorale orientale et la forêt humide de basse altitude de Marojejy, de Masoala jusqu'à Fort Dauphin (Fig. 54).

Statut de conservation

Avec une zone d'occurrence de 50093 km², une zone d'occupation de 63 km² et 4 sous-populations dont 2 se trouvent dans le réseau d'Aire Protégée de Madagascar (Masoala, Marojejy), *P. bipyramidatus* est provisoirement considéré comme «Vulnérable» VU B2ab(ii)(iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Identité de l'espèce

Martelli (Martelli & Pichi-Sermolli 1951) avait raison d'avoir des doutes sur *P. bipyramidatus* car il ne détenait qu'un matériel incomplet avec un syncarpe soudé à l'apex du pédoncule de 6 cm de longueur. A l'époque, *P. bipyramidatus* a été considéré comme une espèce à infrutescence monosyncarpique. Mais, Martelli (in Martelli et Pichi-Sermolli, 1951) a émis des doutes sur cette espèce: «le syncarpe de *P. bipyramidatus* pourrait constituer le syncarpe terminal d'une infrutescence plurisyncarpique». L'étude du syncarpe, de la drupe et des feuilles des récentes collections (*Callmander* 55, 73, 86, 89 et 173), permet de constater que *P. bipyramidatus* possède une infrutescence plurisyncarpique rarement monosyncarpique. Bien qu'on n'ait pas la fleur mâle, *P. bipyramidatus* trouve bien sa place au sein de la section *Stephanostigma*.

Pandanus bipyramidatus est caractérisé par l'existence de deux types de stigmates: stigmate spiniforme (fertile) porté par un stipe deltoïde (oblique) (Figs. 181, 182, 183) et stigmate caniniforme (stérile), par un arbre peu ramifié avec une ramification généralement en verticilles (modèle architectural de Scarrone), par une infrutescence polysyncarpique rarement monosyncarpique (Fig. 182), par un syncarpe ovoïde et oblong cylindrique et par un pileus en forme de pyramide ayant des côtes peu saillantes (Fig. 183).

La surface épidermique abaxiale de la feuille de *P. bipyramidatus* possède un stomate à papilles polaires ramifiées appartenant à la classe V-VI (Huynh 1974). On note qu'on n'observe pas l'alternance de la zone stomatifère et non stomatifère sur cette surface.

Conclusion

La sect. *Stephanostigma* est une petite section composée de deux espèces: *P. analamazaotrensis* et *P. bipyramidatus*. Cette dernière est peu connue car elle n'a été représentée que par une récolte fragmentaire (*Rollot* 7). Durant nos missions sur le terrain,

nous avons eu l'occasion de retrouver cette espèce plusieurs fois dans la forêt humide de basse altitude et la forêt littorale orientale.

Les deux espèces de la sect. *Stephanostigma* sont réparties dans la forêt humide de basse altitude et la forêt littorale. *Pandanus analamazaotrensis* ne se trouve que vers la limite supérieure de la forêt humide de basse altitude (vers 800 m) dans le district de Moramanga, tandis que *P. bipyramidatus* pousse dans la forêt humide de basse altitude de Marojejy, de Masoala jusqu'à Fort dauphin et dans la forêt littorale (Annexe 2).

Pandanus analamazaotrensis possède un tronc court et les branches sont ramifiées dichotomiquement selon Guillaumet (1973). Cette espèce appartient sans doute au modèle architectural de Leeuwenberg. Par contre, *P. bipyramidatus* possède un tronc monopodique à ramification généralement en verticilles (modèle de Scarrone) (Guillaumet 1973). C'est la première fois que l'on connaît l'architecture de cette espèce.

Pandanus de la sect. *Stephanostigma* a une affinité avec la section *Acanthostyla* par la présence de stigmates caniniformes considérés comme spiniformes (très courts). Ces deux sections possèdent des stomates ramifiés appartenant à la classe V ou à la classe VI selon la classification de Huynh (1974). *Pandanus* de la sect. *Stephanostigma* se distingue par contre des *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* par:

- l'absence d'un port coniféroïde et de dimorphisme foliaire,
- la dimension de l'infrutescence,
- la présence de 2 types de stigmate,
- la présence de loges séminales stériles.

L'existence de deux types de stigmates (fertiles et stériles) rapproche *P. callmanderiana* Laivao & Buerki (Laivao et al. 2006) (sect *Callmanderia* Laivao & Buerki) des *Pandanus* de la sect. *Stephanostigma* (Laivao et al. 2006). En effet, *P. bipyramidatus* a plus d'affinités avec *P. callmanderiana* qu'avec *P. analamazaotrensis* en raison de son architecture (ramifications latérales en verticilles ou subverticilles le long du tronc) et de son stigmate spiniforme ou deltoïde central. Mais *P. bipyramidatus* se distingue de *P. callmanderiana* par la dimension et le type d'infrutescence (polysyncarpique) et par l'absence d'heterophyllie (cf. Laivao et al. 2006).

Sur les *Pandanus* (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte est de Madagascar

Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)
michel.laivao@unine.ch

Martin W. CALLMANDER

Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, 63166-0299 St. Louis, MO (USA)
martin.callmender@mobot-mg.org
et Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)

Sven BUERKI

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)
sven.buerki@unine.ch

Laivao M. O., Callmender M. W. & Buerki S. 2006. — Sur les *Pandanus* (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte est de Madagascar. *Adansonia*, sér. 3, 28 (2): 267-285.

RÉSUMÉ

De récentes recherches de terrain et en herbier permettent une meilleure compréhension de la famille des Pandanaceae à Madagascar. Ce travail propose un traitement taxonomique des espèces morphologiquement isolées à stigmates saillants des forêts orientales malgaches. Une nouvelle espèce est décrite: *Pandanus callmenderiana* endémique des forêts et des zones marécageuses littorales à l'Est-Nord-Est de la Grande Île. Cette espèce est caractérisée par un port «coniféroïde», et par un stigmate deltoïde et fertile entouré de longs stigmates spiniformes et stériles. Une clé des sections malgaches ainsi qu'une réflexion sur la systématique des Pandanaceae sont présentées. *Pandanus ferox* et *P. pichisermollii* sont mis en synonymie avec *P. guillaumetii*. La description de trois sections monospécifiques, sect. *Callmenderia*, *Guillaumetia* et *Insuetia*, permet d'établir un découpage morphologiquement satisfaisant du genre *Pandanus* à Madagascar. Ces sections sont typifiées par *P. callmenderiana*, *P. guillaumetii* et *P. insuetus* respectivement.

MOTS CLÉS

Pandanaceae,
Pandanus,
forêts littorales,
Madagascar,
espèce nouvelle.

ABSTRACT

The species of Pandanus (Pandanaceae) with protuberant stigmas from eastern Madagascar.

Recent fieldwork and work in herbaria allow a better understanding of the family Pandanaceae in Madagascar. This article proposes a taxonomic treatment of the morphologically isolated Malagasy oriental species with sharp protuberant stigmas. A new species is described: *Pandanus callmanderiana* endemic to the littoral forests and swampy areas of the East-North-East of the Great Island. This species is characterized by a "coniferoid" habit, with one deltoid fertile stigma surrounded by numerous long spiniform and sterile stigmas. A key of Malagasy sections as well as a reflection on the systematics of Pandanaceae are presented. *Pandanus ferox* and *P. pichi-sermollii* are both synonyms of *P. guillaumetii*. The description of three monospecific sections, sect. *Callmanderia*, *Guillaumetia* and *Insuetia*, provides a morphologically convenient division of Malagasy *Pandanus*. These sections are typified respectively by *P. callmanderiana*, *P. guillaumetii* and *P. insuetus*.

KEY WORDS

Pandanaceae,
Pandanus,
littoral forests,
Madagascar,
new species.

INTRODUCTION

Madagascar constitue l'un des centres de différenciation de la famille des Pandanaceae avec 91 espèces réparties dans les genres *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callm. & Chassot (6 espèces) et *Pandanus* Stickman (85 espèces). Les espèces du genre *Pandanus* sont regroupées dans 16 sections dont cinq seulement ne sont pas endémiques de la Grande Île (Callmander & Laivao 2003). Neuf de ces sections, toutes endémiques, sont caractérisées par des stigmates saillants, c'est-à-dire spiniformes (stigmates épineux) (Fig. 1E, F) ou deltoïdes (Fig. 1A, B, D). La forêt littorale orientale, considérée comme une formation édaphique sur substrats sableux (Koechlin *et al.* 1974), renferme la plupart de ces sections: *Aquatiles*, *Imerinensis*, *Lonchostigma* et *Platyphylla*. Une section est endémique des hautes montagnes du Nord-Ouest: *Tridentistigma* (Callmander *et al.* 2001). Les autres sections poussent dans la forêt humide de basse altitude: *Phaneops*, *Rykiella* et *Stephanostigma*. Finalement, la section *Acanthostyla*, la plus riche en espèces (c. 20 espèces), possède une répartition en mosaïque dans les zones marécageuses des forêts sèches de l'Ouest, ainsi que dans la forêt humide de haute, moyenne et basse altitudes et dans la forêt littorale orientale.

Les autres sections du genre *Pandanus* à Madagascar sont caractérisées par des stigmates plats (réniformes) (Fig. 1C). Parmi celles-ci, la section *Mammillarisia*, décrite par St John (1960) pour rassembler les espèces à nombreux stigmates réniformes réunis à l'apex du pileus, englobe aujourd'hui quatre espèces à stigmates deltoïdes (*P. ferox* Huynh, *P. guillaumetii* B.C.Stone, *P. insuetus* Huynh et *P. pichi-sermollii* B.C.Stone). Ces quatre espèces atypiques de la section ont été rattachées ultérieurement à la section *Mammillarisia*, principalement d'après leur micromorphologie foliaire (Huynh 1979a, b, 2000). Ces espèces possèdent des caractères macromorphologiques discriminants par rapport aux espèces typiques de la section: *P. insuetus*, endémique des forêts de basse altitude et littorale de la péninsule de Masoala, est caractérisé par un syncarpe de grande dimension (Fig. 6A) et par ses drupes où chaque stigmatte repose sur un socle ou un renflement de sa partie apicale (Fig. 1B); *P. ferox*, *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent des stigmates deltoïdes (Fig. 1A) et une architecture à dimorphisme foliaire rappelant la section *Acanthostyla* (port dit « coniféroïde » selon Stone 1970b).

Depuis 1996, plusieurs missions ont été conduites dans toutes les régions phytogéographiques de la Grande Île afin de réaliser une étude approfondie



FIG. 1. — Différents types de stigmates saillants et plats rencontrés chez les *Pandanus* Stickman de Madagascar: **A**, *P. guillaumetii* B.C.Stone; **B**, *P. insuetus* Huynh; **C**, *P. mammillaris* Martelli & Pic.Serm.; **D**, *P. analamazaotrensis* Martelli; **E**, *P. platyphyllus* Martelli; **F**, *P. comatus* Martelli. A, Laivao & Arthur 188; B, Callmander et al. 166; C, Callmander & Wohlhauser 134; D, Callmander 66; E, Callmander et al. 42; F, Wohlhauser et al. 513, photo: S. Wohlhauser. Échelles: 1 cm.

des Pandanaceae malgaches et de l'océan Indien occidental. Plus de 200 spécimens ont été récoltés et ont permis de relever des informations précises sur l'écologie, la morphologie et la répartition des espèces. Une nouvelle espèce, *P. callmanderiana* Laivao & Buerki, endémique des forêts littorales et des marais de Foulpointe et de Soanierano-Ivongo, est décrite. Cette espèce rassemble une combinaison de caractères végétatifs et fertiles unique : port coniféroïde, stigmates deltoïdes (fertiles) et spiniformes (stériles). Elle ne trouve sa place dans aucune section actuellement connue. De nouvelles récoltes d'autres espèces morphologiquement isolées et paradoxalement peu connues de la côte est malgache, à stigmates saillants, nous permettent de réévaluer leurs positions systématiques et de clarifier leurs identités. *Pandanus ferox* et *P. pichi-sermollii* sont mis en synonymie avec *P. guillaumetii*. Trois sections monospécifiques sont décrites (sect. *Callmanderia* Laivao & Buerki, *Guillaumetia* (Huynh & B.C.Stone) Laivao, Callm. & Buerki et *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki) pour souligner l'isolement taxonomique de *P. callmanderiana*, *P. guillaumetii* et *P. insuetus* respectivement. Une clé de toutes les sections connues de Madagascar est présentée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette révision est basée sur les données morphologiques observées sur les spécimens des herbiers d'Antananarivo (TAN, TEF), Genève (G), Neuchâtel (NEU), Paris (P) et Saint-Louis (MO). Plusieurs missions de terrain à Madagascar ont aussi été nécessaires pour clarifier les questions taxonomiques non résolues par l'examen minutieux des planches d'herbiers. Dans le paragraphe Matériel examiné cité en dessous de chaque espèce, les abréviations suivantes sont utilisées : FC, Forêt classée ; PD, Parc détaché et PN, Parc national. Les coordonnées et les altitudes des collections anciennes ont été assignées *post-facto*, grâce au répertoire géographique de Schatz & Lescot (2005) et aux cartes topographiques. Ces coordonnées sont indiquées par des crochets dans le texte. Les cartes de distribution ont été réalisées grâce à ArcView GIS (version 3.3 ; ESRI 2000) ; la distribution des espèces est présentée en superposition de la carte bioclimatique de Cornet (1974) adaptée par Schatz (2000) à cinq zones. Le statut de conservation est provisoirement assigné aux espèces traitées ici basé sur les Catégories de la Liste Rouge de l'UICN (IUCN 2001).

CLÉ DES SECTIONS MALGACHES DE *PANDANUS* STICKMAN

1. Style spiniforme avec une surface stigmatique linéaire, ou étroitement deltoïde, aigu, saillant, plus long que large, plus ou moins dressé, avec une surface stigmatique deltoïde 2
- Style généralement absent ou style relativement petit, jamais spiniforme ni deltoïde, mais stipité, horizontal à faiblement oblique, aussi ou parfois plus large que long, avec stigmate irrégulièrement subcirculaire à réniforme ou bilobé 14
2. Arbre présentant de l'anisophyllie, port « coniféroïde », présence d'une couronne de grandes feuilles à l'extrémité apicale du stipe et de touffes de feuilles plus petites sur les branches latérales portant les infrutescences 3
- Arbre ne présentant pas d'anisophyllie, port non « coniféroïde » ; infrutescences sur des branches ordinaires, terminales ou axillaires 5
3. Ramification latérale en position hélicoïdale le long du stipe ; infrutescence plurisyncarpique, rarement monosyncarpique ; loges séminales alignées ou placées sur un demi-cercle Sect. *Acanthostyla*
- Ramification latérale disposée en verticille le long du stipe ; infrutescence toujours monosyncarpique ; loges séminales placées sur deux cercles concentriques 4
4. Stigmates de 2 types : 1 deltoïde central (fertile) entouré par des stigmates spiniformes (stériles) (Fig. 3B) ; marais et forêt littorale de l'Est-Nord-Est Sect. *Callmanderia*

- Stigmates uniquement deltoïdes (tous fertiles) (Fig. 1A) ; forêt humide de basse altitude et littorale de la côte est Sect. *Guillaumetia*
- 5. Arbre monocaule, jamais ramifié à maturité (modèle de Corner) ; infrutescence axillaire Sect. *Phaneops*
- Arbre toujours ramifié à maturité (modèles de Leeuwenberg, de Scarrone ou de Stone) ; infrutescence terminale 6
- 6. Stigmates de 2 types : deltoïdes centraux (fertiles) entourés par de petits stigmates caniniformes (stériles) (Fig. 1D) ; feuille très coriace, large de 15-20 cm, à grandes auricules basales Sect. *Stephanostigma*
- Un seul type de stigmate : deltoïde ou spiniforme ; feuille coriace, largeur < 15 cm, non auriculée 7
- 7. Syncarpe subgloboïde grand (> 25 cm de diamètre) ; stigmates deltoïdes ; drupe à plusieurs carpelles (> 1 stigmate par drupe) 8
- Syncarpe subgloboïde plus petit (< 25 cm de diamètre) ou oblong (sect. *Platyphylla* : *P. platyphyllus*) ; stigmates spiniformes ou tridentés (sect. *Tridentistigma*) ; drupe généralement à un seul carpelle (1 stigmate par drupe), sauf sect. *Rykiella* (*P. macrophyllus*) 9
- 8. Stigmates subsessiles, réniformes à deltoïdes ; drupes non complètement soudées à l'apex ; pileus plus ou moins plat ; Nord de Madagascar Sect. *Pandanus* (cf. Note)
- Stigmates portés par des socles (5 mm de hauteur), deltoïdes (Fig. 1B) ; drupes soudées à l'apex ; pileus pyramidal court ; péninsule de Masoala (Est) Sect. *Insuetia*
- 9. Arbuste aquatique ; infrutescence monosyncarpique flottante ; marais permanents de la région du Sud-Est Sect. *Aqualites*
- Arbre ou arbuste terrestre ; infrutescence sur les rameaux aériens ; forêt littorale et de basse altitude de la côte est ou haute montagne du Nord-Ouest (sect. *Tridentistigma*) 10
- 10. Stigmate terminé par 3 dents ; forêt des hautes montagnes du Nord-Ouest (Ambohimiravavy, Tsaratanana) Sect. *Tridentistigma*
- Stigmate jamais terminé par 3 dents ; forêt de basse altitude et littorale de la côte est 11
- 11. Infrutescence plurisyncarpique 12
- Infrutescence monosyncarpique 13
- 12. Arbre à ramification non dichotomique (modèle de Stone à croissance non limitée des branches) ; 1 stigmate spiniforme ; forêt littorale orientale Sect. *Imerinenses*
- Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Scarrone) ; 1-3 stigmates spiniformes ; forêt ripariale de basse altitude de la côte est Sect. *Rykiella*
- 13. Syncarpe oblong, cylindrique, trigone ; stigmate entouré par 2 lobes latéraux (Fig. 1E) ; pileus indistinct Sect. *Platyphylla*
- Syncarpe subglobuleux ; stigmate sans lobes latéraux ; pileus distinct Sect. *Lonchostigma*
- 14. Stigmate oblique, recourbé sur deux plans, donnant un aspect bilobé ; infrutescence polysyncarpique, petite (< 20 cm de longueur) Sect. *Foullioya*
- Stigmate non bilobé ; infrutescence monosyncarpique parfois polysyncarpique, grande (> 20 cm de longueur) 15
- 15. Drupe toujours monoloculaire ; stigmate toujours à l'apex du pileus 16
- Drupe généralement pluriloculaire, rarement monoloculaire (sect. *Dauphinensia* : *P. linguiformis*) ; stigmates excentrés à l'apex du pileus parfois groupés à l'apex du pileus 17

16. Arbre à dimorphisme foliaire entre la touffe terminale et les rameaux latéraux; syncarpe très riche en drupes (100-350); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/10 de sa longueur Sect. *Heterostigma*
- Arbuste sans dimorphisme foliaire; syncarpe moins riche en drupes (4-60); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/4 de sa longueur Sect. *Souleyetia*
17. Stigmates groupés à l'apex du pileus (Fig. 1C); infrutescence généralement monosyncarpique, rarement plurisyncarpique (*P. diffusus*) Sect. *Mammillarisia*
- Stigmates excentrés à l'apex du pileus; infrutescence généralement plurisyncarpique, rarement monosyncarpique (sect. *Bicipites*: *P. biceps*) 18
18. Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Leeuwenberg); partie apicale de la drupe soudée; feuilles larges (> 10 cm) et grandes (> 1 m), auriculées à la base; forêt littorale, dense humide de basse à moyenne altitude Sect. *Dauphinensia*
- Arbuste à ramification latérale en verticille (modèle de Scarrone) ou pseudo-verticille; partie apicale de la drupe libre; feuilles étroites (< 5 cm) et courtes (< 1 m), sans auricules; endémique de la forêt sèche sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Nord) Sect. *Bicipites*

NOTE

Pandanus perrieri Martelli est la seule espèce placée dans la section *Pandanus* du sous-genre *Pandanus* à Madagascar, mais avec un certain doute dû au faible matériel disponible (Martelli & Pichi-Sermolli 1951; Stone 1970c). Une étude taxonomique menée par les auteurs est en cours suite à la redécouverte récente de cette espèce à Daraina (Nord-Est) par les chercheurs des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (Suisse) afin de déterminer sa position systématique et phytogéographique. Cette étude montre que cette espèce ne trouve certainement pas sa place dans la section *Pandanus*.

SYSTÉMATIQUE

Pandanus Stickman sect. *Guillaumetia*
(Huynh & B.C.Stone)

Laivao, Callm. & Buerki, stat. nov.

Botanische Jahrbücher für Systematik 100: 353 (1979a).

BASIONYME. — *Pandanus* sect. *Mammillarisia* subsect. *Guillaumetia* Huynh & B.C.Stone, *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 353 (1979a).

TYPUS. — *Pandanus guillaumetii* B.C.Stone.

DESCRIPTION

Arbre à port coniféroïde peu ramifié, à dimorphisme foliaire; feuilles grandes au sommet du stipe, plus petites sur les ramifications latérales; drupe pluriloculaire; stigmates fertiles: 1 ou 2 centraux deltoïdes entourés d'un cycle de stigmates périphériques.

Pandanus guillaumetii B.C.Stone

Webbia 24: 606, fig. 7A-F, fig. 12P, pl. 36 (1970a). — Typus: Madagascar, Prov. Toamasina, 5 km au sud de

Maroantsetra, [15°26'S, 49°45'E], 23.VI.1968, *Guillaumet* 2131 (holo-, P; iso-, KLU, MO, TAN).

Pandanus pichi-sermollii B.C.Stone, *Webbia* 24: 606-607, fig. 8A-H, 609, pl. 36 (1970a). — Typus: Madagascar, Prov. Fianarantsoa, 15-20 km Est d'Ampasimbato, Est de Nosy Varika, 600 m, [20°35'S, 48°28'E], 24.VIII.1968, *Guillaumet* 2226 (holo-, P; iso-, KLU, MO, TAN), **syn. nov.**

Pandanus ferox Huynh, *Botanische Jahrbücher für Systematik* 122: 219-221, figs 33-38 (2000). — Typus: Madagascar, Prov. Toamasina, Maroantsetra, hills E of village of Sahavary, up Andranofotsy River from Maroantsetra, along trail toward headwaters of Sahafoftra River (Ravim Bé swamp), 350-450 m, 15°18'S, 49°52'E, 23.X.1986, *Lowry II et al.* 4235 (holo-, MO), **syn. nov.**

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar.** Prov. d'Antsiranana, péninsule de Masoala, forêt de basse altitude, 360 m, 15°18'10"S, 50°04'33"E, 26.IX.1996, *Callmander et al.* 009 (NEU, TAN). — Péninsule de Masoala, au bord de la rivière Tsarapaka, 300 m, 15°16'52"S, 50°06'30"E, 27.IX.1996, *Callmander et al.* 011 (NEU, TAN). — Masoala PN, PD 3 Beankora, 10 m, 15°57'S, 50°12'E, 10.IX.2003, *Callmander et al.* 168 (G, NEU, P, TAN). Prov. de Toamasina, Mananara-Nord PN, Beketra, 250 m, 16°22'44"S, 49°39'40"E, 3.XI.1999, *Callman-*

der & Raveloson 112 (NEU, TAN). — Nosy Mangabe, 180 m, 15°30'20"S, 49°45'38"E, 5.XI.1999, *Callmänder & Safianinasiezy 127* (NEU, TAN). — Antanindravo, forêt littorale d'Analalava, 20 m, 17°41'19"S, 49°29'58"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 188* (G, P). — Masoala PN, Ambodiforaha, sur crête, 400 m, 15°42'12"S, 49°58'28"E, 3.XI.2001, *Poncy et al. 1584* (P, TAN). — Nosy Mangabe, 0-300 m, 15°30'S, 49°46'E, 14.X.1987, *Schatz et al. 1682* (MO). — Masoala PN, Andronobe, 0-6 km E from coast, 0-700 m, 15°39'30"S, 49°57'30"E, VI-VIII.1993, *Zjhra & Hutcheon 371* (MO).

DESCRIPTION

Arbre de 6-9 m de hauteur, à stipe épineux de 10-15 cm de diamètre, à racines adventives de 20 cm de hauteur, à dimorphisme foliaire ; feuille latérale coriace, 130-150 cm de longueur, 1,8-2 cm de largeur au milieu, 3,2 cm près de la gaine, progressivement rétrécie à partir de la gaine jusqu'à l'apex, terminée par un acumen de 2 cm de longueur, 1-2 mm de large ; à plis latéraux armés sur 18 cm à l'apex ; gaine 10 cm de longueur, 3,2 cm de largeur apicale, 4,4 cm de largeur basale, à veines longitudinales peu visibles sur les deux faces. Infrutescence monosyncarpique, terminale, pendante ; syncarpe subgloboïde, 8 × 10 cm, composé d'environ 45 drupes ; pédoncule triquètre à angles saillants, 23-32 cm de longueur, 15 mm de largeur à l'apex, 8 mm au milieu ; drupe obpyramidale, 29-35 × 18-26 mm × 13-19 mm, tiers supérieur libre ; pileus en forme de dôme ou pyramidal, très court, corné, à angles saillants, 8-10 mm de hauteur ; stigmates (4)-5-7(-8)(-9) deltoïdes, 4 × 1,5 mm, groupés à l'apex du pileus, oblique, 1 stigmate central entouré par les périphériques ; l'endocarpe occupe presque la totalité de la longueur de la drupe, 29 mm de longueur axiale, 18 mm de largeur, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, à base distante de 5 mm de la base de la drupe ; loge séminale ellipsoïde, 10 × 5 mm, à centre médian, à apex distant de 10 mm de la base des stigmates, à base distante de 14 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 6 mm de hauteur, à paroi germinative de 4 mm de longueur ; une ou deux grandes loges séminales centrales entourées par des petites ; mésocarpe supérieur étroit à l'apex et fibro-médulleux latéralement ; mésocarpe inférieur richement fibreux.

REMARQUES

Pandanus guillaumetii et *P. pichi-sermollii* ont été décrits simultanément par Stone sur deux récoltes de Guillaumet (Stone 1970a : 606-608), le premier sur un fruit mûr et le second sur un jeune fruit. Une troisième espèce, *Pandanus ferox*, très proche morphologiquement des deux précédentes, a récemment été décrite par Huynh (2000 : 219-221). Ces trois espèces possèdent des caractères communs et sont similaires par le port, la feuille (macro- et micromorphologie) et le syncarpe. Les différences observées par leurs auteurs ne justifient pas un rang spécifique pour ces spécimens. *Pandanus pichi-sermollii* a été distingué de *P. guillaumetii* par le nombre de stigmates (souvent 7-9 stigmates au lieu de 6-8). Stone a aussi observé des variations de la dimension des feuilles, des épines marginales, des épines sur les plis latéraux et sur la disposition des loges séminales (1970a : figs 7A, F, 8A, H). La dimension des épines marginales et des épines ventrales de *P. pichi-sermollii* est plus importante et la distance entre elles plus espacée, car la feuille présente sur l'holotype est jeune et fût récoltée près de l'infrutescence (Stone 1970a : 607, fig. 8A-C). En effet, la grandeur des feuilles de *Pandanus* diminue, lorsqu'elles atteignent leur stade de maturité. Il en est de même pour l'infrutescence qui varie selon le stade de développement. La description du fruit de *P. pichi-sermollii* est justement basée sur un syncarpe jeune comme l'auteur le souligne : « Although the fruit is not fully mature » (Stone 1970a : 608). Ainsi, les parties apicale et basale de l'endocarpe ne sont pas encore soudées (Stone 1970a : 607, fig. 8E, G). Les caractères discriminants basés principalement sur la morphométrie des parties végétatives et reproductrices n'ayant pas atteint leur pleine maturité sont souvent peu significatifs. *Pandanus guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent en commun une infrutescence monosyncarpique composée d'une quarantaine de drupes. Le pileus brun, pyramidal, très court, avec des angles légèrement saillants, porte à son apex 5, 6 ou 7 stigmates deltoïdes (apex pointu) qui sont disposés sur deux cercles différents : un central entouré par 4, 5 ou 6 externes (Stone 1970a : fig. 7D, E). À maturité, le syncarpe possède une forme sub-globoïde et une dimension de 10 × 8 cm et l'endocarpe est soudé au niveau de sa partie médiane et inférieure.

Pandanus ferox montre aussi une ressemblance frappante avec *P. guillaumetii* s.l. L'auteur (Huynh 2000) a basé sa diagnose sur des stigmates apparemment stériles et dépourvus de surface stigmatique. Une étude approfondie du type montre que tous ces stigmates sont deltoïdes (pointus à l'apex) et fertiles à surface stigmatique de 3×1 mm, mais certains ont été cassés et donnent donc l'impression d'être différents. De plus, l'étude de toutes les nouvelles récoltes effectuées dans la même région que le type de *P. ferox* (péninsule de Masoala et Nosy Mangabe, cf. Matériel examiné et Figure 2) confirme que ces spécimens possèdent tous des stigmates fertiles.

Pandanus ferox, *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent le même modèle architectural : modèle de Scarrone, à rameaux dont la croissance est précocement limitée (Guillaumet 1973 : 502, figs 3-15, 3-16). Ils sont tous confinés à la forêt littorale sur sable et humide de basse altitude entre 0 et 700 m. Du point de vue de la micromorphologie foliaire, ces trois espèces possèdent une surface épidermique abaxiale clairement zonée avec des stomates à papilles ramifiées (classe VI) (Huynh 1974). Nous pensons que ces trois espèces ne peuvent pas être séparées sur la base de leur morphologie. Nous avons gardé *P. guillaumetii* comme type de l'espèce car son fruit est mûr. À notre regret, *P. pichi-sermollii* dédié par Stone à R. Pichi-Sermolli – récemment décédé – pour son immense et si précieux travail sur les *Pandanus* récoltés par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar (Martelli & Pichi-Sermolli 1951) n'est pas une bonne espèce. Dans le but de combler ce vide, les auteurs dédieront au Professeur Pichi-Sermolli, dans un article ultérieur, une espèce récemment découverte dans un massif montagneux peu connu du Nord-Ouest de Madagascar.

Pandanus guillaumetii (au sens où nous l'entendons, c'est-à-dire englobant *P. ferox* et *P. pichi-sermollii*) n'appartient pas à la section *Mammillarisia* où il est actuellement placé, cette section ne contenant que des espèces à stigmates réniformes (plats) (Fig. 1C). Huynh (1979b : 505) a décrit *Mammillarisia* subsect. *Guillaumetia* afin de regrouper *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* dans « un groupe naturel » au sens de l'auteur (basé sur la micromorphologie foliaire). En effet, son anatomie foliaire à stomates à papilles ramifiées (surface épidermique abaxiale)

le différencie nettement des autres *Pandanus* de la section *Mammillarisia* à stomates dépourvus de papilles (Huynh 1979a, b). L'idée de Huynh est juste, mais trop de caractères macromorphologiques particuliers l'éloignent de cette section (ex. stigmates deltoïdes et son port à dimorphisme foliaire). Afin de mieux souligner son isolement morphologique au sein des *Pandanus* malgaches, nous décrivons donc une section monospécifique pour suivre la systématique en vigueur dans le genre *Pandanus* depuis le travail de Stone (1974) (cf. Discussion).

La section *Guillaumetia* possède une affinité avec la section *Stephanostigma* par la présence de stigmates deltoïdes. Toutefois, elle s'en éloigne par la présence d'un seul type de stigmate fertile, tandis que la section *Stephanostigma* en possède deux (l'un fertile et l'autre stérile, Fig. 1D). Son architecture « coniféroïde » – également typique des espèces de la section *Acanthostyla* – est aussi discriminante. Néanmoins, son port est différent des espèces de cette dernière en raison du niveau d'insertion et de l'espacement des ramifications. En effet, chez *P. guillaumetii*, les branches latérales sont peu nombreuses et disposées en verticilles le long du stipe (Guillaumet 1973 : 502, figs 3-15, 3-16). Par conséquent, les ramifications sont plus espacées que celles de la section *Acanthostyla*. La séquence des caractères fertiles et végétatifs propres à chaque section est résumée dans le Tableau 1. En conclusion, la section *Guillaumetia* est morphologiquement intermédiaire entre les sections *Acanthostyla* et *Stephanostigma*.

PHÉNOLOGIE

Fructification : juin-novembre.

DISTRIBUTION

Pandanus guillaumetii croît dans les forêts littorale et humide de basse altitude dans le domaine oriental (entre la péninsule de Masoala et Nosy Varika). Ce taxon ne dépasse jamais 700 m d'altitude (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 20 147 km² et une zone d'occupation de 90 km², *P. guillaumetii* est provisoirement considéré comme « Vulnérable », VU B2ab(iii) selon les critères des catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

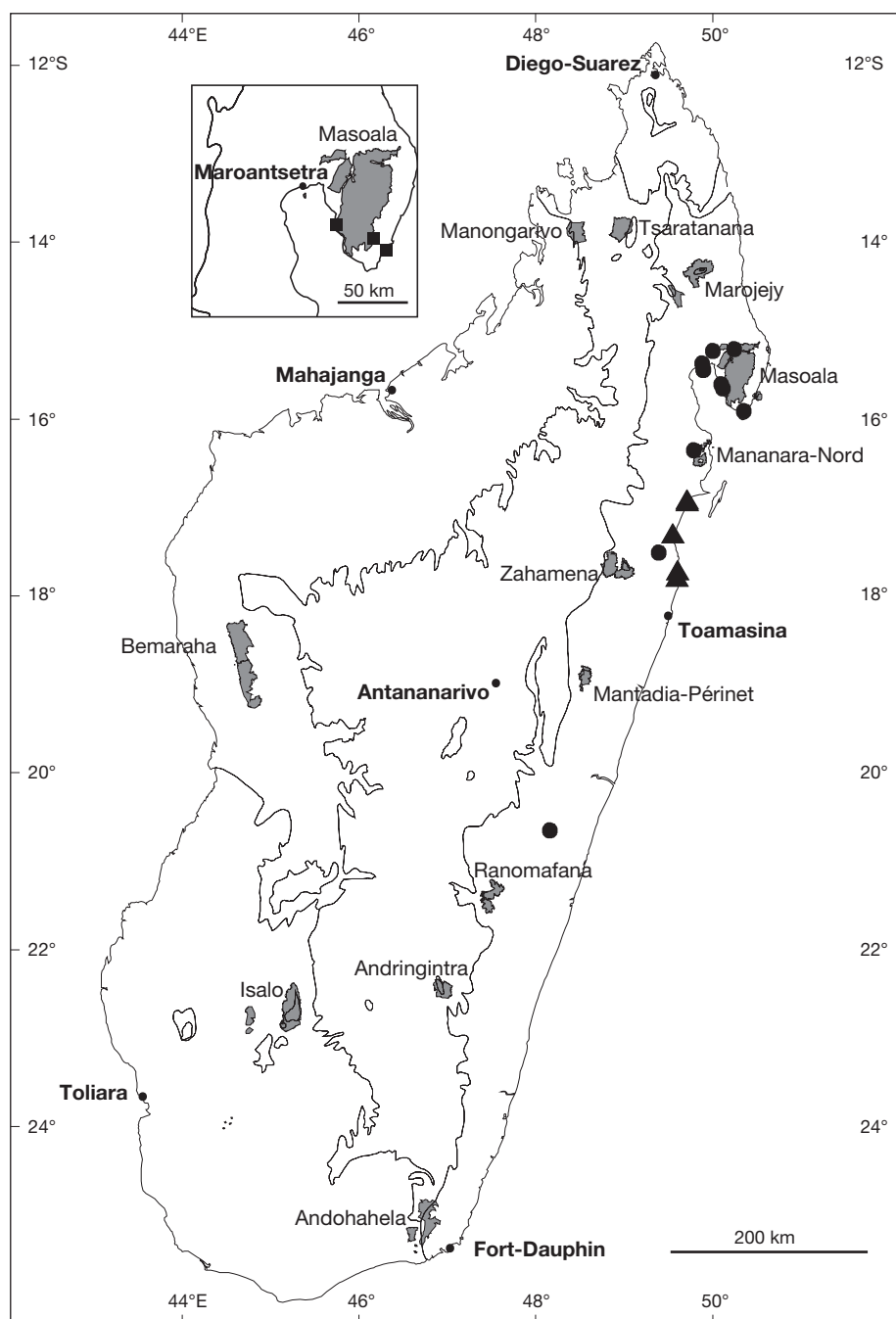


FIG. 2. — Carte montrant la distribution des nouvelles sections du genre *Pandanus* Stickman : *Callmanderia* (*P. callmanderia* Laivao & Buerki, ▲); *Guillaumetia* (*P. guillaumetii* Stone, ●); *Insuetia* (*P. insuetus* Huynh, ■). Les principaux parcs nationaux et réserves sont indiqués en grisé.

TABLEAU 1. — Tableau synoptique résumant les caractères fertiles et végétatifs propres aux sections du genre *Pandanus* Stickman : *Acanthostyla* Martelli, *Callmanderia* Laivao & Buerki, *Guillaumetia* (Huynh & B.C.Stone) Laivao, Callm. & Buerki, *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki, *Stephanostigma* Pic.Serm. et *Mammillarisia* H.St.John.

	Sect. <i>Acanthostyla</i>	Sect. <i>Callmanderia</i>	Sect. <i>Guillaumetia</i>	Sect. <i>Insuetia</i>	Sect. <i>Stephano-</i> <i>stigma</i>	Sect. <i>Mammillarisia</i>
Caractères végétatifs						
Hétérophylle	oui	oui	oui	non	non	non
Ramification latérale sur le tronc	en continue	en verticille	en verticille	en continu	en continu	en continu
Feuille étroite (1,5-4 cm) ou large (> 6 cm)	étroite	étroite	étroite	large	large	large
Auricule	peu développé	peu développé	peu développé	développé	très développé	très développé
Type de papilles des stomates foliaires abaxiales (Classe selon Huynh 1974)	ramifié à maturité (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe V à VI)	non-ramifié (classe I et II)
Caractères fertiles						
Nombre de syncarpes par infrutescence	1-7-(8)	1	1	1	(1)-10	1-2-(6)
Forme syncarpe	sphérique / ovoïde / oblong	oblong	subsphérique / sphérique	sphérique	oblong / tubulaire	sphérique / ovoïde
Pédoncule de l'infrutescence	étroit et pendant	étroit et pendant	étroit et pendant	robuste et érigé	robuste et érigé	étroit et pendant ou droit
Type de stigmates (si 2 types, l'un est stérile)	1	2	1	1	2	1
Stigmates (s, stérile; f, fertile)	spiniforme (f)	deltoïde (f) / spiniforme (s)	deltoïde (f)	deltoïde (f)	deltoïde (f) / caniniforme (s)	réliniforme (f)
Position des stigmates sur le sommet de drupe	aligné / sur un demi-cercle	central	central	excentré	central	central
Emplacement des loges	aligné / sur un demi-cercle	sur 2 cercles concentriques	sur 2 cercles concentriques	un cercle	sur 2 cercles concentriques	aligné / sur un demi-cercle
Habitat						
Végétation	Forêt humide de basse, moyenne et haute altitudes, forêt littorale, zones marécageuses (toute l'île)	Forêt littorale, zones marécageuses (est-nord-est)	Forêt humide de moyenne altitude et forêt littorale	Forêt humide de basse altitude (Masoala)	Forêt humide de basse et moyenne altitudes, forêt littorale	Forêt humide de basse et moyenne et forêt littorale

Pandanus Stickman sect. *Insuetia*
Laivao, Callm. & Buerki, sect. nov.
(Figs 1B; 6A)

Arbor in crateriformi habitu. Folia coriacea et magna, in parte apicali sensim attenuata, plicis lateralibus inermibus. Infrutescentia terminalis, monosyncarpica; syncarpium subglobosum, pedunculo trigono et crasso (quam sectionum Callmanderia

et Guillaumetia), drupis maximis, plurilocularibus; pileo pyramidalis; stigmata deltoidea 4 raro 3, 5 vel 6.

TYPUS. — *Pandanus insuetus* Huynh.

DESCRIPTION

Arbre ayant un port en boule; feuilles coriaces et larges, progressivement rétrécies à l'apex, à plis laté-

raux inermes. Infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe subgloboïde; pédoncule triquètre et épais par rapport aux sections *Callmanderia* et *Guillaumetia* (4 cm de large à l'apex, 2 cm dans la partie médiane). Grande drupe pluriloculaire (7,5 × 5,2 × 3,9 cm); pileus pyramidal court; 4 stigmates deltoïdes rarement 3, 5 ou 6, non groupés à l'apex de pileus, portés chacun par des socles ou des renflements de la partie supérieure du pileus.

Pandanus insuetus Huynh

Botanische Jahrbücher für Systematik 122: 217-218, figs 28-32 (2000).

TYPUS. — **Madagascar**. Prov. de Toamasina, péninsule de Masoala, Pointe de Tampolo, mangrove et forêt littorale, 0 m, 15°39'30"S, 49°57'30"E, VII.1993, *Zjhra & Hutcheon* 556 (holo-, P; iso-, MO).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar**. Prov. d'Antsiranana, péninsule de Masoala, sortie du village de Vinanivao, 20 m, 15°52'S, 50°16'E, 9.VIII.2003, *Callmander et al.* 166 (G, MO, NEU, P, TAN).

DESCRIPTION

Arbuste 7 m de hauteur, 18 cm de diamètre, à racines aériennes de 70 cm de hauteur et de 6 cm de diamètre; feuille amplexicaule, 1,7 m de longueur, 9 cm de largeur au milieu, progressivement rétrécie à l'apex; à limbe coriace, à plis latéraux inermes; jeune feuille pouvant atteindre 2,5 m de longueur et 15 cm de largeur; épines dorsales à partir de 63 cm de la base de la feuille; auricule 17 cm de long, 12 cm de largeur apicale, 14 cm de largeur basale; infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe globoïde/subgloboïde, composé de 66 drupes, 27 cm de diamètre; pédoncule triquètre, 37 cm de longueur, 5,5 cm de largeur à l'apex, 4 cm au milieu; drupe 7,5-9,5 × 5-7 × 4-5 cm, environ tiers supérieur libre; pileus pyramidal très court avec des faces légèrement convexes, à angles légèrement saillants, 1,6 cm de hauteur; (3-)-4-5(-6) stigmates deltoïdes, obliques, 7 × 6 × 3 mm, portés par des socles de 5 mm de hauteur, non groupés à l'apex du pileus, distants de 6-10 mm, placés sur un cercle; endocarpe 22 mm de longueur axiale, 42 mm de largeur; loge séminale ellipsoïde, 10 × 4 mm, à

centre supramédian; mésocarpe fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibro-médulleux.

REMARQUES

Comme *P. guillaumetii*, *P. insuetus* ne peut être classé dans la section *Mammillarisia*. Cette espèce décrite par Huynh (2000) possède des caractères exceptionnels pour les Pandanaeae malgaches, surtout ceux de la drupe. L'apex du pileus, considéré comme plat, est pourvu de socles portant des stigmates deltoïdes. La coupe transversale de la drupe montre que les loges séminales se placent sur un cercle (Huynh 2000: 218, fig. 32). Le syncarpe globuleux ou sphérique peut atteindre jusqu'à 27 cm de diamètre et est porté par un pédoncule robuste de 37 cm de longueur et de 4 cm de largeur dans sa partie centrale. La drupe a des dimensions très particulières avec une longueur variant de 7,5 à 9,5 cm, une largeur de 5,2 à 7 cm et une épaisseur de 3,9 à 5 cm. En outre, la feuille de cette espèce mesure 170 × 9 cm et possède deux grandes auricules (17 × 14 cm) à sa base. Ces critères permettent de distinguer facilement *P. insuetus* parmi les autres *Pandanus* de Madagascar.

Les branches sont disposées en alternance le long du stipe (modèle architectural de Stone) et leur croissance illimitée peut entraîner un port en boule à l'image de *P. vandamii* (voir Guillaumet 1973). Cette espèce possède des stomates à papilles ramifiées (classe VI) (face abaxiale de la feuille). Une nouvelle section, *Insuetia*, est décrite pour cette espèce. Le Tableau 1 résume les différences morphologiques avec les sections affines.

PHÉNOLOGIE

Fructification: juillet-août.

DISTRIBUTION

Pandanus insuetus est endémique de la forêt littorale et des régions marécageuses de la péninsule de Masoala (Nord-Est) (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 90 km² et une zone d'occupation de 27 km², *P. insuetus* est provisoirement considéré comme « En Danger Critique d'Extinction », CR B1ab(i, iii) selon les Critères

des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Pandanus Stickman sect. *Callmanderia*

Laivao & Buerki, sect. nov.

(Figs 3-5 ; 6C)

Arbor columnaris, ramificationibus lateralibus verticillatis; folia laterali coriacea, angusta, plicis lateralibus spinosis; infrutescentia terminali, monosyncarpica; syncarpo ovoideo, pendulo; drupis plurilocularibus; stigmati fertili 1, inclinato, deltoideo, longibus spiniformibusque sterilibus stigmatibus circumcincto.

TYPUS. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki.

DESCRIPTION

Arbre à port coniféroïde, à branches latérales disposées en verticilles; feuille latérale coriace, étroite, à plis latéraux armés; infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe ovoïde, pendant, à drupes pluriloculaires; stigmati fertile incliné, deltoïde, unique, entouré par de longs stigmates spiniformes stériles.

Pandanus callmanderiana

Laivao & Buerki, sp. nov.

(Figs 3-5 ; 6C)

Arbor columnaris, 4-10 m alta, parce ramosa, trunco spinoso 15-20 cm diametro. Folia ramorum 100-110 cm longa, 2,8-3,2 cm lata in medio, 2,8 cm prope vaginam. Infrutescentia terminali, monosyncarpica; syncarpio ovoideo, pendulo, 85-95 × 70-74 mm, rotundato in sectione transversali, circa 50 drupis composito. Drupis obovoideis, 28-31 mm longis, 15-23 mm latis, 10-18 mm crassis. Pileo tholiformi, 5-6 mm alto, centro concave, angulato; stigmatibus 5 raro 6, inclinatis, c. 7,5-8 mm longis: centrali deltoideo 1, fertili; marginalibus spinulentibus 4, sterilibus. Endocarpio circa 23 mm alto in axe, apice ad 2 mm a basi stigmatum distanti, basi ad 7 mm supra basim drupae; loculo seminali ellipsoideo, 11 mm longo, 5 mm lato, centro mediano, apice ad 5 mm infra basim stigmatum, basi 14 mm supra basim drupae; mesocarpio supero angusto, fibroso et medullosa; mesocarpio infero copiose fibroso.

TYPUS. — Madagascar. Prov. de Toamasina, Tampolo FC, 8 km au Nord de Fénériver-Est, forêt littorale sur sable à 300 m de la mer, 5 m, 17°17'09"S, 49°24'22"E, 30.VII.1997, *Callmander*, Laivao & Wohlhauser 37 (holo-, NEU; iso-, P, TAN).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Madagascar. Prov. de Toamasina, forêt littorale entre Foulpointe et Andodabe, marécage d'Andohanakoho, 17°42'910"S, 49°27'43"E, 10 m, 20.III.1997, *Laivao 014* (G, MO, P, TAN). — Soanierano-Ivongo, Sahavolamena FC, 15 m, 16°54'52"S, 49°34'12"E, 26.III.1997, *Laivao M018* (MO, TAN). — Soanierano-Ivongo, Sahavolamena FC, 10 m, 16°57'18"S, 49°32'48"E, 26.III.1997, *Laivao M019* (G, MO, P, TAN). — Antanindravo, forêt d'Analalava sur sable, 17°41'19"S, 49°29'58"E, 21 m, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 189* (P). — Soanierano-Ivongo, 15 m, 16°56'12"S, 49°35'04"E, 17.VII.2005, *Laivao & Arthur 192* (G).

DESCRIPTION

Arbre 4-10 m de hauteur, peu ramifié, branches disposées en verticilles, stipe épineux de 15-20 cm de diamètre, à racines échasses de 15 cm de hauteur; port coniféroïde; feuilles latérales coriaces, 100-110 cm de longueur, 2,8-3,2 cm de largeur au milieu, 2,8 cm près de la gaine, progressivement rétrécies à partir de la moitié jusqu'à l'apex, à plis latéraux armés sur 10 cm à l'apex de la feuille; épines brunes, antrorsées; épines marginales présentes à partir de 8 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 1 mm de longueur espacées de 1-5 mm, dans la partie médiane jusqu'à 0,5 mm de longueur, espacées de 3 mm, à l'apex jusqu'à 0,5 mm de longueur, espacées de 1 mm; épines costales présentes de 20 cm au-dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'extrémité supérieure; gaine 8 cm de long, 2,9 cm de largeur apicale, 3,2 cm à la base, à veines longitudinales visibles aux deux faces; infrutescence monosyncarpique, terminale, pendante; syncarpe ovoïde, 85-95 × 70-74 mm, arrondi en coupe transversale, composé de (40-)55(-70) drupes; pédoncule triquètre, à angles saillants, 28 cm de longueur, 10 mm de largeur à l'apex, 8 mm au milieu; drupe obovoïde, 28-31 × 15-23 × 10-18 mm, tiers supérieur libre; pileus en forme de dôme, corné, à côtes saillantes, 5-6 mm de hauteur, à apex légèrement concave; 5(-6) stigmates (1 stigmati deltoïde fertile entouré de 4(-5) stigmates spiniformes stériles) groupés à l'apex du pileus, (stigmati deltoïde oblique 8,2 × 2 mm) (stigmati spiniforme 7,5 × 1 mm); endocarpie 23 mm de longueur axiale, 13 mm de largeur, à apex distant de 2 mm de la base des stigmates, à base distante de 7 mm de la base de la drupe; loge

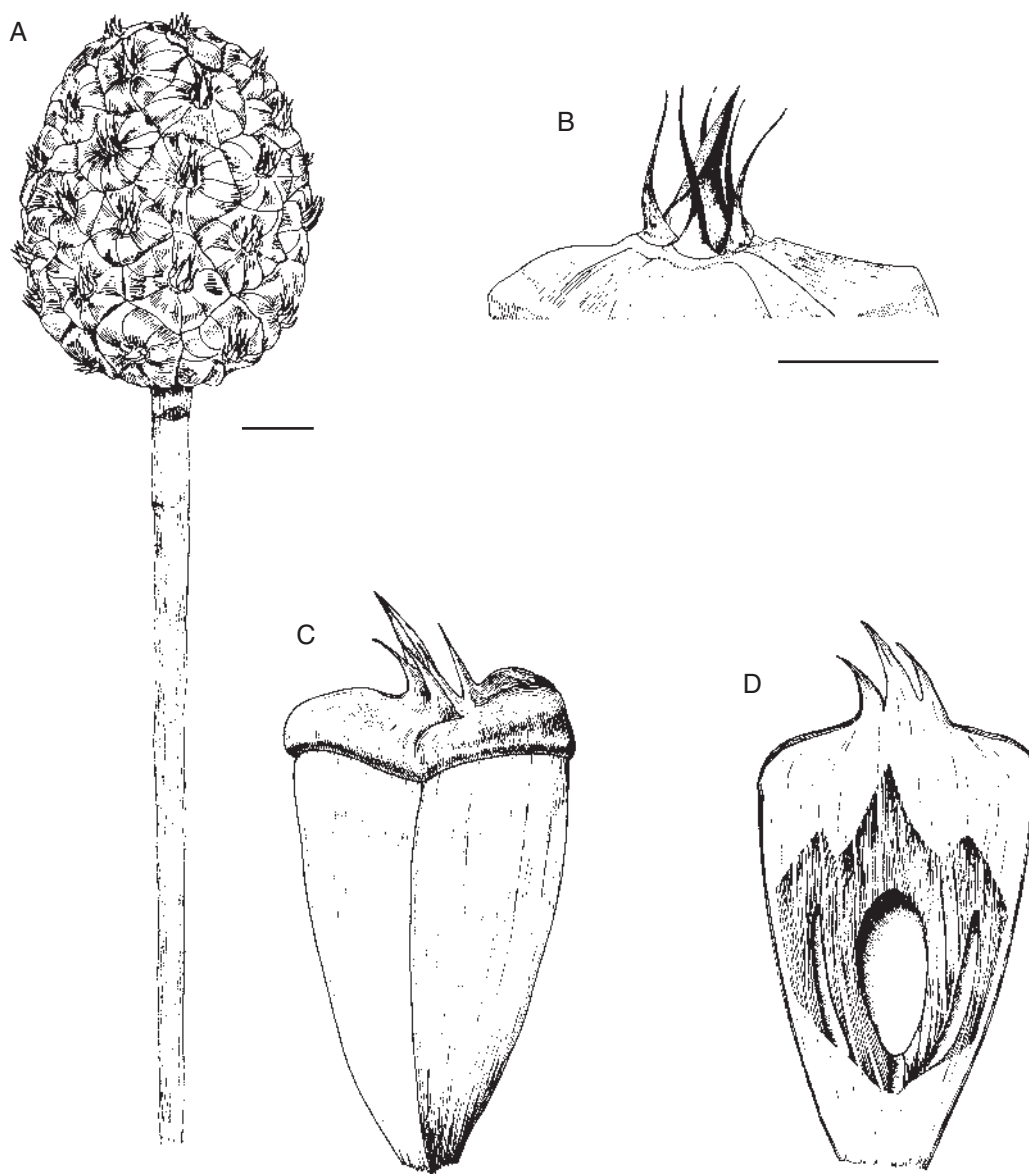


FIG. 3. — *Pandanus callmaderiana* Laivao & Buerki: **A**, infructescence monosyncarpique; **B**, détail de la partie apicale de la drupe montrant la forme du pileus et le stigmate central deltoïde entouré de stigmates spiniformes stériles; **C**, détail d'une drupe vue de côté; **D**, coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (hachuré) et la grande loge séminale en son centre. Échelles: A, 2 cm; B-D, 1 cm.

séminale ellipsoïde, 11 × 5 mm, à centre médian, à apex distant de 5 mm de la base des stigmates, à base distante de 14 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 3 mm de hauteur;

une grande loge séminale fertile entourée de petites loges marginales, stériles, disposées sur un cercle; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux.

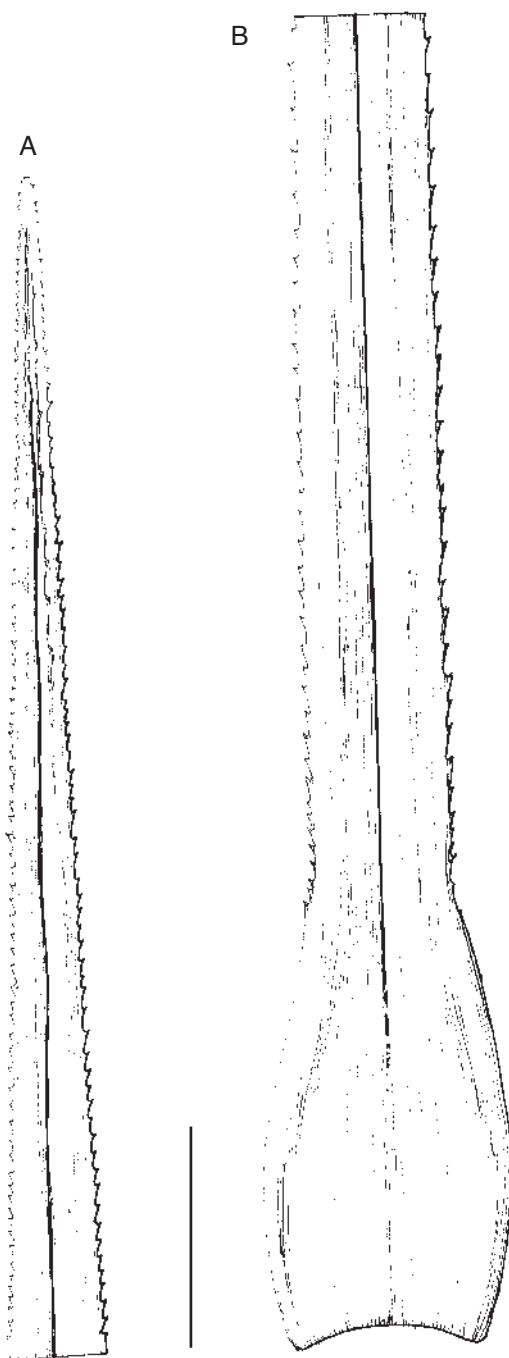


FIG. 4. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki: **A**, partie apicale d'une feuille montrant la feuille progressivement rétrécie; **B**, partie basale d'une feuille montrant la gaine basale. Échelle: 4 cm.

IDENTITÉ DE LA NOUVELLE ESPÈCE

Pandanus callmanderiana possède des caractères morphologiques uniques, ce qui en fait une espèce facilement reconnaissable: existence de deux types de stigmates (fertiles et stériles) sur les drupes (Figs 3; 6C), et d'un port coniféroïde avec des ramifications latérales disposées en verticilles le long du stipe (Fig. 5). C'est la combinaison de ces caractères discriminants de toutes les autres espèces malgaches qui justifie la description d'une section marquant son isolement à Madagascar. Les *Pandanus* de la section *Stephanostigma* (*P. analamazaotrensis* et *P. bipyramidatus*) possèdent également deux types de stigmates. Cependant, les stigmates marginaux stériles de la section *Stephanostigma* sont très courts et caniniformes (Fig. 1D, voir aussi Martelli 1907; Martelli & Pichi-Sermolli 1951: 119, fig. 19f-h), tandis que ceux de *P. callmanderiana* sont longs et spiniformes. Les stigmates stériles de *P. callmanderiana* ressemblent aux stigmates fertiles de la section *Acanthostyla*. Néanmoins, les espèces de la section *Acanthostyla* disposent uniquement de stigmates longs et spiniformes non élargis à la base (Fig. 1F). La nouvelle espèce possède une infrutescence monosyncarpique (comme certaines espèces de la section *Acanthostyla*, e.g., *P. comatus*) et non plurisyncarpique comme la sect. *Stephanostigma*. Cependant, la robustesse et la longueur du pédoncule, la forme, la taille et la disposition du syncarpe sont différentes. À ce propos, Pichi-Sermolli (*in* Martelli & Pichi-Sermolli 1951) avait émis l'hypothèse que *P. bipyramidatus* pourrait avoir une infrutescence à un seul syncarpe terminal. L'observation du type ainsi que du matériel récolté récemment confirme le caractère plurisyncarpique de cette espèce mais les syncarpes latéraux ne se développent effectivement pas dans certains cas et sont vite caduques, aboutissant à une infrutescence d'allure monosyncarpique à maturité.

Au niveau de l'architecture, seules les espèces des sections *Acanthostyla* et *Guillaumetia* (et dans une moindre mesure certaines espèces de la section *Heterostigma*) arborent un port « coniféroïde ». Comme discuté précédemment, la section *Acanthostyla* possède un stipe massif couronné au sommet par une touffe de feuilles plus amples que celles des rameaux latéraux, ces derniers seuls fertiles. Mais la

ramification latérale n'est jamais verticillée le long du stipe, comme chez la nouvelle section (Fig. 5).

Au niveau de la micromorphologie foliaire, *P. callmanderiana* possède une surface épidermique abaxiale présentant une alternance de zones stomatifères et non stomatifères. Les cellules polaires des stomates abaxiaux sont munies de papilles très ramifiées (classe VI, selon Huynh 1974). Les caractères fertiles et stériles des sections affines de la sect. *Callmanderia* sont présentés dans le Tableau 1.

ÉTYMOLOGIE

Le nom de la section ainsi que l'épithète spécifique sont dédiés au Dr Martin W. Callmander qui a récolté l'échantillon type. La reconnaissance du premier auteur lui est adressée pour l'avoir soutenu et permis de réaliser de nombreux travaux sur les Pandanaeae malgaches, mais aussi pour l'amitié qui s'est créée au cours des années grâce notamment aux nombreuses missions sur le terrain à Madagascar.

PHÉNOLOGIE

Fructification : mars-juillet.

DISTRIBUTION

Pandanus callmanderiana croît dans la forêt littorale orientale sur un substrat sableux inondé périodiquement. Ce taxon se trouve plus rarement dans les marécages inondés en permanence (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 310 km² et une zone d'occupation de 36 km², *P. callmanderiana* est provisoirement considéré comme « En Danger Critique d'Extinction », CR A3c; C2a(i) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

DISCUSSION

Les espèces du genre *Pandanus* ont été historiquement classées dans des sous-genres et des sections afin de mieux appréhender la complexité morphologique et biogéographique du genre (Stone 1974). Il est clair que cette classification est essentiellement morphologique et ne reflète pas réellement la phylogénie

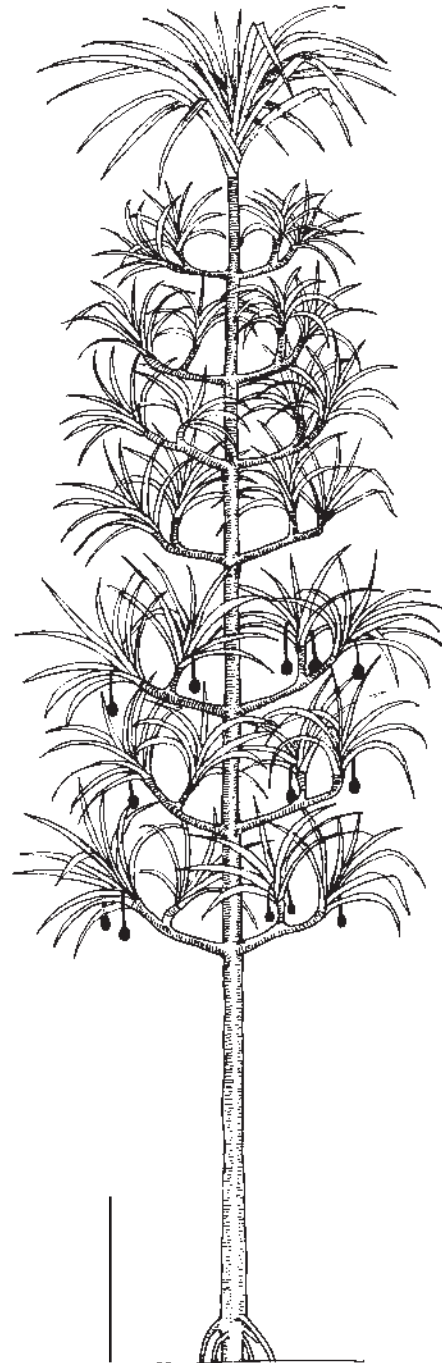


FIG. 5. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki : architecture de l'arbre montrant la ramification latérale en verticille et l'anisophyllie. Échelle: 1 m.

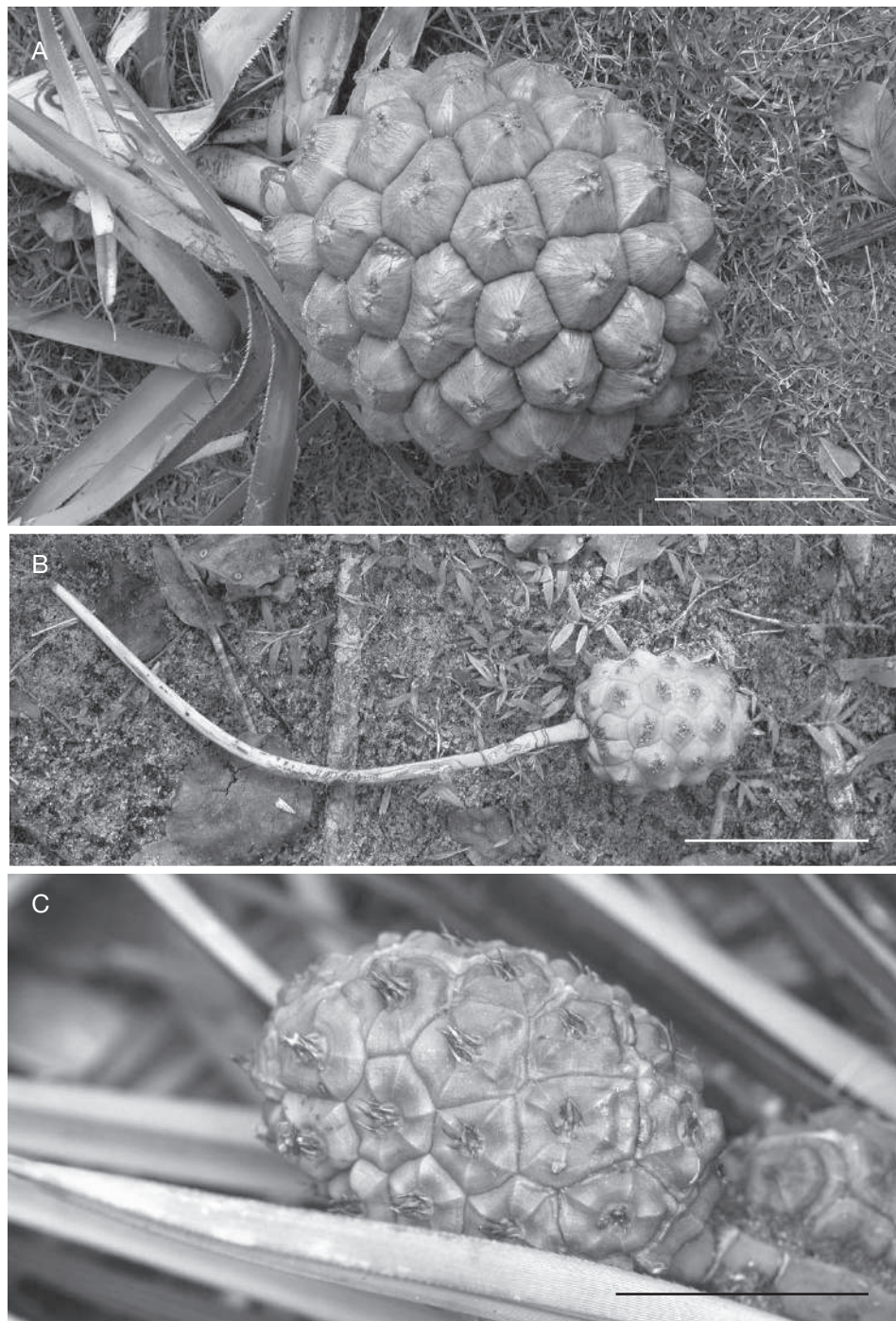


FIG. 6. — Différentes infrutescences de sections affines de *Pandanus* Stickman à stigmates saillants rencontrés sur la côte est de Madagascar: **A**, *P. insuetus* Huynh; **B**, *P. guillaumetii* B.C.Stone; **C**, *P. callmanderiana* Laivao & Buerki. A, Callmander *et al.* 166; B, Wohlhauser *et al.* 485; C, Callmander *et al.* 37. Échelles: A, 15 cm; B, 10 cm; C, 5 cm.

des espèces. Cependant, cette classification permet de mettre en évidence différents modèles évolutifs correspondants aux nombreuses sections du genre *Pandanus*, reflétant leurs affinités biogéographiques actuelles (Stone 1974; Callmander & Laivao 2002; Callmander *et al.* 2003). Par exemple, les espèces possédant un port bien distinct à stigmates spiniformes et drupes uniloculaires des forêts littorales de la côte est malgache ont été élevées au rang de types de sections monospécifiques: *Aquatiles*, *Imerinenses*, *Lonchostigma*, *Phaenops*, *Platyphylla*, *Rykiella* pour souligner leur isolement taxonomique (Huyhn 1979a, b). Toutes ces sections offrent des affinités incontestables avec le sous-genre *Rykia* (Stone 1975; Callmander & Laivao 2002) et reflètent certainement une partie de l'histoire paléogéographique du genre *Pandanus* (Callmander *et al.* 2003). La section *Acanthostyla* est, quant à elle, bien individualisée aussi par son architecture et ses drupes généralement pluriloculaires possédant des stigmates spiniformes regroupés au centre de l'apex du pileus. Son homogénéité a même poussé Stone à envisager un rang de sous-genre (Stone 1970b) pour cette section. Placer *P. callmanderiana* et *P. guillaumetii* dans cette section aurait détruit son identité morphologique au vu des différences citées plus haut. *Pandanus* sect. *Acanthostyla* est aujourd'hui bien identifiée mais, contrairement aux sections monospécifiques des forêts littorales de la côte est, a connu une radiation adaptative qui a donné naissance à plusieurs espèces dans des domaines phytogéographiques variés. Ces espèces croissent depuis la forêt littorale orientale (*P. comatus*) jusqu'à la limite supérieure de la forêt à 2000 m dans le massif du Tsaratanana (*P. alpestris*).

Dans un groupe aussi polymorphe que *Pandanus*, les affinités entre les sections ne seront évidemment déterminées que par une étude phylogénétique approfondie. Le sectionnement actuel des espèces a le mérite d'être néanmoins pratique pour le non-spécialiste. Il reflète aussi les affinités biogéographiques et paléogéographiques des espèces du genre *Pandanus*.

La côte orientale renferme la plupart des espèces de la Grande Île. Sur les 91 espèces actuellement connues dans la famille des Pandanaceae à Madagascar, environ 40 % sont endémiques des forêts

de basse altitude et littorales sur la côte est. Sachant que Madagascar possède un des taux les plus élevés au monde en matière de déforestation (Achard *et al.* 2002), avec aujourd'hui moins de 10 % des forêts humides originelles de la côte est (Myers *et al.* 2000), les *Pandanus* malgaches sont par conséquent fragilisés dans leur milieu naturel. Une étude récente réalisée par les auteurs (Callmander *et al.* sous presse) montre que plus de 90 % des espèces malgaches sont en danger d'extinction selon les Critères de l'UICN (Vulnérables, En Danger ou En Danger Critique d'Extinction). Beaucoup d'espèces sont, en outre, soumises à de fortes pressions humaines. La population malgache utilise différentes parties végétatives pour la construction d'habitation et, dans la région de Ranomafana (Sud-Est), certains grands arbres de la section *Dauphinensia* H.St.John sont très recherchés pour la vannerie en raison de leurs grandes feuilles coriaces (J. Jones comm. pers.). Après la déclaration du Président Marc Ravalomanana de tripler la surface des aires protégées dans un proche avenir, les différentes organisations impliquées dans les efforts nationaux de conservation ont un besoin urgent de données biologiques. Les travaux de taxonomie incluant une systématique solide, une mise à jour de la répartition des espèces et un statut selon les Critères des Catégories de l'IUCN (2001), sont indispensables à l'énorme tâche qui nous attend à Madagascar (Callmander *et al.* 2005).

Remerciements

Les auteurs souhaitent exprimer leur gratitude au Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (PBZT), ainsi qu'à l'Association nationale pour la Gestion des Aires protégées (ANGAP), pour les autorisations de recherche et de récolte. Nous remercions aussi le personnel et les collaborateurs des herbiers de Paris, Genève, Saint-Louis et Antananarivo pour l'accueil qu'ils nous ont réservé lors de nos séjours dans leurs institutions. Nous tenons aussi à remercier toute l'équipe du Missouri Botanical Garden à Madagascar, plus particulièrement Lalao Andriamahefarivo pour son aide logistique et Roger Andriamiarisoa pour ses magnifiques dessins. Nous tenons à remercier l'ADAJE (Association des Amis du Jardin de l'Ermitage, Neuchâtel) pour

son fidèle soutien financier permettant au premier auteur de mener à bien ses recherches. Le premier auteur bénéficie d'une Bourse de recherche de l'UNESCO/Keizo Obuchi (n° 05.382). Le deuxième auteur a bénéficié du soutien financier du Fonds national suisse (Grant n° PBNE2-102378), du National Geographic Exploration Grant (Grant n° 04065) et de Conservation International-Madagascar (Convention 234). Finalement, les trois auteurs ont bénéficié du soutien financier de l'Ambassade de Suisse à Madagascar.

RÉFÉRENCES

- ACHARD F., EVA H. D., STIBIG H.-J., MAYAUX P., GALLEGO J., RICHARDS T. & MALINGREAU J.-P. 2002. — Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2002. — Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Revue internationale des Sciences de la Vie et de la Terre* n° spécial, Actes du colloque international, Centre Suisse du 27-29 août 2001: 76-89.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2003. — Biogeography and systematics of the Madagascan *Pandanus* (Pandanaceae), in GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 460-467.
- CALLMANDER M. W., LAIVAO M. O. & WOHLHAUSER S. 2001. — Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: *Pandanus* sect. *Tridentistigma*. *Adansonia*, sér. 3, 23 (1): 49-57.
- CALLMANDER M. W., CHASSOT P., KÜPFER P. & LOWRY II P. P. 2003. — Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications. *Taxon* 52 (4): 747-762.
- CALLMANDER M. W., SCHATZ G. E. & LOWRY II P. P. 2005. — IUCN Red List assessment and the global strategy for plant conservation: taxonomists must act now. *Taxon* 54 (4): 1047-1050.
- CALLMANDER M. W., SCHATZ G. E., LOWRY II P. P., LAIVAO M. O., RAHARIMAMPIONONA J., ANDRIAMBOLOLONERA S., RAMINOSOA T. & CONSIGLIO T. K. sous presse. — Identification of Priority Areas for Plant Conservation in Madagascar and application of IUCN Red List Criteria: rare and threatened Pandanaceae indicate new sites in need of protection. *Oryx*.
- CORNET A. 1974. — Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. *Notice explicative* 55, ORSTOM, Paris: 1-28.
- ESRI 2000. — *ArcView 3.3*. ESRI, Redlands, California (logiciel).
- GUILLAUMET J.-L. 1973. — Formes et développement des « *Pandanus* » malgaches. *Webbia* 28: 495-519.
- HUYNH K.-L. 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 190-256.
- HUYNH K.-L. 1979a. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. V. *P. subg. Vinsonia* et *P. subg. Martellidendron*. 1. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P. subg. Vinsonia* et *P. subg. Martellidendron*. 2. Considérations sur le *P. subg. Vinsonia*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 473-517.
- HUYNH K.-L. 2000. — The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 6). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 122: 201-224.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. Gantner Verlag, Vaduz, 687 p.
- MARTELLI U. 1907. — *Pandanus* nuovo specie. *Manipolo* II. *Webbia* 2: 423-439.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. — Les pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 1-175.
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., DA FONSECA G. A. B. & KENT J. 2000. — Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- ST JOHN H. 1960. — Revision of the genus *Pandanus* Stickman I. Key to the sections. *Pacific Science* 14: 224-241.
- SCHATZ G. E. 2000. — Endemism in the Malagasy tree flora, in LOURENÇO W. R. & GOODMAN S. M. (eds), *Diversity and endemism in Madagascar. Mémoires de la Société de Biogéographie*. Société de Biogéographie, MNHN, ORSTOM, Paris: 1-9.
- SCHATZ G. E. & LESCOT M. 2005. — *Gazetteer to Malagasy Botanical Collecting Localities*. Missouri Botanical Garden web site: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madagascar/gazetteer>.
- STONE B. C. 1970a. — New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE B. C. 1970b. — Morphological studies in Pandanaceae. II. The coniferoid habit in *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97 (3): 144-149.
- STONE B. C. 1970c. — Observations of the genus *Pandanus* in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 63: 97-131.
- STONE B. C. 1974. — Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 459-540.

STONE B. C. 1975. — On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *Compte Rendu de la Société de Biogéographie de Paris* 457: 67-90.

UICN 2001. — *Catégories et critères de l'UICN pour la liste rouge*: Version 3.1. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN, Gland; Cambridge, ii + 32 p.

*Soumis le 30 janvier 2006;
accepté le 10 mai 2006.*

Révision de *Pandanus* sect. *Foullioya* Warb. (Pandanaceae) à Madagascar

Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, CH-2009 Neuchâtel (Suisse)
michel.laivao@unine.ch

Martin W. CALLMANDER

Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, MO 63166-0299 (USA)
martin.callmander@mobot-mg.org
et Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, CH-2009 Neuchâtel (Suisse)

Sven BUERKI

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, CH-2009 Neuchâtel (Suisse)
sven.buerki@unine.ch

Laivao M. O., Callmander M. W. & Buerki S. 2007. — Révision de *Pandanus* sect. *Foullioya* Warb. (Pandanaceae) à Madagascar. *Adansonia*, sér. 3, 29 (1): 39-57.

RÉSUMÉ

Pandanus Stickman sect. *Foullioya* Warb., l'une des 14 sections endémiques parmi les 19 du genre *Pandanus* présentes à Madagascar, est l'objet d'une révision taxonomique. Cette section est composée de six espèces d'arbustes grêles et de buissons inféodées à la forêt littorale humide de basse et moyenne altitude de Madagascar. Une nouvelle espèce, *Pandanus humbertii*, de moyenne altitude du nord-est de l'île, est décrite. Ce taxon est caractérisé par une feuille étroite et courte se rétrécissant progressivement dans la partie apicale, une drupe possédant une partie libre pyramidale et courte à apex pointu. *Pandanus bilamellatus* est mise en synonymie de *P. malgassicus*. Deux espèces sont exclues de la section : *P. barbellatus* et *P. boivinii*. Une clé de détermination des espèces de la section *Foullioya* est proposée.

MOTS CLÉS

Pandanaceae,
Pandanus sect. *Foullioya*,
endémisme,
Madagascar,
espèce nouvelle.

ABSTRACT

Revision of Pandanus sect. Foullioya Warb. (Pandanaceae) in Madagascar.
Pandanus Stickman sect. *Foullioya* Warb., one of the 14 endemic sections on the 19 of the genus *Pandanus* growing in Madagascar, is revised taxonomically. This section is circumscribed to comprise six species of shrubs pledged to littoral

KEY WORDS

Pandanaceae,
Pandanus sect. *Foullioya*,
endemism,
Madagascar,
new species.

forest, low and mid-elevation moist forests of Madagascar. A new species of the north east mid-elevation forests of the island is described: *Pandanus humbertii*. A narrow, progressively attenuate in the upper part leaf and a drupe with the free part pyramidal, short with a picked apex characterize this species. *Pandanus bilamellatus* is a synonym of *P. malgassicus*. Two species, *P. barbellatus* and *P. boivinii* do not belong to the section. An identification key to the species of the section *Foullioya* is proposed.

INTRODUCTION

Le genre *Pandanus* Stickman occupe un vaste territoire, des côtes occidentales de l'Afrique tropicale, à l'Ouest, aux îles Hawaï à l'Est. Riche d'environ 600 espèces, il est subdivisé en neuf sous-genres, dont deux sont représentés à Madagascar et en Afrique: *Vinsonia* (Gaudich.) B.C.Stone et *Pandanus* L.f. (Stone 1974; Callmänder & Laivao 2003). Le premier, connu d'Afrique, de Madagascar et des archipels situés à l'Ouest de l'océan Indien, englobe presque la totalité des 85 espèces endémiques de Madagascar, sauf une, *P. perrieri* Martelli, espèce mal connue qui fera l'objet d'une publication ultérieure. Le genre *Pandanus* représente un élément physiologique caractéristique des formations forestières dans tous les domaines phytogéographiques de la Grande Île. Cependant, la majorité des espèces sont inféodées aux forêts humides et sub-humides. Dans le sous-genre *Vinsonia*, très polymorphe (Stone 1974), la section *Foullioya* est caractérisée par ses petites infrutescences à drupes toujours monocarpellées et à stigmates bilobés ou en forme de corne de chèvre. Ces plantes grêles ont des ramifications inférieures souvent soutenues par des racines aériennes (Guillaumet 1973). Cette petite section, endémique de Madagascar, renfermait jusqu'à présent huit espèces: *P. barbellatus* Huynh, *P. bilamellatus* Martelli, *P. boivinii* Solms, *P. longecuspидatus* Pic.Serm., *P. malgassicus* Pic.Serm., *P. pseudocollinus* Pic.Serm., *P. pygmaeus* Thouars et *P. sylvicola* Huynh.

Pandanus pygmaeus, l'espèce type de la section, a été décrite par Du Petit-Thouars en 1808. Gaudichaud-Beaupré (1841-1852), dans son *Voyage autour*

du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite », a illustré un nouveau genre invalablement publié, mais dont le nom est aujourd'hui encore celui la section (cf. Systématique). *Pandanus boivinii*, décrit par Solms-Laubach en 1878, a été historiquement placé dans cette section, mais avec un certain doute (Stone 1970; Huynh 1979b). La plupart des espèces ont été décrites par Martelli & Pichi-Sermolli en 1951: *P. bilamellatus*, *P. longecuspидatus*, *P. malgassicus* et *P. pseudocollinus* dont certaines sont très affines. Huynh (1998) a décrit plus récemment deux espèces: *P. barbellatus* et *P. sylvicola*. Cette révision permet la description d'une nouvelle espèce endémique des forêts de moyenne altitude dans la région du Marojejy: *P. humbertii* Laivao, Callm. & Buerki. Une synonymie est établie entre *P. bilamellatus* et *P. malgassicus* alors que deux espèces ne trouvent pas leur place dans la section: *P. barbellatus* et *P. boivinii*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La présente révision est basée sur la comparaison des spécimens conservés dans les herbiers d'Antananarivo (TAN), Florence (FI), Genève (G), Neuchâtel (NEU), Paris (P) et Saint-Louis (MO) ainsi que sur les collections et les données de terrains liées aux nombreuses missions effectuées à Madagascar ces dernières années par l'Université de Neuchâtel en collaboration avec le Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (PBZT) à Antananarivo. Cet article fait partie intégrante d'une série de révisions taxonomiques consacrées à la compréhension globale des Pandanaceae de l'océan Indien occidental. Dans

le paragraphe Matériel examiné cité en dessous de chaque espèce, les abréviations suivantes sont utilisées: FC, Forêt classée, PN, Parc national, RNI, Réserve naturelle intégrale, STF, Station forestière. Les coordonnées et les altitudes des collections historiques ont été assignées *post-facto*, grâce à des répertoires géographiques accessibles en ligne (par ex. Schatz & Lescot 2003) et aux cartes topographiques. Ces coordonnées sont indiquées

entrecrochets dans le texte. Les cartes de distribution ont été réalisées grâce à ArcView (version 3.3; ESRI 2000); la distribution des espèces est présentée en superposition de la carte bioclimatique de Cornet (1974) adaptée par Schatz (2000) à cinq zones. Le statut de conservation pour chaque espèce est provisoirement assigné, en se basant sur les Catégories et Critères de la Liste Rouge de l'UICN (2001).

CLÉ DES ESPÈCES DE *PANDANUS* STICKMAN SECT. *FOULLIOYA* WARB.

1. Feuille à apex généralement brutalement rétréci: cuspidée et/ou courtement acuminée (Fig. 5F) 2
- Feuille à apex généralement progressivement rétréci: non cuspidée, longuement acuminée (Fig. 6A) 4
2. Feuille sub-coriace sur toute la longueur; pileus pyramidal; endémique des forêts littorales de la région de Foulpointe 6. *P. sylvicola*
- Feuille membraneuse à sub-membraneuse; pileus hémisphérique; forêts humides de basse altitude et littorales de l'Est 3
3. Feuille linéaire, lancéolée, nettement et longuement cuspidée au sommet; drupe obpyramidale (8-12 × 7-8 × 6-7 mm), 1/3 supérieur libre; mésocarpe inférieur fibreux 2. *P. longecuspidatus*
- Feuille linéaire, légèrement cuspidée; drupe sub-globoïde (7-8 × 4-5 × 3,6-4 mm), (1/3-)1/2 supérieur libre; mésocarpe inférieur subnul 4. *P. pseudocollinus*
4. Feuille fine (6-10 mm de largeur dans sa partie médiane); drupe à mésocarpe supérieur large; buisson ripicole généralement en touffe, formant des fourrés impénétrables; forêts humides (< 900 m env.), commun (Fig. 7) 5. *P. pygmaeus*
- Feuille plus large (10-15 mm de largeur dans sa partie médiane); drupe à mésocarpe supérieur subnul; arbuste ripicole et/ou forestier grêle, généralement solitaire; forêt littorale du Centre-Est (substrat sablonneux) et forêts de moyenne altitude (800-1500 m) 5
5. Feuille petite (< 35 cm); pileus pyramidal, 1/2 de la drupe libre; forêt de moyenne altitude à la marge des cours d'eau (800-1500 m) 1. *P. humbertii*
- Feuille plus grande (> 40 cm); pileus hémisphérique ou en forme de dôme, rarement pyramidal à l'état jeune, 1/4 supérieur de la drupe libre; forêts littorales sur sable 3. *P. malgassicus*

SYSTÉMATIQUE

Pandanus sect. *Foullioya* Warb.

In Engler, *Pflanzenreich* 3: 73 (1900), sub. nom. [*Fouillioya*]. — *Foullioya* Gaudich., *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette «La Bonite»*, *Botanique Atlas*: pl. 26 (1841); *Explication des planches par D'Alleizette*. 128 (1866), nom.

inval. — Type: *Pandanus pygmaeus* Thouars, lectotypifié par St. John (1961: 185).

DESCRIPTION

Plantes grêles; feuille étroite, sub-coriace à membraneuse, rarement coriace; infrutescence polysyncarpique; syncarpe globuleux de petite taille; drupe monocarpellée; stigmat unique, bilobé ou en forme de corne de chèvre.

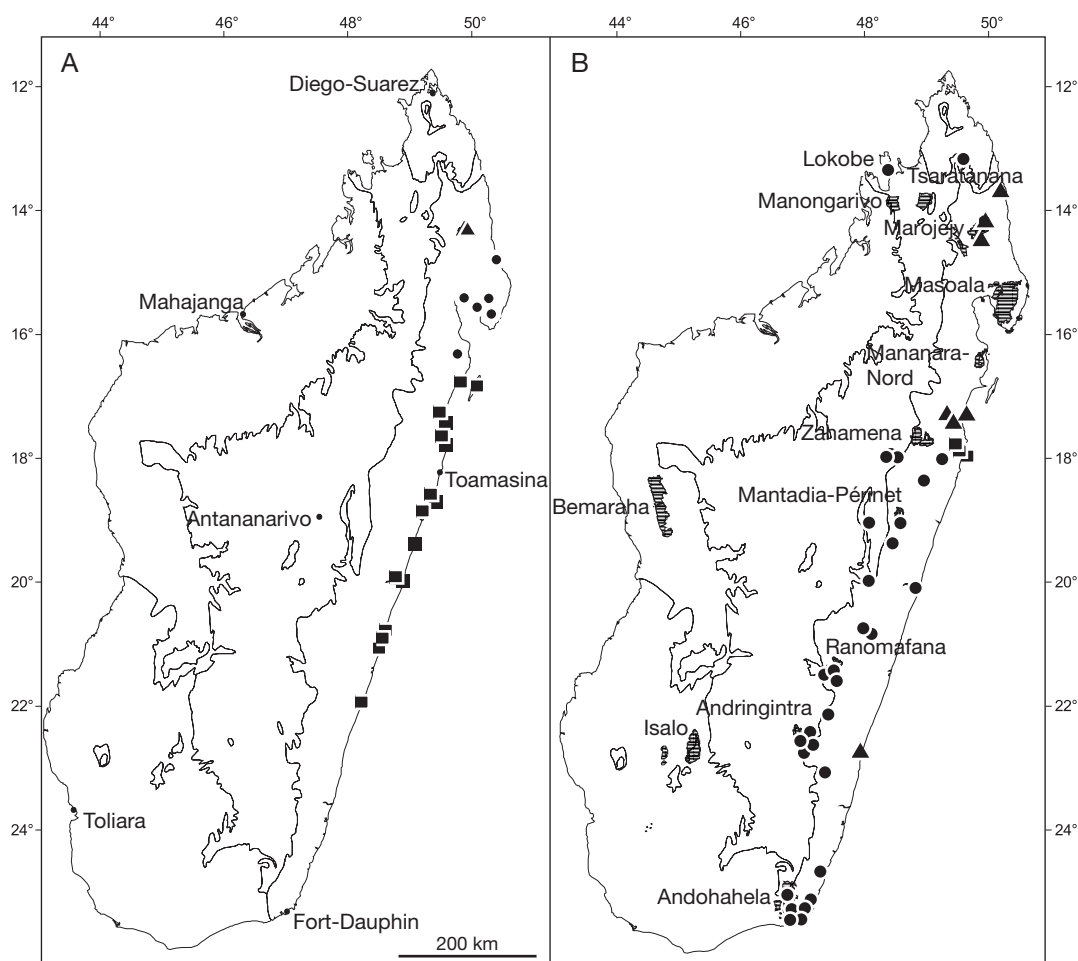


FIG. 1. — Distribution des espèces de la section *Foullioya*: **A**, *Pandanus humbertii* Laivao, Callm. & Buerki (▲); *Pandanus longecuspidatus* Pic.Serm. (●); *Pandanus malgassicus* Pic.Serm. (■); **B**, *Pandanus pseudocollinus* Pic.Serm. (▲); *Pandanus pygmaeus* Thouars (●); *Pandanus sylvicola* Huynh (■). Les principaux parcs nationaux et réserves sont indiqués en hachuré.

NOTES

Huynh (1979a), se fondant sur l'apex de la feuille et les variations de la fleur mâle, a créé deux sous-sections dans la section *Foullioya*, subsect. *Cuspidatifolii* Huynh et subsect. *Foullioya* (Warb.) Huynh pour les espèces respectivement à fleurs en pseudo-subombelle et à feuille rétrécie de façon abrupte et pour les espèces à fleurs en pseudo-ombelle et à feuille rétrécie de façon atténuée. Grâce aux nouvelles récoltes, nous avons observé que la morphologie de la fleur mâle, bien homogène au sein de la section, ne permet pas de soutenir cette subdivision. L'apex de la feuille n'est, dès lors, plus un caractère suffisant pour justifier ces

deux sous-sections. Lors d'une révision antérieure, nous avons soutenu une telle subdivision pour des espèces possédant des caractères morphologiques sur les parties fertiles corroborés par des arguments phytogéographiques (Callmander & Laivao 2002).

1. *Pandanus humbertii*

Laivao, Callm. & Buerki, sp. nov.

(Figs 2-4)

Arbuscula gracilis, 1,5 m alta, trunco spinoso, 1-2 cm diametro, radicibus fulturosus paucis 0,3-1,2 m longis. Folia

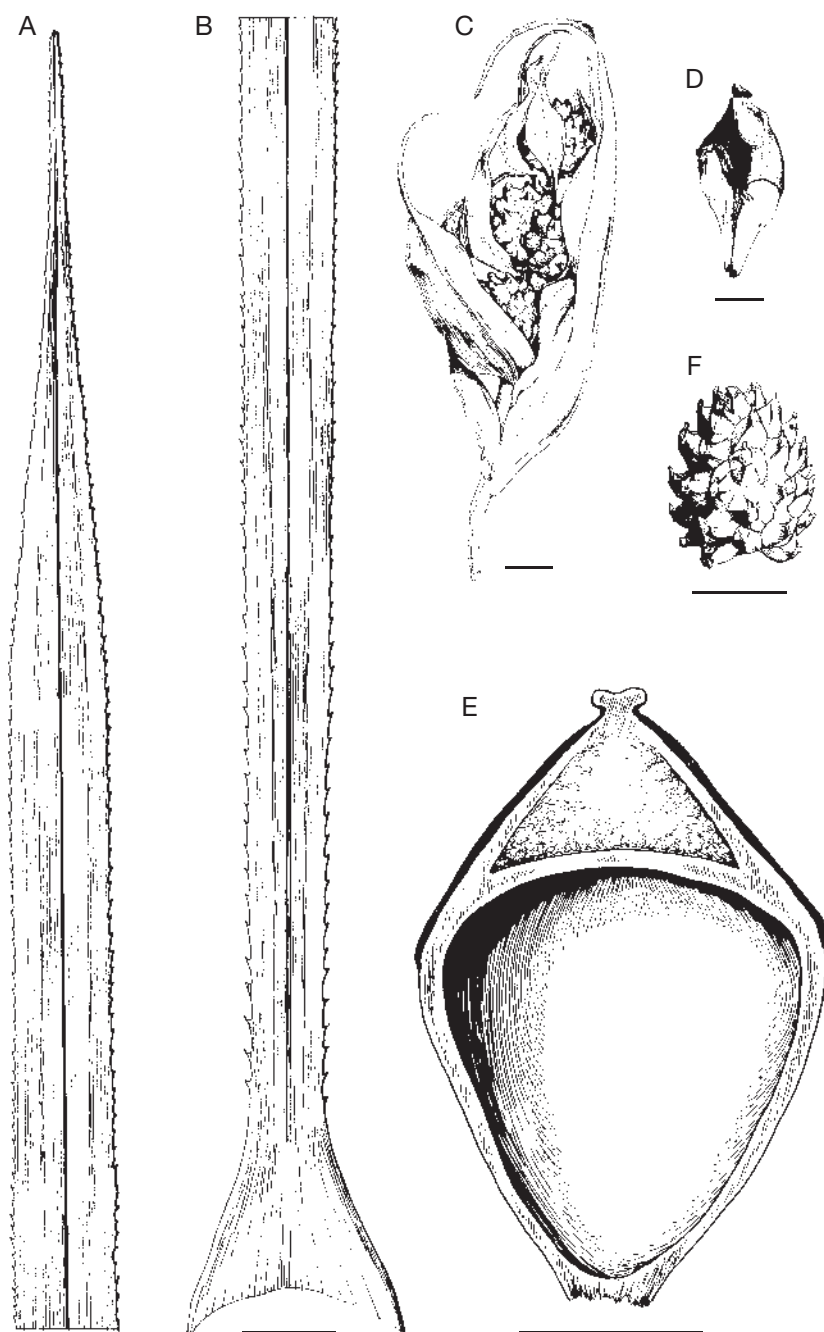


FIG. 2. — *Pandanus humbertii* Laivao, Callm. & Buerki: **A**, partie apicale d'une feuille à apex progressivement rétrécie; **B**, partie basale d'une feuille montrant la gaine; **C**, infrutescence polysyncarpique; **D**, détail d'une drupe montrant le pileus pyramidal court à apex pointu surmonté d'un petit stigmate central; **E**, coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant la grande loge séminale; **F**, détail d'un syncarpe sub-sphérique. *Callmänder & Laivao 57*. Échelles: A-C, F, 1 cm; D, E, 2 mm.



FIG. 3. — *Pandanus humbertii* Laivao, Callm. & Buerki: architecture de l'arbre montrant les ramifications latérales soutenues par des racines aériennes. Callmänder & Laivao 57. Échelle: 50 cm.

subcoriacea, 25-35 cm longa, circa 1 cm lata in medio et 1,5 cm prope vaginam. Infrutescentia terminalis, polysyncarpica; syncarpio globoso, subsessili, 15-20 mm diametro, 30-40 drupis composito. Drupae bipyramidatae, 7-8 mm longae, 4-5 mm latae, 2-3 mm crassae; pileo pyramidato, angulato, 4 mm alto. Stigma unicum, 0,5 × 0,8 mm, leviter bilobum; endocarpio subgloboso, 2/3 drupae occupante, circa 5 mm alto in axe, 4 mm lato; loculo seminali subgloboso, circa 5 × 4 mm; mesocarpio supero subnullo; mesocarpio infero fibroso.

TYPUS. — **Madagascar**. Prov. Antsiranana, Marojejy PN, 2^e campement, rocher au bord de l'eau, 780 m, 14°25'52"S, 49°45'41"E, 6.XI.1998, Callmänder & Laivao 57 (holo-, NEU; iso-, TAN).

PARATYPES. — **Madagascar**. Prov. Antsiranana, Marojejy PN, bord de cours d'eau, 800 m, [14°26'S, 49°46'E], 12.XII.1972, Guillaumet 4215 (P). — Vallée de la Lokoho, mont Beondrika au nord de Maroambihy, sylvie à lichen sur gneiss et quartzite, 1300-1450 m, [14°26'S, 49°48'E], 17-22.III.1949, Humbert 23523 (P).

DESCRIPTION

Arbuste grêle, 1,5 m de hauteur, très ramifié, stipe épineux, 1-2 cm de diamètre, racines-échasses de 0,3-1,2 m naissantes à la base des branches de la partie basale du stipe. Feuilles sub-coriaces, amplexicaules, recourbées au-dessus de l'auricule, 25-35 cm de longueur, 1,3-1,5 cm de largeur au milieu et 1,2-1,3 cm près de la gaine; limbe linéaire se rétrécissant progressivement dans le tiers apical, acumen de 2 cm de longueur et de 0,5-1 mm de largeur; épines marginales de 1 mm de long près de la gaine espacées de 2 mm, dans la partie médiane 0,5 mm de longueur et espacées de 1-2 mm, dans la partie apicale 0,25-0,5 mm de longueur et espacées de 0,25-0,5 mm; sans épines ventrales dans la partie apicale de la feuille; épines costales de 0,25-0,5 mm à partir de la partie médiane de la feuille jusqu'à l'apex. Gaine 1,5-2 cm de longueur, 1,5 cm de largeur à l'apex, 3 cm à la base. Bractées sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale en remontant vers le polysyncarpe: 55 × 35 mm (acuminée), 45 × 15 mm (acuminée), 35 × 15 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 35 × 13 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 28 × 12 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 24 × 11 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 19 × 9 mm (naviculaire, ovale, acuminée). Infrutescences terminales, polysyncarpiques (4 syncarpes); syncarpes sphériques, subsessiles, 15-20 mm de diamètre, composés de 35-40 drupes; pédoncule trièdre, 6,5 cm de longueur, 4 mm de largeur à l'apex, 3 mm au milieu. Drupe bipyramidale, moitié supérieure libre; 7-8 mm de longueur, 4-5 mm de largeur et 2-3 mm d'épaisseur, pileus pyramidal, côtes saillantes de 4 mm de hauteur; stigmat unique, sessile, oblique, légèrement bilobé, 0,5 mm de hauteur et 0,8 mm de largeur; endocarpe subglobuleux, occupant les deux-tiers de la drupe dans la partie médiane, 5 mm de longueur et 4 mm de largeur dans la partie axiale, à apex distant de 1 mm de la base du stigmat, à base distante de 0,2 mm de la base de la drupe; loge séminale subglobuleuse, 5 mm de hauteur et 4 mm de largeur, à centre médian, à apex distant de 1,2 mm de la base du stigmat, à base distante de 0,2 mm de la base de la drupe; mésocarpe supérieur subnul; mésocarpe inférieur fibreux et subnul.

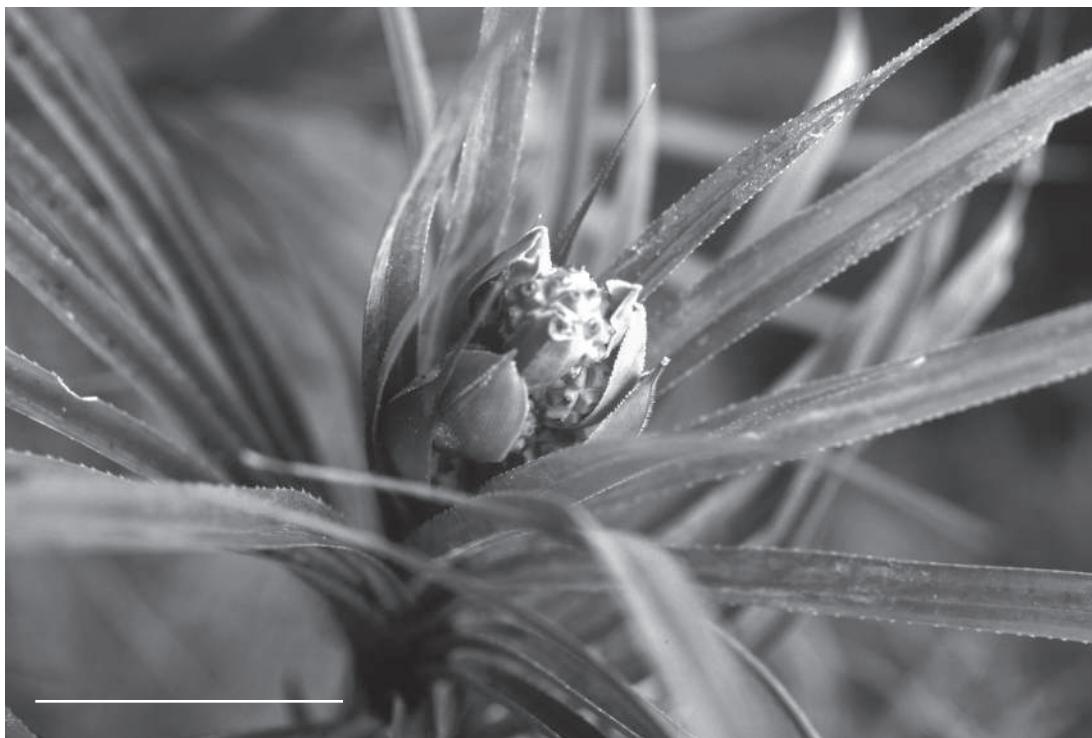


FIG. 4. — *Pandanus humbertii* Laivao, Callm. & Buerki : rameau à infrutescence terminale. Callmänder & Laivao 57. Échelle : 4 cm.

ÉTYMOLOGIE

L'épithète spécifique est dédiée au Professeur Henri Humbert qui récolta le premier exemplaire de cette espèce en 1949 lorsqu'il entreprit l'inventaire des massifs du Marojejy (Humbert 1955). *Pandanus humbertianus* Martelli ined. cité dans Humbert (1927 : 68, 69, pl. XXXII) et par Basse (1934 : 169) n'a jamais été publié. Il s'agit d'une espèce de l'Isalo de la sect. *Heterostigma* que Humbert avait récoltée puis envoyée à Martelli pour détermination. Il a été décrit plus tard par Huynh (1999 : 155) comme *P. isalicus* Huynh ayant comme type *Bernardi* 11280-bis.

PHÉNOLOGIE

Fructification : novembre-mars.

DISTRIBUTION

Pandanus humbertii croît dans la forêt humide de moyenne altitude aux abords des cours d'eau dans la région du massif du Marojejy (Fig. 1A).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 1 km² et une zone d'occupation de 18 km², *P. humbertii* est provisoirement considéré comme « Vulnérable », VU D2 selon les Critères des Catégories de la Liste rouge des espèces de l'UICN (2001), car cette espèce possède certainement plusieurs populations encore inconnues dans une aire protégée, le Parc national du Marojejy.

IDENTITÉ DE LA NOUVELLE ESPÈCE

Ce taxon est caractérisé par une feuille étroite (1 cm dans la partie médiane) et courte (25-35 cm) se rétrécissant progressivement dans la partie apicale (Fig. 2A, B), une infrutescence polysyncarpique (Figs 2C ; 4), une drupe bipyramidale (moitié supérieure libre), un pileus pyramidal court à apex pointu, un mésocarpe supérieur subnul et un endocarpe occupant les deux-tiers de la drupe dans sa partie médiane (Fig. 2D-F).

Pandanus humbertii se rapproche de *P. pygmaeus* par ses feuilles étroites, ainsi que par la forme et la dimension de ses bractées. Il s'en distingue cependant par la drupe bipyramidale, la position de l'endocarpe (occupant presque toute la longueur de la drupe) et son mésocarpe supérieur subnul. De plus, le port arbus-tif de *P. humbertii*, caractérisé par des ramifications latérales soutenues par des racines aériennes (Fig. 3), se différencie nettement de la suffrutescence de *P. pygmaeus* (Fig. 7). Comme toutes les espèces authentiques de la section *Foullioya*, *Pandanus humbertii* possède un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées correspondant à la classe VI de Huynh (1974).

2. *Pandanus longecuspidatus* Pic.Serm. (Fig. 5)

Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, série B, 3 (1): 101, figs 18e-h (1951). — Type: Madagascar, Prov. Antsiranana, environs d'Antalaha, [14°54'S, 50°16'E], 1.XI.1912, *Perrier de la Bâthie 11904* (holo-, P; iso-, FI).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar**. Prov. Toamasina, Maroantsetra, Ambanizana, along path between Ambanizana to Andranobe, 7 m, 15°38'29"S, 49°57'54"E, 25.X.2004, *Antilahimena 2961* (MO, P). — Mananara-Nord, 210 m, 16°22'S, 49°39'E, 3.XI.1999, *Callmander & Raveloson 117* (NEU, TAN). — Nosy Mangabe RS, 180 m, 15°30'S, 49°45'E, 7.XI.1999, *Callmander & Safianinasiezy 128* (G, NEU, P, TAN). — Nosy Mangabe RS, 180 m, 15°30'S, 49°45'E, 7.XI.1999, *Callmander & Safianinasiezy 129* (G, NEU, P, TAN). — Masoala PN, vallée d'Anaovandrano (cours inférieur, rivière), 140 m, 15°44'41"S, 50°10'53"E, 15.IX.2003, *Callmander et al. 170* (NEU, TAN). — Nosy Mangabe RS, 0-300 m, 15°30'S, 49°46'E, 13.X.1987, *Schatz 1660* (MO). — Nosy Mangabe RS, 0-330 m, 15°30'S, 49°46'E, 13-23.IV.1988, *Schatz & Gentry 1966* (MO).

DESCRIPTION

Arbuste de 2-3 m de hauteur, peu ramifié, stipe d'environ 3 cm de diamètre, racines-échasses de 30 cm de hauteur. Feuilles amplexicaules, membraneuses à sub-membraneuses à la base, légèrement recourbées et rétrécies au-dessus de l'auricule, 30-50 cm de longueur, 1,5-2 cm de largeur au milieu et 1,1 cm près de la gaine; limbe brusquement acuminé à l'apex, acumen de 5 cm de longueur, 1-2 mm de largeur. Bractées sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale

en remontant vers le polysyncarpe: 4 × 6 cm (naviculaire, ovale, acuminée), 3 × 4,5 cm (naviculaire, ovale, acuminée), 3 × 4 cm (naviculaire, ovale, acuminée), 2,8 × 3 cm (naviculaire, ovale, acuminée). Infrutescences terminales, polysyncarpiques (4 ou 5 syncarpes), rarement monosyncarpiques (syncarpes apicaux avortant), 10-12 cm de longueur; syncarpes globuleux, sessiles, 1,8-2,5 cm de diamètre, composé de 25-35 drupes; pédoncule trièdre, 5-6 cm de longueur, 9 mm de largeur à l'apex, 6 mm au milieu. Drupe obpyramidale, à base aiguë, 8-12 mm de longueur, 7-8 mm de largeur, 6-7 mm d'épaisseur, tiers supérieur libre; pileus hémisphérique, 3,5 mm de hauteur; stigmate unique, bilobé ou en forme de corne de chèvre, oblique, 1,5 mm de hauteur, 0,8 mm de largeur; endocarpe subglobuleux, 4,5-5 mm de diamètre; loge séminale subglobuleuse, 3-4 mm de diamètre, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul.

PHÉNOLOGIE

Fructification: avril-novembre. Floraison: octobre.

DISTRIBUTION

Pandanus longecuspidatus croît dans la forêt littorale de basse altitude au nord-est de Madagascar entre Antalaha et Mananara-Nord (Fig. 1A).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 3794 km² et une zone d'occupation de 36 km², *P. longecuspidatus* est provisoirement considéré comme « Vulnérable », VU B1ab(ii, iii)2ab(ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

IDENTITÉ DE L'ESPÈCE

Cette espèce se distingue par sa feuille membraneuse sur toute sa longueur, au limbe large de 1,5-2 cm et nettement cuspidée à l'apex (Fig. 5D-F), une drupe obpyramidale, tiers supérieur libre, avec un pileus en forme de dôme (Fig. 5A-C). Le rétrécissement de la feuille est très brusque par rapport aux autres espèces caractérisées par ce type d'apex: *P. sylviicola* (Huynh 1998: 56, fig. 2) et *P. pseudocollinus* (Martelli & Pichi-Sermolli 1951: 101, fig. 18p). L'appareil mâle est caractérisé par des étamines disposées généralement en pseudo-subombelle (Huynh 1977: 457, figs 15, 16). *Pandanus longecuspidatus*

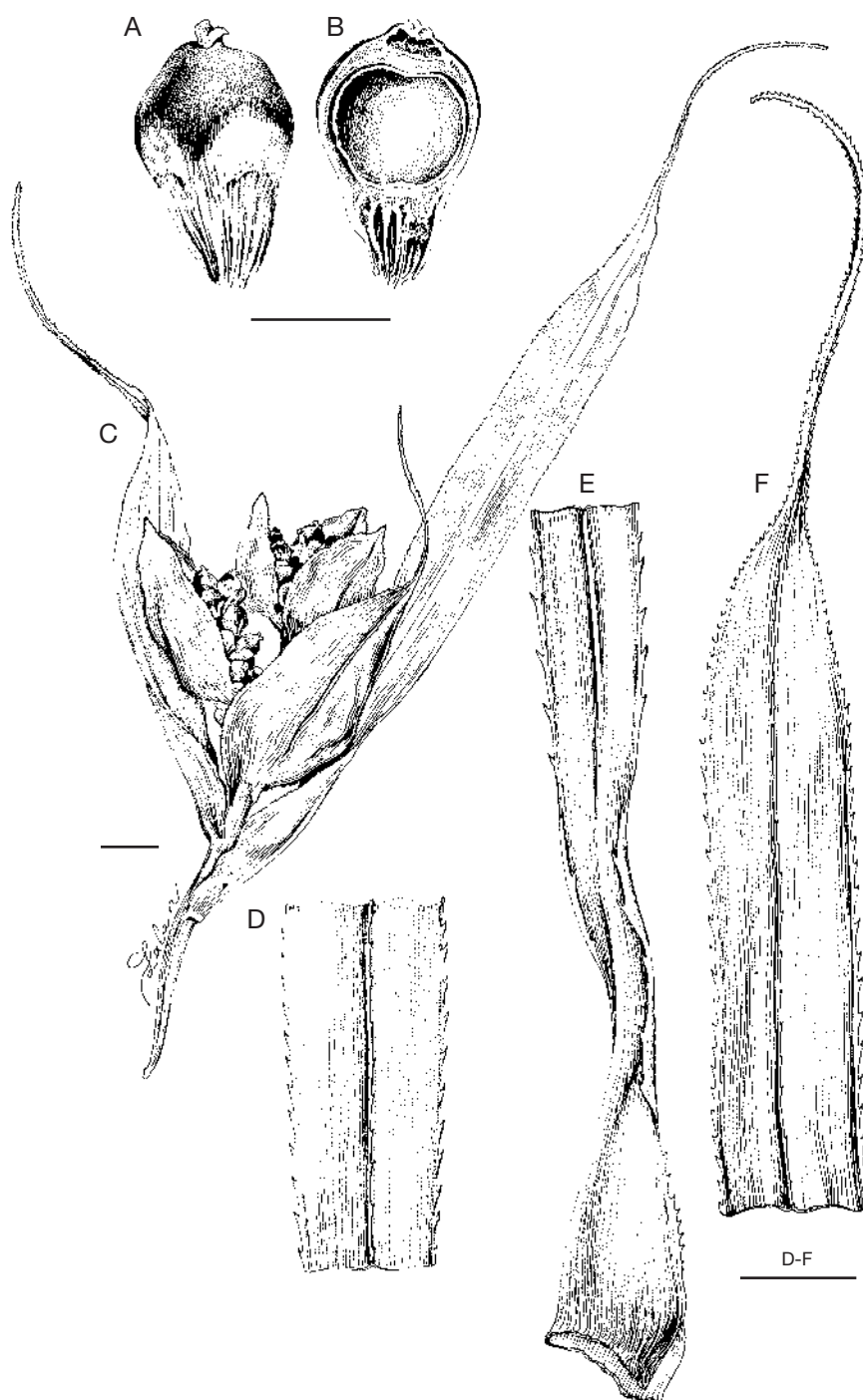


FIG. 5. — *Pandanus longecuspisatus* Pic.Serm.: **A**, détail d'une drupe vue de côté; **B**, coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant la loge séminale; **C**, infrutescence polysyncarpique; **D**, partie médiane d'une feuille; **E**, partie basale d'une feuille montrant la gaine; **F**, partie apicale d'une feuille à apex cuspidé. *Callmander & Raveloson 117*. Échelles: A, B, 4 mm; C, 2 cm; D-F, 1 cm.

appartient au modèle de Scarrone (Guillaumet 1973). Le stipe grêle, peu ramifié est soutenu par des racines-échasses plus ou moins parallèles à l'axe principal. L'arbuste est souvent recourbé s'il est de grande taille. *Pandanus longecuspis* possède un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées appartenant à la classe VI de Huynh (1974).

3. *Pandanus malgassicus* Pic.Serm.

Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, série B, 3 (1): 101, fig. 18a-d (1951). — Type: Madagascar, Prov. Toamasina, forêt littorale près de Vatamandry, [19°20'S, 48°59'E], 1.XI.1921, *Perrier de la Bâthie 14095* (holo-, P; iso-, FI).

Pandanus bilamellatus Martelli, *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 101, figs 18i-m (1951). — Type: Madagascar, Prov. Fianarantsoa, bois humide et sablonneux dans le bassin de Faraony, forêt orientale, [0-100 m], [21°47'S, 48°10'E], X.1911, *Perrier de la Bâthie 11909* (holo-, P; iso-, FI), **syn. nov.**

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar.** Prov. Fianarantsoa, Nosy Varika, Ambahy forest, 3 m, 20°46'09"S, 48°28'46"E, 22.IV.2004, *Rogers 297* (MO, P, TEF). — Nosy Varika, Ambahy, 9 m, 20°48'07"S, 48°28'56"E, 15.II.2004, *Rabehevitra 868* (MO, P, TEF). — Nosy Varika, forêt d'Ambahy, 20°46'S, 48°29'E, 11.XII.2002, *Rabenantoandro 1163* (MO). — Nosy Varika, Ambahy, forêt sur sable, 20°46'15"S, 48°28'48"E, 21.III.2003, *Rabevohitra 4673* (MO, P, TEF). — Nosy Varika, forêt d'Ambahy, 20°46'S, 48°29'E, 17.XI.2003, *Rabevohitra 4817* (MO, P, TEF). Prov. Toamasina, forêt littorale au sud de Tamatave, 30 m, 18°49'S, 49°08'E, 10.V.1928, *Decary 6469* (P). — Tampolo STE, [17°17'S, 49°23'30"E], 24.II.1969, *Guillaumet 2380* (TAN). — Tanambaovao sur la piste allant à Analalava, forêt littorale sur sable blanc, 35 m, 17°41'10"S, 49°30'10"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 182 bis* (TAN). — Piste allant à Analalava, forêt littorale sur sable blanc, 40 m, 17°41'17"S, 49°30'01"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 185* (TAN). — Piste allant à Analalava, forêt littorale sur sable blanc, 40 m, 17°41'17"S, 49°30'01"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 186* (TAN). — Tampina, sud de Tamatave, bois sablonneux, [0-50 m], [18°31'S, 49°17'E], XII.1920, *Perrier de la Bâthie 13289 bis* (P). — Vohibola, forêt littorale, 5 m, 18°33'34"S, 49°15'17"E, 12.II.2003, *Lowry 6059* (MO, NEU, P, TEF). — Masameloka, forêt littorale sur sable de Nankinana, 23 m, 20°21'44"S, 48°37'05"E, 11.II.2004, *Ludovic & Rabehevitra 550* (MO, P, TEF). — Forêt de Vohibola, 8 m, 18°33'56"S, 49°15'24"E, 4.VIII.2003, *Rabehevitra 395*

(MO, P, TEF). — Ambodibonara, forêts de Nankinana, 40 m, 20°22'21"S, 48°33'15"E, 8.XI.2003, *Rabehevitra 690* (MO, P, TEF). — Forêt de Vohibola, 18°35'36"S, 49°15'00"E, 10.II.2003, *Rabevohitra 4452* (MO, P, TEF). — Sainte Marie, forêt d'Ambohidena sur sable, 16°51'01"S, 49°57'18"E, 18.II.2004, *Rabevohitra 4995* (G, MO, P, TEF). — Tampolo STE, 0-150 m, 17°16'52"S, 49°34'44"E, 24.I.1995, *Raholivelo 166* (TAN). — Antanambao-Ambodimanga, Soanierana-Ivongo, forêt littorale sur sable, 16°54'30"S, 49°35'00"E, 16.V.2003, *Razakamalala 498* (MO, TEF). — Sainte-Marie, forêt littorale d'Ambohidena, 10 m, 16°50'25"S, 49°57'09"E, 19.II.2004, *Razakamalala 975* (MO, P, TEF).

DESCRIPTION

Arbuste ramifié, 2-4 m de hauteur, à stipe épineux d'environ 2,5 cm de diamètre. Feuilles sub-membraneuses, 50 cm de longueur (jusqu'à 80 cm à l'état jeune), 1,5 cm de largeur au milieu (jusqu'à 2,5 à l'état jeune), 1,5 cm près de la gaine; limbe linéaire se rétrécissant progressivement dans le tiers apical, apex acuminé, acumen de 2-8 cm de longueur et 1 mm de largeur. Gaine 0,8-1 cm de longueur, 1,6 cm de largeur à l'apex, 1,8 cm à la base. Bractées sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale en remontant vers le polysyncarpe: 20 × 2,5 cm (naviculaire, oblongue, acuminée et à bords marginaux ± parallèles), 13 × 2,5 cm (naviculaire, oblongue, acuminée et à bords marginaux ± parallèles), 5 × 3 cm (naviculaire, oblongue, acuminée et à bords marginaux ± parallèles), 3 × 2 cm (naviculaire, ovale-oblongue, acuminée). Infrutescences terminales, polysyncarpiques, (3-)-4-6 syncarpes, 10-13 cm de longueur; syncarpes globuleux, sessiles, (1,5-)-2(-2,5) cm de diamètre, composés d'environ 50 drupes; trognon globuleux, 1,8 mm de diamètre; pédoncule trièdre, 5 cm de longueur, 5 mm de largeur à l'apex, 3 mm au milieu. Drupe obpyramidale, 6-7 mm de longueur, 3,5-4,5 mm de largeur et 3-3,5 mm d'épaisseur, quart supérieur libre; pileus hémisphérique, 4 ou 5 côtes saillantes de 1,6-2,7 mm de hauteur; stigmate unique, subsessile, oblique, légèrement à profondément bilobé à l'état jeune puis en forme de corne de chèvre à maturité, 0,6 × 0,3 mm; endocarpe obovoïde, 4 × 5 mm; loge séminale subglobuleuse à obovoïde, 3 mm de hauteur et 4 mm de largeur, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul; mésocarpe inférieur très fibreux et en forme de cône inversé.

PHÉNOLOGIE

Fructification : mars-décembre. Floraison : février-août.

DISTRIBUTION

Pandanus malgassicus croît dans les forêts littorales du domaine de l'est de Soanierano-Ivongo à Nosy-Varika (Fig. 1A).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 6493 km² et une zone d'occupation de 72 km², *P. malgassicus* est provisoirement considéré comme « Vulnérable », VU A3c; B1ab(i, ii, iii)2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

IDENTITÉ DE L'ESPÈCE

Cette espèce est caractérisée par une feuille sub-membraneuse au tiers inférieur pouvant être sub-coriace, une drupe obpyramidale, au quart supérieur libre, à pileus hémisphérique, au stigmate profondément bilobé devenant bilobé à maturité. La forme du stigmate varie en effet durant sa morphogénèse car « le stigmate est porté, non pas par un véritable style, mais par une excroissance du sommet de la drupe qui, à mesure qu'elle mûrit, s'étend et se soude entièrement à la partie libre de la drupe » (Martelli & Pichi-Sermolli 1951 : 97, 98). Cette espèce possède une certaine plasticité phénotypique. La feuille peut être exceptionnellement large (2,5 cm) et longue (80 cm) ainsi que l'infrutescence (> 20 cm) et les syncarpes (3 × 3 cm). Sur l'échantillon *Rogers 297*, ces mesures sont relevées sur certaines planches et contrastent avec d'autres de la même collection possédant les dimensions classiques de l'espèce (feuille de 50 cm de longueur, 1,5 cm de largeur et une infrutescence de 15 cm de longueur). La colonne staminifère est pourvue de 2-4 branches primaires, insérées au même niveau à l'apex de la colonne et terminées chacune par une anthère, décrite par Huynh (1977 : 460, fig. 20) comme une fleur en pseudo-ombelle. Cependant, sur l'échantillon *Rabevohitra 4817*, certains filets sont ramifiés deux fois, c'est-à-dire que la fleur est une pseudo-subombelle comme dans toutes les autres espèces de la section. *Pandanus malgassicus*

appartient au modèle architectural de Scarrone, avec des branches inférieures souvent soutenues par des racines aériennes, et possède un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées appartenant à la classe VI de Huynh (1974).

Pandanus bilamellatus décrit en 1951 par Martelli sur un fruit immature (*Perrier 11909*) possède de nombreux caractères morphologiques et des affinités phytogéographiques avec *P. malgassicus*. Les caractères discriminants utilisés par Martelli & Pichi-Sermolli (1951) dans la description de *P. bilamellatus* sont les stigmates, profondément bilobés et les bractées, parallèles (Martelli & Pichi-Sermolli 1951 : 101, fig. 18i-m). Plusieurs récoltes récentes, par ex. *Rabenantoandro 1163*, montrent que les stigmates d'abord profondément bilobés, deviennent légèrement bilobés à maturité. De même, les bractées parallèles caractérisant *P. bilamellatus* ne sont pas un critère discriminant. En effet, lorsque les syncarpes sont à pleine maturité, ces bractées deviennent naviculaires, oblongues et plus ou moins parallèles. *Pandanus bilamellatus* a donc été décrit sur des caractères morphologiques liés à l'immaturité de son infrutescence. Ces caractères nous permettent de mettre en synonymie ces deux espèces en privilégiant le nom de *Pandanus malgassicus* car cette espèce est typifiée sur une infrutescence mûre.

4. *Pandanus pseudocollinus* Pic.Serm.

Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar, série B, 3 (1) : 101, fig. 18n-r (1951). — Type : Madagascar, Prov. Antsiranana, Bemarivo (au nord de Sambava), [14°11'S, 49°52'E], VII.1912, *Perrier de la Bâthie 11891* (holo-, P; iso-, FI, MO).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar**. Prov. Antsiranana, petit plateau en forêt dense humide, sud du Marojeje PN, 100-150 m, 14°28'38"S, 49°48'02"E, 9.XI.1998, *Callmänder & Laivao 62* (NEU, TAN). — Farahalana (Sambava), [130 m], [14°25'S, 050°10'E], 30.VIII.1951, *Rakoto 3032* (P). — 35 km au sud de Vohémar, Tsarabaria, forêt littorale sur sable, 5-10 m, 13°42'56"S, 50°06'11"E, 28.X.2002, *McPherson 18814* (MO). Prov. Fianarantsoa, Bas-Matitanana, tourbières, [22°21'S, 47°51'E], VII.1911, *Perrier de la Bâthie 11896* (P). Prov. Toamasina, Tampolo STF, 10 km au nord de Fénérive, 0-10 m, 17°16'S, 49°25'E, 8-14.IV.1997, *Birkinshaw 397* (MO, TAN). — Tampolo STF, 5 m, 17°17'S, 49°23'E,

30.VII.1997, *Callmander* 38 (NEU, TAN). — Tampolo STE, [17°17'S, 49°23'E], 29.VI.1969, *Guillaumet* 2368 (MO, P, TAN); *Guillaumet* 2368A (TAN).

DESCRIPTION

Arbuste de 2-3 m de hauteur, à stipe épineux de 2-3 cm de diamètre. Feuilles sub-membraneuses dans les deux-tiers supérieur, sub-coriaces dans le tiers inférieur, amplexicaules, rétrécies au-dessus de l'auricule, 35-45 cm de longueur, (1,3-)1,5(-2) cm de largeur au milieu, 1 cm près de la gaine; limbe linéaire brutalement rétréci à l'apex, acumen court de 3 cm de longueur, 1 mm de largeur. Bractée sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale en remontant vers le polysyncarpe: 11 × 2 cm (acuminée), 7 × 1,7 cm (acuminée), 4 × 1,6 cm (naviculaire, ovale, acuminée), 3 × 1,6 cm (naviculaire, ovale, acuminée) 2 × 1,4 cm (naviculaire, ovale, acuminée). Infrutescences terminales, polysyncarpiques (3 ou 4 syncarpes), environ 9 cm de longueur; syncarpes globuleux, sessiles, 1,5-1,8 cm diamètre, composés de 23-35 drupes; pédoncule trièdre, 5 cm de longueur, 6 mm de largeur à l'apex, 4 mm au milieu. Drupe obovoïde-subglobuleuse, à base obtuse, 7-8 mm de longueur, 4-5 mm de largeur, 3,6-4 mm d'épaisseur, 1/3-1/2 supérieur libre; pileus hémisphérique, 2,7 mm de hauteur; trognon globuleux, 2 mm de diamètre; stigmat unique, subsessile, oblique, bilobé ou en forme de corne de chèvre, 1,6 mm de hauteur et 1 mm de largeur; endocarpe obovoïde, 3,9 mm de longueur, 5 mm de largeur; loge séminale obovoïde-subglobuleuse, 3 mm de hauteur, 4 mm de largeur, à centre médian; mésocarpe supérieur subnul; mésocarpe inférieur subnul. Inflorescence mâle de 14 cm de long, 2 cm de largeur, 7 ou 8 épis, d'environ 3 × 1,5 cm; colonne staminifère courte (2 mm de longueur et 0,7 mm d'épaisseur), (1-)2-3 ramifications portant chacune 2 ou 3 étamines: fleur mâle en pseudo-subombelle; anthère de 1,5 × 0,5 mm; filet de 2 mm de longueur, 0,2 mm de largeur.

PHÉNOLOGIE

Fructification: juin-novembre.

DISTRIBUTION

Pandanus pseudocollinus croît dans la forêt littorale de l'est et la forêt humide de basse altitude entre le

fleuve Bemarivo (nord-est) et la forêt de Vohibola (sud de Toamasina) (Fig. 1B).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 5044 km² et une zone d'occupation de 36 km², *P. pseudocollinus* est provisoirement considéré comme « En Danger », EN A3c; B2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

IDENTITÉ DE L'ESPÈCE

Cette espèce se distingue par sa feuille sub-coriace dans la partie basale et sub-membraneuse dans la partie médiane et apicale, au limbe linéaire, acuminée, légèrement cuspidée à l'apex (Martelli & Pichi-Sermolli 1951: 101, fig. 18p), large de 1,5 cm en moyenne et par une drupe obovoïde-subglobuleuse, 1/3-2/3 supérieur libre, avec un pileus en forme de dôme. L'appareil mâle est caractérisé par des étamines disposées généralement en pseudo-subombelle. Le modèle architectural de cette espèce est particulièrement intéressant car une transition s'observe entre le modèle de Scarrone et celui de Stone (Guillaumet 1973). En effet, dans le cas des espèces à croissance des branches tardivement limitée (branches de même dimension, relativement espacée, verticillée ou non), on passe très facilement du modèle de Scarrone: « tronc monopodique à croissance rythmique, conférant une disposition verticillée ou sub-verticillée aux branches latérales » au modèle de Stone: « tronc monopodique à croissance continue, les branches étant alors disposées sur le tronc de façon continue et diffuse » (Guillaumet 1973: 496).

Pandanus pseudocollinus possède un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées correspondantes à la classe VI de Huynh (1974).

5. *Pandanus pygmaeus* Thouars (Figs 6; 7)

Nouveau Bulletin des Sciences publié par la Société philomatique de Paris 1: 6 (1808). — *Pandanus pygmaeus* Hook., *Botanical Magazine* 79: Tab. 4736 (1853) [iso.]. — Type: Madagascar, sans localité, s.d., *Thouars s. n.* (P).

Foullioya racemosa Gaudich., *Voyage autour du Monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette*

« *La Bonite* »: pl. 26, figs 1-9 (1843) [*nom. inval.*] Art. 42.1a du CINB (Greuter *et al.* 2000) non respecté.

Foullioya graminifolia Wendl., *Index Palmarum, Cyclantheorum, Pandanearum, Cycadearum*, 47 (1854) [*nom. nud.*].

Pandanus racemosus Kurz, *Journal of the Asiatic Society* 3: 150 (1869). — *Pandanus racemosus* Solms, *Linnea* 42: 22, 23 (1878) [iso.]. — Lectotype (désigné ici): pl. 26, figs 1-9 in Gaudichaud-Beaupré (1843), *syn. nov.*

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar**. Prov. Antsiranana, Nosy-Be, Lokobe RNI, 13°24'00"S, 48°19'12"E, X.2001, *Antilahimena s.n.* (MO, TAN). — Vallée de l'Andalany, affluent de l'Androrananga (bassin de la Bemarivo nord-est), 800 m, [14°28'S, 49°44'E], 12.XI.1950, *Humbert 24207* (B, G, K, MO, P, WAG).

Prov. Fianarantsoa, Distr. Vondrozo, Tsararano, bord de torrents, [22°45'S, 47°23'E], XII.1963, *Bosser 18693* (MO, P). — Bord de la Sandranata, [200 m], [21°51'00"S, 47°26'30"E], 7-8.X.1926, *Decary 5536 & 5565* (P). — Fort-Carnot, bord de la Sandranata, [21°51'00"S, 47°26'30"E], 10-11.X.1926, *Decary 5627* (P). — Sud-est de Fianarantsoa, [800 m], [21°15'S, 47°28'E], 27.X.1926, *Decary 5836* (P). — Vallée de la Sakaleona, [400 m], [20°34'30"S, 48°04'30"E], 11.VI.1939, *Decary 14161* (P). — Vallée de la Sakaleona, bord des torrents, [400 m], [20°34'30"S, 48°04'30"E], 14.VI.1939, *Decary 14284* (P). — Ampasinambo, 100 km à l'ouest de Nosy Varika, 500 m, [20°31'S, 48°00'E], 23.VIII.1968, *Guillaumet 2209* (KLU). — Environs d'Iampasika, haute vallée de l'Iantara (bassin de la Manampatra), 500-800 m, [22°18'S, 47°01'E], 16.XI.1924, *Humbert 3416* (P). — Andringitra PN, long de la rivière Iantara, 720 m, [22°13'20"S, 47°01'29"E], 15-21.XI.1993, *Lewis et al. 768* (P). — Ranomafana PN, Miaranony, 660 m, [21°10'02"S, 47°32'06"E], 12-13.XI.1993, *Malcomber 2591* (MO). — Andringitra PN, Ivohibe, au nord d'Ambatomboay, de part et d'autre du fleuve Iantara, 720 m, [22°14'S, 47°01'E], 30.X.1994, *Rakotovoao 184* (MO, P, TAN). — Andringitra PN, Ivohibe, cadre Nord-Ouest en amont du campement 1, Ambarongy, de part et d'autre du fleuve rocheux Iantara, 720 m, [22°13'20"S, 47°01'29"E], 12-14.XII.1994, *Rakotovoao 308* (MO, P, TAN). — Ranomafana PN, Miaranony, au bord de la rivière Faravory, 750 m, [21°09'S, 47°32'E], 12.XI.1994, *Randriambololona & Kotozafy 269* (P, TAN). — Andringitra PN, Ivohibe, secteur Est d'Ambatomboay, 720 m, [22°15'S, 47°01'E], 23.XI.1994, *Razafindrabe 207* (P).

Prov. Toamasina, Tamatave, [18°10'S, 49°22'E], XI.1906, *Alleizette 1373* (P). — Distr. Ambatondrazaka, [17°50'S, 48°30'E], 1.XI.1938, *Cours 1069* (P). — Distr. Moramanga, forêt de Lakato, bord de rivière, [700 m], [19°11'30"S, 48°26'00"E], 5.IX.1942, *Decary 18536* (P). — Antsianaka, [17°48'S, 48°25'E], 15.XI.1882, *Humbert 432* (P). — Vallée du lac Alaotra, [17°48'S,

48°25'E], 15.XI.1882, *Humbert 475* (P). — Ambatovola, bords de torrents et de rivières, vers 500 m, [18°52'S, 48°34'E], s.d., *Perrier de la Bâthie 10928* (P). — Entre Matitanana et Tamatave, bords des rivières de la côte est, [200-600 m], [25°19'60"S, 45°46'00"E], I.1912, *Perrier de la Bâthie 11901* (P). — Environs de Mahanoro, bords de ruisseaux, [0-30 m], [19°54'S, 48°48'E], X.1921, *Perrier de la Bâthie 14309* (P). — Bord du Mangoro, 600 m, [19°46'S, 48°04'E], II.1925, *Perrier de la Bâthie 17004* (FI, P). — Près d'Ambatovola, bord de torrent, [600 m], [18°52'60"S, 48°34'00"E], 21.VII.1928, *Perrier de la Bâthie 18449* (P). — Betampona RNI, bord de l'eau, [17°53'24"S, 49°13'48"E], 29.XI.1953, *Rakotonina 5906* (P).

Prov. Toliara, Manantantely, [24°59'S, 46°55'E], 8.X.1993, *Bourgeois 10* (MO). — Entre Morafeno et Kelilalina, rivière Namorona, 600 m, [21°16'54"S, 47°31'67"E], 18.XII.1997, *Caddick 301* (K, MO, NEU, P, TAN, TCD, TEF). — Mandena, 10 m, [24°57'36"S, 46°59'26"E], 1.II.1999, *Callmander 84* (NEU, TAN). — Distr. Fort-Dauphin, bord de ruisseau, [60 m], [24°44'S, 47°09'E], 12.VII.1932, *Decary 10112* (P). — Distr. Fort-Dauphin, Belavenoka, bord de rivière, [24°50'S, 47°04'E], 10.XI.1932, *Decary 10939* (P). — Fort-Dauphin, forêt de Manantantely, [0-500 m], [24°59'S, 46°55'E], 9.XI.1990, *Dumetz 1385* (MO, P). — Soavala (Manantenina sud-est), marais, [12 m], [24°13'S, 47°10'E], 1.XII.1971, *Guillaumet 3996* (P). — Andohahela RNI, 200-700 m, [24°40'S, 46°48'E], 13-15.I.1993, *Randriamampionona 43* (P). — Fort-Dauphin, Ifarantso, [210 m], [24°54'S, 46°52'E], 3.XII.1958, *Réserve Naturelle (Rakotoson) 10078* (P, TEF).

DESCRIPTION

Arbuste grêle, 0,5-1 m de hauteur, à stipe épineux, 2 cm de diamètre, racines échasses de 20-30 cm de hauteur. Feuilles latérales sub-coriaces, amplexicaules, 30-60 cm de longueur, 0,6-1 cm de largeur au milieu, 0,8-1,2 cm près de la gaine; limbe linéaire progressivement rétréci dans le tiers supérieur, acuminée, acumen d'environ 3 cm de longueur et de 0,5 mm de largeur. Gaine 2,5-3,5 cm de longueur, 0,9-1,2 cm de largeur à l'apex, 2-3 cm à la base. Bractée sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale en remontant vers le polysyncarpe: 96 × 19 mm (acuminée), 53 × 20 mm (acuminée), 29 × 16 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 26 × 13 mm (naviculaire, ovale, acuminée), 22 × 10 mm (naviculaire, ovale, acuminée). Infrutescences terminales, polysyncarpiques (4 ou 5 syncarpes), 10-16 cm de longueur; syncarpes subglobuleux à globuleux, 20-35 cm de diamètre, sessiles, composés

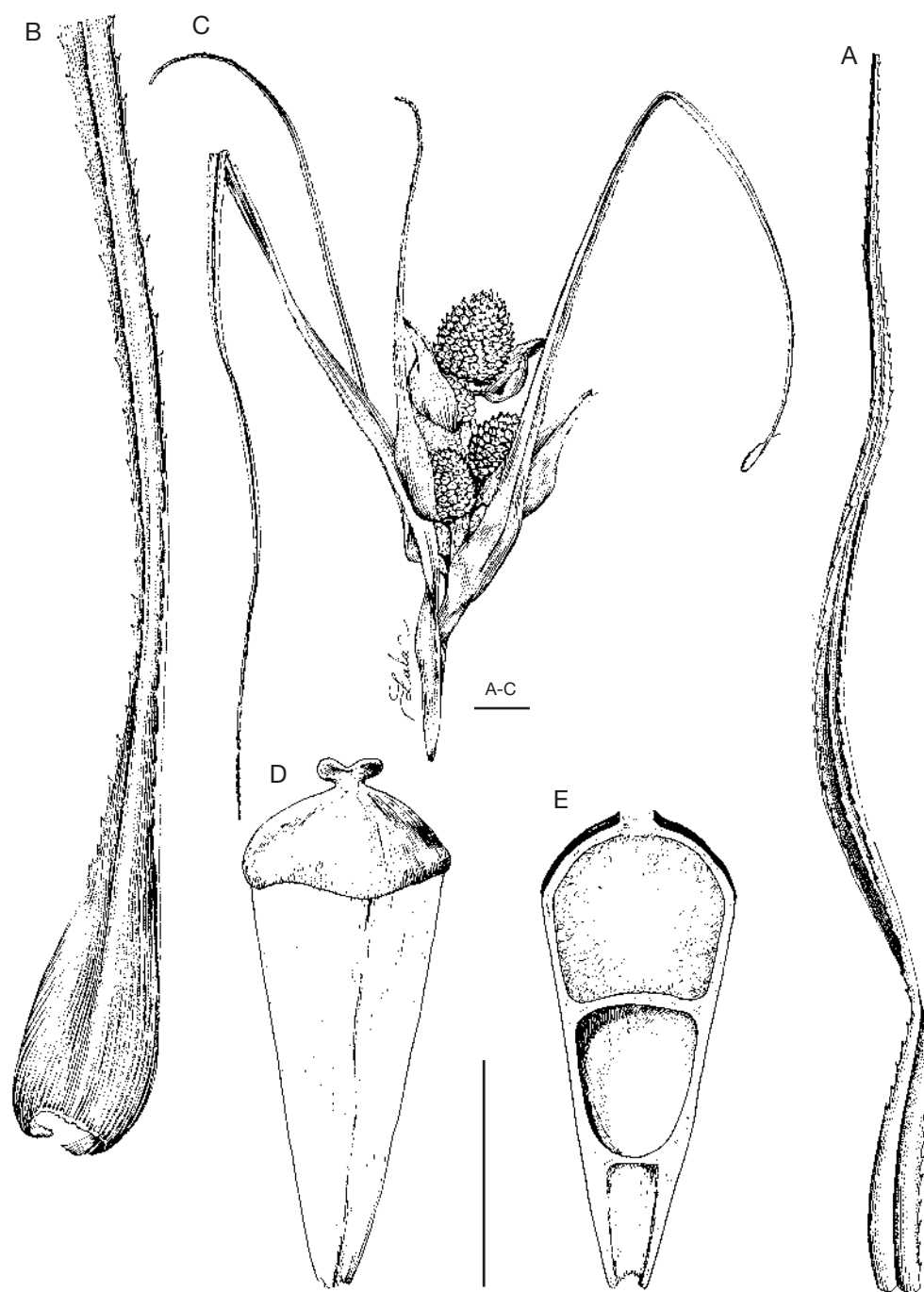


FIG. 6. — *Pandanus pygmaeus* Thouars: **A**, partie apicale d'une feuille longuement atténuée; **B**, partie basale d'une feuille montrant la gaine basale; **C**, infrutescence polysyncarpique; **D**, détail d'une drupe vue de côté; **E**, coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate. A-C, *Caddick 301*; D, E, *Rakotovao 184*. Échelles: A, B, 1 cm; C, 2 cm; D, E, 2 mm.

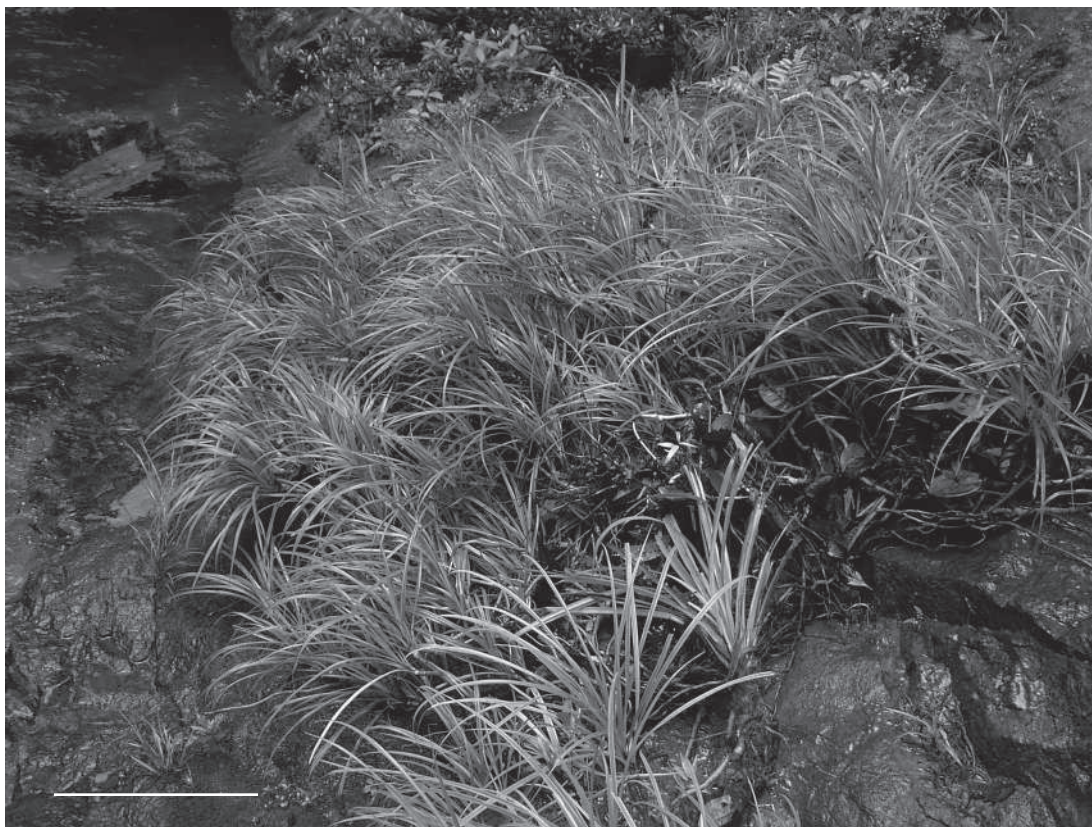


FIG. 7. — *Pandanus pygmaeus* Thouars : espèce particulièrement abondante par endroit et formant alors des fourrés inextricables (Péninsule de Masoala). Échelle : 80 cm.

de 50-65 drupes ; pédoncule trièdre, 5-9 cm de longueur, 3-6 mm de largeur à l'apex, 2-4 mm au milieu. Drupe obpyramidale, à base aiguë, 8-13 mm de longueur, 3-6 mm de largeur et 2-4 mm d'épaisseur, quart supérieur libre ; pileus en forme de dôme, 2-3 mm de hauteur ; stigmat unique, subsessile, oblique, légèrement bilobé, $0,4 \times 0,6$ mm ; endocarpe à paroi supérieure très fine, occupant la moitié inférieure de la drupe, 2,5-4 mm de longueur et 1,5-3 mm de largeur, à apex distant de 2,8-6 mm de la base du stigmat, à base distante de 3 mm de la base de la drupe ; loge séminale obovoïde, 2,3-3,5 mm de hauteur et 1-2,5 mm de largeur, à centre inframédian, à apex distant de 2,8-6,1 mm de la base du stigmat, à base distante de 2-2,5 mm de la base de la drupe ;

mésocarpe supérieur large, fibro-médulleux, souvent constitué par une cavité tapissée de fibres à l'extérieur ; mésocarpe inférieur fibreux.

NOTES

Pandanus pygmaeus Thouars est la seule espèce de *Pandanus* que Thouars ait décrite en 1808, et dont nous ayons retrouvé du matériel en herbier. Cette espèce endémique de la Grande Île a certainement été cultivée à Maurice, ainsi qu'à la Réunion avant d'être offerte aux Jardins royaux de Kew. Une planche d'herbier de *Commerson s.n.* (P-JU), provenant selon l'étiquette de l'île Bourbon (actuellement île de la Réunion), correspond parfaitement à ce taxon et pourrait confirmer l'ancienneté de sa culture aux Mascareignes. Cette espèce a fait l'objet, par

le passé, de descriptions successives tant sur des plantes cultivées que sauvages.

PHÉNOLOGIE

Fructification : novembre-juin. Floraison : octobre-janvier.

DISTRIBUTION

Pandanus pygmaeus est commun dans les forêts humides de basse à moyenne altitudes (0-800 m) depuis la pointe sud-est de la Grande Île jusqu'aux forêts du nord-ouest (Sambirano) (Fig. 1B). Il peut être particulièrement abondant par endroits et former des fourrés inextricables (par ex. Péninsule de Masoala) (Fig. 7).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 178 463 km² et une zone d'occupation de 126 km², *P. pygmaeus* est provisoirement considéré comme « Préoccupation mineure », LC selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

IDENTITÉ DE L'ESPÈCE

Cette espèce se distingue parmi la section par sa feuille sub-coriace très étroite (6-10 mm de largeur) (Fig. 6A, B), une drupe obpyramidale, 1/4 supérieur libre, un pileus en forme de dôme, un mésocarpe supérieur large et souvent formé par une cavité tapissée de fibres à l'extérieur, un endocarpe occupant la moitié inférieure de la drupe et une loge à centre infra-médian (Fig. 6D, E). L'inflorescence mâle peut atteindre 6 cm de longueur et 1,4 cm de largeur. Les étamines sont disposées en pseudo-ombelle (Huynh 1977). *Pandanus pygmaeus* possède souvent des stipes inclinés dans la direction du cours d'eau et les branches se disposent en forme de parasol. Ce type architectural est défini par Guillaumet (1973) comme appartenant au modèle de Scarrone. L'appareil stomatique de *P. pygmaeus* présente des papilles polaires ramifiées correspondant à la classe VI de Huynh (1974).

Cette espèce possède une grande plasticité phénotypique, résultant de sa large répartition, phénomène peu fréquent dans la famille des Pandanaceae à Madagascar. À Manantenina (sud-est), l'échantillon

Guillaumet 3996 atteint des dimensions extrêmes : la feuille atteignant 57 cm de longueur et le syncarpe 3,5 cm de diamètre.

6. *Pandanus sylvicola* Huynh

Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles 121 (2) : 56-57, figs 1-6 (1998). Type : Madagascar, Prov. Toamasina, entre Foulpointe et Andodabe, [17°43'S, 49°27'E], 12.V.1972, *Cremers 2121* (holo-, MO ; iso-, TAN).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Madagascar.** Prov. Toamasina, bord de piste vers Analalava, 30 m, 17°42'S, 49°26'E, 19.III.1997, *Callmander & Laivao 13* (NEU, TAN). — Foulpointe, 10 m, 17°40'S, 49°31'E, 1.IV.2001, *Callmander & Laivao 162 et 163* (NEU, TAN). — Piste allant à Analalava, forêt littorale sur sable blanc, 63 m, 17°41'12"S, 49°30'09"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 184* (TAN). — 2 km à l'ouest de Foulpointe, forêt d'Analalava, 10 m, 17°41'S, 49°27'E, 2.XII.1985, *Leeuwenberg 13757* (MO, TAN).

DESCRIPTION

Arbuste ramifié, 2-4 m de hauteur, stipe 4-6 cm de diamètre, racines-échasses pouvant atteindre 70 cm de longueur. Feuilles sub-coriaces, 60-95 cm de longueur, (2-)2,3(-2,5) cm de largeur au milieu et 1,8 cm près de la gaine ; épines marginales de 1-1,5 mm de longueur, espacées d'environ 6 mm dans le 1/3 inférieur, partie médiane et apicale de la feuille munies de fines épines marginales espacées de 2-3 mm ; sans épines ventrales dans la partie apicale ; épines dorsales présentes dans le tiers supérieur de la feuille ; gaine de 1 cm de longueur et 1,9 cm de largeur. Bractée sous-tendant l'infrutescence, de la plus basale en remontant vers le polysyncarpe : 55 × 28 mm (acuminée, acumen de 30 mm), 45 × 27 mm (acuminée, acumen de 25 mm), 40 × 26 mm (naviculaire, acuminée, acumen de 5 mm), 35 × 20 mm (naviculaire, ovale, acuminé), 25 × 18 mm (naviculaire, ovale). Infrutescence polysyncarpique (5 syncarpes), environ 16 cm de longueur ; pédoncule trièdre 9 cm de longueur, 0,5 cm de largeur à l'apex, 0,3 cm au milieu ; syncarpe subglobuleux-globuleux, 2 × 1,8 cm, 23-45 drupes ; drupe 9-8 × 4-5 × 2-3 mm, 1/4-1/3 libre ; pileus pyramidal ; stigmate bilobé, 1 × 0,8 mm. Inflorescence mâle

de 11 cm de longueur, 3 cm de largeur, 6 ou 7 épis d'environ $3 \times 1,5$ cm ; colonne staminifère (1 mm de longueur, 0,9 mm d'épaisseur), 2 ou 3 ramifications portant chacune 3 ou 4 étamines ; fleur mâle en pseudo-subombelle ; anthère de $1,7 \times 0,8$ mm ; filet de 2 mm de longueur, 0,2-0,3 mm de largeur.

PHÉNOLOGIE

Fructification : avril-décembre. Floraison : mars.

DISTRIBUTION

Pandanus sylvicola est endémique de la forêt littorale sur sable dans la région d'Analalava (Foulpointe) (Fig. 1B).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 11 km² et une zone d'occupation de 9 km², *P. sylvicola* est provisoirement considéré comme « Critiquement en danger », CR A3c ; B1ab(i, ii, iii)2ab(i, ii, iii) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

IDENTITÉ DE L'ESPÈCE

Cette espèce se distingue par sa feuille sub-coriace, au limbe légèrement cuspidé à l'apex (Huynh 1998 : 56, fig. 2), large de (2-)2,3(-2,5) cm, une drupe bipyramidale, 1/4-1/3 libre et un pileus pyramidal. L'espèce la plus affine, *P. longecuspis*, possède une feuille sub-membraneuse et un pileus hémisphérique. Le nombre de drupes ne semble pas être un caractère distinctif comme l'avait souligné Huynh (1998) lors de la description de ce taxon. En effet, les récoltes qui furent réalisées récemment, par ex. *Laivao & Arthur 184*, montrent que le syncarpe possède de 25 à 45 drupes, alors que Huynh en comptait 70. L'inflorescence mâle de *P. sylvicola* possède une colonne staminifère plus courte que le filet et des étamines fixées à l'apex de ramifications primaires (pseudo-subombelle). Cet arbuste possède des ramifications latérales souvent verticillées le long du stipe correspondant au modèle architectural de Scarrone. *Pandanus sylvicola* possède également un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées correspondant à la classe VI de Huynh (1974).

ESPÈCES EXCLUES DE LA SECTION

Pandanus barbellatus Huynh

Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles 121 : 57-59, figs 7-14 (1998). — Type : Madagascar, Prov. Toliara, Andohahela RNI, parcelle 2, bord de ruisseaux, 30 m, 24°57'S, 46°39'E, 23.XII.1993, *Malcomber 2655* (holo-, P ; iso-, MO).

REMARQUES

L'échantillon *Malcomber 2655*, type de *Pandanus barbellatus* (type de la subsection *Barbellati* Huynh), a été placé dans la section *Foullioya* (Huynh 1998). Sa feuille très coriace, large de 3,5 cm, longue de 135-140 cm et la présence d'une grande auricule sont des caractères inconnus dans cette section. La dimension et la forme des syncarpes (oblong-ovoïdes de 8 cm de longueur et 5,5 cm de largeur), le nombre de drupes par syncarpe (environ 600 drupes) sont autant d'autres caractères qui n'ont rien en commun avec la section révisée ici. Cette espèce possède toutes les caractéristiques de la section *Heterostigma* comme l'auteur l'avait déjà pressenti lors de sa description (Huynh 1998 : 60). L'immaturité de son syncarpe entraîne la forme particulière du stigmate (deux lobes très recourbés) (Huynh 1998 : 59, fig. 14) et ceci a amené l'auteur à placer ce taxon dans une nouvelle subsection *Barbellati* au sein de la section *Foullioya*. La ressemblance des stigmates des sections *Foullioya* et *Heterostigma* durant les premiers stades du développement avait déjà été signalée par Pichi-Sermolli (*in* Martelli & Pichi-Sermolli 1951 : 97).

Pandanus boivinii Solms

Linnaea 42 : 26 (1878). — Type : Madagascar, Prov. Antsiranana, Nosy Be, Lokobe RNI, [13°24'S, 48°19'E], 1853, *Boivin 2021* (holo-, G ; iso-, FI, P).

REMARQUES

Pandanus boivinii a été récolté une seule fois à Lokobe (Nord-Ouest) et n'est connu que par sa fleur mâle. Sa fleur caractérisée par une pseudo-ombelle (Huynh 1977 : figs 17, 18), est aussi partagée avec la section *Souleyetia*. D'autres caractères, comme

sa micromorphologie foliaire à stomate abaxial de type I (Huynh 1974) et la structure générale de sa feuille (consistance, épines marginales très espacées dans la partie médiane), le rapprochent plutôt de la section *Souleyetia* que de la section *Fouillioya*. Des inventaires récents dans la Réserve Naturelle Intégrale de Lokobe (Nosy Be) ont permis de collecter des espèces appartenant aux sections *Fouillioya* (*P. pygmaeus*) et *Mammillarisia* (*P. vandamii*). *Pandanus boivinii* appartient certainement à la section *Souleyetia* mais le peu de matériel disponible rendra son placement dans une section très difficile, voire impossible, et nous proposons donc de rejeter cette espèce à l'instar de celles de Du Petit-Thouars dont le matériel connu est incomplet (voir Stone 1974).

Remerciements

Les auteurs souhaitent exprimer leur gratitude au Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (PBZT) ainsi qu'à l'Association nationale pour la Gestion des Aires protégées (ANGAP) pour les autorisations de recherche et de récolte. Nous remercions aussi le personnel et les collaborateurs des herbiers de Paris (spécialement Gérard Aymonin), Genève et Antananarivo pour l'accueil qu'ils nous ont réservé lors de nos séjours dans leurs institutions. Nous tenons aussi à remercier toute l'équipe du Missouri Botanical Garden à Antananarivo, plus particulièrement Lalao Andriamahefariro pour son aide logistique et Roger Lala Andriamiarisoa pour ses magnifiques dessins et à Paris, Peter B. Phillipson pour notre correspondance fructueuse et l'équipe de l'Université de Neuchâtel, spécialement le Professeur Philippe Küpfer et Sébastien Wohlhauser (travaillant actuellement pour l'ONG Fanamby à Antananarivo). Finalement, nous tenons à remercier l'ADAJE (Association des Amis du Jardin de l'Ermitage, Neuchâtel) pour son fidèle soutien financier au premier auteur qui lui permet de mener ses recherches à bien. Le premier auteur a aussi bénéficié d'une bourse de recherche de l'UNESCO/Keizo Obuchi (n° 05.382). Le deuxième auteur a bénéficié du soutien financier du Fonds national suisse (Grant n° PBNE2-102378), du National Geographic Exploration Grant (Grant n° 04065) et de Conservation International-Madagascar (Convention 234).

RÉFÉRENCES

- BASSE E. 1934. — Les groupements végétaux du sud-ouest de Madagascar. *Annales des Sciences naturelles* 16: 93-229.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2002. — Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensis* St John (Pandanaceae) à Madagascar. *Botanica Helvetica* 112 (1): 47-67.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2003. — Biogeography and systematics of the malagasy *Pandanus* (Pandanaceae), in GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 460-467.
- CORNET A. 1974. — Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. *Notice Explicative* 55. ORSTOM, Paris: 1-28.
- ESRI 2000. — *ArcView 3.3*. Redlands, California (logiciel).
- GAUDICHAUD-BEAUPRÉ C. 1841-1852. — *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite » commandée par M. Vallant*. *Botanique Atlas*. Département de la Marine, Arthus Bertrand, Paris, 50 pls.
- GREUTER W., MCNEILL J., BARRIE F. R., BURDET H. M., DEMOULIN V., FILGUEIRAS T. S., NICOLSON D. H., SILVA P. C., SKOG J. E., TREHANE P., TURLAND N. J. & HAWKSWORTH D. L. (eds) 2000. — International Code of Botanical Nomenclature (St. Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July-August 1999. *Regnum Vegetabile* 138: 1-474.
- GUILLAUMET J.-L. 1973. — Formes et développement des « *Pandanus* » malgaches. *Webbia* 28: 495-519.
- HUMBERT H. 1927. — La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mémoires de l'Académie malgache* 5: 1-78 + pls.
- HUMBERT H. 1955. — Une merveille de la nature à Madagascar: première exploration botanique du massif du Marojeje et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B 6: 1-272 + pls.
- HUYNH K.-L. 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 190-256.
- HUYNH K.-L. 1977. — L'appareil mâle de quelques *Pandanus* du sous-genre *Vinsonia* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beiträge Biologie Pflanzen* 53: 447-471.
- HUYNH K.-L. 1979a. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. V. P. subg. *Vinsonia* et P. subg. *Martellidendron*. 1. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*.

- VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 2. Considérations sur le *P.* subg. *Vinsonia*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 473-517.
- HUYNH K.-L. 1998. — The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 2). *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 121: 53-60.
- HUYNH K.-L. 1999. — The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 3). *Candollea* 54: 145-170.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. — Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 1-175.
- PETT-THOUARS A. DU 1808. — Extrait d'un mémoire sur les espèces de *Pandanus* observée aux Îles de France, de Bourbon et de Madagascar. *Nouveau Bulletin des Sciences publié par la Société philomatique de Paris* 1: 181-187.
- SCHATZ G. E. 2000. — Endemism in the Malagasy tree flora, in LOURENÇO W. R. & GOODMAN S. M. (eds), Diversity and Endemism in Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, MNHN, ORSTOM, Paris: 1-9.
- SCHATZ G. E. & LESCOT M. 2003. — *Gazetteer to Malagasy Botanical Collecting Localities*. Missouri Botanical Garden website: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madagascar/gazetteer>.
- SOLMS-LAUBACH H. G. 1878. — Monographia Pandanacearum. *Linnaea* 42: 1-110.
- ST. JOHN H. 1961. — Revision of the genus *Pandanus* Stickman. V. *Pandanus* of Maldiv Islands and Seychelles Islands, Indian Ocean. *Pacific Science* 15: 328-346).
- STONE B. C. 1970. — Observations of the genus *Pandanus* in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 63: 97-131.
- STONE B. C. 1974. — Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 459-540.
- UICN 2001. — *Catégories et critères de l'UICN pour la Liste Rouge. Version 3.1*. UICN, Gland, Suisse; Cambridge, Royaume-Uni, ii + 32 p.

Soumis le 4 août 2006;
accepté le 9 mars 2007.

LISTE DES AUTRES PUBLICATIONS

Laivao O.M., Callmander M.W. & Wohlhauser S. 2000. Une espèce nouvelle de *Pandanus* sect. *Martellidendron* (Pandanaceae) de la péninsule de Masaola, Madagascar. *Botanica Helvetica* 110: 41-49.

Callmander, M.W., S. Wohlhauser & **M.O. Laivao**. 2001. Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: *Pandanus* sect. *Tridentistigma*. *Adansonia* 23 (1): 49-57.

Callmander, M.W., & **M.O. Laivao**. 2002. Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St. John (Pandanaceae) à Madagascar. *Botanica Helvetica* 112 (1): 47-67.

Callmander, M.W., **M.O. Laivao** & S. Wohlhauser. 2003. Les *Pandanus* sect. *Acanthostyla* Martelli (Pandanaceae) d'altitude du Nord de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces. *Candollea* 58(1): 63-74.

Callmander, M.W. & **M.O. Laivao**. 2003. Biogeography and systematics of the Madagascan *Pandanus* (Pandanaceae). In: S.M. Goodman, and J.P. Benstead (eds.), *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago, 460-467.

Callmander M.W. & **M.O. Laivao**. 2003. New findings on *Pandanus* sect. *Imerinenses* and sect. *Rykiella* (Pandanaceae) from Madagascar. *Adansonia* 25: 53-63.

Callmander, M.W., Schatz, G.E., Lowry, P.P. II., **Laivao. M.O.**, Raharimampionona, J., Andriambololonera, S., Raminosoa, T. & Consiglio T. 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(2): 168-176.

CONCLUSIONS GENERALES

Importance des caractères végétatifs en taxonomie

Architecture

L'architecture est un caractère très important pour l'étude taxonomique des *Pandanus* malgaches. Nous prendrons ici deux exemples.

Le port coniféroïde et l'heterophyllie très marquée sont des caractères permettant de connaître *Pandanus* sect. *Acanthostyla* à l'état adulte. Il faut noter que ce port n'est pas toujours très marqué car les *Pandanus* d'altitude de la sect. *Acanthostyla* ne possède pas une architecture coniféroïde typique de la section à maturité. Seuls les jeunes individus montrent un dimorphisme foliaire encore visible (Callmander et al. 2003c: 141, figs. 14, 15). *Pandanus* sect. *Acanthostyla* appartient au modèle architectural de Stone (Guillaumet 1973). L'architecture unique de la sect. *Acanthostyla* isole ce groupe d'espèces au sein des *Pandanus* malgaches. Outre les *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla*, seules les espèces des sects. *Callmanderia*, *Guillaumetia* et *Heterostigma* arborent un port à dimorphisme foliaire. Elles diffèrent des *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* par des ramifications primaires placées généralement en verticilles le long du stipe. *Pandanus* sect. *Heterostigma* diffère aussi par un port à base élargie (port dit « pyramidal »).

L'architecture des *Pandanus* des sects. *Mammillarisia* et *Souleyetia* sont souvent identiques. Ils possèdent généralement un port arbustif grêle (modèle de Scarrone ou modèle de Stone). Dans ce cas, il est très difficile de déterminer la section auxquelles ils appartiennent et ceci même si on utilise d'autres caractères comme le nombre de stigmates et de drupes, et les caractères de la micromorphologie foliaire (stomate). De plus, leurs habitats et leurs aires de répartitions sont identiques. *Mammillarisia* et *Souleyetia* sont certainement des sections très artificielles et elles pourraient être considérées comme synonyme. L'analyse moléculaire pourrait permettre de trancher quant à leur position systématique.

Feuille

Caractères macromorphologiques

La détermination d'une espèce par les caractères macromorphologiques de sa feuille est généralement impossible sauf pour les espèces qui ont des feuilles particulières. C'est le cas par exemple de *P. pygmaeus* qui est facilement reconnaissable par sa feuille sub-coriace, très étroite, courte et amplexicaule. *Pandanus longecuspidatus* peut aussi être déterminé grâce à sa feuille amplexicaule, membraneuse, recourbée et rétrécie au-dessus de l'auricule, et son limbe brusquement acuminé à l'apex. Il est par contre, souvent possible de rattacher une espèce à une section grâce à la macromorphologie foliaire. Les gaines coriaces de la sect. *Acanthostyla* sont facilement reconnaissables avec une certaine expérience. Il en est de même pour les grandes feuilles auriculées de la sect. *Dauphinensia*.

A noter que la dimension de la feuille des *Pandanus* varie beaucoup en fonction du stade de développement de la plante (plante juvénile et plante adulte) et de son emplacement sur l'arbre. La feuille des *Pandanus* diminue en longueur au fur et à mesure que la feuille devient adulte. Pour l'étude taxonomique des *Pandanus*, on doit toujours récolter des feuilles adultes des ramifications latérales ayant atteint son stade de maturité. L'expérience de terrain

compte beaucoup pour la détermination des sections voire des espèces à partir des échantillons stériles.

La consistance (coriaces, submembraneuses, membraneuses) et surtout la dimension des feuilles sont des caractères bien évidemment très importants. *Pandanus barbellatus* (Huynh 1998) et *P. isalicus* (Huynh 1999a) placés respectivement, dans la sect. *Foullioya* et la sect. *Souleyetia* par son auteur appartiennent en fait à la sect. *Heterostigma*. Leurs feuilles coriaces et larges sont totalement inconnues des sections auxquelles ils ont été assignés. La détermination au niveau spécifique demande, par contre, une combinaison de caractères stériles et fertiles. Certaines espèces, très isolées morphologiquement, possède une feuille à macromorphologie si unique que seule la feuille permet de les déterminer. C'est le cas, par exemple, des espèces de la côte est: *P. rollotii* et *P. platyphyllus*.

Les épines marginales (près de l'auricule et dans la partie médiane) et leurs espacements sont aussi des caractères discriminants. *Pandanus latistigmaticus* et *P. dyckiioides* (sect. *Souleyetia*) possèdent des épines marginales basales très marquées. Ces épines deviennent de plus en plus espacées dans la partie médiane de la feuille. Ces caractères sont si unique qu'il permettent à eux seuls de les différencier des autres espèces malgaches.

La grandeur de l'auricule de la feuille constitue aussi un caractère important. Les *Pandanus* de la sect. *Dauphinensia*, sect. *Phaneops* et de la sect. *Rykiella* possède une grande auricule qui les différencie de toutes les autres espèces malgaches.

Dans ce travail, nous avons montré aussi que le rétrécissement apical de la feuille peut être utile en taxonomique. Ce rétrécissement se présente sous deux formes: feuille progressivement rétrécie à son apex et feuille brusquement rétrécie dans sa partie terminale. Ces caractères sont utilisés pour distinguer les espèces mais c'est un caractère à utiliser avec précaution puisque nous avons constaté que le rétrécissement apical peut varier au sein d'une même espèce. Nous doutons par exemple qu'une espèce puisse être différenciée sur ce seul caractère comme c'est le cas entre *P. alveolatus* et *P. pseudobathiei* (*Acanthostyla*). Ces espèces sympatriques (massif du Marojejy) possèdent plusieurs caractères morphologiques identiques, mais *P. alveolatus* diffère de *P. pseudobathiei* principalement par le rétrécissement apical de sa feuille. Par contre, dans d'autres cas, ce caractère est très utiles si il est couplé à une différence au niveau des parties fertiles, par ex. *P. longecuspisidatus*.

Caractères micromorphologiques

La détermination d'une espèce par ses caractères micromorphologiques n'est pas envisageable. Cependant, l'étude micromorphologique foliaire de Huynh (1974, 1979a et b) est très intéressante et confirme que la surface foliaire abaxiale (type de stomate) est un caractère pouvant aider à la détermination et au groupement des espèces.

On peut donc utiliser efficacement le caractère morphologique microscopique de la feuille pour rechercher l'affinité d'un taxon. *Pandanus isalicus* Huynh (= *P. variabilis*) a été placé par erreur dans la sect. *Souleyetia* et il est actuellement placé sous la sect. *Heterostigma* car ses caractères macromorphologiques et micromorphologiques sont différents des espèces authentiques de la sect. *Souleyetia*. *Pandanus diffusus* est isolé dans la sect. *Mammillarisia* par des caractères macromorphologiques (grand arbuste, feuille large, infrutescence polysyncarpique stricte) et micromorphologiques (stomates à papilles ramifiées). Ceci nous a obligé à sortir *P. diffusus* de la sect. *Mammillarisia*. *Pandanus guillaumetii* et *P. insuetus* ont

été placés respectivement dans la sect. *Guillaumetia* et la sect. *Insuetia* dû leurs caractères macro et micromorphologiques uniques et inconnus des espèces authentiques de la sect. *Mammillarisia* (Laivao et al., 2006).

Les données micromorphologiques s'avère donc une caractère précieux pour la taxonomie des *Pandanus*.

Importance des caractères reproducteurs en taxonomie

Infrutescence

Les caractères morphologiques de l'infrutescence sont les principaux caractères utilisés en taxonomie des Pandanaceae.

Le stigmate est le caractère principal pour la détermination des sections (Martelli et Pichi-Sermolli 1951, Stone, 1975). Le système de classification infra-générique de Stone (1975) est basé sur les stigmates et la biogéographie. Comme déjà expliqué précédemment, la limite entre les sects. *Mammillarisia* et *Souleyetia*, sections qui sont basés sur la présence de, respectivement, plusieurs ou un stigmate réniforme réuni à l'apex du pileus pose problème. *Pandanus toliarensis* (= *P. aridus*) et *P. manongarivensis* (= *P. sambiranensis*) décrit dans la sect. *Souleyetia* (Huynh 1999a) ont 1 ou 2 ou 3 stigmates réniformes, ce qui est différent des authentiques espèces de la sect. *Souleyetia*. Ces espèces ne trouvent pas leur place dans la sect. *Souleyetia* et sont considérés comme appartenant à la sect. *Mammillarisia*. Chaque section possède un type de stigmate (ou plusieurs dans le cas de *P. sect. Callmanderiana* et *Stephanostigma*).

Le nombre de drupe par syncarpe permet aussi de rapprocher certaines espèces entre elles. C'est le cas de *P. barbellatus* et *P. isalicus* placés respectivement, dans la sect. *Foullioya* et la sect. *Souleyetia* par son auteur mais qui appartiennent en fait à la sect. *Heterostigma*. En effet, ces deux espèces possèdent un nombre de drupes supérieures à 100, caractère distinctif de la sect. *Heterostigma*.

Fleur mâle

La fleur mâle du genre *Pandanus* n'est connue que pour environ 1/8 des espèces répertoriées, mais permet une approche phylogénique en suivant les hypothèses des séquences évolutives qui la caractérisent (Huynh, 1978, 1982). Le problème pour l'utilisation de la fleur mâle (comme pour beaucoup de caractères morphologiques) est posé par les évolutions parallèles qui peuvent masquer ou fausser le rapprochement entre sections. La fleur mâle du sous-genre *Vinsonia* est caractérisée par une disposition typique en chandelier que l'on retrouve bien dans *P. utilis*, le type de la section (Huynh, 1978), au contraire de la fleur du sous-genre *Pandanus* dont la disposition est en racème (Stone, 1974). Selon le même auteur, on trouverait trois tendances évolutives dans le sous-genre *Vinsonia*: la tendance à la disparition de la disposition en chandelier, la réduction du nombre d'étamines et la diminution de la longueur des anthères. La fleur mâle permet de mieux cerner les espèces du genre *Pandanus* quand elle est connue. *Pandanus sechellarum* est, par exemple, caractérisé par des drupes à soudure incomplète, ce qui lui a valu un placement approprié dans la section *Pandanus* par St. John (1967) et Stone (1974). Mais la découverte de sa fleur mâle a permis de revoir sa position taxonomique. En effet, la disposition en chandelier des étamines de sa fleur mâle est caractéristique du sous genre *Vinsonia* où il a été

déplacé dans une section monospécifique: sect *Balfouria* K.-L. Huynh & B. C. Stone. Dans cette étude, la fleur mâle en pseudo-ombelle utilisée comme critère pour différencier la subsect. *Foullioya* Huynh de la subsect. *Cuspidatifolii* Huynh caractérisée par une fleur en pseudo-subombelle, ne peut être retenue. En effet, ces deux types des fleurs se retrouvent dans chacune des espèces de la sect. *Foullioya* (Laivao et al. 2007). Dans ce travail, huit fleurs mâles sont décrites pour la première fois: *P. andringitrensis* (sect. *Acanthostyla*), *P. pseudocollinus* (sect. *Foullioya*), *P. sylvicola* (sect. *Foullioya*), *P. myriocarpus* (sect. *Heterostigma*), *P. variabilis* (sect. *Heterostigma*), *P. analamerensis* (sect. *Mammillarisia*), *P. pervilleanus* (sect. *Mammillarisia*), et *P. saxatilis* (sect. *Mammillarisia*).

Les *Pandanus* malgaches

La côte orientale renferme la plupart des espèces de la Grande Île. Actuellement, 40% des espèces connues sont endémiques des forêts humides de basse altitude et littorales de la côte Est (Laivao et al. 2006). Depuis l'arrivée de l'homme sur la Grande Île, la forêt primaire ne cesse de se rétrécir en terme de surface. Cette menace est due à l'activité anthropique qui affecte surtout le Domaine orientale où les *Pandanus* malgaches n'y échappent pas. La vie des paysans malgaches est donc très liée aux ressources naturelles qui les entourent. Ils collectent les grandes feuilles des jeunes plantes de *Pandanus* pour la confection d'outils nécessaires à leur vie quotidienne ex. natte, panier. Généralement, les grandes feuilles sont utilisées pour la confection des cabanes (toit, mur). Le stipe est très recherché pour la construction des maisons (plancher et mur) dans les villages et on l'utilise aussi pour fabriquer des canaux d'irrigation dans les rizières.

Ce travail apporte un précieux outil pour les botanistes ou les naturalistes pour la détermination des espèces de Pandanaceae malgache. En plus de cet outil purement taxonomique (clé détermination des sections de *Pandanus* malgache et des espèces dans chaque section, description des espèces), il fournit aussi des informations précises sur les aires de répartitions des taxons ainsi que leurs écologies et phénologies. Le statut de conservation selon les critères de la Liste Rouge (UICN 2001) pour chaque taxon est proposé dans cet ouvrage: 91% des espèces de Pandanaceae malgache sont menacées selon les critères UICN et de nouvelles Aires Protégées sont mises en évidence pour sauver la formidable diversité des Pandanaceae malgache (Callmander et al. 2007).

La perspective phylogénétique

Comme déjà expliqué précédemment, les caractères morphologiques (macro- et micromorphologies) des *Pandanus* sont très importants pour définir les sections et les espèces. Il s'agit généralement des caractères des infrutescences (syncarpe, drupe, stigmat) et des organes végétatifs (feuille, port, architecture). Par contre, certaines sections présentent de fortes affinités entre elles puisqu'elles renferment des espèces possédant plusieurs caractères morphologiques et des aires de distributions identiques, c'est le cas des *Pandanus* des sects. *Acanthostyla* et *Callmanderia*, des sects *Mammillarisia* et *Souleyetia* et ainsi que les sects. *Lonchostigma* et *Platyphylla*.

La sect. *Callmanderia* se distingue des espèces de la sect. *Acanthostyla* par la présence d'un stigmat deltoïde fertile entouré par des stigmates spiniformes stériles et par la disposition des branches primaires en verticilles le long du stipe tandis que la sect. *Acanthostyla* possède des stigmates spiniformes fertiles et des branches primaires en croissance continue. De son côté, la sect. *Mammillarisia* se distingue de la sect. *Souleyetia* par la présence de deux ou plusieurs

stigmates réniformes (vs. 1 stigmate) réunis à la partie supérieure de la drupe. Finalement *Pandanus* sect. *Platyphylla* diffère de *Pandanus* sect. *Lonchostigma* par la forme du syncarpe (ovoïde vs. globoïde), la présence de deux lobes à la base du stigmate (vs. sans lobe) et stomate foliaire abaxiale à papille ramifiée (vs. à papille simple).

Ces sections sont proches morphologiquement. Il est clair qu'aujourd'hui, la systématique du genre *Pandanus* est basée sur le concept de Stone (1974), une classification pratique mais qui ne reflète que partiellement l'histoire évolutive du genre. Cette classification repose, en effet, plus sur des données morphologique et biogéographique. Certains *Pandanus* malgaches étaient d'ailleurs placés dans la sect. *Rykia* uniquement indo-malaysienne avant qu'il ne devienne le type de sections monospécifiques endémiques de Madagascar (*P. rollotii* et *P. platyphyllus* respectivement dans la sect. *Lonchostigma* et *Platyphylla*). Nous avons donc continué le concept de Stone à Madagascar et décrivant plusieurs nouvelles sections monospécifiques pour souligner les caractères uniques de certaines espèces, i.e. *P. callmanderiana*, *P. insuetus*, *P. guillaumetii* comme Stone l'avait fait pour les espèces isolées morphologiquement de la côte est malgache. Il est clair que seule l'analyse moléculaire permettra de mieux comprendre les relations naturelles entre ces espèces et d'améliorer la taxonomie des *Pandanus* malgaches. Peut-être que l'isolement morphologique de certaines espèces malgaches est simplement lié au fait que leurs plus proches parents se trouvent en Asie et que nous reviendront à une taxonomie infra-générique regroupant des espèces poussant sur différents continents ? Seule l'étude de leur ADN permettra de percer ce mystère.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier en premier lieu le Prof. Philippe Küpfer pour m'avoir permis de réaliser cette thèse et m'avoir toujours encouragé à persévérer.

Je voudrais remercier:

Ma femme Marielle et mes trois enfants: Sergio, Sandrine et Helena, qui m'ont toujours soutenu et encouragé tout le long de cette étude. Mes parents, mes frères et sœurs qui m'ont soutenu moralement dans les moments difficiles.

Dr. Martin Callmander qui m'a encouragé, conseillé et aidé énormément dans la réalisation de ce travail. Il est clair que pendant les dix années passées à travailler ensemble, la fraternité et la confiance s'est intensifiées entre nous deux. Merci à sa famille entière, en particulier, sa feu Grand-mère et ses Parents qui m'ont accueilli chaleureusement pendant tous mes séjours en Suisse et en Europe.

Mr Sven Bürki qui m'a aidé énormément dans la dernière phase de ma thèse. Il m'a apporté des précieux conseils et est toujours disponible à répondre aux questions relatives à la taxonomie.

L'Association des Amis de Jardin botanique de l'Ermitage de Neuchâtel (ADAJE) qui m'a apporté des appuis financiers ou logistiques lors des expéditions à Madagascar et des voyages en Europe. Il est certain que sans elle, ce travail n'aurait pas vu le jour. Un merci particulier à Mathilde Fawer, François Felber et les apprentis du Jardin.

Dr Kim Lang Huynh, le grand « Pandanologue » qui m'a initié et transmis ses précieux savoirs. Il est toujours resté ouvert à répondre toutes mes questions techniques relatives à l'étude taxonomique des *Pandanus*.

Tous les membres de l'équipe du Laboratoire de Botanique évolutive de Neuchâtel qui se sont succédés depuis ma première visite à en 1996. Ils m'ont accueilli chaleureusement et en particulier Ernest Fortis qui a toujours affiché sa volonté de m'aider dans le cadre de mon travail.

Je voudrais aussi remercier, le Prof. Charlotte Rajeriarison, Responsable du troisième cycle au Laboratoire de Biologie et Ecologie végétale de la Faculté des Sciences (Université Antananarivo) et les autres Chercheurs au sein de ce département qui m'ont conseillés et aidés dans la réalisation de ce travail.

Les membres de mon jury qui ont apporté des critiques constructives lors de l'examen de thèse pour améliorer la version définitive de ce travail.

J'adresse également mon remerciement à ceux qui m'ont aidé de près et de loin durant l'accomplissement des recherches dans les différents Herbiers: Jean Noël Labat, Thierry Déroin, Pete Lowry II, Pete Philipson et Laurent Randriamamonjy au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris; Laurent Gautier, Louis Nusbaumer et Nicolas Fumeaux aux Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève qui m'a si chaleureusement accueilli lors de la « dernière ligne droite »; les agents de la DRFP (Herbier TEF) et du PBZT (Herbier TAN) à Antananarivo;

Sébastien Wohlhauser qui est aussi à l'origine de cette grande aventure et sans qui cette thèse n'aurait jamais vu le jour; Madame Marguerat qui a relu les textes en français et apporté ses précieux conseils. Finalement je remercie toute l'équipe du MBG à Madagascar en particulier Roger Lala pour ces magnifiques dessins et tous ceux qui ont gardé les yeux ouverts lors de leurs nombreuses missions de terrain afin de récolter des Pandanus, récoltes si précieuses mais pas facile!

Remerciements également pour Le Ministre de l'Environnement, des Forêts et du Tourisme malgache, qui est jusqu'alors mon employeur, de m'avoir donné l'opportunité de finir ce travail. Il en est de même pour l'UNESCO qui m'a octroyé une bourse de recherche Keizo/Obuchi durant cinq mois en Suisse et en France.

Je tiens à remercier les différents ONGs oeuvrant dans la recherche environnementale et la conservation à Madagascar qui m'ont aidé durant les missions sur le terrain et facilité les démarches administratives: Missouri Botanical Garden, Care International, Association des guides à Périnet, WWF, ANGAP, PBZT, Projet Bema et Terre Tany. Merci aussi au Jardin Botanique de l'Ermitage de Neuchâtel qui m'a fourni un logistique ce dernier temps.

Je voudrais rendre hommage à tous les expatriés Helvétiques ayant fait leurs travaux de terrains à Madagascar en particulier, Sébastien Wohlhauser qui était le moteur de la collaboration entre le Jardin botanique de Tsimbazaza et le Laboratoire de Botanique évolutive, et Jean Laurent Pfund qui était le point de contact permanent à Antananarivo pendant la première phase de cette collaboration. Je remercie également leurs épouses respectives : Marcelline Wohlhauser et Lucia Pfund.

Enfin, je voudrais remercier tous les Etudiants de l'Université de Neuchâtel qui ont participé aux différentes expéditions à Madagascar entre 1996 et 2005.

BIBLIOGRAPHIE

- Achard F., Eva H. D., Stibig H.-J., Mayaux P., Gallego J., Richards T. & Malingreau J.-P. (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Almeda F. (2003). Melastomataceae, Princess Flowers. In: Goodman S.-M., & J.-P. Benstead, ed. *The Natural History of Madagascar*. Chicago. 375-379.
- Baker J. G. (1885). Further contributions to the flora of Madagascar. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 21: 407-455.
- Baker J. G. (1887). Further contributions to the flora of Madagascar. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 12: 527.
- Baker J. G. (1889-1890). Further contributions to the flora of Madagascar. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 25: 294-350.
- Battistini R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de bases pour l'étude biogéographique de la "région malgache". In: Lourenço WR, ed. *Biogéographie de Madagascar*. Paris: ORSTOM. 1-17.
- Callmander M. W. (2000). *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. F. (sect. *Seychellea*) from Seychelles. *Webbia* 55: 317-329.
- Callmander M. W. (2001). *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part 2: révision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. *Botanical Journal of The Linnean Society* 137: 353-374.
- Callmander M. W. & Laivao M. O. (2002a). Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St John (Pandanaceae) à Madagascar. *Botanica Helvética* 112: 47-67.
- Callmander M. W. & Laivao M. O. (2002b). Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Revue Internationale des Sciences de la Vie et de la Terre* N° spécial, Actes du colloque international, Centre Suisse du 27-29 Août 2001: 76-89.
- Callmander M. W. (2003). Biogéographie et systématique des *Pandanaceae* de l'Océan Indien occidental. *Thèse de Doctorat*, Université de Neuchâtel, 253.
- Callmander M. W. & Laivao M. O. (2003a). New findings on *Pandanus* on sect. *Imernenses* and sect. *Rykiella* (Pandanaceae) from Madagascar. *Adansonia* 25: 53-63.
- Callmander M. W., Laivao M. O. & Wohlhauser S. (2003b). Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: *Pandanus* sect. *Tridentistigma*. *Adansonia*, sér. 3, 23 (1): 49-57.
- Callmander M. W., Wohlhauser S. & Laivao M. O. (2003c). Les *Pandanus* sect. *Acanthostyla* (Pandanaceae) d'altitude du Nord de Madagascar avec descriptions de deux nouvelles espèces. *Candollea* 58 (1): 63-74.

Callmander M. W., Chassot M. P., Kupfer P. & Lowry II P. P. (2003d). Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its Biogeographic implications. *Taxon* 52 (4): 747-762.

Callmander M. W., Wohlhauser S. & Gautier L. (2003e). Notes biogéographiques sur les *Pandanus* du Nord de Madagascar. *Candollea* 58 (2).

Callmander M. W. & Laivao M. O. (2003f) Biogeography and Systematics of Madagascan *Pandanus* (Pandanaceae). In Goodman S. M. and Benstad J. P. (eds.), *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 460-467.

Callmander M. W., Schatz G. E. & Lowry II P. P. (2005). IUCN Red List assessment and the Global Strategy for Plant Conservation: taxonomists must act now. *Taxon* 54 (4): 1047-1050.

Callmander, M.W., Schatz, G.E., Lowry, P.P. II., Laivao, M. O., Raharimampionona, J., Andriambololonera, S., Raminosoa, T. & Consiglio T. 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(2): 168-176.

Callmander, M.W., Buerki, S. & S. Wohlhauser 2008. A new threatened species of Pandanaceae from northwestern Madagascar: *Pandanus sermolliana*. *Novon* 18 (4): 421-424.

Coffin M.F. & P.D. Rabinowitz. 1987. Reconstruction of Madagascar and Africa: evidence from Davie Fracture zone and Western Somali Basin. *Journal of Geological Research* 92: 9385-9406.

Cornet A. (1974). Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar Notice explicative: *ORSTOM*. 55.

Cronquist A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants. *Colombia University Press*, New York

Davis J. I., Petesen G., Seberg O., Campbell L. M., Freudenstein J. V., Goldman D. H., Hardy C. R., Michelangeli F. A., Simmons M. P., Specht C. D., Vergara-Silva F., & Gandolfo M. (2004). A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jack knife and bootstrap values. *Syst. Bot.* 29: 467.

Dejardin J., J.-L. Guillaumet & G. Mangeot. (1973). Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache. *Candollea* 28: 325-391.

Du Puy D.J. & J.F. Moat. (1996). A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. In: Lourenço W.R., ed. *Proceedings of the International Symposium on the Biogeography of Madagascar*. ORSTOM ed. Paris. 205-218, + 3 maps.

Cornet A. (1974). Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice explicative de l'*ORSTOM* 55: 1-28.

Esri. (1999). ArcView 3.1. Redlands, California.

Gaudichaud-Beaupre C. (1841-1852). Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette « La Bonite » commandée par M. VALLANT. *Botanique Atlas*. Explication et détermination des planches de l'Atlas par M. D'ALLEIZETTE (1866).

Gautier L. & S.M. Goodman (2003). Introduction to the flora of Madagascar. In: Goodman S.-M., & J.-P. Benstead, ed. *The Natural History of Madagascar*. Chicago. 229-250.

Guillaumet J.-L. (1972). Un procédé de multiplication végétative chez les *Pandanus* malgaches. *Adansonia*, sér. 2, 12 (3): 429-431.

Guillaumet J.-L. (1973). Formes et développement des *Pandanus* malgaches. *Webbia* 28: 495-519.

Guillaumet, J.-L., Betsch, J.-M. & M.W. Callmander (2008). Renaud Paulian et le programme du CNRS sur les hautes montagnes à Madagascar: étage vs domaine. *Zoosystema* 30 (3): 723-748.

Hallé F. & Oldeman R. A. A. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique des croissances des arbres tropicaux. *Masson & Cie*, Paris, 178.

Humbert H. (1955). Une merveille de la nature à Madagascar: première exploration botanique du massif du Marojejy et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série B*, 6: 1-272 + planches.

Humbert H. (1959). Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série B*, Biol. Vég: 149-187.

Huynh K.-L. (1974). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 190-256.

Huynh K.-L. (1977). L'appareil mâle de quelques *Pandanus* du sous-genre *Vinsonia* (*Pandanaceae*) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beiträge Biologie Pflanzen* 53: 447-471.

Huynh K.-L. (1979a). La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. V. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 1. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 321-371.

Huynh K.-L. (1979b). La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 2. Considérations sur le *P.* subg. *Vinsonia*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 473-517.

Huynh K.-L. (1998). The genus *Pandanus* (*Pandanaceae*) in Madagascar (part 2). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 121: 53-60.

Huynh K.-L. (1999a). The genus *Pandanus* (*Pandanaceae*) in Madagascar (part 3). *Candollea* 54: 145-170.

Huynh K.-L. (1999b). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 4). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 122: 35-43.

Huynh K.-L. (2000a). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 5). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 123: 27-35.

Huynh K.-L. (2000b). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 6). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 122: 201-224.

Huynh K.-L. (2001). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 7). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 124: 49-57.

IUCN (2001). IUCN Red List Categories (v. 3.1). IUCN, Gland, Switzerland.

Kam Y. K. & Stone B. C. (1970). Morphological studies in Pandanaceae 4. Stomate structure in some Mascarene and Madagascar *Pandanus* and its meaning for infrageneric taxonomy. *Adansonia* sér. 2, 10: 146-219.

Krause D.W. (2003). Late Cretaceous Vertebrates of Madagascar: A Window into Gondwana Biogeography at the End of the Age of Dinosaurs. In: Goodman S.-M., & J.-P. Benstead, ed. The Natural History of Madagascar. Chicago. 40-47.

Kurz S. (1869). Remarks on the species of *Pandanus*. *Journal of the Asiatic Society, Science* 38: 145-152.

Laivao M. O., Callmander W. M. & Buerki S. C. (2006). Sur les *Pandanus* (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte Est de Madagascar. *Adansonia*. Sér. 3: 28(2). 267-285.

Laivao M. O., Callmander W. M. & Buerki S. C. (2007). Révision de *Pandanus* de la sect. *Foullioya* Warb (Pandanaceae) à Madagascar. *Adansonia*. Sér. 3: 29(1). 39-57.

Laivao M. O., Callmander W. M. & Wohlhauser S. (2000). Une espèce nouvelle de *Pandanus* sect. *Martellidendron* (Pandanaceae) de la Péninsule de Masoala, Madagascar. *Botanica Helvetica*. 110, 41-49.

Lowry II P.P., G.E. Schatz & P.B. Phillipson. (1997). The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. In: Goodman S.-M., & B.D. Patterson, ed. Natural change and human impact in Madagascar. Washington: Smithsonian Institution Press. 93-123.

Martelli U. (1907). *Pandanus* Nuovo specie. Manipolo II, *Webbia* 2: 423-439.

Martelli U. (1913). Enumerazione delle « Pandanceae » II, *Webbia* 4: 5-105.

Martelli U. (1933). Note sul sottogenere *Vinsonia* e la posizione sistematica del *Pandanus spinifer*, *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat.* 42: 55-57.

Martelli U. & Pichi-Sermolli R. (1951). Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie de la Bâthie à Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 175.

MEFT (2008). La couverture forestière. Ministère de l'Environnement, des Forêts et du Tourisme website: <http://www.meeft.gov.mg/>

Morat P. & P. P. Lowry II. (1997). Floristic richness in the Africa-Madagascar region: a brief history and prospective. *Adansonia*, ser. 3 19: 101-115.

Perrier de la Bâthie H. (1921). La végétation malgache. *Annales des Institutions Botaniques et -Géologiques Coloniales*, Marseille, ser.3: 1-268.

Perrier de la Bâthie H. (1936). Biogéographie des plantes de Madagascar, Paris.

Petit-Thouars A. (1808). Extrait d'un mémoire sur les espèces de *Pandanus* observée aux Îles de France, de Bourbon et de Madagascar. *Nouveau Bulletin des Sciences publié par Société philomatique de Paris* 1: 181-187.

Plummer P.S. (1995). Ages and geological significance of the igneous rocks from Seychelles. *Journal of African Earth Science* 20: 91-101.

Rabinowitz P.D., M.F. Coffin & D. Falvey. (1983). The Separation of Madagascar & Africa. *Science* 220: 67-69.

Raven P.-H. & D.-I. Axelrod. (1972). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annale of Missouri Botanical Garden*: 539-673.

Sauquet H. (2003). Androecium diversity and evolution in Myristicaceae (Magnoliales), with a description of a new Malagasy genus, *Doyleanthus* gen. nov. *Am. J. Bot.* 90: 1293-1305.

Schatz G.E., C. Birkinshaw, P.P Lowry II, F. Randriantafika & F. Ratovoson. (1999). The endemic families of Madagascar project: integrating taxonomy and conservation. in LOURENÇO W.R. & GOODMAN S.M. (eds), Diversity and Endemism in Madagascar. *Société de Biogéographie*, Paris: 11-24.

Schatz G. E. (2000). Endemism in the Malagasy tree flora, in LOURENÇO W.R. & GOODMAN S.M. (eds), Diversity and Endemism in Madagascar. *Société de Biogéographie*, Paris: 1-9.

Schatz G.E. & Lescot M. (2005). *Gazetteer to Malagasy Botanical Collecting Localities*. Missouri Botanical Garden website (<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madagascar/gazetteer/>).

Scotese S.R., L.M. Gahagan, R.L. Larson. (1988). Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic Ocean basin. *Tectonophysics* 155: 27-48.

Solms-Laubach. H. G. (1878). Monographia Pandanacearum. *Linnaea* 42: 1-110.

St. John H. (1960). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 1. Keys to the sections. *Pacific Science* 14: 224-241.

St. John H. (1961). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 5. *Pandanus* of Maldiv Islands and Seychelles Islands, Indian Ocean. *Pacific Science* 15: 328-346.

St. John H. (1968). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 27. *Pandanus*. Novelties from Madagascar. *Pacific Science* 22: 104-137.

Stone B. C. (1969). Studies in Malesian Pandanaceae IV. A revision of *Asterostigma* et *Asterodontia*, two sections of the genus *Pandanus*. *Fred. Mus. J.* 12 (1967): 111-116.

Stone B. C. (1970a). Observations of the genus *Pandanus* in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 63: 97-131.

Stone B. C. (1970b). New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.

Stone B. C. (1970c). Morphological studies in Pandanaceae II. The coniféroid habit in *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 97: 144-149.

Stone B. C. (1971). Another calciphilous *Pandanus* from the massif of Ankarana North Madagascar (Pandanaceae). *Adansonia*, sér. 2, 11 (2): 319-323.

Stone B. C. (1974). Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 459-540.

Stone B. C. (1975a). New and noteworthy of *Pandanus* (Pandanaceae) from Madagascar collected by J. L. Guillaumet and G. Cremers. *Adansonia* 14 (4): 543-552.

Stone B. C. (1975b). On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *Compte rendu de la Société Biogéographique Séance* 475: 67-97.

Stone B. C. & Guillaumet J.-L. (1970). Une nouvelle et remarquable espèce de *Pandanus* de Madagascar. *Adansonia* sér. 2, 10 (2): 127-134.

Stone B. C. & Guillaumet J.-L. (1972). Un nouveau *Pandanus* (Pandanaceae) sub-aquatique de Madagascar. *Adansonia* sér. 2, 10 (4): 525-530.

Storey M., J. J. Mahoney, A.D. Saunders, R. A. Duncan, S. P. Kelley, M.F. Coffin. (1995). Timing of Hot Spot-Related Volcanism and the Breackup of Madagascar and India. *Science*: 852-855.

Tomlinson, P. B. (1965). A study of stomatal structure in Pandanaceae. *Pacific Science* 19: 38-54.

Warburg O. (1900). *Pandanaceae*. *Englers Pflanzenreich* III, 9: 11-97.

Willis F., J. Moat & A. Paton. (2003). Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical Africa. *Biodiversity and Conservation* 12: 1537-1552.

Annexe.1 : Tableau synoptique montrant les caractéristiques morphologiques, la répartition et l'altitude des 4 espèces du plateau calcaire de l'Ouest et ses environs.

Espèces	Syncarpe	Drupe	feuille	Epines marginales	Répartition	Altitude
<i>P. manambolensis</i> Huynh	Monosyncarpique; globuleux; 40-50 mm de diamètre; composé d'environ 30 drupes	25-30 x 15-20 x 7-10 mm; stigmaté réniforme sessile; pileus pyramidal à apex acuminé; 1/2 libre	80-100 x 2-2,5 cm; coriace /subcoriace; flagelle: 10-15 cm	L: (1-)2 mm; E: 5-10 mm	Plateau calcaire de Bemaraha et au Nord de Morondava	20-100 m
<i>P. membranaceus</i> Huynh	Monosyncarpique, globuleux; environ 40 mm de diamètre; composé de 9-12 drupes	10-15 x 10-15 x 9-11 mm; stigmaté réniforme stipité; pileus pyramidal; 2/3 libre	(30-)35(-40) x 0,8(-1) cm; 2/3 supérieur submembraneuse; flagelle: 3 cm	L: 1,5-2 mm; E: 10-15 mm	Plateau calcaire de Bemaraha	100 m
<i>P. oligocarpus Martelli</i>	Monosyncarpique; globuleux; (40-)50 mm de diamètre; composé de 6-12 drupes	15-20 x 9-11 x 8-10 mm; stigmaté réniforme sessile; pileus pyramidal à face convexe; 2/3 libre	(40-)65 x (0,5)10,8(-1) cm; subcoriace; flagelle: 4 cm	L: (3-)4 mm; E: 2-3 mm	Plateau calcaire de Bemaraha et sable de Majunga	10-200 m
<i>P. stellatus Martelli</i>	Monosyncarpique; globuleux; 40-50 mm de diamètre; composé d'environ 15 drupes	20-25 x 10-15 x (8-)10 mm; stigmaté réniforme sessile, pileus pyramidal, 1/2 libre	20(-40) x (8-)10 mm; 2/3 supérieur submembraneuse; flagelle : 2 cm	L: 0,5-1 mm; E: 5-10 mm	Plateau calcaire de Bemaraha et sur sable entre Besalampy et Morondava	0-400 m

L: longueur ; E: espacement entre deux épines successives.

Annexe.2 : Tableau synoptique montrant les caractéristiques morphologiques, la répartition et l'altitude des 2 espèces de la sect. *Stephanostigma*

Espèces	Syncarpe	Drupe	feuille	Modèle architectural	Répartition	Altitude
<i>P. analamazaotrensis</i> Martelli	Polysyncarpique (16); ovoïde, oblong, aplati du côté adaxial; 15-17 x 7-9 x 5-7 cm; composé d'environ 135 drupes	(25-)28(-30) x (15-)18(- 20) x (11-)13(-15) mm; stigmaté réniforme porté par stipe deltoïde (centre), stigmaté spiniforme (périphérique); pileus hémisphérique à côtes saillantes; 1/3 libre	150-200 x 9 (-10) cm; coriace;	Leeuwenberg (pseudo dichotomie)	Forêt humide dans le district de Moramanga	800 m
<i>P. bipyramidatus</i> Martelli	Polysyncarpique (8-10) rarement monosyncarpique; ovoïde, oblong cylindrique rarement subgloboïde; 15-20 cm de longueur, 10-12 cm de diamètre; composé d'environ 190 drupes	25-40 x 15-20 x 14-17 mm; stigmaté spiniforme/deltoïde ou (centre), stigmaté spiniforme ou en forme de canine (périphérique); pileus pyramidal à côtes faiblement saillantes ; 1/3 libre	190- 220 x 10-15 cm; coriaces	Scarrone (ramification en verticilles)	Forêt humide basse altitude de Marojejy, Maosala jusqu'à la forêt littorale de Fort dauphin	<800 m