

Biogéographie et systématique des Pandanaceae de l'Océan Indien occidental

Martin W. Callmander

Université de Neuchâtel
Laboratoire de Botanique évolutive
Juillet 2003

IMPRIMATUR POUR LA THESE

Biogéographie et systématique des Pandanaceae

de l'Océan Indien occidental

de **M. Martin CALLMANDER**

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), J.-D. Gallandat,
K.-L. Huynh, J.-L. Guillaumet (Paris),
J.-N. Labat (Paris) et P. Lowry (St-Louis, USA)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 11 juillet 2003

Le doyen:



François Zwahlen

Table des matières

- 1 **Avant propos**
- 2 **Résumé Summary**
- 4 **Introduction**
- Taxonomie est systématique**
- Les Pandanales**
- 5 **Les Pandanaceae**
- Phylogénie et systématique du genre Pandanus**
- 6 (1) Pandanus subg. Rykia, P. subg. Kurzia & P. subg. Lophostigma
- 7 (2) Pandanus subg. Vinsonia & P. subg. Martellidendron,
- 8 (3) Pandanus subg. Pandanus & P. subg. Coronata
- 9 (4) Pandanus subg. Acrostigma
- 10 **Le genre Pandanus à Madagascar**
- 12 **Systématique et phytogéographie des sections du genre Pandanus de l'océan Indien occidental.**
- Sections non-endémiques de Madagascar**
- Sect. Mammillarisia St. John
- 14 Sect. Dauphinensia St. John
- 16 Sect. Souleyetia (Gaudich.) Kurz
- 19 Sect. Heterostigma (Gaudich.) Stone
- Sect. Vinsonia Warb.
- 22 **Sections endémiques de Madagascar**
- Sect. Martellidendron Martelli
- 23 Sect. Stephanostigma Pic. Serm.
- Sect. Acanthostyla Martelli
- 26 Sect. Foullioya Warb.
- 27 Sect. Aquatiles Stone & Guillaumet, sect. Imerinenses Huynh & Stone, sect. Lonchostigma Huynh & Stone, sect. Phaenops Huynh, sect. Plathyphylla Huynh & Stone, et sect. Rykiella Pic.Serm.
- 29 **Problèmes liés à la taxonomie du genre Pandanus**
- 30 **Diverses approches pour une compréhension globale des Pandanaceae**
- Les approches morphologiques**
- 31 **Caractères morphologiques utilisés dans la phylogénie du genre Pandanus**
- (1) L'infrutescence femelle
- 32 (2) La fleur mâle (spécialement dans le sous-genre Vinsonia)
- (3) L'architecture
- 33 (4) La micromorphologie foliaire
- 34 **Approche par la biologie florale**

- 34 Dioécie et système de reproduction dans la famille des Pandanaceae
- 37 **Les approches moléculaires: commentaires et méthode**
- 38 **A la base des analyses moléculaire: l'ADN**
- 39 Les séquences et leurs alignements
- 40 Construction d'arbres phylogénétiques
- 42 Tester la validité des arbres

- 43 **Contexte biogéographique**
 - Paléogéographie de l'océan Indien occidental**
 - 44 **Liens phytogéographiques et biogéographiques de l'île Continent**
 - 46 **Liens insulaires**
 - Le banc des Seychelles
 - 47 L'archipel des Comores
 - 48 Les Mascareignes
 - Climats, géomorphologie et phytogéographie de Madagascar

- 54 **Les buts et le contexte de ce travail**

- 55 **Résultats**
 - Travaux sur Pandanus subg. Martellidendron
 - 56 **Travaux relatifs aux massifs montagneux du nord de Madagascar**
 - 57 **Travaux taxonomiques et phytogéographiques**
 - Travaux de synthèse sur l'endémisme et la biogéographie des Pandanus en Afrique et à Madagascar et autres travaux
 - 58 Article I Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaceae) part 1:
New findings on Pandanus hornei Balf. f. (sect. Seychellea) from the Seychelles
 - 70 Article II Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaceae) Part II:
revision of sect. Martellidendron Pic. Serm. in Madagascar.
 - 94 Article III Recognition of Martellidendron, a new genus of Pandanaceae,
and its biogeographic implications
 - 121 Article IV Une nouvelle section du genre Pandanus (Pandanaceae) à Madagascar:
Pandanus sect. Tridentistigma
 - 131 Article V Les Pandanus sect. Acanthostyla Martelli (Pandanaceae) d'altitude du nord
de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces.
 - 145 Article IV Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar
 - 165 Article VII New findings on Pandanus sect. Imerinenses and sect. Rykiella (Pandanaceae)
from Madagascar
 - 177 Article VIII Révision de Pandanus sect. Dauphinensia St. John (Pandanaceae)
à Madagascar
 - 198 Article IX Biogeography and systematics of the Malagasy Pandanus (Pandanaceae).

210 Autres travaux

211 **Conclusions**

Taxonomie du genre *Pandanus* à Madagascar

213 **Phylogénie, taxonomie et biogéographie des Pandanaceae de l'Océan Indien occidental**

219 **Epilogue: sur la famille des Pandanaceae à Madagascar**

223 **Remerciements**

225 **Bibliographie**

233 **Annexe Missions de récoltes**

Avant propos

Longue de 1600 km et large de 580 km au plus, Madagascar est, par ses dimensions, la quatrième île du monde, après le Groenland, la Nouvelle-Guinée et Bornéo. Située au sud de l'océan Indien, séparée du continent africain par les 300 km de large 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. 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, l'île de Madagascar est considérée comme un microcontinent qui occupe une place privilégiée au milieu de l'Océan Indien occidental. Sa faune et sa flore sont autant de témoins uniques pour la compréhension globale de l'histoire de cet océan et de la morphogenèse des plantes à fleurs. Madagascar est, en effet, caractérisé par un grand nombre de familles primitives qui se sont bien diversifiées comme, par exemple, les Takhtajaniaceae (anciennement Winteraceae) avec l'incontournable *Takhtajania* redécouvert récemment par le Missouri Botanical Garden (Schatz, 2000). D'autres familles comme les Chloranthaceae: genre *Ascarina*, possèdent des éléments primitifs à Madagascar (Coetzee & Muller, 1984; Jérémie, 1980). Ces reliques gondwaniennes attestent l'origine très ancienne de la flore malgache. L'endémisme de cette flore n'est plus à démontrer; Il approcherait les 81 % de la flore totale selon Humbert (1959). Sur les 4220 espèces d'arbres malgaches, 96% sont endémiques, soit un niveau extraordinairement élevé d'endémisme spécifique (Schatz, 2001). Par contre, peu de familles (8) sont endémiques de la Grande Ile; ce sont surtout aux niveaux génériques et spécifiques que l'on constate cet endémisme.

Malgré les nombreuses études entreprises au cours du 20^e siècle, la systématique des Pandanaceae, leurs affinités intergénériques et intragénériques demeurent peu satisfaisantes. Pourtant cette famille, certainement contemporaine des premières angiospermes, se prête particulièrement bien à l'étude combinée de l'origine de la flore malgache, de la phytogéographie régionale et de la biogéographie de l'Océan Indien. En effet, elle présente une endémicité spécifique proche des 100 % à Madagascar. La richesse de ce genre, avec près de 100 espèces, y est exceptionnelle; seule la Nouvelle-Guinée possède une telle diversification. De plus, les Pandanaceae, certainement très anciennes, sont caractérisées par une forte capacité de dispersion: on les rencontre dans presque toutes les îles océaniques. A Madagascar, certaines espèces sont sûrement le fruit de phénomènes récents mais certaines espèces de la côte Est ont une origine beaucoup plus ancienne.

Nous avons donc entrepris, en collaboration avec le Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza à Antananarivo, des recherches de terrain sur les Pandanaceae malgaches. Grâce à cette collaboration, deux études ont été effectuées. Michel Omer Laivao a commencé un travail taxonomique sur les *Pandanus* malgaches, alors que le présent travail propose, en plus de la systématique (résolue grâce aux données moléculaires et morphologiques), une approche phytogéographique et biogéographique des espèces malgaches et des îles avoisinantes.

Résumé

La famille des Pandanaceae présente une distribution aujourd'hui uniquement paléotropicale. Cette famille de monocotylédones dioïques comprend traditionnellement trois genres: *Pandanus*, avec la plus vaste distribution de la famille (toutes les régions paléotropicales), renferme environ 700 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. Seul le genre *Pandanus* est présent dans le sud-ouest de l'océan Indien avec une centaine d'espèces à Madagascar, une cinquantaine en Afrique et plusieurs espèces sur les différentes îles de l'Océan Indien (Comores, Mascareignes). Au niveau générique, la classification présentée dans ce travail est congruente avec les anciennes classification à l'exception d'un quatrième genre, *Martellidendron* qui est endémique de Madagascar et des Seychelles.

Les données actuelles de macromorphologie et de micromorphologie (anatomie, palynologie, etc...) suggèrent que *Freycinetia* est le plus avancé et *Sararanga* le plus primitif. Pourtant, *Freycinetia* possède des caractères primitifs qui ne s'observent pas dans les autres genres comme, par exemple, des carpelles multiovulés et une monoécie facultative. Au niveau de la taxonomie du genre *Pandanus* à Madagascar, les sections du genre *Pandanus* sont rangées dans deux voire trois sous-genres: *Pandanus* subg. *Martellidendron*, *Pandanus* et *Vinsonia*. Le sous-genre *Martellidendron*, possédant aussi des fleurs hermaphrodites non-fonctionnelles est, par exemple, bien éloigné des espèces de *Pandanus* subg. *Vinsonia* malgaches. A Madagascar, la taxonomie de la centaine d'espèces endémiques est mal connue. Les espèces du genre *Pandanus* possèdent pourtant une biogéographie et une morphologie très intéressantes dans l'optique de la compréhension des relations biogéographiques entre l'Afrique, l'Inde et Madagascar.

Le présent travail est basé sur les nouvelles données (macromorphologiques, micromorphologiques et moléculaires) recueillies à l'occasion de plusieurs missions de terrain, de la visite des herbiers d'Antananarivo (TAN), de Florence (FI), Genève (G), Kew (K) et Paris (P). Plusieurs nouvelles espèces sont décrites: *P. kuepferi* sp. nov. Callmander, Wohlhauser & Laivao, *P. marojejicus* sp. nov. Callmander & Laivao endémique des massifs du Nord appartiennent à la section *Acanthostyla*, alors que *P. maromokotrensis* sp. nov. et *P. tzaaoanii* sp. nov. sont rangés dans une nouvelle section *Tridentistigma* Callmander & Wohlhauser. *Pandanus kimlangii* sp. nov. Laivao & Callmander est une nouvelle espèce d'altitude de la section *Dauphinensia*. *Martellidendron gallinarum* (Callmander) Callmander & Chassot fait partie du nouveau genre *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callmander & Chassot stat. et gen. nov. qui est décrit suite à des études cladistiques basées sur des caractères moléculaires (ADNcp). Ce nouveau genre possède une place importante dans l'histoire biogéographique des Pandanaceae malgaches. Dans le domaine de la systématique, plusieurs erreurs historiques de détermination s'étaient répercutées sur tous les travaux entrepris durant le 20^{ème} siècle; *P. concretus* (sect. *Dauphinensia*) n'est pas la seule espèce de la section à posséder des infrutescences monoculaires mais a bien une infrutescence puriloculaire; *Pandanus karaka* ne fait pas partie de la section *Dauphinensia* mais du nouveau genre *Martellidendron*: *M. karaka* (Martelli) Callmander & Chassot.

En plus d'informations pour la compréhension de la taxonomie, de la systématique et de la phylogénie des *Pandanaceae* malgaches, ce travail apporte aussi des éléments d'explication sur l'endémisme et la biogéographie de ces espèces. Les Pandanaceae possèdent des néoendémiques (espèces à aire de distribution restreinte liée à une spéciation récente, souvent caractérisée par des intermédiaires morphologiques sur la Grande Ile) et des paléoendémiques (espèces dont les proches ont une distribution très éloignée et dont les capacités de spéciation sont aujourd'hui réduites). *Martellidendron* ainsi que les sections monospécifiques de la côte est (e.g. *Imerinenses*, *Rykiella*) font partie de ces paléoendémiques, témoins des liens continentaux entre les plaques du grand continent Gondwana. D'autres sections (e.g. *Dauphinensia*, *Heterostigma*, *Souleyetia*) sont liées à des processus de spéciation et de dispersion plus récents.

Summary

The extant members of the dioecious monocot family Pandanaceae are exclusively paleotropical in distribution. Traditionally, three genera have been recognized: *Pandanus*, with the broadest geographical distribution (Africa, Madagascar, India, southeast Asia, Australia, tropical islands of the Indian and Pacific Oceans) has approximately 700 species of trees and shrubs; *Freycinetia*, with a more limited range (southeast Asia, Indo-Malaysia, Pacific Islands, and Oceania), has nearly 300 species of lianas; and *Sararanga*, confined to the Philippines, New Guinea, and the Solomon Islands, has two species of large trees. Only *Pandanus* is found in the southwestern Indian Ocean with nearly 100 species in Madagascar, about 50 species in Africa, and a few species in the different islands around Madagascar (Comores, Mascarene and Seychelles Islands). The family-wide classification presented here is largely congruent with previous classifications with the exception of the recognition of a fourth genus, *Martellidendron* that is endemic to Madagascar and the Seychelles.

Data from macro- and micromorphology suggest that *Freycinetia* with small inflorescences and reduced vegetative structures is the most advanced, and *Sararanga* with paniculate inflorescences and flowers with a perianth the most primitive. However, *Freycinetia* also has some primitive features not observed in the other genera, including multi-ovulate carpels (containing more than one ovule in the ovary), and being morphologically monoecious (having stamens and pistils in separate flowers on the same plant). At the taxonomic level in the genus *Pandanus* in Madagascar, the sections are gathered in two (three) subgenera: *Pandanus* subg. *Martellidendron*, *Pandanus* and *Vinsonia*. The endemic Malagasy *Pandanus* subgenus *Martellidendron* having also hermaphroditic but non-functional flowers is, for example, very far from the other species of *Pandanus* subg. *Vinsonia* in Madagascar. In Madagascar, the taxonomy of the 100 species is not very well known. Furthermore, those species are very interesting in a morphological and phytogeographical point of view in order to better understand the biogeographical relationships between Africa, Madagascar and India.

This work is based on new data (macromorphology, micromorphology and molecular) obtained during field work in Africa, Madagascar and the surrounding islands and visits to the following herbaria: Antananarivo (TAN), Firenze (FI), Geneva (G), Kew (K) and Paris (P). Many new species are described here: *P. kuepferi* sp. nov. Callmander, Wohlhauser & Laivao, *P. marojejicus* sp. nov. Callmander & Laivao endemic to the northern massif of Madagascar are placed in sect. *Acanthostyla*, as well as *P. maromokotrensis* sp. nov. and *P. tazoanii* sp. nov. that are placed in the new section *Tridentistigma* sect. nov. Callmander & Wohlhauser. *Pandanus kimlangii* is another new altitudinal species from sect. *Dauphinensia*. *Martellidendron gallinarum* sp. nov. (Callmander) Callmander & Chassot is part of the new genus *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callmander & Chassot stat. and gen. nov. described on the basis of molecular analyses of cpDNA. This new genus has an important biogeographical role in Malagasy Pandanaceae. At the systematic level, many historical misidentifications had repercussions on the following works that were undertaken.

More than information just for the comprehension of the taxonomy, systematics and phylogeny of Malagasy Pandanaceae, this work opens up new perspectives on the endemism and the biogeography of these species. Some Malagasy Pandanaceae are “neoendemisms” (species with a restricted distribution linked to recent speciation events, often with morphological intermediate in the Great Island) and some are “paleoendemisms” (species having the nearest species far away in distribution and with no more speciation capacity today). *Martellidendron* just like the monospecific sections of *Pandanus* of the east coast (e.g. *Imerinenses*, *Rykiella*) are paleoendemisms, proof of the continental link between parts of the Gondwanan continent. Other sections (e. g. *Dauphinensia*, *Heterostigma*, *Souleyetia*) are linked with more recent dispersal and speciation events.

Introduction

Taxonomie et Systématique

Les Pandanales

La famille des *Pandanaceae* possède une morphologie unique au sein des monocotylédones. Sa position systématique a fait l'objet de beaucoup de débats au siècle dernier. Dans le travail de Engler & Gilg (1924), les Pandanaceae sont placées dans l'ordre des Thyphales, alors que Meeuse (1965) les place dans la lignée directe des Pentoxylales. Cronquist (1981) situe cette famille à côté des palmiers et des Cyclanthales dans la sous-classe des Arecidae. Takhtajan (1980) place les Pandanales: « Very closely related to Cyclanthales and has a common origin. » Harling (1958) dans sa monographie des Cyclanthaceae voit dans le genre *Freycinetia*, le plus proche parent des Cyclanthaceae. Dahlgren et al. (1985) sont les premiers à séparer les Areceae et les Pandanaceae-Cyclanthaceae.

Les nouvelles techniques moléculaires vont mettre de l'ordre dans ces différentes opinions. Dès les premières publications de l'APG (*Angiosperms Phylogenetic Group*), Chase et al. (1993, 1995) placent les *Pandanaceae* à côté des Cyclanthaceae, des Velloziaceae et des Stemonaceae grâce aux données moléculaires basées sur le gène chloroplastique *rbcL* (Fig. 1). D'autres études viendront confirmer les résultats de ce groupement surprenant (Soltis et al., 2000; Chase et al., 2000). Grâce aux données morphologiques, Cox (1990) à la recherche d'un outgroup des *Pandanaceae* tombe sur les Cyclanthaceae. Mais son étude cladistique, basée sur un petit nombre de caractères, comme l'auteur lui-même le souligne, ne permet pas de conclusions définitives. De plus, les genres d'Areceae et d'Araceae utilisés (*Raphidophora* et *Balaka*) sont évolués dans leur famille respective (Dransfield & Uhl, 1986; Grayum, 1990). D'autres études, basées sur un set plus grand de caractères (moléculaires et morphologiques) confirment le rapprochement entre les Cyclanthaceae et les Pandanaceae (Chase et al., 1995; Stevenson et al.,

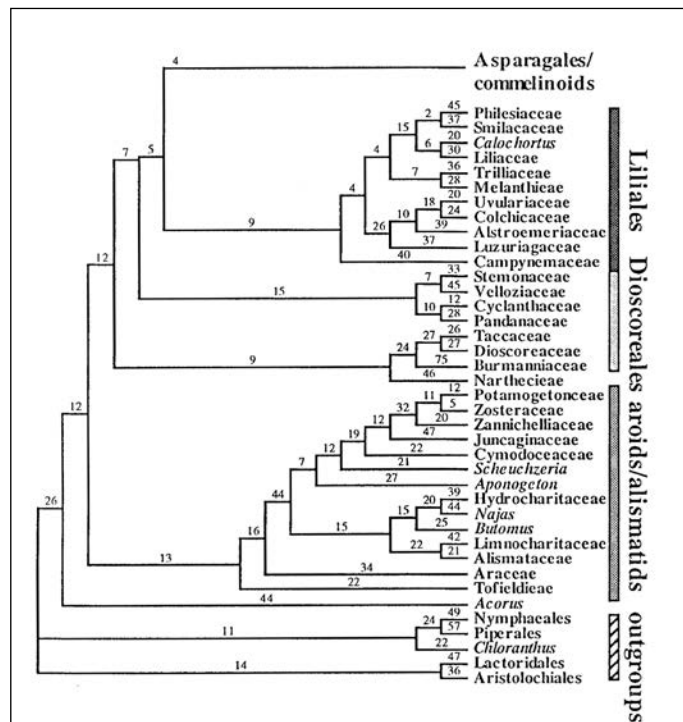


Fig. 1 Relations phylogénétiques entre les monocotylédones basées sur le gène chloroplastique *rbcL* (d'après Chase et al., 1995).

2000).

Les Pandanaceae

On trouve trois genres bien individualisé dans la famille des Pandanaceae: le genre *Sararanga* Hemsl. avec deux espèces confinées aux îles Philippines, Salomon et de la Nouvelle-Guinée; *Freycinetia* Gaudich. avec environ trois cents espèces distribuées dans la région indo-malésienne et pacifique et

Pandanus Parkinson avec plus de 700 espèces qui présente la plus vaste distribution géographique: on retrouve ce genre de l'Afrique de l'Ouest à Hawaï en passant par presque toutes les îles de l'Océan Pacifique et Indien (Fig. 2). Plusieurs études ont été faites pour tenter de comprendre les rapports entre ces trois genres au sein de la famille des *Pandanaceae*. Stone (1972a) suggère que *Freycinetia* est le genre le plus spécialisé et

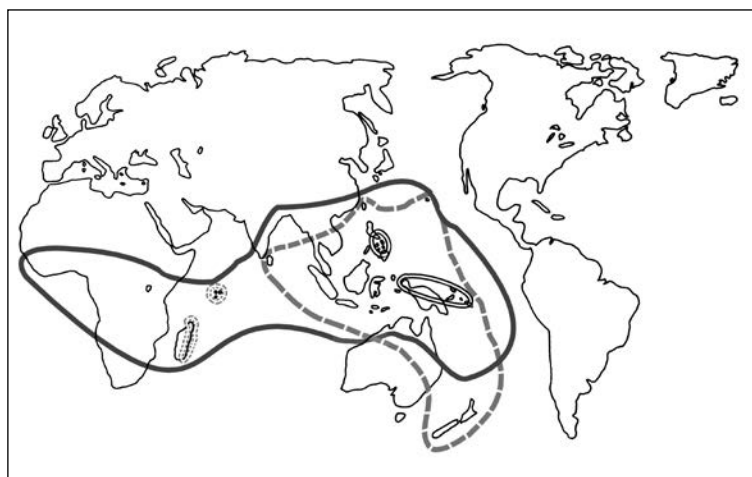


Fig. 2 Répartition de la famille des Pandanaceae dans le monde: *Freycinetia* (traitillé), *Pandanus* (trait plein), *Sararanga* (double trait) et le sous-genre *Martellidendron* (double traitillée).

qu'il est plus distant des deux autres genres que ceux-ci ne le sont entre eux. Il conclut aussi que *Sararanga* possède le plus grand nombre de caractères primitifs; la grande fleur paniculée de ce genre est vue comme une plésiomorphie (Stone, 1972; Cox, 1990; Cox et al., 1995; Huynh, 2000). Huynh (1997) a pu mettre en évidence dans le sous-genre *Martellidendron* des staminodes. Cette bisexualité potentielle avait aussi été observée dans les fleurs mâles de ce sous-genre (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951, Huynh, 1981) avec la présence constante d'un gynécée abortif (carpellode) au milieu des étamines. Ces nouvelles observations sont capitales pour la compréhension des relations intergénériques chez les Pandanaceae. Cet hermaphrodisme non fonctionnel est exceptionnel dans cette famille dioïque. Huynh (1991) a aussi observé la présence de staminodes et de carpelodes dans le genre *Freycinetia*. Ces observations sont importantes pour la compréhension des relations intergénériques chez les Pandanaceae.

Phylogénie et systématique du genre *Pandanus*

La classification infragénérique du genre *Pandanus* a réellement commencé avec la monographie de Warburg (1900) qui décrit 10 sections. Plus tard, Martelli décrivait 6 sections, puis Pichi-Sermolli 3 autres (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951). St. John (1960 et plusieurs autres articles) qui travailla sur le genre dans toute sa distribution, de 1957 à 1991, décrivit 15 nouvelles sections. Mais la taxonomie du genre *Pandanus* a réellement pris forme grâce à Stone (1974) qui a défini la première classification infragénérique complète du genre *Pandanus*.

C'est la première fois que plusieurs sources taxonomiques sont employées: la macromorphologie mais aussi la micromorphologie (anatomie, palynologie, etc.) ont été prises en compte et ceci en combinaison avec la biogéographie. Cette nouvelle classification, qui reste encore aujourd'hui la plus élaborée, permet à Stone de définir 62 sections réparties dans 8 sous-genres. Huynh (1975, 1976, 1977, 1979b, 1980b) définit encore 17 sections. Plus récemment, Stone (1987a et b) décrivait 4 sections alors que Huynh (1991) définissait le nouveau sous-genre *Eydouxia*.

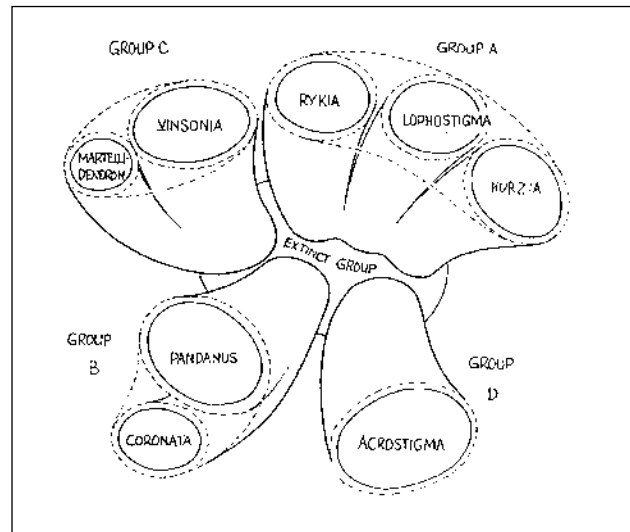


Fig. 3 Relations intragénériques entre les 8 sous-genres du genre *Pandanus*; phylogénie possible (les pointillés représentent les affinités possible entre les sous-genres) selon Stone (1974).

Le genre *Pandanus* compte donc 9 sous-genres et 83 sections. Une telle abondance infragénérique montre bien la formidable variété morphologique de ce genre, mais met aussi en évidence la difficulté d'établir une classification naturelle. Certains sous-genres sont bien définis comme *Pandanus* subg. *Acrostigma*. Mais la majorité possède une grande hétérogénéité morphologique. Cette hétérogénéité caractérise spécialement le sous-genre *Vinsonia* qui va nous intéresser dans le présent travail.

Stone (1974) divise les sous-genres de *Pandanus* en 4 groupes d'égale importance qui proviendraient tous d'un hypothétique stock ancestral (Fig. 3):

Groupe (1) *Pandanus* subg. *Rykia*, P. subg. *Kurzia* & P. subg. *Lophostigma*

Le sous-genre *Rykia* (DeVr.) B. C. Stone, à répartition asiatique et pacifique, contient 7 sections dont la majorité se trouvent sur les îles du Sud-Ouest Indien. Les sections *Rykia* et *Kaida* se retrouvent aussi en Inde et à Ceylan (*P. ceylanicus* Solms Laub.) mais aucune section ne croît en Australie. Peu d'espèces possèdent une large répartition, excepté *P. furcatus* que l'on retrouve à Ceylan ainsi qu'au Sud de l'Inde et en Birmanie. Certaines sections (e.g. sect *Solmsia*, *Rykia*) de ce sous-genre sont caractérisées par des drupes à stigmates spinescents (Fig. 4) non sans rappeler quelques sections malgaches (sect. *Lonchostigma*, *Rykiella*, *Platyphylla*). Le sous-genre *Lophostigma* (Brongn.) St. John contient 17 sections réparties sur les îles de la Nouvelle-Guinée, les Philippines et d'autres îles papouasiennes. La section *Mayops* touche le nord de l'Australie.

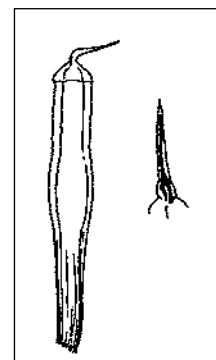


Fig. 4 *Pandanus* sect. *Solmsia* (dessin de Stone, 1974).

Le sous-genre *Kurzia* B.C Stone est uniquement insulaire et se retrouve sur toutes les îles de Micronésie. Il contient 10 sections souvent sympatriques. Ses drupes possèdent des

stigmates «plats».

Groupe (2) *Pandanus* subg. *Vinsonia* & *P.* subg. *Martellidendron*

Le sous-genre *Vinsonia* (Warb.) B. C. Stone est partagé en 19 sections réparties sur les îles du Sud-Ouest de l'Océan Indien et en Afrique. Ce sous-genre présente une variation morphologique très hétérogène. Certaines sections (e.g. sect. *Rykiella*, *Imerinenses*, *Plathyphylla*, *Lonchostigma*), endémiques de la côte Est Malgache, possèdent des drupes monoculaires à stigmates spinescents qui rappellent certaines sections asiatiques (e. g. *Rykia*, *Solmsia*). Certains *Pandanus* malgaches ont d'ailleurs été placés pendant quelque temps dans la section *Rykia* (*P. platyphyllus*, *P. rollotii*) (Stone, 1970, 1974). D'autres sections à stigmates réniformes possèdent des drupes à carpelles fusionnés (sect. *Dauphinensia*, *Souleyetia*, *Mammillarisia*, et *Heterostigma*) ou non totalement fusionnés (sect. *Vinsonia*). Ces dernières sections ne sont pas endémiques de la Grande Ile et se retrouvent en Afrique de l'Est et de l'Ouest et dans les îles avoisinantes.



Fig. 5 *Pandanus eydouxia* Balf f. (M102), forêt de Perrier, les Marres, alt. 500 m, Île Maurice, Océan Indien; syncarpe ayant déjà perdu quelques drupes mures et détail de l'apex d'une drupe.

Le sous-genre *Martellidendron* (Pic. Serm.) Stone est divisé en deux sections: l'une endémique des Seychelles (sect. *Seychellea*) et l'autre de Madagascar (sect. *Martellidendron*). *Pandanus* subg. *Martellidendron* est d'une importance capitale pour la compréhension du genre et de la famille des Pandanaceae. C'est, en effet, le seul sous-genre où l'on trouve, de façon constante, une bisexualité dans les fleurs mâles et femelles, connue chez le genre *Freycinetia*.

Il faut ajouter ici le sous-genre *Eydouxia* défini plus tard (Huynh, 1991a) mais faisant partie de ce groupe (Fig. 5). Ce sous-genre monospécifique est endémique de l'île Maurice. Il est rangé ici pour des raisons

biogéographiques comme la définition de ce groupement l'entend.

Groupe (3) *Pandanus* subg. *Pandanus*, *P.* subg. *Coronata*

Le sous-genre *Pandanus* compte 9 sections. Il présente la plus large répartition du genre. On le retrouve des îles Hawaï à la côte Est Africaine mais il ne touche pas le continent américain. Certaines sections à gros syncarpes se dispersent par la mer et sont présent sur presque toute les îles océaniques (e.g. *P. balfourii*: Fig. 8, *P. tectorius*, *P. maximus*: Fig. 7, *P. odoratissimus*), d'autres sont endémiques de la savanne de la côte Est Australienne. Ce sous-genre possède aussi certainement des espèces relictuelles (e.g. sect. *Megakeura*, Fig. 6).



Fig. 6 *Pandanus palustris* Thouars (M096), le Pétrin, les Marres, alt. 550 m; habitat (à gauche), l'infrutescence terminale (à droite) et un détail des drupes montrant la fusion incomplète de celles-ci.

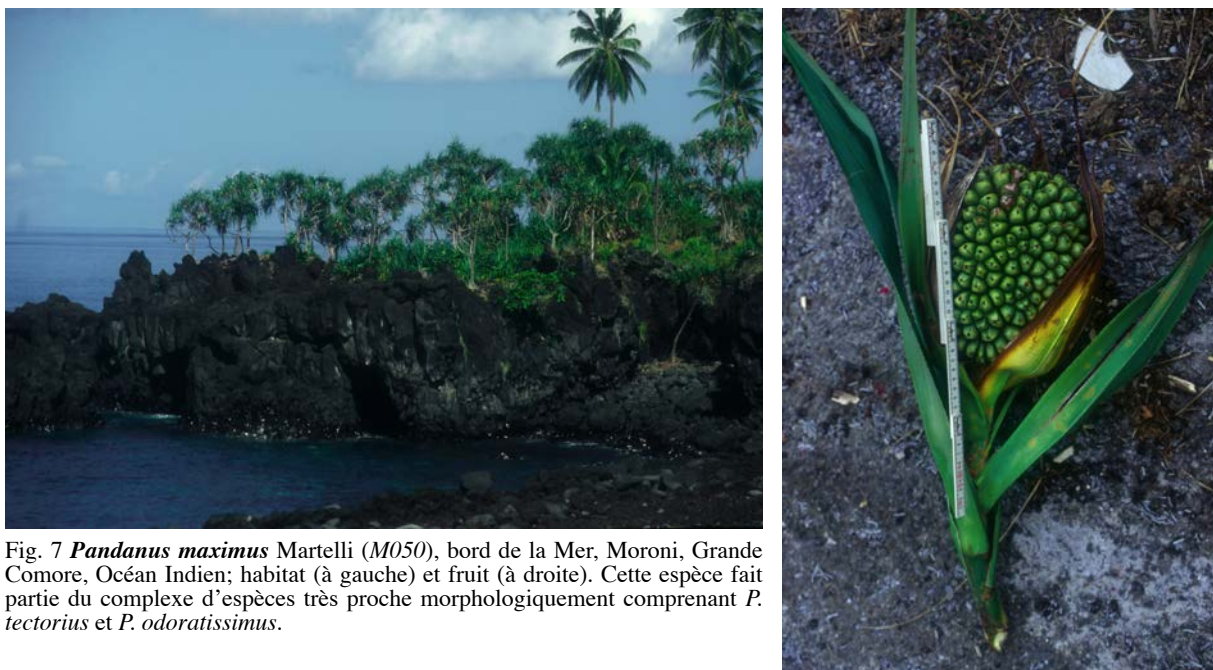


Fig. 7 *Pandanus maximus* Martelli (M050), bord de la Mer, Moroni, Grande Comore, Océan Indien; habitat (à gauche) et fruit (à droite). Cette espèce fait partie du complexe d'espèces très proche morphologiquement comprenant *P. tectorius* et *P. odoratissimus*.



Fig. 8 *Pandanus balfourii* St. John (M090), bord de mer, nord de Mahé, Seychelles; habitat (à gauche), infrutescence et détail des stigmates (à droite). Cette espèce est placée dans le sous-genre *Pandanus* pour la fusion incomplète de ses drupes.



Le petit sous-genre *Coronata* Martelli possède une section et seulement 3 espèces. Deux se retrouvent aux Philippines et la troisième croît sur les îles proches de la Papouasie : Fidji, Cook, Nouvelles-Hébrides.

Groupe (4) *Pandanus* subg. *Acrostigma*

Le sous-genre *Acrostigma* (Kurz) B. C. Stone se retrouve de l'Asie au Nord du Queensland en passant par presque toutes les îles qui les séparent. Ses drupes sont caractérisées par des stigmates spinescents (Fig. 9).

La biogéographie a été, pour Stone, un critère essentiel dans ce groupement. En particulier, dans la définition du groupe 2. Ce groupe contient les espèces africaines, malgaches et des îles voisines de l'Océan Indien. Ce groupement est très hétérogène au niveau macromorphologique (Stone, 1974) et micromorphologique (Huynh, 1979a). Comme indiqué brièvement plus haut, ces espèces possèdent, pour certaines, des stigmates spinescents (e. g. sects. *Rykiella*, *Acanthostyla*) très similaires à ceux des espèces asiatiques de *Pandanus* subg. *Rykia*. (sects. *Rykia*, *Rykiopsis*, *Solmsia*). D'autres sections possèdent des stigmates réniformes (sect. *Dauphinensia*, *Souleyetia*). Les sous-genres *Eydouxia* et *Martellidendron* semblent morphologiquement éloignés du sous-genre *Vinsonia*.

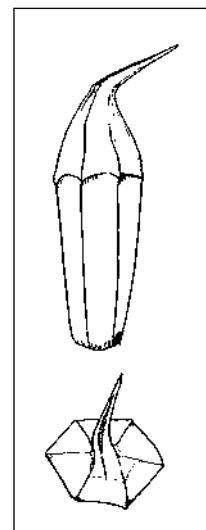


Fig. 9 *Pandanus* sect. *Acrostigma* (dessin de Stone 1974).

Le genre *Pandanus* à Madagascar

Thouars (1808) fut le premier explorateur à observer et déterminer des espèces de Pandanaceae dans l'Océan Indien Occidental. Il décrit plusieurs espèces des îles Bourbon (île de la Réunion) et de l'île de France (île Maurice). Puis Gaudichaud (1841-1852), à bord du grand vaisseau français «La Bonite», a été le premier grand explorateur à réellement travailler sur les *Pandanaceae* du Sud-Ouest de l'Océan Indien entre 1836 et 1837 (Fig. 10). Il a proposé beaucoup de genres différents dans son «Atlas de Botanique» qui ont été renommés à différents rangs taxonomiques (sous-genres, sections) sous le genre *Pandanus*. Puis, c'est Warburg (1900) qui tente une nouvelle approche taxonomique dans une monographie concernant ce genre. A ce moment, il existe 24 espèces réparties dans trois sections qui existent encore aujourd'hui: *Vinsonia*, *Sussea*, *Foullioya* (aujourd'hui, on placerait ces espèces dans sept sections). Puis ce fut au tour de Martelli (1907, 1913, 1914) de s'intéresser au genre sur la Grande Île grâce notamment au merveilleux travail d'un pionnier de la botanique à Madagascar, H. Perrier de La Bâthie, qui récolta au début du siècle un nombre impressionnant de *Pandanus* dans toutes les régions de la Grande Ile. Ce travail, resté malheureusement inachevé à sa mort, a été terminé par R. Pichi-Sermolli et publié en 1951 dans *Les mémoires de l'institut scientifique de Madagascar*. Puis ce fut au tour de St. John, Stone et Huynh de travailler sur la taxonomie du genre à Madagascar.

La famille des *Pandanaceae* n'est représentée, sur la Grande Ile que par le genre *Pandanus* avec 75 espèces (Stone, 1970a), actuellement plus d'une centaine si l'on tient compte

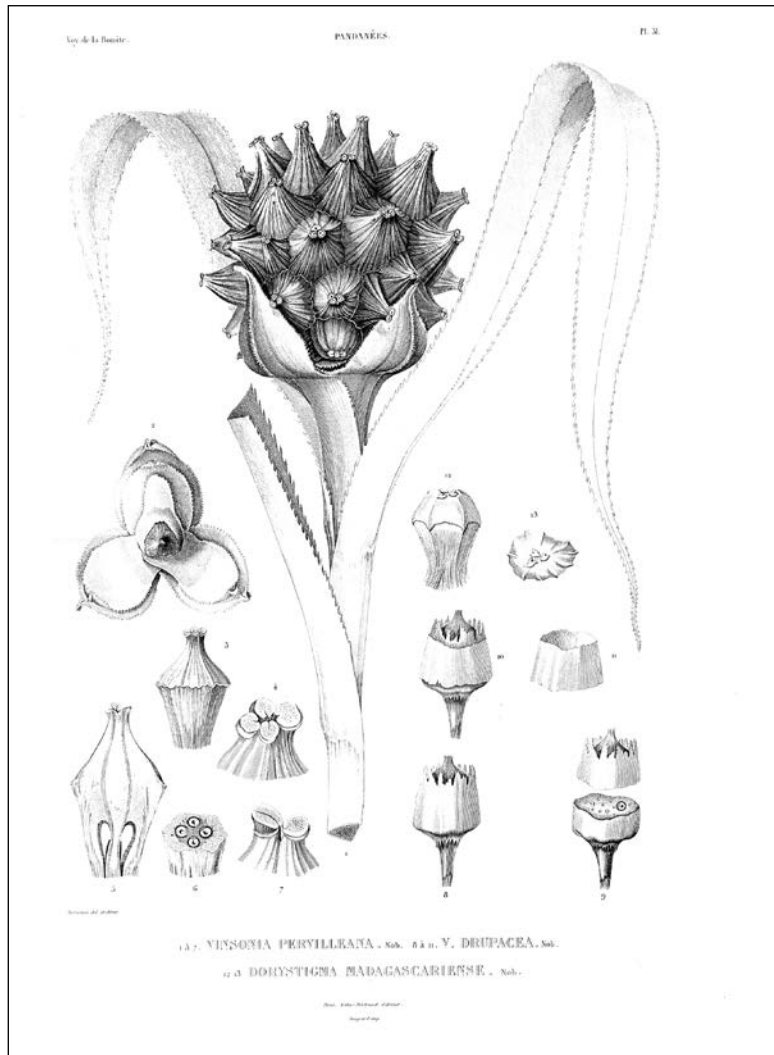


Fig. 10 Dessin publié dans l'Atlas de Botanique suite au voyage autour du monde sur la corvette la Bonite (Gaudichaud 1841-1852). *Vinsonia pervilleana* est aujourd'hui synonyme de *P. pervilleanus* et *Dorystigma madagascariensis* de *P. concretus*.

des espèces décrites par Stone (1970b) et Huynh (1997, 1998, 1999a et b, 2000a et b, 2001). La quasi-totalité est endémique à part *Pandanus utilis* Bory qui a été introduit à Madagascar (Huynh, 1979a). Stone (1970a) groupe ces espèces dans 12 sections dont 6 sont endémiques de la Grande Ile. Les autres se retrouvent dans les îles proches des Mascareignes et des Seychelles ainsi que dans l'archipel des Comores et en Afrique de l'Est et de l'Ouest. Aujourd'hui, les espèces malgaches sont réparties dans 3 sous-genres et 17 sections suite aux travaux de Huynh (1979a et b).

(1) *Pandanus* subg. *Vinsonia*

sect. *Dauphinensia*
sect. *Mammillarisia*
sect. *Stephanostigma*
sect. *Heterostigma*
sect. *Rykiella*
sect. *Lonchostigma*
sect. *Aquatiles*

sect. *Souleyetia*
sect. *Foullioya*
sect. *Acanthostyla*
sect. *Plathyphylli*
sect. *Bicipites*
sect. *Imerinenses*
sect. *Phaenops*

(2) *Pandanus* subg. *Martellidendron*

sect. *Martellidendron*

(3) *Pandanus* subg. *Pandanus*

sect. *Pandanus* (?)*

****Pandanus* sect. *Pandanus* et plus spécialement *Pandanus perrieri* Martelli à Madagascar.**

La section *Pandanus* présente la plus large répartition du genre. On la trouve de l'Afrique de l'Est à la Polynésie. Ses syncarpes sont généralement gros et massifs et possèdent des drupes à carpelles non fusionnés. Martelli et Pichi-Sermolli (1951) notent qu'ils considèrent cette section apparaît comme la plus archaïque du genre. A Madagascar, on retrouve une espèce, *Pandanus perrieri* récoltée en sept. 1914 par Perrier de la Bâthie dans la région Nord-Ouest de l'île. Malheureusement, cette récolte est unique et l'état des drupes n'a pas permis à Pichi-Sermolli de la rattacher avec certitude à cette section (Fig. 11) mais les dessins et la description de cet auteur (Martelli et Pichi-Sermolli, 1951: 19, Fig. 1a-c) laisse penser que cette espèce se rapproche de la section *Pandanus* vu la soudure incomplète de ses drupes. Nos visites à l'Herbier de Florence nous ont pas permis de trancher quant à la position systématique de cette espèce.

Cette espèce est d'une grande importance pour la compréhension de la phylogénie et de la biogéographie des *Pandanus* malgaches. En effet, la description de cette espèce par Perrier de la Bâthie publiée dans Martelli & Pichi-Sermolli, 1951, comme «possédant un fruit très gros, solitaire, ovale-arrondi, composé de 12-14 fruits, chacun à 2-7 stigmates» montre une certaine affinité avec des espèces de bords de mer comme *Pandanus tectorius*. Mais ce *Pandanus* ne pousse pas au bord de la mer. Il présente une écologie forestière, croissant sur le mont Ambohibengy près du Cap Saint-André. La découverte de sa fleur mâle serait déterminante pour sa position taxonomique. Cette espèce pourrait révéler des informations importantes dans le cadre de la taxonomie des *Pandanus* à Madagascar.



Fig. 11 Drupes de *P. perrieri* provenant du type à Florence (FI) récolté par Perrier de La Bâthie (*Perrier 13498*). Les stigmates ont malheureusement été mal conservés. De plus, cette récolte est l'unique connue de cette espèce.

Systématique et phytogéographie des sections du genre *Pandanus* de l'Océan Indien occidental

Sections non-endémiques de Madagascar

Sect. *Mammillarisia* St. John

La section *Mammillarisia* se définit par une drupe pluriloculaire à stigmates réniformes réunis au sommet d'un «pileus» tronqué. On dénombre actuellement 21 espèces dans cette section. Trois sont extra-malgaches: *Pandanus aldabraensis* St. John de l'atoll d'Aldabra au nord de Madagascar, *Pandanus associatus* de Mayotte (Fig. 19) (Archipel des Comores). On trouve aussi une espèce au Togo: *Pandanus togoensis* Warb. qui semble placé ici compte tenu de ses drupes pluriloculaires et de l'association étroite de ses stigmates (Huynh, 1987). A Madagascar, cette section est connue de tous les domaines phytogéographiques de la Grande Ile. *P. aridus*

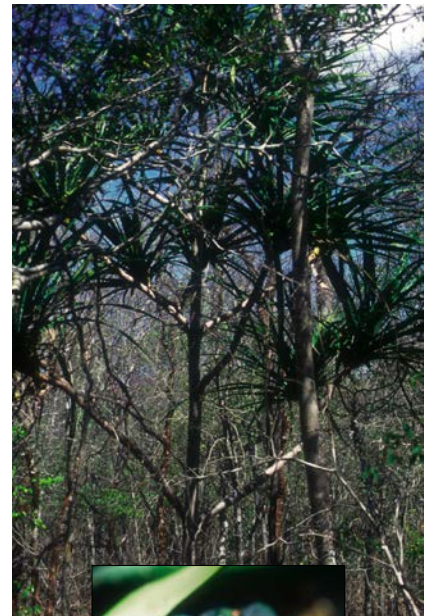


Fig. 12 *Pandanus diffusus* Martelli (M121), 2 km de vavary, alt. 270 m; au bord de la Mangahokoro, réserve de la Biosphère de Mananara-Nord; habitat, jeune infrutescence et détail d'un jeune syncarpe.

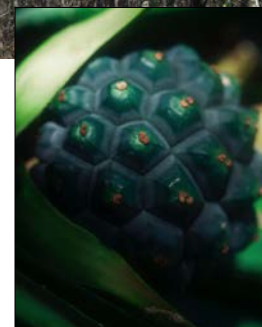


Fig. 13 *Pandanus coriaceus* Huynh (M048), massif calcaire de l'Ankarana (Nord de l'île); habitat et détail du syncarpe.

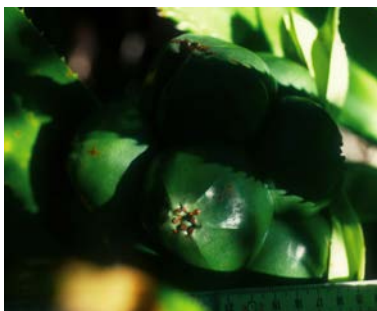


Fig. 14 *Pandanus grallatus* B. C. Stone (M049), massif calcaire de l'Ankarana (Nord de l'île); détail du syncarpe.

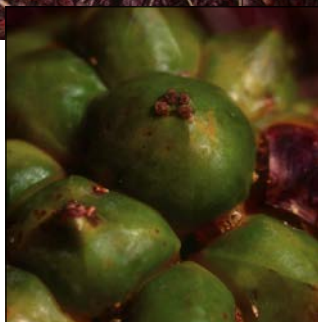


Fig. 15 *Pandanus saxatilis* Martelli (M132), massif du Tsaratanana (Nord de l'île), alt. 1200 m; infructescence et détail du syncarpe.



Fig. 16 *Pandanus mammillaris* Martelli (M136), massif du Tsaratanana (Nord de l'île), alt. 1200 m; infructescence et détail du syncarpe.

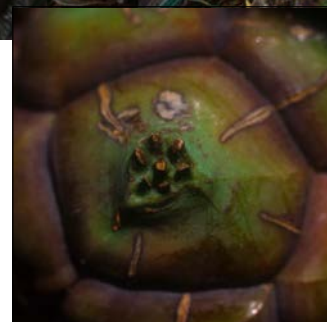


Fig. 17 *Pandanus guillaumetii* B. C. Stone (M127), île de Nosy Mangabe, région de Maroantsetra; infructescence et détail du syncarpe.



Fig. 18 *Pandanus pervilleanus* Solms (M001), forêt côtière, chemin menant au poste forestier de Farankaraina, péninsule de Masoala (photo: S. Wohlhauser).



Fig. 19 *Pandanus associatus* Huynh (M052), Mont Choungui (Ouest de l'île), île de Mayotte (Océan Indien).



Fig. 20 *Pandanus vandamii* Martelli & Pic. Serm. (M022), Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT).



Fig. 21 *Pandanus aridus* St. John (M065), forêt dense sèche sur calcaire, proche de la Tsiribihina (centre-ouest).

(Fig. 21) est endémique des forêts sèches de l'ouest de l'île. Les forêts sèches du Nord renferme d'autres espèces (e.g. *P. coriaceus*, Fig. 13; *P. grallatus*, Fig. 14), alors que plusieurs espèces sont endémiques de la Côte Est (e.g. *P. diffusus*, Fig. 12; *P. pervilleanus*, Fig. 18). *P. connatus* est endémique des forêts qui bordent les flancs de la Montagne d'Ambre au Nord. *P. mammillaris* (Fig. 16, *P. vandamii* (Fig. 20), et *P. saxatilis* (Fig. 15) sont connus des forêts denses humides du Nord-Ouest. Certaines espèces

à stigmates surélevés sont placées ici avec certains doutes (e. g. *P. guillaumetii*, Fig. 17). La dispersion de cette section est probablement zoochore (Stone, 1975). Les tortues pourraient avoir joué un rôle dans la colonisation des îles proches de Madagascar. A Aldabra, Forsberg (1980) note que les fruits de *P. aldabraensis* sont mangés par des tortues marines. La présence en Afrique de l'Ouest de *P. togoensis* pourrait souligner le polyphylétisme de cette section et provenir d'une convergence évolutive par fusion de drupes uniloculaires. La taxonomie serait semble-t-il à modifier.

Sect. Dauphinensia St. John

Les espèces de cette section sont caractérisées par des stigmates distribués à la marge d'un disque apical (St. John, 1960) et par une feuille large et coriace pourvue de deux auricules à sa base et une architecture du modèle de Leeuwenberg à ramification dichotomique (Fig. 27-30) (Guillaumet, 1973). On dénombre 10 espèces dans cette section dont 2 sont extramalgaches: ce sont *Pandanus rabaiensis* Rendle qui croît le long de la côte de l'Afrique de l'est (Kenya, Tanzanie) et *P. conglomeratus* Balf. f. (syn. *Pandanus reflexus* Koch) de l'île Maurice. Beentje (1993) à l'occasion de la publication de « Flora of tropical East Africa: Pandanaceae » a mis trois espèces en synonymie avec *P. rabaiensis*. Stone (1970a) pense aussi que plusieurs espèces devraient être mises en synonymie à Madagascar. Le nombre réel d'espèces est encore à confirmer. Les *Dauphinensia* malgaches ont deux écologies différentes: on les retrouve soit en altitude dans les forêts denses humides comme *P. linguiformis*, *P. spicatus* ou *P. kimlangii* sp. nov. (Fig. 22, 23, 28, 29) ou au bord de la mer, sur le sable comme *P. dauphinensis* Martelli ou *P. concretus* (Fig. 24-27, 30). La dispersion océanique entre les îles de cette section semble probable compte tenu de ses drupes à aérochyme (Stone, 1975).



Fig. 22 *Pandanus kimlangii* Callmander & Laivao (M033), réserve de Zahamena, alt. 1210 m, est d'Ambatodrazaka (centre-est); infrutescence avec détail des stigmates (photo: S. Wohlhauser).

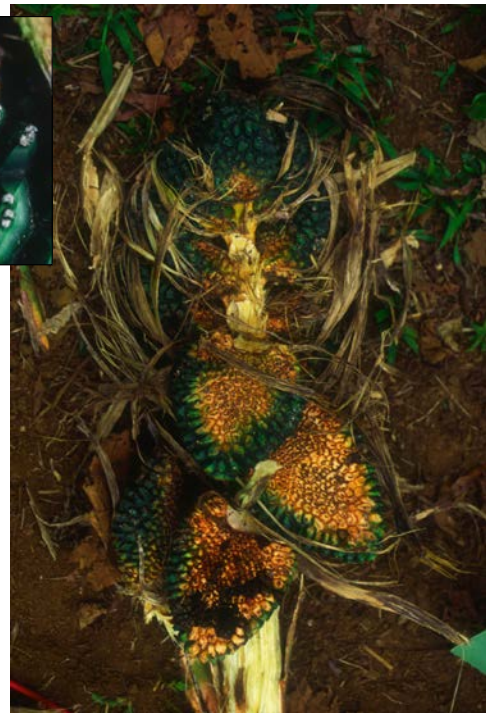
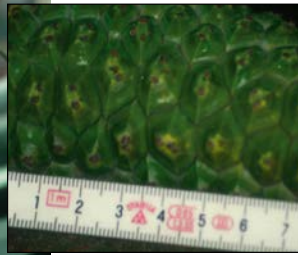


Fig. 23 *Pandanus spicatus* St. John (M044), montagne d'Ambre (nord de l'île), alt. 990 m., près du Lac Vert; infrutescence avec détail des stigmates.



Fig. 24 *Pandanus concretus* Baker (M025), Nord de l'île Saint-Marie, près des piscines naturelles; infrutescence plurisyncarpique.



Fig. 25 *Pandanus concretus* subsp. *circularis* (St. John) Callmander, région d'Ambila-Lemaitso, centre-est; infrutescence plurisyncarpique (photo: S. Wohlhauser).

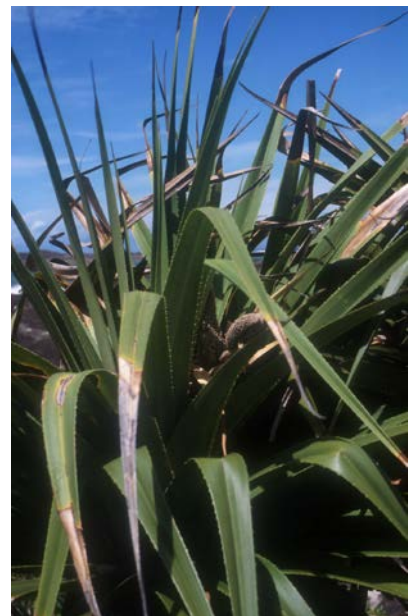


Fig. 26 *Pandanus dauphinensis* Martelli (M088), bord de Mer, St. Luce, 80 km à l'est de Fort-Dauphin; inflorescence mâle.



Fig. 27 *Pandanus dauphinensis* Martelli (M088), bord de Mer, St. Luce, 80 km à l'est de Fort-Dauphin; habitat et architecture.



Fig. 28 *Pandanus spicatus* St. John (M044), montagne d'Ambre, alt. 990 m, près du Lac Vert, Nord de l'île; habitat.



Fig. 29 *Pandanus linguiformis* B. C. Stone (M156), crête d'Andretyfosy, alt. 1660 m, bassin supérieur de l'Ambahatra (massif de Manongarivo).



Fig. 30 *Pandanus concretus* Baker (M025), Nord de l'île Saint-Marie, près des piscines naturelles, côte Est.

Sect. *Souleyetia* (Gaudich.) Kurz

Cette section est caractérisée par des drupes monoloculaires et par un stigmate réniforme généralement solitaire. Ce sont souvent de petits arbres buissonnants, mais certaines espèces possèdent de grands arbres (*P. neoleptopodus*, Fig. 36; *P. stellatus*, Fig. 37). A Madagascar, *Pandanus* sect. *Souleyetia* contient 28 espèces réparties, pour la plupart, dans les forêts humides (Fig. 31-35). *Pandanus pristis* Stone, est endémique du massif calcaire de l'Ankarana au Nord de l'île. Deux espèces se rencontrent dans les îles voisines. *Pandanus microcarpus* Balf. f. à Maurice (Fig. 39) et *P. multispicatus* Balf. f. aux Seychelles (Fig. 38). Cette section est aussi



Fig. 31 *Pandanus dykioides* Baker (M031), réserve de Zahamena, alt. 950 m, est d'Ambatodrazaka, centre-est.

Fig. 32 *Pandanus tsaratanenensis* Martelli (M139, 140), bord de rivière, massif du Tsaratanana, alt. 1100 m; infrutescence femelle (M140) et mâle (M139).



Fig. 33 *Pandanus freycinetioides* Gaudich. (M076), route de Lakato, Moramanga, alt. 810 m, centre-est; bouquet de feuilles contenant l'infrutescence terminale.

Fig. 34 *Pandanus microcephalus* Baker (M028), réserve de Zahamena, alt. 890m, centre-est.





Fig. 35 *Pandanus longipes* Perrier ex. Martelli (M135), massif du Tsaratanana, alt. 1200 m, nord de l'île; architecture très diffuse possédant des racines échasses (haut) et syncarpe (bas page précédente).

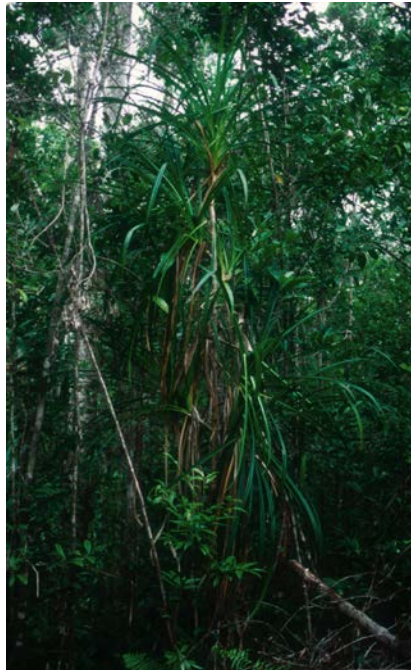


Fig. 36 *Pandanus neoleptopodus* Martelli (M036), forêt de Tampolo, côte est, près de Fénériver-est; architecture (haut) et syncarpe (bas page précédente).



Fig. 37 *Pandanus stellatus* Martelli (M012), forêt dense sèche de Kirindy, 80 km de Morondava, ouest; racine échasse (haut) et syncarpe (bas page précédente).

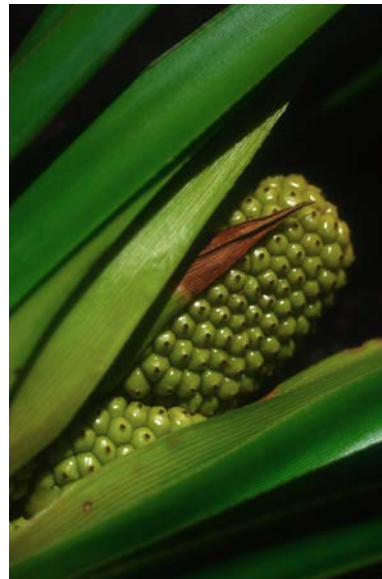
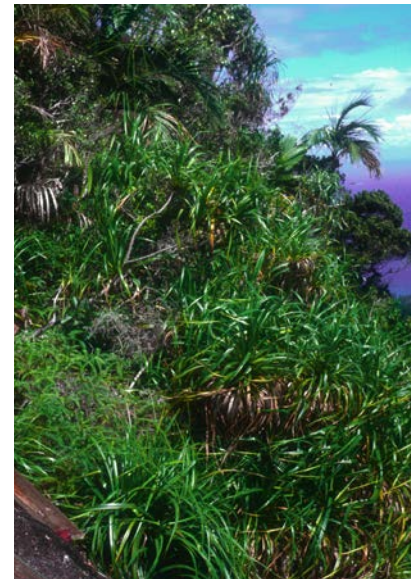


Fig. 38 *Pandanus multispicatus* Balf. f. (M091), chemin des trois frères par Sans-Souci, alt. 150 m, île de Mahé, Seychelles; habitat (gauche) et fruit (droite).

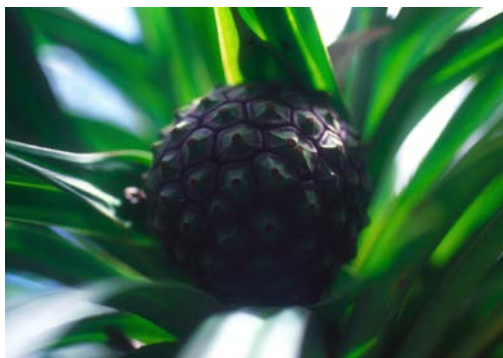


Fig. 39 *Pandanus microcarpus* Balf. f. (M135), bord de rivière, proche de Perrier, alt. 700 m, Île Maurice. habitat (en haut à gauche, fruit (à gauche).

présente en Afrique de l'Ouest où Huynh (1984 et articles suivants) a décrit, entre 1984 et 1996, 32 nouvelles espèces. A Madagascar, Huynh (1999, 2001) a décrit 14 nouvelles espèces. Toutes ces nouvelles espèces sont caractérisées par une faible variation morphologique. Les petits fruits de cette section en font une proie facile pour les animaux. Sa dispersion est donc relativement facilitée à moyenne distance.

Sect. *Heterostigma* (Gaudich.) Stone

Cette section est proche morphologiquement de *Souleyetia* par ses drupes souvent uniloculaires. La limite entre les deux sections est basée sur la hauteur de la partie libre de la drupe (pileus) et par le grand nombre de ses drupes (> 100). Les espèces malgaches sont au nombre de 6 (Fig. 41, 42) (Stone, 1970b). *Pandanus* sect. *Heterostigma* se retrouve en Afrique de l'Est et de l'Ouest. Stone (1973) souligne: « The classification of this section (*Heterostigma*) is in pitiful state... ». Beentje (1993) met plusieurs espèces en synonymie sous *P. chiliocarpus* Stapf et *P. kajui* Beentje. Les *Heterostigma* malgaches se trouvent plutôt dans la région centrale et Ouest de l'île que dans les régions humides de l'Est. La plus grande partie de sa diversification s'est faite sur le continent africain. Comme la section *Souleyetia*, *Heterostigma* est une section riche en espèces très proches morphologiquement. Une espèce mauricienne est placée ici avec beaucoup de doute: *P. sphaeroideus* (Fig. 40).

La dispersion de toutes les espèces de cette section est hydrochore et/ou zoochore (Stone, 1975). Elles peuvent donc coloniser facilement de nouveaux milieux.

Sect. *Vinsonia* Warb.

Cette section est caractérisée par des drupes incomplètement soudées et n'est représentée à Madagascar que par *P. utilis*, qui semble introduit et est largement cultivé sous les tropiques pour ses fleurs parfumées et ses fibres. On trouve cette section aux Mascareignes (7 espèces, Fig. 43-45, 47) et un « couple » d'espèces proches macromorphologiquement à savoir *P. mayottensis* St. John de Mayotte (Fig. 46) (Archipel des Comores) et *P. thomensis* Henriques sur l'île volcanique de Sao Tomé dans le golf de Guinée. La dispersion de cette section est semble-t-il zoochore voire hydrochore (Stone, 1975b). La présence de deux espèces proches sur deux îles volcaniques de même âge de chaque côté de l'Afrique est certainement liée à une convergence évolutive dans un contexte écologique identique. Cette section comme *Mammillarisia* est vraisemblablement artificielle. Elle est définie sur des bases biogéographiques plus que phylogéniques. La systématique serait donc à revoir compte tenu du caractère polyphylétique de cette section.



Fig. 40 *Pandanus sphaeroideus* Thouars (M106), plaine Champagne, île Maurice, Océan Indien; infrutescence et détail des stigmates réniformes. Cette espèce mauricienne est classée par Huynh (1979a) dans la section *Heterostigma* bien que sa morphologie l'en éloigne.



Fig. 41 *Pandanus ambongensis* Martelli (M078), bord de rivière, RN 35 à 10 km de Mahabo, côte ouest; habitat et infrutescence. Le fruit (en bas) possédant un intérieur très juteux.



Fig. 42 *Pandanus cyanoglaucescens* Martelli (M079), bord de rivière, près du col des Tapia, Haut Plateau de Madagascar; habitat et infrutescence.



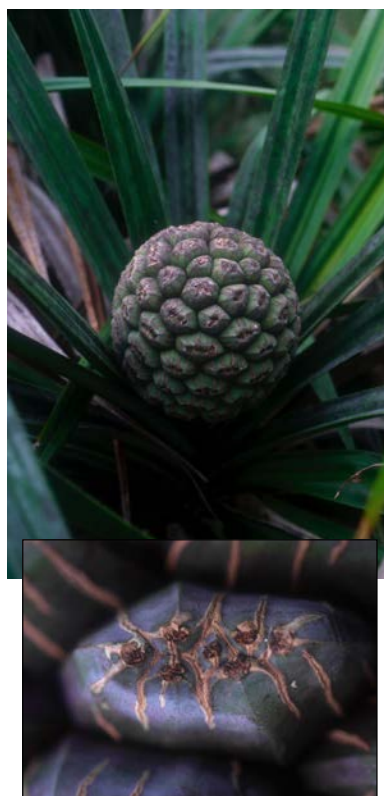


Fig. 43 *Pandanus incertus* Vaughan & Wiehe (M108), Perrier, île Maurice, Océan Indien; habitat (à droite), syncarpe et détail des stigmates (à gauche).

Fig. 44 *Pandanus carmichaelli* Vaughan & Wiehe (M097), Le Pétrin, les marres, île Maurice; syncarpe et détail des stigmates.

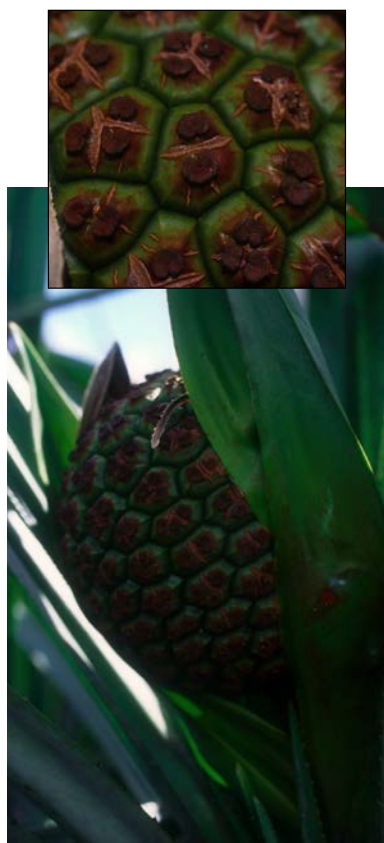


Fig. 45 *Pandanus heterocarpus* St. John (M110), île Rodrigues; infrutescence et détail des stigmates.



Fig. 46 *Pandanus mayottensis* St. John (M051), bord de rivière, île de Mayotte, Océan Indien; infrutescence et détail des stigmates.



Fig. 47 *Pandanus rigidifolius* Vaugan & Wiehe (M108), Perrier, île Maurice, Océan Indien; habitat (à gauche), feuilles (milieu) et syncarpes (à droite). Les feuilles de cette espèce montre la marge rougeâtre qui caractérise les espèces mauriciennes de la section *Vinsonia*.

Sections endémiques de Madagascar

Sect. Martellidendron Martelli

Cette petite section endémique de Madagascar compte actuellement 7 espèces: 3 espèces sont connues par des pieds mâles et 4 par des pieds femelles. Sa taxonomie est mal connue et plusieurs espèces sont peut-être synonymes (Stone, 1970). Cette section est remarquable par le fait qu'on trouve des pistillodes dans les fleurs mâles, cas rare chez le genre et souvent tératologique alors qu'ici le caractère est une caractéristique de la section. Ce caractère se retrouve dans les fleurs femelles avec la présence de staminodes entourant les drupes dans le syncarpe.

La présence aux Seychelles de *Pandanus hornei* (sect. *Seychellea*) est particulièrement intéressante. La section *Martellidendron* et la section *Seychellea* semblent proches morphologiquement et sont toutes deux regroupées dans

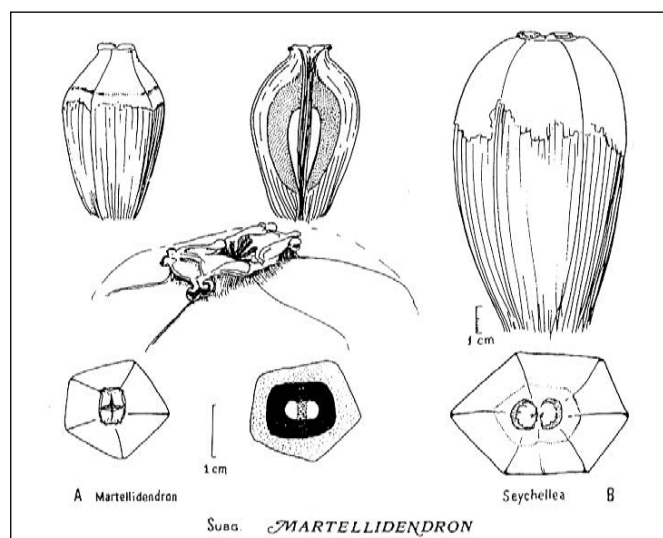


Fig 48 Détail de stigmates et de drupes du sous-genre *Martellidendron* (dessin de Stone, 1974).

le petit sous-genre *Martellidendron* (Fig. 48). Plus qu'un simple lien biogéographique entre Madagascar et les Seychelles, ce sous-genre possède une bisexualité potentielle qui tendrait à le rapprocher du genre *Freycinetia* (Indo-Malaisie, Pacifique) possédant aussi cette plésiomorphie (cf pp. 34-37) de la famille des Pandanaceae (Stone, 1990). Plusieurs taxonomistes voient ce sous-genre comme un groupe qui pourrait être mieux considéré au niveau du genre (Stone, 1990; Hotton et al., 1994).

Sect. *Stephanostigma* Pic. Serm.

Pandanus sect. *Stephanostigma* possède des drupes uniques par le fait qu'elles présentent sur leur partie apicale deux rangées de stigmates morphologiquement et fonctionnellement différents: un cercle de stigmates externes stérile et un autre fertile à l'intérieur. Cette petite section endémique de Madagascar renferme deux espèces que Pichi-Sermolli (1951) et Stone (1970a) voient comme synonymes (Fig. 51, 52). Cette section est considérée aujourd'hui comme relictuelle, caractérisée par des spécificités partagées par plusieurs autres sections malgaches (e.g. *Acanthostyla* et *Mammilliarisa*: stigmates, syncarpes), *Dauphinensia* (port, infrutescence plurisyncarpiques). Ces espèces croissent dans les forêts denses humides de l'Est. *Pandanus bipyramidus* Martelli semble endémique du Massif du Marojejy au Nord-Est (Fig. 51) et *P. analamazaotrensis* croît dans la région d'Analamazaotra au Centre-Est près de Moramanga.

Sect. *Acanthostyla* Martelli

La section *Acanthostyla* est très facilement reconnaissable à ces caractères végétatifs. C'est une section caractérisée par un port unique que Stone (1970c) a appelé «coniféroïde» au regard de sa ressemblance avec certains *Araucaria* (*Araucariaceae*); son port présente, en effet, un dimorphisme foliaire entre la touffe terminale et les branches latérales (Fig 49). Ses stigmates sont spiniformes et souvent nombreux (Fig. 54, 55). Les infrutescences sont monosyncarpique ou pluri-syncarpiques. On dénombre 15 espèces à Madagascar dont quelques-unes semblent synonymes. Les espèces de *Pandanus* sect. *Acanthostyla* ont colonisé tous les domaines phytogéographiques de l'île à l'instar des autres



Fig. 49 *Pandanus* aff. *alpetris* Martelli (M003), Péninsule de Masoala, alt. 1224 m, Mont Ambohitsitondroina).



Fig. 50 *Pandanus pseudobathiei* Pic. Serm. (M142), crête à 1900 m dans le massif du Tsaratanana, jeune individu.



Fig. 51 *Pandanus bipyramidatus* Martelli (M073), forêt littorale, région de Maroantsetra, alt. 10 m; habitat (en haut à gauche), touffe terminale de feuilles avec une infrutescence terminale (en haut à droite), fruit plurisyncarpique et détail des stigmates (en bas à droite).

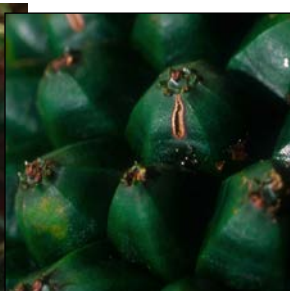
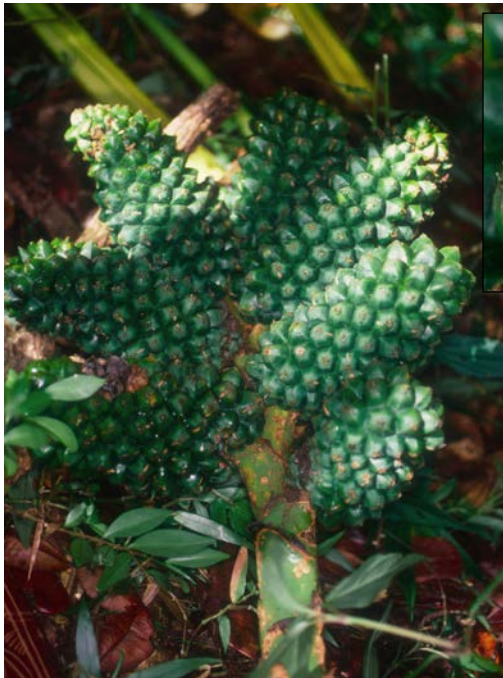


Fig. 52 *Pandanus analamazaotrensis* Martelli (M066), Parc National de Périnet-Mantadia, centre-est, alt. 800 m; infrutescence et détail des stigmates.



Fig. 53 *Pandanus fetosus* Huynh (M067), route de Mantadia, alt. 1224 m, centre Est; jeune individu.



Fig. 54 *Pandanus marojejyi* Callmander & Laivao (M059); Habitat (haut) et détail d'un syncarpe montrant les stigmates spiniformes uniques (bas).



Fig. 55 *Pandanus sp. nov.* (M037); forêt de Tampolo, côte est.



Fig. 56 *Pandanus pluriaculeatus* Huynh (M158), sommet de l'Antsatrotro, 1869 m, massif de Manongarivo; habitat.



Fig. 57 *Pandanus longistylus* Martelli (M081), station forestière de Mandena, est de Fort-Dauphin.

sections à stigmates spiniformes de Madagascar. C'est dans cette section que l'on trouve les espèces qui croissent aux plus hautes altitudes à Madagascar (e.g. *P. alpetris* pousse à 2000 m au Tsaratanana).

Sect. Foullioya Warb.

Cette petite section est proche morphologiquement de *Souleyetia*. Ses stigmates diffèrent uniquement par le fait qu'ils sont courbés plutôt que plats et apparaissent donc bilobés (Fig. 59) (Stone, 1970a). Ce sont de petits buissons du sous-bois. On compte 7 espèces liées aux milieux humides de l'est (Fig. 58-60) croissant souvent dans la forêt littorale sur sable blanc ou au bord des rivières (*P. pygmaeus*). *Pandanus boivinii* Solms, connu uniquement par son pied mâle, est endémique de l'île de Nosy-Be au Nord-Ouest, mais sa position taxonomique reste incertaine.



Fig. 58 *Pandanus pseudocollinus* Pic. Serm. (M038), forêt de Tampolo, côte est.



Fig. 59 *Pandanus longecuspisatus* Pic. Serm. (M128), forêt côtière sur l'île de Nosy Mangabe (région de Maroantsetra)

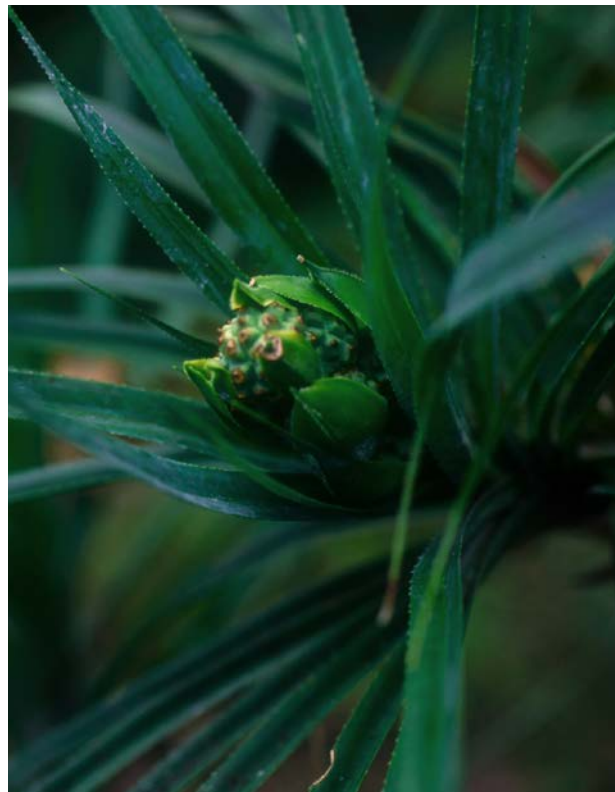


Fig. 60 *Pandanus humbertii* sp. nov. ined. Laivao & Callmander (M057), bord de rivière, alt. 800 m, massif du Marojejy; habitat et infrutescence.

Sect. Aquatiles Stone & Guillaumet, sect. Imerinenses Huynh & Stone, sect. Lonchostigma Huynh & Stone, sect. Phaenops Huynh, sect. Plathyphylla Huynh & Stone, et sect. Rykiella Pic.Serm.

Ces sections monospécifiques (excepté sect. *Phaenops* possédant 2 espèces) sont caractérisées par une drupe monoculaire à stigmaté spinescent unique (Fig. 61-64). C'est à la lumière de leurs micromorphologies foliaires et de leur éloignement morphologique que Huynh (1979a) les a séparées en plusieurs sections monospécifiques. Ces espèces croissent dans les forêts de basse altitude de l'est et semblent avoir un endémisme local poussé. *P. peyrierasii*



Fig. 61 *Pandanus imerinensis* Martelli (M122, 123), forêt littorale au bord de la route Nantoroka-Marantsetra, 20 km au sud de Marantsetra, côte est; habitat et détail de l'architecture (haut), inflorescence mâle (M122) (en bas à gauche), détail d'un syncarpe de l'infrutescence (M123) (en bas à droite).





Fig. 62 *Pandanus peyrierasii* Stone & Guillaumet (M083), station forestière de Mandena, alt. 10m, est de Fort-Dauphin, sud-est; habitat, infrutescence, et détail du syncarpe.

Fig. 63 *Pandanus rollotii* Martelli (M043), Ambila-Lemaitso, sud de Tamatave, côte est; habitat, infrutescence, et détail du syncarpe.

Fig. 64 *Pandanus plathyphyllus* Martelli (M042), Ambila-Lemaitso, sud de Tamatave, côte est; habitat, infrutescence, et détail du syncarpe.

(sect. *Aquatiles*, Fig. 62) est endémique des marais côtiers près de Fort-Dauphin, au sud-est de l'île. *P. plathyphyllus* (sect. *Plathyphylla*, Fig. 64) et *P. rollotii* (sect. *Lonchostigma*, Fig. 63) sont endémiques du canal des Pangalanes alors que *P. imerinensis* (Fig. 61) est endémique

du centre-nord de la côte Est. Ces sections rappellent leurs homologues de *Pandanus* sect. *Rykia* mais Huynh (1979a et b) les a placées dans *Pandanus* subg. *Vinsonia* en raison de leur fleur mâle qui possède des étamines arrangées en chandelier ou en pseudo-ombelle autour du filet staminal fusionné et non en ombelle comme c'est toujours le cas chez *Pandanus* subg. *Rykia*. *P. macrophyllus* (sect. *Rykiella*) est connu seulement par un fruit immature. Il semble se rapprocher morphologiquement de *Pandanus* sect. *Acanthostyla* (Martelli et Pichi-Sermolli, 1951) sans avoir eu la même spéciation, ni la même radiation. Il n'est, en effet, connu que par 2 récoltes dans les forêts de basse altitude du Centre-Est.

Problèmes liés à la taxonomie du genre *Pandanus*

Les problèmes inhérents à la taxonomie du genre *Pandanus* sont multiples:

(a) La taxonomie est basée sur les caractères morphologiques du syncarpe et des drupes qui le composent. Le rapprochement entre les plantes mâles et femelles de ces arbres dioïques récoltées sur le terrain est difficile, la morphologie de la fleur mâle variant beaucoup moins que celle de la fleur femelle. De plus, la fleur mâle est très éphémère.

(b) Le matériel récolté est souvent incomplet (Fig. 65). Les inflorescences femelles sont difficiles à sécher et leurs dimensions ne facilitent pas la tâche des botanistes de terrain (Fig. 67). Les inflorescences mâles pourrissent très vite et ne vivent que quelques jours sur pied.

(c) Les différents taxonomistes n'ont pas la même approche de la conception des espèces. Chaque taxonomiste les a décrit selon sa vision spécifique (Fig. 66). Certains taxonomistes ont une vision conservatrice de l'espèce et laissent certaines variations morphologiques sans nouvelles descriptions, alors que d'autres décrivent malheureusement des espèces sur la base de matériel incomplet, ou ont encore une vision «biométrique»: où chaque variation morphologique est vue comme une différence spécifique.

Logiquement, un système basé uniquement sur



Fig 65 *Pandanus betsiokaensis* St. John est une espèce de la section *Heterostigma* qui n'a jamais été publiée. Le type est basé sur ces restes de drupes récolté par lui-même.

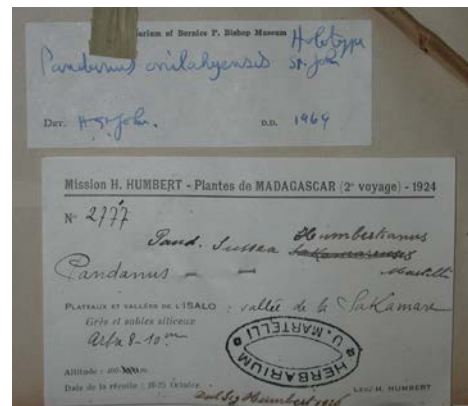


Fig 66 Cette récolte de H. Humbert (Humbert 2727) a été déterminé par Martelli comme une nouvelle espèce, *P. humbertianus* et St. John la déterminera comme une autre nouvelle espèce: *P. onilahyensis*. Ces deux espèces n'ont jamais été publiées!

des caractères liés à l'infrutescence rend tout travail de synthèse hasardeux. Heureusement, ces 30 dernières années certains taxonomistes comme Stone (1975, 1993), Huynh (1974, 1977 et autres articles) et Cox (1990, 1995) ainsi que Guillaumet (1973) ont permis de mieux comprendre les *Pandanus* en donnant d'autres dimensions à

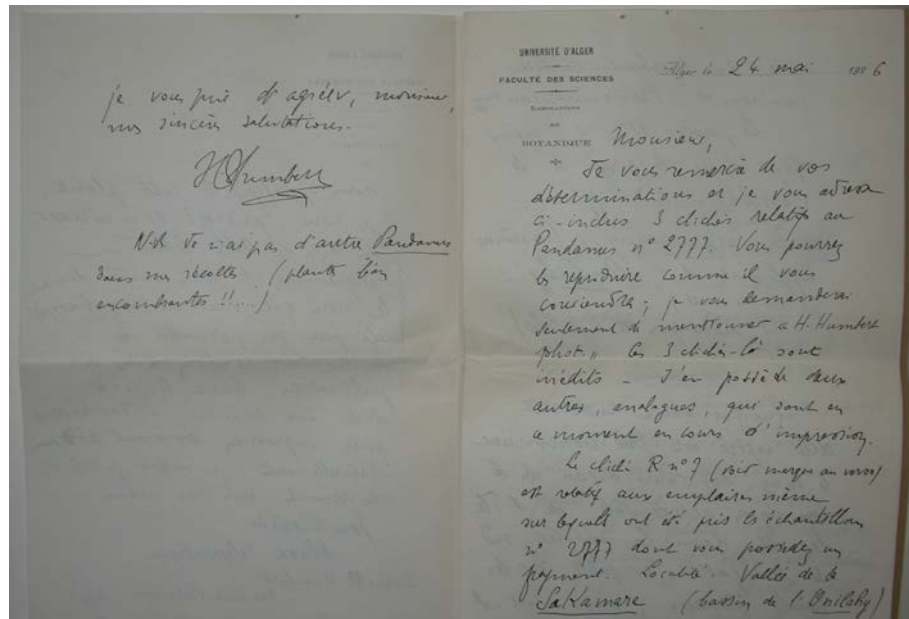


Fig. 67 Cette lettre écrite par H. Humbert à U. Martelli envoyée avec l'échantillon *Humbert 2777* explique dans quel milieu pousse le *Pandanus* en question. Une remarque sous forme de postcritum explique que c'est la seule espèce de *Pandanus* qu'Humbert a recolté dans cette région vu la difficulté pratique de récolter ces grands arbres épineux.

la taxonomie grâce à des études architecturales, biogéographiques, liées à l'étude de la micromorphologie foliaire, des systèmes de reproduction ou de la phytogéographie. Ces nouvelles approches permettent de mieux cerner les limites spécifiques dans l'optique d'une compréhension systématique globale du genre et de la famille.

Diverses approches pour une compréhension globale des Pandanaceae

La systématique a pour but d'étudier la diversité des organismes et les relations existant entre eux. Au sens large, elle a donc trois buts:

(a) Observer et décrire la diversité du monde vivant. (b) Reconstruire l'histoire évolutive de la diversité des organismes. (c) Elucider les processus évolutifs et les mécanismes qui donnent naissance à cette diversité. Pour atteindre ces objectifs, les systématiciens ont toujours fait de grands efforts pour collecter le maximum de données susceptibles de révéler des informations historiques sur les organismes étudiés. Les relations phylogénétiques entre organismes peuvent être basées sur divers rangs de caractères (e.g. morphologie, système de reproduction, moléculaire).

Les approches morphologiques

La morphologie s'applique à des millions de témoins d'herbier et bon nombre de fossiles s'échelonnant de la naissance des plantes à nos jours. L'isolement reproductif, une condition suffisante mais pas nécessaire dans le concept d'espèce, peut survenir très rapidement sans conséquences morphologiques ou génétiques marquées. L'effort d'échantillonnage est plus

réduit lors d'études moléculaires en raison des coûts. Les échantillons analysés ne sont alors plus identiques de sorte que les résultats ne sont pas comparables. Cependant, l'évolution concertée est la plupart du temps plus rapide que la spéciation et il en résulte que le polymorphisme ne va pas plus loin que le niveau interspécifique, ce qui justifie un échantillonnage plus restreint.

Dans toute tentative de reconstruction phylogénétique, les approches morphologiques doivent être liées aux approches moléculaires. Que ce soit en systématique morphologique ou moléculaire, il est difficile d'éviter le biais d'une polarisation ou d'une pondération arbitraire et subjective des caractères; dans les deux cas pourtant le biais de l'analyste est de nature indépendante ce qui rend la comparaison de résultats véritablement complémentaires beaucoup plus informative.

Caractères morphologiques utilisés dans les analyses phylogénétiques du genre *Pandanus*

Plusieurs classes de caractères morphologiques ont été accumulées durant les 40 dernières années pour tenter de comprendre les relations intragénériques du genre *Pandanus*:

(1) L'infrutescence femelle

C'est la base de la taxonomie des Pandanaceae. Toutes les affinités interspécifiques et intergénériques sont basées sur la macromorphologie du fruit et de l'infrutescence. L'infrutescence peut être monosyncarpique ou plurisyncarpique. Les drupes peuvent posséder plusieurs stigmates ou un seul (pluriloculaire ou monoloculaire). Les stigmates peuvent avoir plusieurs formes (e. g. spinescents, réniformes ou elliptiques). Les drupes possédant plusieurs carpelles (Fig. 68) peuvent être totalement ou incomplètement fusionnées. Tous ces caractères combinés sont les arguments principaux de la taxonomie actuelle. La phylogénie des Pandanaceae basée sur des caractères syncarpiques est discutée par différents auteurs (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951; Huynh, 1979b). Toute tentative de reconstruction d'une séquence évolutive entre les Pandanaceae basée uniquement sur de tels critères est risquée. Est-ce que la tendance est réellement à la soudure des carpelles dans *Pandanus* subg. *Vinsonia* comme argumentent plusieurs taxonomistes? Est-ce qu'une espèce possédant un fruit plurisyncarpique est moins évoluée qu'une espèce monosyncarpique? Stone (1968) souligne à quel point il faut se méfier de ce genre d'acquis et écrit en 1990: «Phylogeny, especially in terms of cladistic analysis, should be based, however, on a wide spectrum of character states drawn from vegetative as well of as reproductive organs».



Fig. 68 Syncarpe à drupes pluricarpellées du type de *P. circularis* (St. John 26565) à Fl.

(2) La fleur mâle (spécialement dans le sous-genre *Vinsonia*)

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.

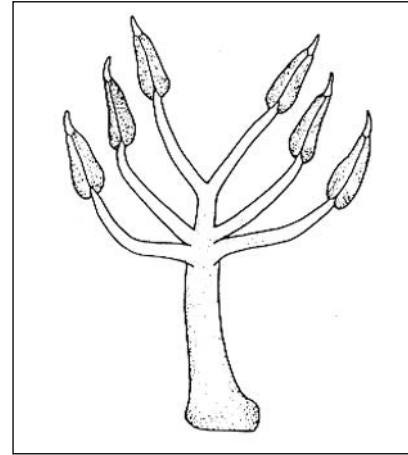


Fig. 69 Fleur mâle de *P. candelabrum* montrant l'organisation en chandelier des étamines (dessin de Huynh 1977).

La fleur mâle du sous-genre *Vinsonia* est caractérisée par une disposition typique en chandelier (Fig. 69) 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. On a procédé de même avec *P. biceps*.

(3) L'architecture

Les *Pandanus* présentent un large éventail de variations architecturales. Le port lianescent caractérise le genre *Freycinetia* alors que *Pandanus* et *Sararanga* sont de petits ou de grands arbres. Au sein des *Pandanus* malgaches (Fig. 70), la variabilité des formes a permis à Guillaumet (1973) de les regrouper en 4 modèles architecturaux fondamentaux au sens de Hallé et

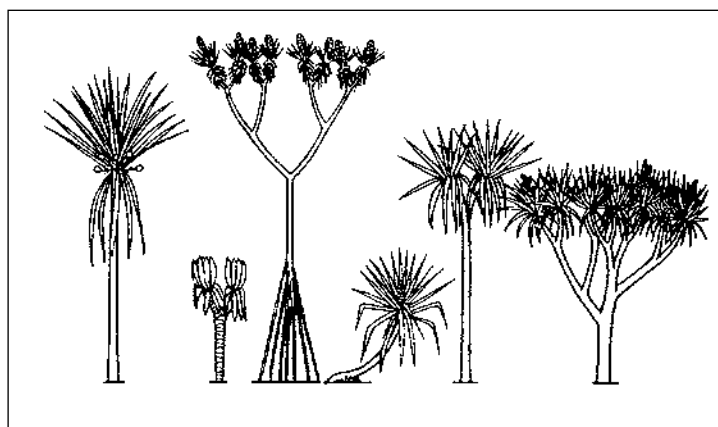


Fig. 70 Architecture de quelques *Pandanus* malgaches; de gauche à droite: *P. princeps*, *P. platyphyllus*, *P. rollotii*, *P. erectus*, *P. dauphinensis* (dessin de Guillaumet, 1973).

Oldeman (1970): (a) les arbres monocaules (modèle de Corner); (b) les arbres ramifiés à structure articulée (modèle de Leeuwenberg); (c) à tronc monopodique à croissance rythmique (modèle de Sarconne); et (d) à tronc monopodique à croissance continue (modèle de Stone). L'auteur présente ensuite un schéma général de développement qui rend compte des caractéristiques des différents modèles. *P. princeps* (sect. *Phaenops*) (Fig. 70) possédant un port jamais ramifié est considéré comme basal au sein des *Pandanus* malgaches. Ces inflorescences axillaires auraient pu donner les rameaux fertiles axillaires de la section *Acanthostyla* par exemple. Le Modèle de Leeuwenberg caractéristique des sections *Dauphinensia* et *Martellidendron* semble être le plus isolé de tous. L'auteur conclut que Madagascar est un grand centre de conservation pour les *Pandanus*: un centre de conservation de formes archaïques d'une part, et secondaires d'autre part. C'est le premier auteur à supposer une origine multiple des *Pandanus* malgaches. Guillaumet (1973) conclut: « Quand nous aurons pris en considération l'architecture au même titre que les autres caractères, peut-être les *Pandanus* malgaches seront-ils mieux connus. »

(4) La micromorphologie foliaire

La morphologie microscopique de la feuille du genre *Pandanus* a été étudiée par divers auteurs dont nous citerons les principaux: Tomlinson (1965), Kam & Stone (1970) et Chu & Stone (1973). Ces travaux ont été suivis d'une étude très approfondie de K.-L. Huynh entre 1974 et 1979, qui a permis à une classification de voir le jour. Huynh (1974) a, en effet, classé les stomates abaxiaux d'I à VII selon la complexité des ramifications des cellules polaires des stomates (Fig. 71). La classe I est la plus simple, non-ramifiée alors que la VII représente la classe la plus complexe, les papilles des cellules polaires étant ramifiées plusieurs fois pour donner une forme presque dendritique. Cette classification stomatique est accompagnée d'autres caractères de la micromorphologie foliaire comme l'épiderme abaxial qui peut être zoné ou non, c'est-à-dire posséder des bandes parallèles à la nervure principale, les unes stomatifères, alternées régulièrement par d'autres non-stomatifères. Ces travaux ont montré que la micromorphologie foliaire est un indice précieux des affinités taxonomiques à l'intérieur de ce genre. Les groupes taxonomiques existants montrent une certaine homogénéité quant à leur micromorphologie foliaire. Évidemment, un tel caractère ne permet pas de reconstruction phylogénétique, mais présente, il est vrai, une réelle aide au taxonomiste recherchant des affinités taxonomiques pour des espèces mal connues. Plusieurs exemples sont, à ce propos, cités dans Huynh (1974: 253-255).

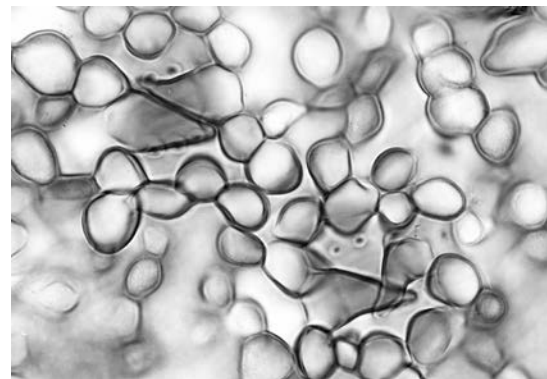


Fig. 71 Stomates de *P. circularis* (Callmander & Bemadiny M074B). Dans le genre *Pandanus*, les papilles stomatiques possède des formes très variée. Les papilles de cette espèce sont rangées dans la classe IIb selon Huynh (1974).

Les tendances évolutives ne vont, évidemment, pas à la même vitesse dans un groupe taxonomique. Certaines espèces possèdent, par exemple, des fleurs mâles évoluées (dans le

sens de Huynh, 1982) alors que leurs fruits femelles sont encore peu évolués (e. g. *P. biceps*). C'est la réunion de ces caractères qui va permettre une meilleure compréhension globale du genre. Généralement, le gros fruit à carpelles incomplètement soudés possédant un grand nombre de drupes représenterait les caractères plésiomorphiques dans le genre *Pandanus* (e. g. *P. palustris*) alors que la fleur mâle ancestrale devait probablement posséder un grand nombre d'étamines à longues anthères comme la fleur des membres de *Pandanus* subg. *Martellidendron*.

Une autre approche pour comprendre les affinités intergénériques plus qu'intragénériques est réalisée par l'étude de la biologie florale au sein des Pandanaceae.

Approche par la biologie florale

Dioécie et système de reproduction dans la famille des Pandanaceae

Baker écrit en 1955: «L'autogamie est plus avantageuse que la stricte hétérogamie dans l'optique de la colonisation après une dispersion à longue distance.» Cette phrase intuitive a eu le mérite de déclencher toute une série d'études sur l'écologie liée aux systèmes de reproduction chez les plantes. Après une longue dispersion, l'indépendance d'une pollinisation spécifique à l'arrivée d'une plante sur une île va fortement faciliter sa colonisation. Différentes études sur la dioécie en milieu tempéré et tropical ont montré que celle-ci n'était pas rare, mais surtout qu'elle était plus fréquente sur des îles récentes comme Hawaï qu'en Inde par exemple: Hawaï: 27.7% de dioïques contre 6.7% en Inde (Bawa, 1980). Cette différence peut s'expliquer par la corrélation entre la dioécie et la dispersion de ces plantes qui est souvent ornithochore (Givnish, 1980).

Pour le genre *Sararanga* dont la distribution se limite au sommet du géocline de la mer Thétis, la dioécie n'a, semble-t-il, pas permis une dispersion ultérieure comme chez les deux autres genres de la famille. *Sararanga* ne montre, en effet, aucune tendance à l'apomixie, ni à une reproduction végétative (Cox, 1990). De plus, ses petites fleurs distribuées sur une grande inflorescence en panicule (Fig. 72) semblent liées à une pollinisation spécifique par de petits insectes. Sa distribution actuelle est liée à un processus évolutif de vicariance qui s'est soldé par la différenciation de deux espèces seulement (Cox, 1990).

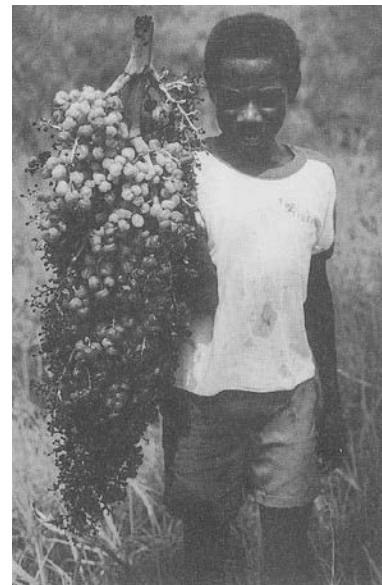


Fig. 72 Inflorescence paniculée de *Sararanga sinuosa* (photo Cox et al., 1995).



Fig. 73 *Freycinetia reineckei* visitée par *Pteropus samoensis* (photo Cox et al., 1995).

Le genre *Freycinetia* avec une forte présence sur presque toutes les îles de l'Océan Pacifique semble avoir mieux réussi que *Sararanga* dans la conquête de nouveaux milieux. En effet, ce genre est caractérisé par une pollinisation zoophile mais non-spécifique: Cox (1982) rapporte dans ses études du genre dans le Pacifique Sud des pollinisateurs aussi différents que des rongeurs, des chauves-souris (Fig. 73) et des oiseaux. De plus, certaines espèces sont autogames et capables de reproduction végétative (Poppendieck, 1987). Chez au moins une espèce, *Freycinetia reineckeii* Warb. (ex. Rein), Cox (1981) a montré un hermaphrodisme facultatif («leaky dioecy»). Évidemment, tous ces facteurs réunis montrent bien que le genre a un grand potentiel de dispersion malgré sa dioécie.

Le genre *Pandanus*, qui possède la plus grande répartition géographique, est aussi très intéressant à ce sujet. Le sous-genre *Pandanus* présente la plus grande distribution actuelle grâce à quelques espèces présentes sur presque toutes les îles des Océan Pacifique et Indien. Ces infrutescences massives monosyncarpiques possèdent, pour certaines espèces, un tissu au-dessus du mésocarpe que Stone (1975) qualifie d'aérenchyme. De plus, le mésocarpe osseux est imperméable et une flottaison en mer de plus de 6 mois ne semble pas impossible (Stone, 1961). Cette anatomie faciliterait les transports à longue distance. Considéré par Stone (1975c) comme le «*Pandanus tectorius* problem », le *Pandanus* le plus commun des plages insulaires de l'Océan Pacifique, possède une distribution anormalement grande et aussi un polymorphisme très élevé (Fig. 74). Cette grande distribution est due à plusieurs facteurs:

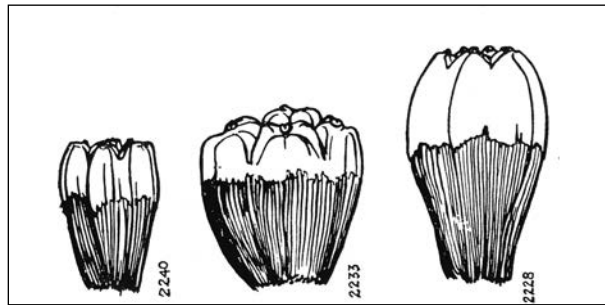


Fig. 74 Exemple de variations morphologiques de drupes de *P. tectorius* (dessin de Stone 1975).

(1) *Pandanus tectorius* est facultativement apomictique. En effet, une étude réalisée sur des isozymes présents dans les sacs embryonnaires de fruits en formation avec et sans encapsulage («bagging») a montré une variation moléculaire sur des populations d'Hawaï et de Polynésie Française (Cox, 1985).

(2) *Pandanus tectorius* est anémophile (Cox, 1985). Il ne requiert donc aucune pollinisation spécifique pour s'établir sur une île.

(3) Le syncarpe possède beaucoup de drupes, mais peu sont fertiles et possèdent une graine (Lee, 1989). Par contre, la dispersion du syncarpe entier est avantageuse et, dans plus de 50% des espèces étudiées, le syncarpe germera et donnera un individu de chaque sexe (Cox, 1985).

(4) Lee (1985) a montré que localement, *P. tectorius*, peut être dispersé par un crabe de terre *Cardisoma conflex*. Forsberg, lors de la révision de la flore d'Aldabra (atoll au Nord-Ouest de Madagascar) a observé aussi une dispersion locale par les tortues.

Il est clair que ces différentes caractéristiques donnent à *P. tectorius* un grand potentiel de colonisateur. Au niveau de la systématique, cette apomixie facultative va remettre en question les nombreuses espèces décrites sur les différentes îles. Stone (1975c) avait déjà cette intuition

en décrivant plusieurs variations sur les îles des Nouvelles-Hébrides. Forsberg (1980) met en synonymie 6 espèces de *Pandanus* sous *tectorius* dans la flore d'Aldabra. Certains *Pandanus* des Maldives décrits par St. John dans la flore des Maldives (St. John, 1967) semblent aussi appartenir à *P. tectorius*. *P. kirkii* de la côte Est africaine, *P. odoratissimus* d'Asie et *P. maximus* de l'île de la Grande Comore (Fig. 7) peuvent aussi être vue comme des variantes de *P. tectorius*. Même si la dioécie réduit fortement les chances de colonisation (Baker, 1984), la variété des mécanismes mis en place au cours de l'évolution permet de contrer cette organisation florale. La famille des Pandanaceae est un bon exemple dans ce sens.

La famille des Pandanaceae possède donc trois différents genres caractérisés par trois modes de reproduction. Cox (1982) montre que la pollinisation par des grands vertébrés comme *Pteropus samoensis* maintient la dioécie chez *Freycinetia reineckeii*. En effet, la destruction d'une plante hermaphrodite lors de la visite de ces chauves-souris serait irréversible alors que la destruction d'une plante mâle n'est pas nuisible dès le moment où *Pteropus* transporte sur sa tête le pollen vers les plantes femelles. Une telle pression d'un pollinisateur /prédateur ne semble impliquée que dans un petit nombre de cas dans l'évolution des plantes dioïques. Charlesworth (1993) montre aussi que la dioécie est plus commune chez des espèces à pollinisation abiotique ou pollinisées par des insectes non-spécifiques que chez des individus liés à une pollinisation spécifique, ceci justement parce que la spécificité et la consistance de la fleur doit rester très grande sur deux individus différents (pour que le pollinisateur puisse s'y retrouver). Dans le cas de *Freycinetia*, il existe beaucoup de preuves qui démontrent l'influence du comportement du pollinisateur sur l'architecture et le système de reproduction de ces fleurs, mais aucune preuve de réelle évolution n'existe dans le sens où aucune réponse évolutive n'est apparente de la part du pollinisateur (Cox, 1990). Ceci démontre une opportunité que laisse la fleur de *Freycinetia* aux différents pollinisateurs (Cox, 1984) plutôt qu'une réelle coévolution. La chiroptérophilie a sûrement existé depuis longtemps; des fossiles de la famille des *Pteropidae* existent depuis l'Oligocène, il y a 35 Ma (Allen, 1939). On sait que la monoïcie et l'autogamie existent dans le genre *Freycinetia* (Poppendieck, 1987; Huynh, 1991b) surtout en l'absence de pression environnementale. La dioécie n'est donc pas définitive dans le genre *Freycinetia*. Cela montre que les ancêtres des *Pandanaceae* étaient vraisemblablement bisexués ou monoïques (Cox, 1984, 1990), comme c'est le cas actuellement chez les *Cyclanthaceae*, famille la plus proche des *Pandanaceae* (Gottsberger, 1991).

L'anémophilie, au contraire de ce que pensait Meeuse (1972) n'est pas une synapomorphie; l'inflorescence de *Pandanus* doit être vue comme l'héritage d'un ancêtre entomophile plutôt que comme l'expression d'une pression sélective récente (Cox, 1985). Dans la famille des *Pandanaceae*, la

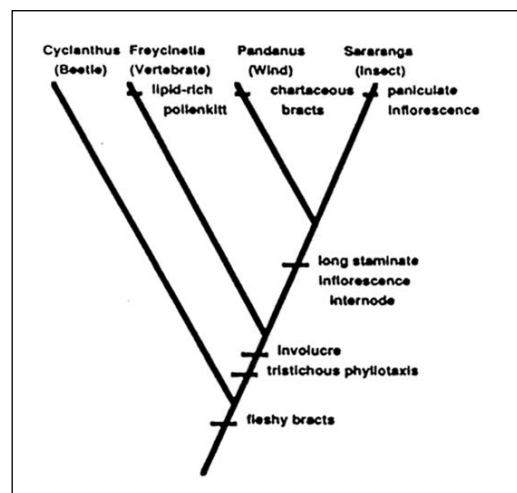


Fig. 75 Phylogramme montrant les relations intergénériques dans la famille des Pandanaceae sur la base des systèmes de reproduction (Cox, 1990).

dioécie et l'anémophilie sont vraisemblablement des synapomorphies (Fig. 75). L'anémophilie serait donc récente dans le genre *Pandanus*, ainsi que d'autres caractères, parmi lesquels l'apomixie facultative en cas d'absence de plante mâle. Cette dernière semble primordiale dans la colonisation réussie de ce genre sur les îles des Océan Pacifique et Indien. *Freycinetia* aurait trouvé d'autres alternatives de survie et de diversification en développant des fruits colorés, riches en sucre pour attirer les oiseaux qui sont les principaux agents de dispersion du genre. Cox (1990) a réalisé des expériences sur la germination de graines chez *F. reineckei* qui suggèrent une adaptation à l'endozoochorie dès le moment où la graine a besoin d'un traitement dans un acide faible pour germer. *Sararanga*, avec ses grandes fleurs en panicule et son mode de reproduction ne possédant aucun moyen de pallier sa dioécie, représente peut-être un ancêtre pour lequel les pressions évolutives n'ont pas abouti au développement de stratégies vitales, au vu de la compétition qui existe dans l'optique de colonisations ultérieures. La dioécie semble être un facteur limitant pour la dispersion et la colonisation de ce genre. L'évolution du système de reproduction, de ces différents modes de pollinisation doit permettre de mieux comprendre les relations phylogénétiques au sein de la famille des *Pandanaceae* et reflète bien la distribution des trois genres actuels.

Les approches moléculaires: commentaires et méthode

L'ADN peut contenir d'importantes données sur l'histoire évolutive des organismes. Son étude est devenue, ces dernières années, un choix incontournable pour les systématiciens. Grâce aux développements des principes de phylogénie moderne par Hennig (1966) puis aux raffinements techniques des méthodes par les ordinateurs, Hillis & Dixon (1991) et Doyle & Doyle (1993) ont permis à la plus importante réussite de la systématique moderne de voir le jour. Rechercher des relations phylogéniques à partir d'un jeu de données moléculaires implique le choix d'une méthode adéquate parmi les nombreuses techniques décrites jusqu'ici. Malheureusement, les analyses phylogéniques ont souvent été considérées comme une « boîte noire » dans laquelle on introduit des données et de laquelle jaillit l'arbre prêt à être publié. Il est bien connu qu'en matière de phylogénie les différentes méthodologies sont loin de faire l'objet d'un consensus. Le choix du séquençage d'ADN pour proposer une solution au chaos systématique des *Pandanus* est basé sur le fait qu'il peut apporter beaucoup d'informations dans un groupe où la morphologie est très fragile vu les difficultés à récolter des inflorescences matures et en bon état de conservation. Dans un groupe de 700 espèces, les convergences évolutives pourraient masquer toute tentative de reconstruction phylogénique.

L'approche moléculaire comporte quatre avantages importants:

- (1) Un grande quantité des nucléotides constituant le génome sont potentiellement informatifs, ce qui représente un stock inépuisable de caractères.
- (2) Les zones non-codantes de l'ADN ne sont pas influencées par l'environnement de l'organisme car elles ne sont pas sous sélection. Elles retracent son histoire intrinsèque, sans le masque du phénotype.

(3) Elle permet, dans certains cas, de mettre en évidence des espèces reproductivement isolées mais morphologiquement indissociables.

(4) Selon le gène qu'elles codent, les séquences d'ADN évoluent à des vitesses différentes, allant du très rapide (ADN mitochondrial) au très lent (ADN ribosomique), ce qui permet d'approcher différents niveaux de la systématique.

A la base des analyses moléculaire: l'ADN

Chaque plante contient trois génomes distincts qui se trouvent dans le chloroplaste, le noyau et la mitochondrie. Théoriquement, ces trois génomes sont utilisables en phylogénie. Pourtant leurs différentes organisations, combinées avec leurs propriétés évolutives variables en font des données ayant des applications différentes dans la recherche de phylogénie.

L'ADN mitochondrial (ADNmt) a été beaucoup utilisé dans la recherche de phylogénie chez les animaux (Olmstead & Palmer, 1992; Moritz, 1987). A la différence de l'ADNmt des animaux qui est compact et structurellement stable et caractérisé par une évolution rapide (au niveau des substitutions nucléotidiques), l'ADNmt des plantes change très rapidement de structure (taille du génome, ordre des gènes et configuration). En résumé, l'ADNmt évolue rapidement structurellement mais lentement au niveau des séquences (Olmstead & Palmer, 1992). Un haut taux de réarrangement et un petit taux de mutations font de l'ADNmt un outil difficilement applicable dans des analyses phylogénétiques botaniques.

L'ADN chloroplastique (ADNcp) est de loin le plus utilisé pour estimer les relations phylogénétiques chez les végétaux. Ses propriétés sont nombreuses: relativement abondant, conservateur en structure et en organisation génique (Palmer et Thompson, 1982), cet ADN est caractérisé par une évolution rapide des introns et une évolution conservative des régions codantes. Le gène *rbcL* a permis, par exemple, à Chase et al. (1993) de mettre en relation l'ensemble des genres des plantes à fleur. Cependant, ce gène ne permet pas de résoudre des phylogénies inter familiales où les genres sont très proches comme chez certaines Poaceae (Gielly, 1994). En séquençant certaines régions non-codantes, comme l'intron *trnL* (UAA) ou l'espaceur intergénique situé entre l'extrémité 3' du *trnL* (UAA) et le gène *trnF* (GAA), il est possible d'augmenter le pouvoir de résolution de l'ADNcp (Taberlet & Gielly, 1994). Gielly (1994) a montré que le taux d'évolution de l'ADNcp est très hétérogène et que les résultats obtenus ne sont pas liés aux variations morphologiques. Il a, par exemple, montré que le genre *Gentiana* possède une variabilité intéressante au niveau de l'ADNcp alors que deux espèces d'aulnes (*Alnus glutinosa* et *A. cordata*) pourtant très différents morphologiquement, ne peuvent être différenciés sur la base de cet ADNcp. Compte tenu de l'hétérogénéité des taux d'évolution des végétaux supérieurs, il est donc difficile de prédire si le séquençage des zones non-codantes permettra d'établir une phylogénie fiable entre espèces proches dans un genre donné.

Un autre génome, le plus grand des trois, est l'**ADN nucléaire**. Dans cet immense génome, peu d'investigations ont été réalisées en matière de phylogénie à part l'ADN

ribosomal (ADNr), qui semble échapper aux caractéristiques du génome nucléaire. En effet, l'ADNr qui est, pour l'essentiel, responsable de la synthèse des protéines, semble commun à tous les organismes. Son homogénéité à travers tous les membres (unités répétées) d'une famille génique (par exemple la famille 18S-5,8S et 25S) (Hillis & Dixon, 1991) est la clé de son utilité en phylogénie. Les transcripteurs ITS1 & ITS2 (espaceurs intergéniques transcrits) sont des zones non-codantes permettant de résoudre des phylogénies en raison de leurs hauts taux de substitutions nucléotidiques (Baldwin, 1995; Sang, 1995; Bogler, 1996; Bayer, 1996).

Les séquences et leurs alignements

Les caractères peuvent être définis par différents **états**, c'est-à-dire qu'ils peuvent s'exprimer de différentes façons. Par exemple, un nucléotide peut être soit une thymine, soit une cystéine ou encore une guanine ou une adénine. Ces quatre états sont les différentes réalisations possibles du caractère « base ». Évidemment, en morphologie, c'est un peu différent, mais les caractères continus seront de préférence codés selon les différents états réalisés. Ce codage peut être **binaire** (deux possibilités) ou à **états multiples**. Un caractère peut être **ordonné** ou **non-ordonné** selon les relations qui existent entre ses différents états. Les relations entre nucléotides sont considérées comme non-ordonnées: il n'y a en effet pas de raison que C soit un état intermédiaire entre G et A. Par contre, un caractère morphologique peut être ordonné et polarisé. Les concepts d'**ordre** et de **polarité** ne doivent pas être confondus: le premier représente les différentes possibilités réalisées tandis que le deuxième indique la direction vers laquelle le caractère se dirige.

Un arbre ne sera jamais plus que le reflet simplifié de l'**alignement** des séquences obtenues. La lecture directe permet dans certains cas d'obtenir des alignements valables, si les séquences ne sont pas trop divergentes (le nombre de sites avec deux bases différentes et le nombre de sites résultant d'indels est faible). D'une manière générale, chaque fois que l'on diminue le nombre d'insertions/délétions, on augmente le nombre de substitutions, et inversement. Le choix du meilleur alignement revient en fait à choisir l'importance qu'il faut attribuer aux substitutions d'une part, et aux insertions/délétions d'autre part.

Plusieurs algorithmes ont été développés pour calculer une mesure de «distance» entre deux séquences. L'alignement choisi sera celui qui présentera la plus faible «distance» entre ces deux séquences. Les alignements de longues séquences avec de nombreuses insertions/délétions ne peuvent s'effectuer sans l'aide de l'ordinateur. Des logiciels d'alignement ont été développés pour obtenir le meilleur alignement possible. Néanmoins, un examen visuel minutieux de l'alignement obtenu révèle très souvent des illogismes, car les paramètres de pénalité d'indels sont choisis de façon plus ou moins arbitraire. Cet alignement est encore trop souvent repris tel quel, sans retouche manuelle (voir à ce sujet l'alignement proposé par Bogler & Simpson, 1996). En plus de nécessiter la comparaison de séquences homologues, une phylogénie requiert l'homologie de position des caractères. Il faut être sûr que le «A» observé à la position Y est bien l'homologue du «G» ou «C» ou «T» que l'on observe dans une autre espèce à la même

position. Théoriquement cela semble trivial, mais en réalité, les mutations modifiant la longueur de la séquence et nécessitant l'ajout de «gaps» rendent l'homologie positionnelle parfois très aléatoire. Dans les conditions normales de fonctionnement, les séquences d'ADN se dupliquent exactement, sans erreur, grâce à des enzymes de correction au cours des phases de réplication précédant la mitose ou la méiose. Toute erreur de copie est une mutation. Seules les mutations dans la lignée germinale ont un impact sur l'évolution ou la phylogénie. On peut classer les mutations suivant le type de changement observé:

(1) Une substitution est le remplacement d'un nucléotide par un autre. Il existe deux types de substitutions: (a) Les transitions sont des substitutions entre A et G (purines) ou entre C et T (pyrimidines). (b) Les transversions correspondent à toutes les autres substitutions possibles en une purine et une pyrimidine (A C, A T, G C, G T).

(2) Une délétion correspond à la perte d'un ou de plusieurs nucléotides alors qu'une insertion correspond à l'addition d'un ou de plusieurs nucléotides. Lorsqu'une insertion ou une délétion a eu lieu dans une séquence, il faut décaler toutes les autres afin de maintenir l'homologie positionnelle entre les bases de toutes les séquences. On ajoute un «vide» (gap) dans l'une des deux séquences. Il n'est alors pas possible, si l'on ne possède pas d'informations supplémentaires, de savoir s'il s'agit d'une insertion, ou bien d'une délétion; en fait tout dépend de la séquence que l'on prend comme référence (ancêtre). C'est pourquoi, quand cette ambiguïté se présente, le terme «indel(s)» est préféré.

(3) Une inversion est le changement de polarité d'une séquence de deux ou de plusieurs nucléotides.

Les indels, porteurs d'information, doivent être recodés dans une matrice binaire (présence-absence) ajoutée à la matrice des séquences tandis que la zone ayant subi l'indel est exclue de l'analyse. Ceci permet de traiter l'indel comme un seul caractère et non comme une suite de bases. Les zones avec une série de plus de 5 nucléotides T ou A devraient être exclues de l'analyse, car le nombre exact de bases n'est pas déterminé de manière sûre en raison d'arrangements tridimensionnels qui perturbent la migration des fragments marqués donnant un signal précoce ou retardé. Ces zones sont donc souvent à l'origine d'indels de longueur variable qu'il vaut mieux exclure.

Construction d'arbres phylogénétiques

Les reconstructions de phylogénies à partir de données moléculaires (ainsi que de données morphologiques) demandent certaines connaissances, permettant de choisir la méthode appropriée parmi les nombreuses techniques actuellement connues. Il y a plusieurs composantes à la recherche d'arbres phylogénétiques: l'estimation de la topologie (réseau de ramifications) de l'arbre, estimation de la longueur de ses branches et estimation de la solidité des relations phylogénétiques. De nombreuses simulations ont montré que les méthodes utilisées à ce jour sont capables de trouver la «vraie» phylogénie même si les méthodes utilisées n'ont pas un fondement statistique irréprochable (Nei, 1996). La combinaison de plusieurs méthodes aboutit

presque toujours à une résolution plus fine et plus sûre de la problématique. Il existe beaucoup de méthodes de reconstruction phylogénétique: celles qui sont basées sur des matrices de **distance** et celles qui sont basées directement sur l'information donnée, ce sont les méthodes de **parcimonie** et celles de **maximum de vraisemblance**.

Les méthodes de distance passent d'abord par une matrice de distance évolutive calculée à partir des données à examiner. Le neighbor-joining (NJ) travaille en rapprochant des paires de taxa. A la différence de la méthode UPGMA (Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic), le NJ est capable de gérer des matrices résultant de taxa qui n'ont pas évolué à la même vitesse dans les différentes lignées.

La méthode de la **parcimonie maximum** est la plus utilisée actuellement. La parcimonie est basée sur le fait qu'une hypothèse simple est toujours préférable à une hypothèse compliquée. Cela veut dire, dans le cadre d'une reconstruction phylogénétique, qu'on va chercher des arbres qui minimisent la longueur totale de l'arbre: c'est-à-dire le nombre de pas, transformation d'un caractère (**steps**) en un autre, nécessaire pour expliquer un groupe de données. Le pas sera, par exemple, la substitution d'un nucléotide dans le cadre d'une étude moléculaire basée sur des séquences d'ADN. La recherche par la parcimonie va passer tout d'abord par celle de la recherche de **sites informatifs**. C'est-à-dire de sites qui réalisent plusieurs états différents permettant de différencier deux taxa entre eux. Un site peut être variable mais **non-informatif** en parcimonie. C'est le cas, par exemple, d'un caractère réalisant le même état pour tous les taxa sauf un. Dans le cas de la parcimonie, ce site n'est pas informatif mais va contribuer à la longueur de la branche dans le cadre d'un phylogramme. PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) est actuellement le programme le plus utilisé basé sur ce concept (Swofford, 2000).

Le maximum likelihood (ML) ou la méthode de maximum de vraisemblance permet de comparer des arbres obtenus selon des modèles évolutifs différents, mais elle reste incroyablement lente à réaliser sur un ordinateur même très performant. Pour appliquer une approche de ML, il faut spécifier un **modèle du processus évolutif** qui rende compte de la conversion d'une séquence en une autre. Celui-ci peut être entièrement défini ou contenir de nombreux paramètres qui doivent être estimés à partir des données. L'algorithme évalue la **probabilité** que le modèle choisi ait pu générer les données (P (données|modèle)).

Le choix d'une méthode dépend de plusieurs critères de comparaison. Pour Nei (1996), les plus importants sont les suivants: (a) vitesse de calcul, (b) constance dans l'estimation de la topologie (plus on ajoute de caractères, plus on converge vers la «vraie» topologie, (c) tests statistiques des arbres phylogéniques, (d) Probabilité d'obtenir la bonne topologie, (e) fiabilité des longueurs de branches estimées.

Tester la validité des arbres

Parmi tous les caractères utilisés dans l'analyse, certains sont ancestraux et d'autres sont dérivés. Dans le premier cas, on parle de **plésiomorphie**, dans le deuxième d'**apomorphie**. Si ces caractères sont partagés par plusieurs taxons, on parle respectivement de **symplesiomorphie** et de **synapomorphie**. Un groupe monophylétique est défini par des synapomorphies. Les arbres obtenus doivent refléter l'histoire évolutive des taxa considérés et doivent donc être basés sur des synapomorphies. Cela veut dire que les différents états des caractères utilisés doivent être homologues. Tous caractères ayant un état partagé qui doit être expliqué par un cladogramme comportant plus d'un pas évolutif (origine ou perte multiple) sont à considérer comme des caractères **homoplastiques**. Tout caractère homoplastique est causé par une similarité non-homologue (**homoplasie**), qui peut être une non-homologie causée par la présence d'un état (**convergence**) ou l'absence d'un état (**réduction**). Dans la topologie d'un arbre, la proportion d'homoplasie est importante et l'information qui a permis la réalisation de cet arbre est souvent due en grande partie à celle-ci. Différents théoriciens de l'évolution ont développé des indices permettant de tester la fiabilité d'un arbre en tenant compte de la quantité d'homoplasie qu'il contient.

L'indice de consistance CI (Consistency Index) permet de mesurer le degré d'homoplasie (Kluge et Farris, 1969). L'indice d'homoplasie HI (Homoplasy Index) lui est directement lié. Pour $CI=1$, la longueur de chaque caractère est minimale et les homoplasies sont inexistantes. ($HI= 1-CI$). (2) L'indice de rétention RI (Retention Index) rend compte de l'excès relatif d'homoplasie. (3) L'indice de rétention recalculé RC (Rescaled Consistency Index) est défini par le produit des deux derniers ($RC= CI \cdot RI$).

Le test des **bootstrap** de Felsenstein (1985) est un moyen de tester la fiabilité d'une branche dans un cladogramme. Elle consiste à effectuer un ré-échantillonnage des données en procédant à un tirage au hasard avec remise. Une réplication de bootstrap consiste donc à faire un nouvel échantillonnage de données avec le même nombre de caractères mais, ce tirage se faisant avec remise, certains caractères peuvent être présents plusieurs fois, alors que d'autres peuvent être absents. Chaque nouveau jeu de données sert à la reconstruction d'un arbre. Finalement, on produit un arbre de consensus qui rend compte du nombre de fois que les différents clades sont retrouvés dans chaque arbre après chaque réplication. Pour que cette méthode soit statistiquement valable, Hedges (1992) a montré que 1000 réplifications de bootstrap étaient nécessaires, bien que 100 réplifications soient généralement utilisées. Le **jackknifing** établi par Farris (1996) est très similaire aux bootstraps mais au lieu de recréer une matrice artificielle sur la base des données, il reprend la même matrice amputée de 37 % de ses caractères. Le **Decay Index** (Bremner, 1988) est une méthode d'analyse qui recherche les plus petits arbres ne contenant pas un clade donné; c'est-à-dire le nombre de pas qu'il faut pour

casser un noeud interne. Cette valeur, indiquant la solidité d'un noeud, est appelée le « decay index » de ce clade.

Contexte biogéographique

Paléogéographie de l'Océan Indien occidental

L'Océan Indien est bordé par quatre continents: l'Afrique, l'Inde, l'Australie et l'Antarctique (Fig. 76) qui se sont formés il y a plus de 120 Ma suite à l'éclatement du grand continent austral: le Gondwana. Cet Océan est la conséquence de cet éclatement en plusieurs phases qui a duré du Jurassique au début du Tertiaire. Aujourd'hui, il se caractérise par le nombre important de ses hauts fonds ou plateaux sous-marins et par ses dorsales asismiques souvent surmontées d'îles et d'îlots. On interprète ces différentes formations soit comme volcaniques (Maurice, Réunion) soit comme des fragments de continent (Madagascar, Seychelles).

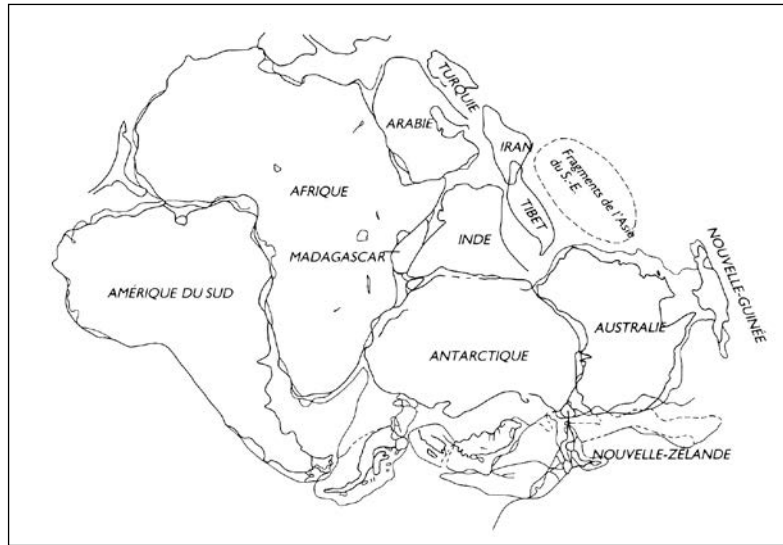


Fig. 76 Le Gondwana il y a 200 MA. C'est un système complexe de dorsales océaniques qui donnera l'Océan Indien quelques millions d'années plus tard (d'après White, 1988).

La compréhension récente de l'histoire et de la morphologie de l'Océan Indien a vu le jour grâce à la découverte d'anomalies magnétiques pour des périodes peu claires comme la fin du Mésozoïque et le début du Cénozoïque (voir cartes dans Scotese et al., 1988). En effet, les éléments ferreux contenus dans les jeunes basaltes en cristallisation au niveau des dorsales océaniques enregistrent la direction du champ magnétique terrestre, permettant ainsi de resituer, au cours des temps géologiques, l'évolution et la position de ces dorsales océaniques.

Sur la base de la position variable des pôles pour l'Inde, l'Antarctique et l'Afrique, Mac Elhinny (1976) a montré que la première séparation entre l'Afrique et le bloc Antarctique, Australie, Madagascar, Inde a eu lieu entre le milieu du Jurassique et le Crétacé inférieur. Le système de dorsales (ride de Davie et zone de fracture du Prince Edward) est responsable de la première ouverture de l'Océan Indien. Rabinowitz et al. (1983) ont précisé que la séparation Afrique-Madagascar a eu lieu entre -165 & -121 Ma. Ensuite, un ensemble complexe de dorsales actives va être responsable de l'éclatement du reste du grand continent gondwanien.

En effet, les cartes paléomagnétiques montrent, vers -80 Ma, la présence d'un système de trois plaques faisant suite à la naissance de deux autres grandes rides dans l'Océan Indien en formation: premièrement la dorsale indienne sud-ouest, responsable de l'ouverture du sud de l'Océan Indien entre les blocs Madagascar-Inde et Antarctique-Australie vers -90 Ma; deuxièmement, la dorsale centrale indienne sépare Madagascar et le bloc Inde-Seychelles vers -80 Ma (Rabinowitz et al., 1983; Storey et al., 1995; Plummer, 1995; Coffin et Rabinowitz, 1997) et donne naissance aux bassins des Mascareignes.

Liens phytogéographiques et biogéographiques de l'île Continent

La présence à Madagascar de nombreux taxa angiospermiens primitifs, reliques et souvent diversifiés semble indiquer une certaine stabilité climatique et biotique de Madagascar (Koechlin, 1972). Différentes études basées sur les bassins sédimentaires (Haq et al., 1988) tendent à le confirmer. Il faut ajouter aussi que Madagascar a subi une dérive très lente et que sa position actuelle est très proche de la séparation indienne d'il y a 88 Ma (Rabinowitz et al., 1983).

La période de dérive des différentes parties du continent gondwanien est contemporaine de la radiation initiale des angiospermes et il est probable que, lors de la première séparation entre Madagascar et l'Afrique, les angiospermes n'étaient pas encore apparues sur la Grande Ile. Herngreen & al. (1982), note d'ailleurs que dans les sédiments de l'Albien-Cénomaniens (milieu du Crétacé) d'Antsiranana (Nord de Madagascar), le pollen d'angiospermes fait défaut aux côtés des gymnospermes et des ptéridophytes. La séparation finale du Gondwana au début du Crétacé supérieur a eu pour résultat la vicariance des nombreuses reliques présentes aujourd'hui encore dans la flore malgache et appartenant à des lignées primitives d'angiospermes (Van Steenis, 1984). On peut citer ici les genres primitifs: *Melanophylla* (Apiales), *Monimia* (Monimiaceae), *Dicoryphe* (Hamamelidaceae). Ces reliques gondwaniennes montrent des affinités asiatiques particulièrement nettes (Dejardin et al., 1973) et témoignent des origines de la Grande Ile.

Mais la flore et la faune malgache actuelle possèdent aussi des taxa qui ne sont pas liés aux processus de dérives continentales. La présence de ces taxa implique une dispersion directe ou indirecte venant de l'ouest (Afrique) ou de l'est (Inde, Pacifique). Ces liens paléogéographiques sont évidemment très controversés. Trois exemples de vicariance et/ou dispersion permettent de mieux comprendre la problématique:

(1) L'exemple de l'origine des lémuriens malgaches. Les lémuriens pourraient avoir divergé de leurs ancêtres prosimiens il y a 40 Ma (Martin, 1993). Cette date est postérieure à la séparation de Madagascar du continent africain. Mc Call (1997) suppose la présence d'une partie émergée de la ride de Davie durant des phases de réduction eustatique combinées avec des activités sismiques liées à la collision de l'Inde et du continent laurasien il y a 45 Ma (Fig. 77). Ces parties émergées qu'il a appelées «Monts Sakalavas» auraient existé pendant la période Eocène-Miocène et pourraient expliquer la présence des lémuriens. Une origine africaine

est aussi avancée par Yoder et al. (1996). Mais la découverte récente d'un fossile lémuriforme au Pakistan permet à Marivaux et al. (2001) de penser que les lémuriens actuels vivant à Madagascar proviennent d'un stock ancestral commun, distribué sur le bloc indo-malgache au Crétacé.

(2) La présence à Madagascar des Iguanidae et des Boinae pose les mêmes questions. Ces familles semblent avoir divergé à la fin du crétacé. Rage (1996) suppose la présence de sauts de puces possibles entre la Grande Ile et l'Inde à travers des plateaux émergés à la fin du Crétacé: pendant les phases où le niveau de la mer a été très bas, le plateau des Seychelles et le continent indien étaient, en effet, beaucoup plus étendus qu'aujourd'hui (Fig. 78).

(3) Les caméléons possèdent une distribution qui pourrait sans problème s'expliquer par l'éclatement du grand continent gondwanien. Mais récemment, Raxworthy & al. (2002) ont montré, grâce à des données moléculaires et morphologiques, que leur distribution actuelle n'est pas liée à une simple vicariance continentale. Cette distribution est liée à une radiation par dispersion océanique. L'hypothèse biogéographique la plus probable est une origine malgache et une dispersion par vagues successives vers l'Afrique ainsi que vers l'Inde et les îles avoisinantes (Comores, Réunion & Seychelles).

En botanique, ces liens sont aussi discutés avec ferveur. Thomasson (1997) plaide également en faveur d'une continuité récente entre l'Afrique et Madagascar en raison de la similitude «entre la structure fondamentale de la forêt (écart familial réduit) et dans le contenu générique» qui existe entre la forêt hygrophile malgache et la forêt est-africaine. Pendant les phases où le niveau de la mer a été très bas entre la Grande Ile et l'Inde, Rage (1996) émet l'hypothèse de sauts de puces possibles grâce à des plateaux émergés à la fin du Crétacé (le plateau des Seychelles et le continent indien

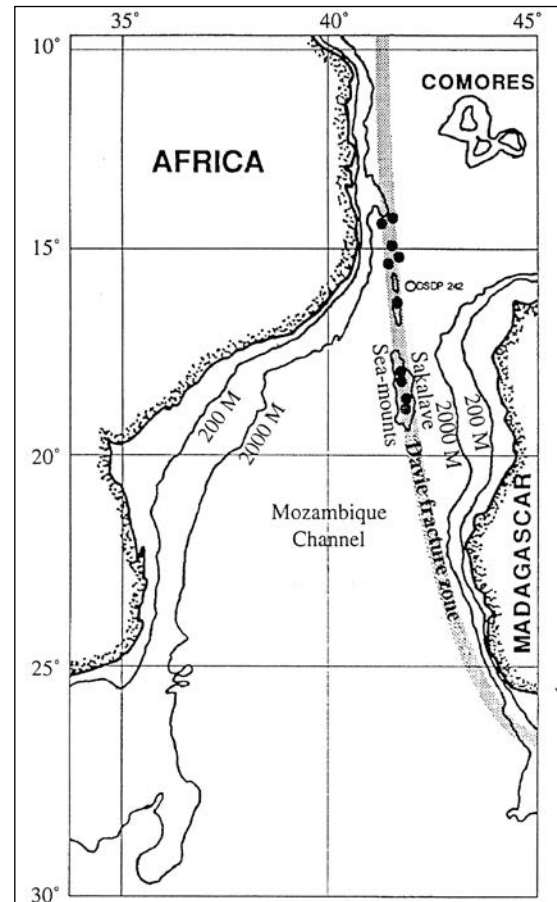


Fig. 77 Connexion possible selon Mc Call (1997) entre Madagascar et le continent africain par les monts Sakalava, partie émergée de la ride de Davie.

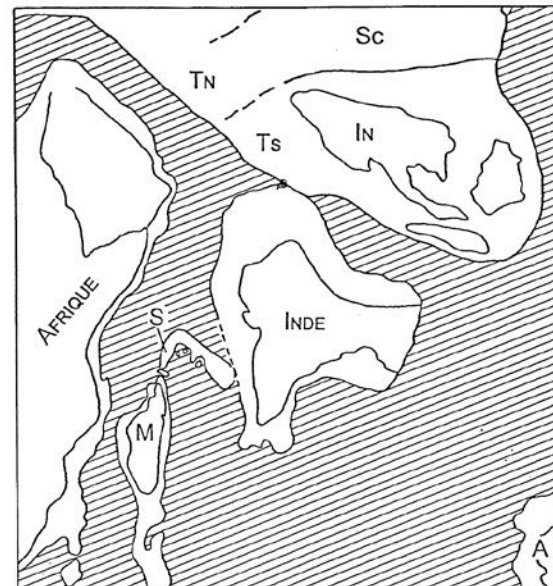


Fig. 78 La voie possible Asie-Madagascar à la fin du Crétacé (d'après Jaeger & al., 1989 modifié d'après Pariat & Segoufin, 1988). A: Australie, IN: Indochine, M: Madagascar, S: plateau des Seychelles, SC: bloc de la Chine du sud, TN: Tibet nord, TS: Tibet sud (publié par Rage, 1996).

étaient beaucoup plus étendus qu'aujourd'hui). Le rôle complexe de la dérive des différentes parties du Gondwana ainsi que les processus géologiques (e.g. volcanisme) et climatiques (e.g. courants océaniques) qui lui sont liés n'est cependant plus remis en cause dans l'origine de la faune et de la flore de Madagascar. C'est la direction et la datation de ces phénomènes qui restent encore mal connus.

La flore et la faune malgache sont donc le résultat de dispersions d'origines diverses à différentes époques. Schatz (1996) résume bien les relations phytogéographiques entre la flore australo-malésienne et malgache par trois modèles de vicariance/dispersion:

(1) Au Crétacé, une dispersion entraînant des types de répartition s'étendant de l'Inde (et/ou de l'Afrique du Sud) jusqu'à l'Amérique du Sud et la région australo-, est-malaysienne à travers l'Antarctique, pendant la période initiale de radiation des angiospermes.

(2) Pendant l'Eocène-Oligocène, une dispersion encore actuelle et également africaine, de taxa laurasiens et ouest-malaysiens via l'Inde avant et après son entrée en collision avec l'Asie par l'intermédiaire d'îles («Lemurian Stepping-Stones») situées dans l'Ouest de l'Océan Indien.

(3) Une dispersion à longue distance, continue et plus récente, due aux vents et aux courants océaniques dominants de l'Est.

Liens insulaires

Le banc des Seychelles

Les îles granitiques des Seychelles sont situées à plus de 900 km de la côte malgache et à plus de 1600 km de l'Afrique et de l'île Maurice. Pourtant Mahé et Praslin possèdent des granites datés du Précambrien (650 Ma) (Braithwaite, 1984). Le banc des Seychelles constitue un micro-continent qui semble avoir été isolé de l'Inde avec laquelle il a été entraîné vers le Nord-Ouest au début

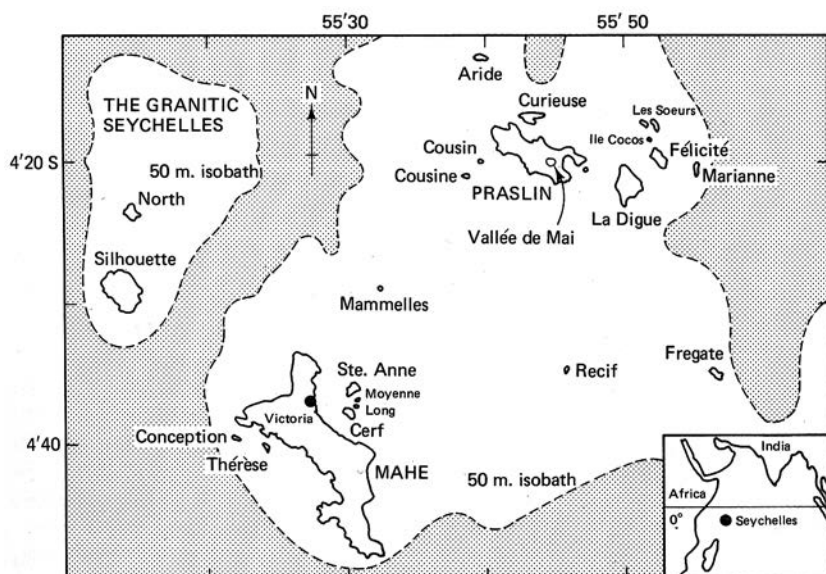


Fig. 79 Carte des Seychelles granitique montrant la limite de profondeur des 50 m et l'expansion possible du banc pendant les périodes de recule eustatique (d'après Kingdon, 1990)

du Tertiaire, il y a 67 à 47 Ma . Cette séparation est liée à différentes activités volcaniques (Plummer, 1995). Les Seychelles ont été très affectées par les fluctuations du niveau de la mer lors des grandes glaciations du Pléistocène (Badyukov et al., 1989). La différence de 60 m avec le niveau actuel a permis un passage entre les îles granitiques (Praslin, Mahé et Silhouette) (Fig. 79). Il n'existe qu'une seule famille endémique des Seychelles: les *Mesusagynaceae* que Shaw (1966) considère comme une relique proche des *Guttiferae*. De même, certains genres de palmiers endémiques de Mahé et Praslin sont considérés comme très anciens (Procter, 1984). Sur les 9 genres endémiques, 6 sont des palmiers. Les îles n'ont semble-t-il jamais été totalement inondées; la flore de l'Archipel est donc très ancienne. Au plan générique, l'affinité de la flore seychelloise semble plutôt indienne ou malgache qu'africaine.

L'archipel des Comores

L'archipel des Comores est constitué de quatre îles volcaniques principales qui se trouvent à l'entrée nord du canal du Mozambique. Certains massifs du nord de Madagascar ainsi que les îles des Comores et la forme en V de son Archipel (dont Mayotte occupe la pointe) sont liés à une activité volcanique tertiaire et quaternaire. Bien que contestée, l'hypothèse d'un point chaud au-dessus duquel aurait « défilé » selon une trajectoire sud-est, nord-ouest puis nord-est, sud-ouest, la plaque somalienne (Emerick & Duncan, 1992) pourrait rendre compte des âges progressivement décroissants vers l'ouest de ces massifs volcaniques (Fig. 80). L'île de Mayotte, avec sa géomorphologie si particulière, est la plus ancienne de ces îles actuellement émergées et aurait subi trois phases de volcanisme entre 15 et 0,5 Ma (Youssouf, 1991).

Le banc du geysier, actuellement immergé, devrait donc dater de plus de 15 Ma. L'affinité entre la flore comorienne et la flore malgache est certaine. La présence du banc du Leven, long d'une centaine de

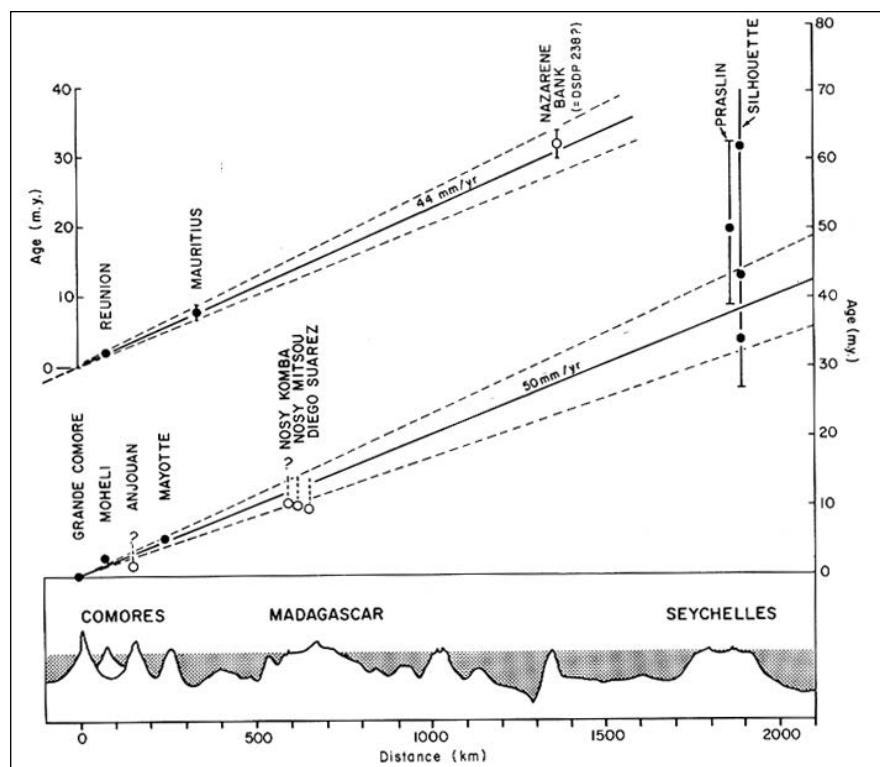


Fig. 80 Coupe de l'archipel des Comores aux Seychelles représentant les différents âges du volcanisme dans cette région. Une vitesse de migration de 50 mm/an pourrait rendre compte de l'âge progressif du volcanisme entre le nord de Madagascar et les Comores (d'après Emerick & Duncan, 1982).

kilomètres à l'extrême nord-ouest de Madagascar entre la Montagne d'Ambre et l'Archipel des Comores pourrait expliquer en partie cette affinité. En effet, ce banc à aspect tabulaire présente des sédiments coralligènes pouvant être attribués à la présence d'un récif corallien durant les périodes les plus froides du Würm (Daniel et al., 1972).

Les Mascareignes

A l'extrémité méridionale du plateau des Mascareignes se dressent successivement d'Ouest en Est: la Réunion, l'île Maurice et l'île Rodrigues (Fig. 81). Située à 800 km. à l'est de la Réunion, l'île Rodrigues est la partie émergée d'une ride du même nom. Cette île datée entre 1,3 et 1,5 Ma. (Battistini, 1972) semble être le sommet d'un volcan qui a subi une érosion récente (Mc Dougall et al., 1965). L'île Maurice est issue d'une zone de faiblesse située à la jonction entre la dorsale est-indienne et la transformante de Chagos-Laccadives dont elle est issue, il y a environ 10 Ma (Montaggiani & Nativel, 1988). La réactivation vers 2-3 Ma. (Battistini, 1972) d'une paléodorsale, inactive depuis 60 Ma, pourrait être à l'origine du volcanisme de la Réunion (Upton & Wadsworth, 1965). La flore des Mascareignes est une entité propre; la présence de certains taxa présents à la Réunion mais pas dans l'île Maurice, semble plutôt liée à des dispersions récentes (e.g. *Barringtonia asiatica*). La flore des Mascareignes possède une affinité certaine avec la Grande Ile toute proche, mais certains taxa ont une affinité malaisienne et papouasienne pouvant s'expliquer par des apports récents liés à la direction des courants marins venant de l'est, sans doute prédominants depuis des temps géologiques anciens dans l'océan Indien (Wasser & Lovett, 1993).

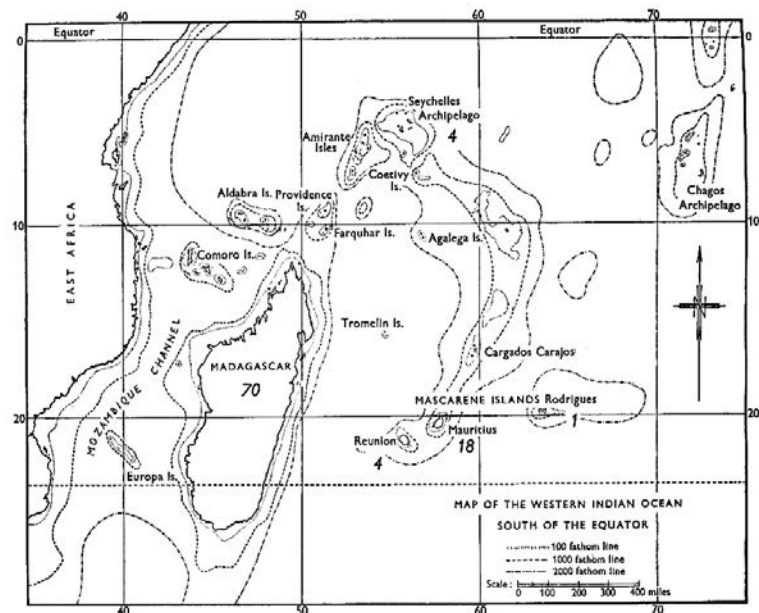


Fig. 81 Distribution du genre *Pandanus* sur les îles de l'Océan Indien occidental. Les chiffres représentent le nombre d'espèces connues sur ces îles au moment de l'article de Vaughan & Wiehe (1952).

Climats, géomorphologie et phytogéographie de Madagascar

Il est évident que la composante temps doit être invoquée pour expliquer l'originalité de la flore et de la faune malgaches mais un autre facteur a favorisé l'évolution et la différenciation des espèces: la variété des milieux naturels (Battistini, 1996). Madagascar possède, en effet, la gamme de tous les milieux naturels qui caractérisent le monde tropical. En plus d'une histoire géologique complexe, c'est grâce à la variété géomorphologique et climatique que l'extrême

diversification de sa flore et de sa faune endémique a pu voir le jour.

Au niveau de la géologie, Madagascar possède un vieux socle précambrien cristallin et métamorphique hérité du Gondwana. Le relief du socle malgache est aujourd'hui complexe et varié, héritage de sa longue histoire. Ce socle est recouvert essentiellement à l'Ouest par une couverture sédimentaire. Le relief de la couverture sédimentaire et du vieux socle granitique est entrecoupé par des roches ignées provenant d'activités volcaniques du Tertiaire (massif du Tsaratanana au Nord, où se trouve le point culminant de l'île: 2876 m et massif de l'Ankaratra, 2643 m, au sud d'Antananarivo). Le relief montre de façon très marquée cette opposition géologique entre les régions orientales et occidentales. En effet, le profil transversal est marqué par une forte dissymétrie entre les deux versants: à l'est, l'altitude s'élève rapidement pour atteindre les régions centrales; vers l'Ouest, le relief s'abaisse de façon beaucoup plus progressive vers des régions basses infiniment plus étendues. La géomorphologie actuelle du socle est profondément marquée par des phénomènes d'érosion qui prennent à Madagascar une ampleur extraordinaire. On citera certaines régions karstiques qui correspondent à des calcaires jurassiques fortement érodés. C'est le cas des « Tsinky » (lames acérées de calcaire) de l'Ouest (Bemaraha) et du Nord (Ankarana) où le taux d'endémisme est important.

Madagascar présente aussi une véritable mosaïque sur le plan climatique. Les moussons de l'Océan Indien se retrouvent aussi à Madagascar, mais leur virulence diminue d'Est en Ouest et du Nord au Sud en raison de la morphologie de l'île et de la proximité des côtes africaines. C'est donc la dissymétrie orographique de Madagascar qui joue un rôle essentiel dans la répartition de la pluviométrie. Selon Battistini (1996), c'est la combinaison des données de la pluviométrie et de la température qui permettent, globalement, de distinguer à Madagascar cinq grandes régions climatiques (données chiffrées reprises de Kœchlin & al., 1974).

(1) 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, avivées 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 entre 2000 et 3500 mm, mais peut atteindre 5000 mm par endroits. Les températures moyennes sont élevées, avec des écarts saisonniers faibles (moyenne annuelle $\pm 24^\circ$, écarts $\pm 2^\circ$).

(2) 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 et 800 mm. La température moyenne annuelle est de $24-26^\circ$ avec un grand écart saisonnier $12-16^\circ$.

(3) Au centre, les Hautes Terres ont un climat tropical de montagne, avec des températures plus faibles que dans le reste de l'île et 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 à 2300 mm. Les températures

moyennes annuelles sont basses, comprises entre 17 et 18°. Les moyennes des mois les plus chauds ne dépassent que rarement 27° et les mois les plus froids 7°. Au dessus de 1500 m, le climat rejoint le type humide froid avec des températures inférieures à 0° dans les mois les plus froids.

(4) 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. La température moyenne annuelle oscille autour de 24°. La saison la plus chaude est celle des pluies avec des températures ne dépassant pas 40°.

(5) La région du Sambirano, dans l'extrême Nord-Ouest, constitue une étroite enclave humide. Cette humidité est apportée par les vents du Sud-Est, déviés jusque-là par la présence de grands massifs montagneux (e.g. massif du Tsaratanana). La pluviométrie est importante, avec une saison sèche moins marquée que dans l'Ouest. La température est plus élevée que sur la côte Est (moyenne annuelle: 26°).

La répartition actuelle des espèces végétales est fortement dépendante des caractéristiques climatiques et géomorphologiques du milieu. Madagascar possède donc plusieurs domaines floristiques liés à ces

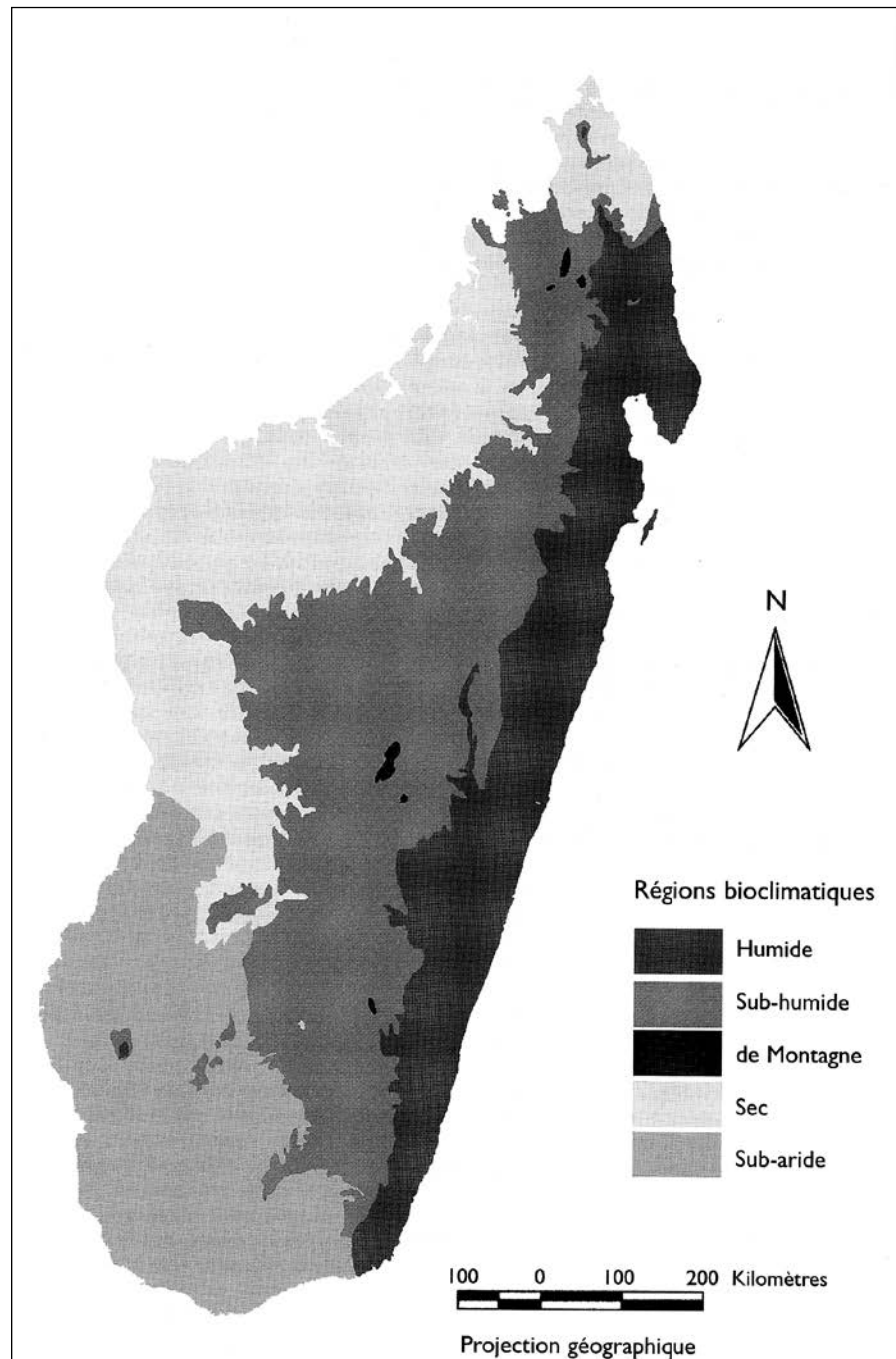


Fig. 84 Carte résumant les grandes régions bioclimatiques de Cornet (1974) à cinq catégories (publié par Schatz, 2001).

différents climats. La phytogéographie de la Grande Ile a fait l'objet de nombreux travaux durant les dernières décennies: Perrier de La Bâthie (1921) fut le premier à classer les différents domaines phytogéographiques. Il a été suivi de nombreux travaux (Humbert, 1951, 1954; Guillaumet & Koechlin, 1971; Cornet, 1974; Lowry, Schatz & Phillipson, 1997).

Ces domaines floristiques se définissent comme suit (Figs. 82, 83):

- A l'Est, Les forêts denses humides forment une bande continue du Nord (au Sud d'Antalaha) au Sud (Fort-Dauphin), du niveau de la mer à 800 m d'altitude, incluant la péninsule de Masoala. La limite supérieure est quelque peu arbitraire et discutée par différents auteurs (Lowry, Schatz et Phillipson, 1997). Actuellement, cette forêt originelle est sujette à une déforestation intense en vue de la production de charbon, unique ressource énergétique, et de terrains fertiles pour la culture du riz sur «tavy». A une altitude plus élevée, les forêts ombrophiles de montagne prennent le relais entre 800 et 1400 m, selon les facteurs édaphiques (Guillaumet & Koechlin, 1971). Les forêts de haute montagne (1400-2000 m) se trouvent dans les plus hauts massifs de l'île au Nord (Marojejy, Tsaratanana) et au Centre-Est (Andrigitra, Ankaratra). Ces forêts buissonnantes coïncident avec « la sylve à lichens » de Perrier (1921) et avec « les forêts montagnardes sclérophylles » de Guillaumet & Koechlin (1971). A très haute altitude (>2000 m), les endroits exposés sont caractérisés par « une broussaille éricoïde » (Humbert, 1951) nommée ainsi à cause des nombreuses éricacées qui y croissent.

- Au Nord-Ouest, les forêts denses humides du Sambirano (Perrier de la Bâthie, 1921) en dessous de 900 m contrastent nettement avec les « forêts décidues de l'Ouest » (Guillaumet & Koechlin, 1971) qui caractérisent la bande Ouest de l'île entre la région d'Analamenera et de l'Ankarana au Nord et de la Tsiribihina au Sud (en excluant la vallée du Sambirano). A l'Extrême-Sud, c'est « le fourré décidu de l'Ouest » (Guillaumet & Koechlin, 1971) qui les remplace, caractérisé par des plantes « cactiformes ».

- Les Hautes-Terres ne possèdent, aujourd'hui, plus que quelques patchs forestiers dans les vallées, seuls témoins de ce que devait être la végétation originelle (e. g. Ambohitantely). La végétation originelle a été ravagée par les feux allumés par les premiers habitants de Madagascar. Le sol, à l'origine fertile, s'est appauvri par l'effet lessivant des pluies et n'est plus, aujourd'hui, qu'une cuirasse soumise à une forte érosion. La couleur rouge des sols ravagés par l'érosion donnent à Madagascar un de ses surnoms: l'Ile Rouge.

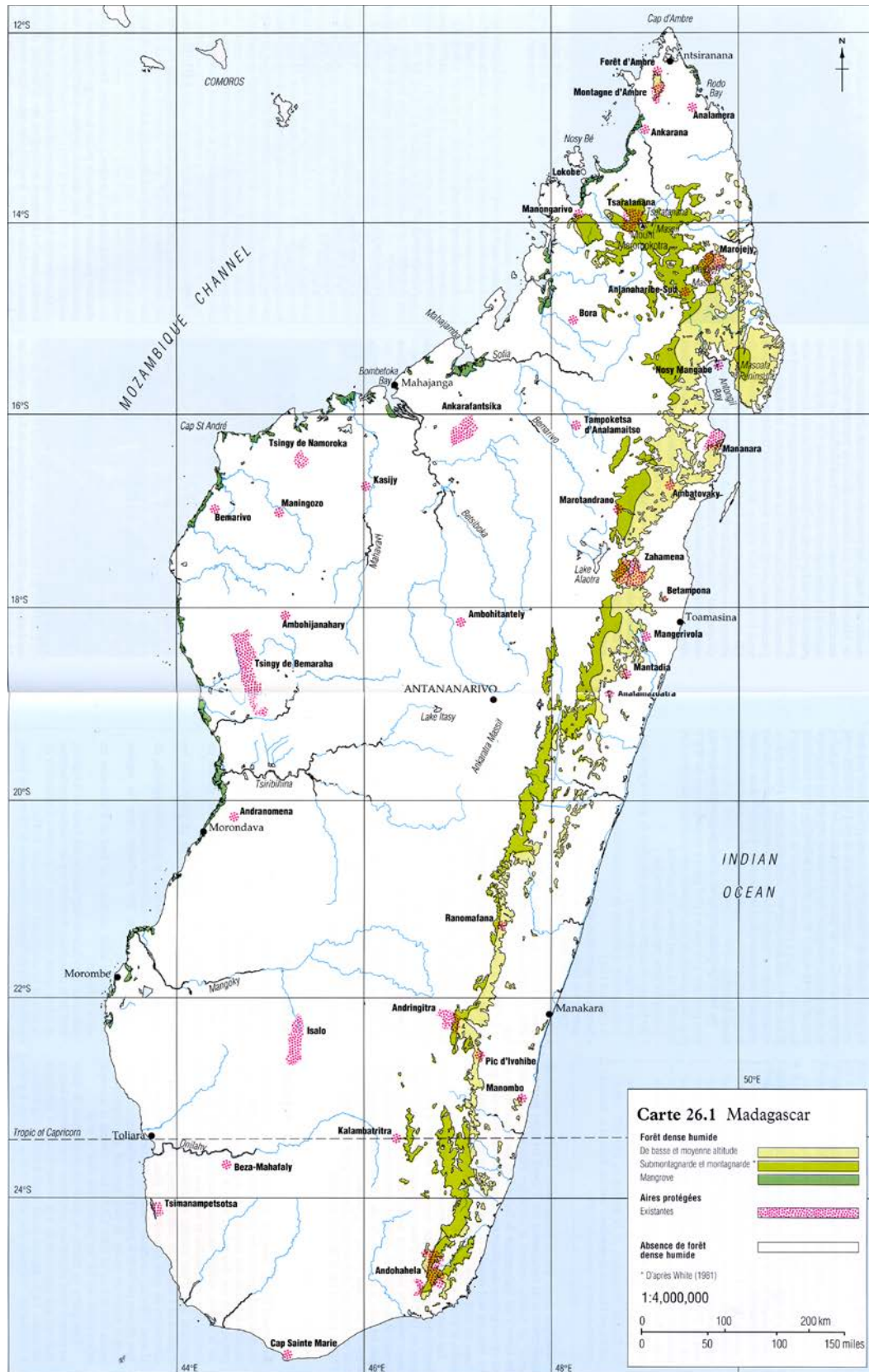


Fig. 82 Carte de Madagascar montrant les zones de forêt dense humide en 1982 et les zones protégées en rouge (d'après de Monza, 1992). Le Parc de Masoala, nouvellement créé, habrite les plus vastes forêts tropicales denses humides de la Grande Ile.

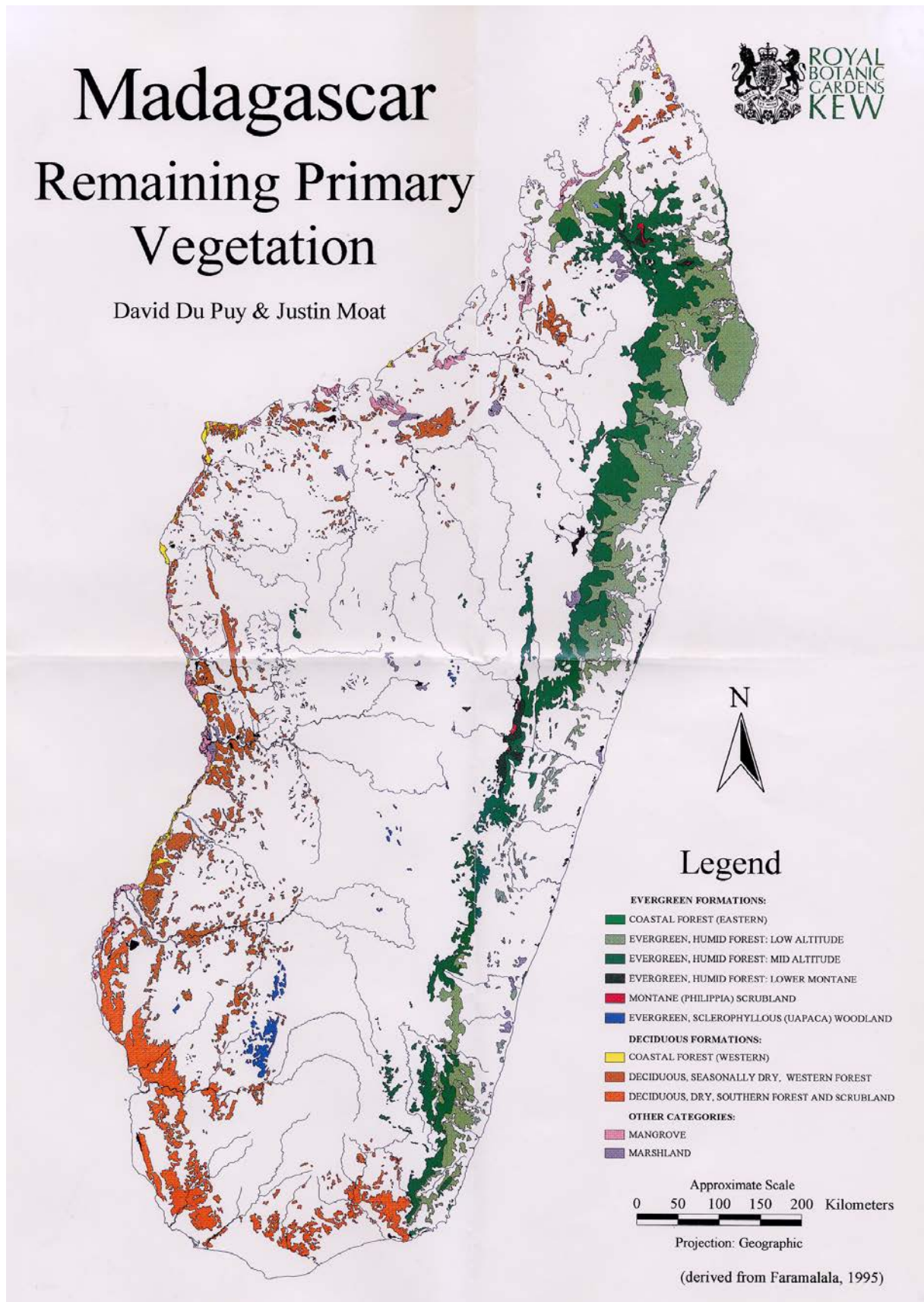


Fig. 83 Carte de Madagascar montrant les zones de forêts encore présentes sur la Grande Ile grâce aux données actuelles analysées en utilisant les techniques du Système Informatiques Géographiques (SIG), d'après Du Puy & Moat (1996).

Les buts et le contexte de ce travail

Les taxa à répartition disjointe ont une signification biogéographique pour la compréhension de l'évolution des familles. À cet égard, les organismes se trouvant sur le pourtour de l'Océan Indien représentent un matériel favorable, car le contexte paléogéographique est bien connu, ce qui permet de surmonter une partie de l'inconnue temporelle de la problématique de l'évolution et de l'âge de divergence des taxa, quel que soit le niveau taxonomique considéré.

Le genre *Pandanus* s'est richement développé à Madagascar avec une centaine d'espèces, ce qui fait de la Grande Ile un lieu de spéciation tout aussi important que la Nouvelle-Guinée, les Philippines ou Bornéo. Madagascar revêt donc une grande importance pour la compréhension générale du genre et de la famille. Les taxa malgaches sont encore mal connus. Les travaux taxonomiques réalisés sur les *Pandanus* malgaches sont lacunaires. C'est surtout l'ancienneté et la qualité des récoltes qui font défaut. De nouvelles missions ont donc été nécessaires avant d'entreprendre l'étude des *Pandanus* malgaches. Ces nouvelles expéditions ont aussi permis la récolte de matériel séché par du silica-gel pour des études moléculaires. En effet, des investigations indépendantes des données morphologiques sont indispensables à toute tentative de discussion concernant la position systématique et biogéographique des *Pandanus* malgaches. Ce nouveau set de données permet, de manière neutre, de révéler les polarités et la validité des données micromorphologiques et macromorphologiques accumulées pendant ces dernières décennies. Grâce à plusieurs missions entre 1996 et 2000, nous avons pu récolter près de 150 spécimens à Madagascar, dans les îles avoisinantes et en Afrique. Ces nouvelles récoltes, déposées dans différents herbiers européens et à Madagascar (cf. Annexe), avaient pour but de compléter et réviser les informations concernant la famille des *Pandanaceae* et ainsi d'augmenter les informations relatives à la biologie des *Pandanus*. Ces nouvelles informations ont été complétées par des visites dans les principaux herbiers réunissant les anciennes récoltes de *Pandanaceae* (Fig. 85): Antananarivo (TAN), Florence (FI), Genève (G), Kew (K) et Paris (P).



Fig. 85 Une des vitrines de l'imposante collection Martelli de l'Herbier Tropical de Florence (FI). L'infrutescence plurisyncarpique appartient à la section *Dauphinensia*, plus précisément à *P. rabaensis* des côtes de l'Afrique de l'est.

Quatre aspects se sont dégagés de ces missions et constituent les sujets principaux de ce travail.

(1) Aux Seychelles, la découverte de la fleur mâle de *Pandanus hornei* ainsi que la récolte de plus de 15 spécimens du sous-genre *Martellidendron* à Madagascar nous ont permis de réaliser une étude moléculaire et morphologique approfondie de ce groupe d'espèces passionnant pour l'étude de la biogéographie de Madagascar et de l'Océan Indien.

(2) Les nombreuses missions dans les massifs du nord de Madagascar nous ont permis de réaliser une approche phytogéographique et taxonomique des espèces croissant à haute altitude dans le Nord de Madagascar.

(3) La découverte et la redécouverte de plusieurs espèces ont permis des études ciblées sur des sections peu connues de Madagascar (sect. *Rykiella*, et *Imerinenses*) qui ont une importance capitale dans la phylogénie des *Pandanus* malgaches et des révisions complètes de sections dans un état taxonomique peu satisfaisant (sect. *Dauphinensia*, sect. *Martellidendron*).

(4) Les missions entreprises ces dernières années ainsi que les travaux réalisés en herbier nous ont permis aussi des études de synthèse sur l'endémisme et la biogéographie des *Pandanus* à Madagascar et en Afrique.

Résultats

La plupart des investigations réalisées dans le cadre de ce travail ont été publiées ou sont sous presse. Pour cette raison, nous allons donner un bref résumé de nos résultats, plutôt que trop de détails que l'ont retrouve dans les publications originales. Un autre aspect de ces résultats peut se lire dans les annexes qui comprennent la liste de toutes les récoltes réalisées pendant ce travail sur la Grande Ile et les îles avoisinantes.

Travaux sur *Pandanus* subg. *Martellidendron*

Article I. Dans une première partie, nous donnons pour la première fois la description de la fleur mâle de *P. hornei*, espèce endémique de la section *Seychellea* des Seychelles. Cette découverte permet de renforcer sa position taxonomique au sein du sous-genre *Martellidendron*. *Pandanus* subg. *Martellidendron* apparaît comme un groupe basal au sein du genre. Sachant que les îles granitiques des Seychelles sont une partie de l'ancien grand continent Gondwana, cette découverte est importante pour la biogéographie de l'Océan Indien et la phylogénie de la famille des Pandanaceae.

Article II. Une deuxième partie fournit une révision taxonomique des espèces malgaches de la section *Martellidendron*, deuxième section de *Pandanus* subg. *Martellidendron*. Cette section comprenait 6 espèces dont une seulement est connue par des fleurs mâles et femelles. Des recherches en herbier et sur le terrain ont permis de fournir les éléments nécessaires à la révision de la taxonomie lacunaire de cette section. Au vu des données micromorphologiques,

architecturales et phytogéographiques, le nombre d'espèces est réduit; une nouvelle espèce, *P. gallinarum* Callmander de la réserve de la Biosphère de Mananara-Nord sur la côte Est est décrite. *Pandanus karaka* Martelli est transféré dans cette section, 30 ans après avoir été rangée dans la section *Dauphinensia*. Une clé de toutes les espèces actuelles de la section est proposée; finalement, une discussion s'engage sur le rôle important joué par *Pandanus* subg. *Martellidendron* dans le contexte de la phylogénie de la famille des Pandanaceae ainsi que dans la biogéographie de l'Océan Indien.

Article III. Une troisième partie rend compte d'une étude cladistique sur des données moléculaires de la famille des Pandanaceae. Nous publions les premières études phylogéniques basées sur des caractères moléculaires: 4 fragments de l'ADNcp sont utilisés: *trnL* (UAA) intron, *trnL* (UAA)-F (GAA), *trnS* (UGA)-*ycf9* et *atpB-rbcL* intergéniques spacers, dans le but d'élucider les relations intergénériques de la famille. Le genre *Pandanus* est montré comme clairement polyphylétique. *Pandanus* subg. *Martellidendron* croissant à Madagascar (6 spp.) et aux Seychelles (1 sp.); il fait partie d'un clade vicariant du genre indo-malaisien et pacifique *Freycinetia*, est élevé au rang de nouveau genre. *Sararanga* est considéré comme un genre basal proche du clade *Martellidendron-Freycinetia*. Le genre le plus répandu dans le monde, *Pandanus*, semble être le résultat de plusieurs événements paléogéographiques à Madagascar: la présence d'espèces reliques (e.g. *P. perrieri*, *P. insuetus*) ou les espèces isolées morphologiquement de la côte Est, le montrent. La flore des Pandanaceae de la Grande Ile a plusieurs origines d'âges différents. Certaines lignées sont liées à la rupture entre l'Inde et Madagascar et d'autres sont d'âges plus récents, de radiation rapide et de spéciation ou de dispersion à longue distance. Les implications globales pour la phylogéographie et la systématique de la famille dans le contexte de la biogéographie de l'Océan Indien sont discutées. Des changements de nomenclature sont proposés.

Travaux relatifs aux massifs montagneux du nord de Madagascar

Article IV. Une expédition récente dans le massif peu connu du Tsaratanana au nord-ouest de Madagascar a permis de décrire une nouvelle section (sect. *Tridentistigma*), taxonomiquement et biogéographiquement isolée au sein des *Pandanus* malgaches. Le stigmate, terminé par trois dents, est un caractère connu seulement du sous-genre indomalaysien *Rykia*. Avec les espèces montagnardes de la sect. *Acanthostyla*, c'est la deuxième section dont les membres se trouvent en haute altitude, dans les massifs du nord de Madagascar. Sa position systématique et biogéographique est discutée.

Article V. D'autres investigations récentes sur le terrain ainsi que dans les herbiers ont permis d'acquérir des informations nouvelles sur les Pandanaceae des montagnes du Nord de Madagascar. Deux nouvelles espèces de la section *Acanthostyla* sont décrites. Une discussion focalisée sur les espèces de la sect. *Acanthostyla* poussant en altitude à Madagascar est proposée.

Article VI. La découverte d'une nouvelle section et de nouvelles espèces a permis de préciser la systématique et la chorologie du genre *Pandanus* croissant en altitude dans les massifs du Marojejy, Manongarivo, Montagne d'Ambre, Masoala et du Tsaratanana. Des éléments nouveaux sur cette famille si caractéristique des formations forestières malgaches d'altitude ont été synthétisés. Une étude de la phytogéographie régionale des Pandanaceae des massifs du nord de Madagascar est présentée.

Travaux taxonomiques et phytogéographiques

Article VII. Un premier article réunit les informations relatives à de nouvelles découvertes concernant deux sections peu connues de Madagascar. *Pandanus imerinensis* et *P. macrophyllus* étaient placées jusqu'à récemment dans *Pandanus* sect. *Rykiella* mais trop de caractères les isolaient des autres espèces de la section (stigmates spiniformes non-caduques, architecture et micromorphologie foliaire). Pour toutes ces raisons, la section *Imerinenses* a été décrite comme nouvelle section endémique des forêts de basse altitude de la côte est de Madagascar. *Pandanus macrophyllus* a été laissé seul dans la section *Rykiella*. Leur position taxonomique respective reste peu claire. Récemment, nous avons trouvé la fleur mâle de *P. imerinensis* et nous avons redécouvert une infrutescence mûre de *P. macrophyllus*; ces récoltes sont importantes pour caractériser ces sections taxonomiquement isolées. Dans cet article, nous décrivons donc pour la première fois, la fleur mâle et le pollen de *P. imerinensis* ainsi que l'infrutescence femelle de *P. macrophyllus*. Leur relation au sein du genre *Pandanus* est discutée. Cette partie est suivie d'une clé des espèces à stigmates spinescents malgaches affines.

Article VIII. Un deuxième article propose la révision taxonomique de *Pandanus* sect. *Dauphinensia*, une des 4 sections non-endémiques de Madagascar. Cette révision est basée sur des travaux réalisés dans les herbiers et sur nos données de terrain. Les caractères de l'anatomie foliaire, de la morphologie du pollen ainsi que la morphologie florale sont utilisés; 6 espèces sont connues pour Madagascar. Une nouvelle espèce est décrite: *P. kimlangii*. Une clé des espèces malgaches de la section est tentée et une approche phytogéographique concernant les espèces altitudinales et côtières de la section est discutée.

Travaux de synthèse sur l'endémisme et la biogéographie des Pandanus à Madagascar et autres travaux

Article IX. Cet article va paraître dans le livre « *The natural history of Madagascar* » édité par S. Goodman et J. Benstead. Il résume l'article précédent avec un regard ciblé uniquement sur les Pandanaceae malgaches. Il présente très brièvement la biogéographie des *Pandanus* malgaches, leur répartition au sein de la végétation malgache et leur importance économique sur la Grande Ile. Un tableau présentant toutes les espèces connues actuellement à Madagascar est publié. Cette liste est agrémentée d'informations phytogéographiques et de noms vernaculaires.

Article I

Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaceae) part 1:
New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. Seychellea)
from the Seychelles.

M. W. Callmander

Webbia 55 (2): 317-329. 2000.

Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaeae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*) from the Seychelles

Martin W. Callmander

Université de Neuchâtel
Institut de Botanique
Laboratoire de Phanérogamie
Case postale 2, CH-2007 Neuchâtel

Pandanus sottogenere *Martellidendron* (Pandanaeae) parte I: nuove scoperte su *Pandanus hornei* Balf. f. (sez. *Seychellea*) dalle Isole Seychelles. — *Pandanus hornei* é la sola specie del sottogenere *Martellidendron* che cresce al di fuori di Madagascar. Alcune osservazioni ai microscopi elettronico e ottico del fiore maschio recentemente scoperto nelle isole Seychelles, dimostrano la fondatezza della sezione *Seychellea* e della sua collocazione naturale nel sottogenere *Martellidendron*. Questo sottogenere presenta un elevato plesiomorfismo, che lo situa alla base del genere *Pandanus*. La sua posizione sistematica permette di rafforzare alcune ipotesi sulla biogeografia dell' archipelago delle Seychelles.

Key words: *Pandanus*, subg. *Martellidendron*, biogeography, Seychelles Islands, taxonomy.

The paleotropical genus *Pandanus* comprises 700 species of trees and shrubs divided into eight subgenera and fifty-four sections. The subg. *Martellidendron* comprises two sections: sect. *Martellidendron* described by PICHI-SERMOLLI in MARTELLI AND PICHI-SERMOLLI (1951), is endemic to Madagascar whereas sect. *Seychellea* described by ST. JOHN (1967), is endemic to the Seychelles Islands.

The subg. *Martellidendron* differs from other *Pandanus* subgenera by many characters unique to the genus. The number of stigmas is constant among all species and within species. Each drupe is characterized by two reniform opposite stigmas that form a cross on the top of the pileus. The endocarp is not continuous, rather a mass of longitudinal fibers goes through it between the two seed locules. All species are basically hermaphroditic. Indeed, staminate flowers invariably bear a pistillode with two carpelodes and the syncarp bears staminodia around the base of each drupe. Other characters that separate the subgenus from the others include the anther structure is unique in the genus in that the connective only has 2-4 tracheid elements in the xylem, and by the fact that the lateral part of the connective and the proximal part of the anther walls have no endothelial thickenings (HUYNH 1993). Its pollen has an imperfect tectum and a 3-layered exine (HOTTON & AL. 1994), and the aperture is variable along the longer axis of the grain while most of the other species have a spinulose and perfect tectum.

The *Pandanus* flora of the Seychelles is well known and comprises four species revised by ST JOHN (1961,1967). Among these, *Pandanus hornei* is remarkable in that it is the only species of subgenus *Martellidendron* that occurs outside of Madagascar. It belongs to the monospecific sect. *Seychellea* while all Madagascarian species belong to sect. *Martellidendron*.

The taxonomic position of sect. *Martellidendron* is well known. However the taxonomic position of sect. *Seychellea* remains unclear because the presence of staminate flowers was undocumented. During a recent expedition to the Seychelles, we collected plant material in order to characterize the taxonomic position of this species and to analyse its biogeographical significance.

In this paper, we provide the first description of the staminate flower for the species and discuss the taxonomic and biogeographic implication of the discovery.

METHODS

For light microscopy, parts of fresh flowers preserved in ethanol were passed through toluol, then embedded in paraffin, and with a microtome sectioned. The preparation obtained was stained in astra-blue and safranine or in phlorogucinol-HCl then mounted in Eukitt. Some hand-sections were also made with the same coloration.

Parts of the staminate flower were also investigated by scanning electron microscopy. Pollen grains were acetolyzed then passed through the critical point dryer and sputter-coated with 23 μm of gold. The other part of the flower were not acetolyzed. A Philipps XL 20 was used for scanning electron microscopy.

For observation of micromorphology of the leaves, we acetolyzed some parts of leaves following the method described in HUYNH (1971).

DESCRIPTION OF THE MALE FLOWER

Terminal inflorescence hanging up in the middle of the clump of leaves. The trigonous peduncle is 128 cm in length and 2.5 cm in diameter, bears 18 bracts of which the first five are sterile; the internodes are from 9-17 cm in length except between the first and the second which is 32 cm; the bracts are lanceolate and flagellate; the lowermost is 169 cm length, 10 cm wide in the middle and 4 cm at base; the midrib is armed from 46 cm to the base with little prickles (1 mm long) densely arranged with a maximum space in between 1.5 mm, the costal ribs are armed from 28 cm with prickle 2-3 mm in length and spaced 2-6 mm from another and are smaller and nearer to the top of the bracts; the dried bracts are yellowish in the lower 1/3 and greenish in the remaining part; the second bract is smaller than the first (154 cm) and the third is 115 cm long, the last two apical inflorescences have an abortive bracts.

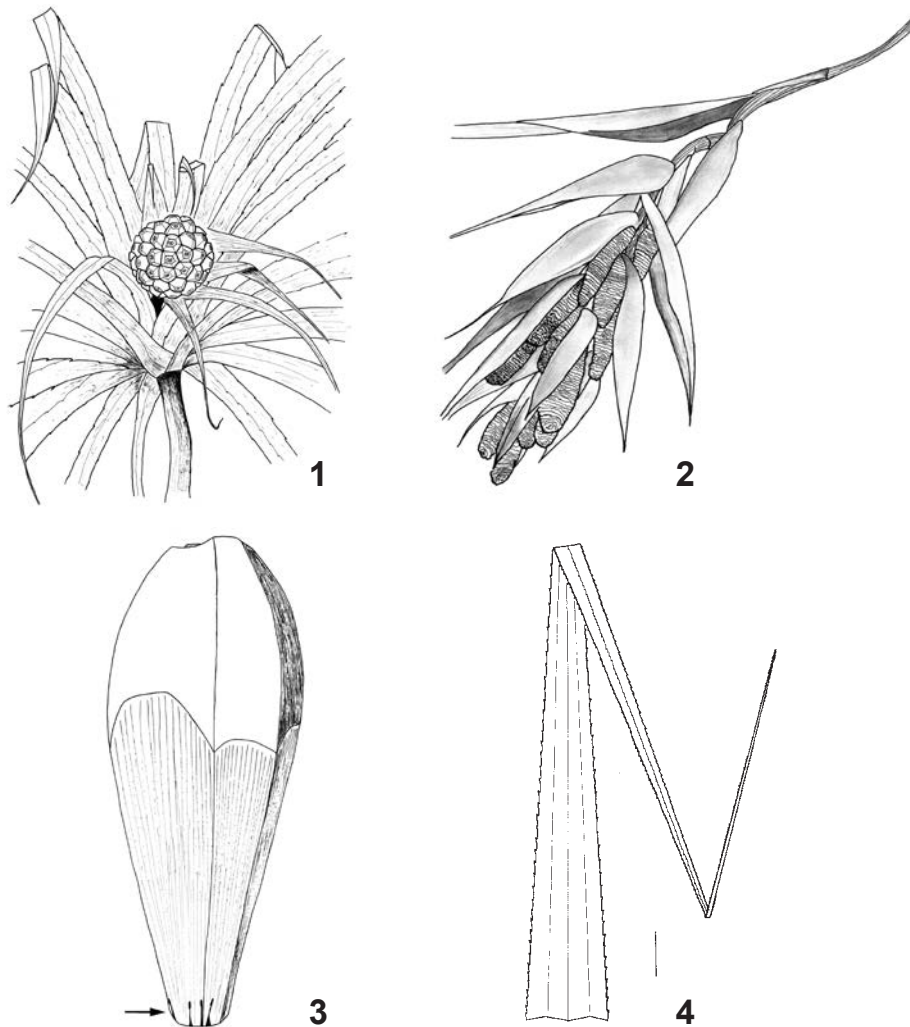
The peduncle holds 15 inflorescence spikes of which the first seven are covered by the bracts, the maximum size is 27 cm length and 4.5 cm wide; the pedunculate flowers are densely arranged on each spike of the inflorescence (on 1cm there are more than 10 flowers); 80-100 stamens per flower disposed on a plate, the edge is bearing 10-15 non-vascular appendage supported by a stamen column with a circle section, 3-3.5 mm in diameter and 7-10 mm high; the anther filament is 9-11 mm length and 0.15 mm diameter with a little bulge at base, narrower in the summit and makes an inflexion so that the

insertion is at a higher level than the base of the anther, anther linear 5-5.5 mm length; pistillode in the middle of the apical disc divided in two part in the last third, 1.5-1.6 mm wide and 3-3.5 mm high, two opposite reniform stigmas on the top.

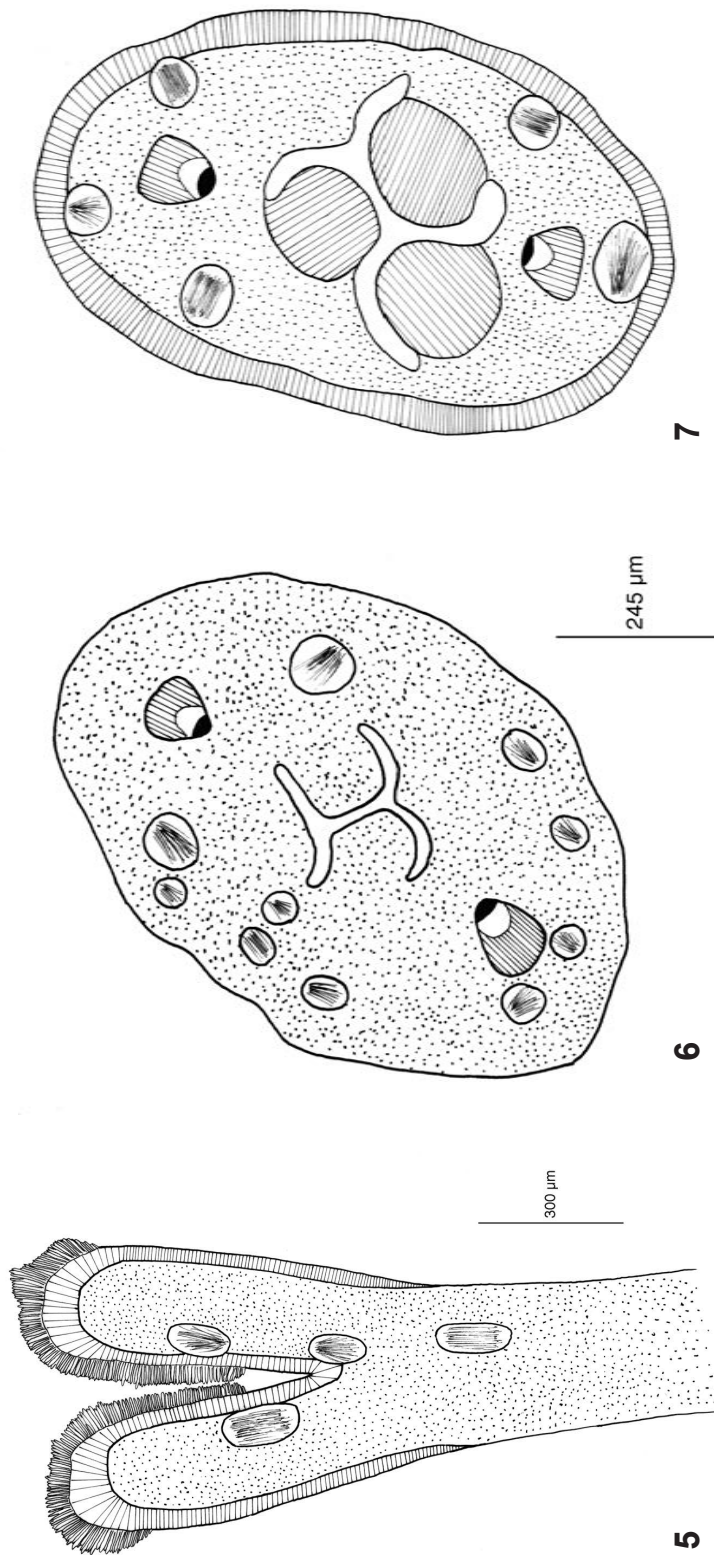
Reniform to obovoid pollen grains, 30 μ m long with an imperfect tectum and an aperture variable along the longer axis of the grain.

Staminodes arranged around the base of each drupe, 30-40 disposed essentially in their angles, 1.2 cm at maximum high but 0.7-0.8 cm in general; anther filament clearly enlarged at base; 10 % of staminodia bear a stamen filet without anther; the anther has four pollen sacs.

Material studied: Seychelles Islands, Mahé, Mare aux cochons, in swamps 04°44'01" S, 55°24'15" E, alt. 150 m, 22 February 1999, Callmander S093 (NEU).



Figs 1-4 *Pandanus hornei*. 1 Upper part of a branch, showing leaves and a mono-syncarpic infructescence. 2 Staminate inflorescence. 3 Drupe in lateral view, showing staminodes around it base (arrowed) and stigma dotted. 4 Leaf apex.



Figs 5-7 *Pandanus hornei* **5** Longitudinal section of pistillode showing two stigmas above, lignified epidermis (hatched), and parenchyma (dotted) with four raphide cells within (the vascular bundle not represented). **6, 7** Transverse sections in the unforked part of a pistillode, at basal and upper level respectively; each section has two vascular bundles on its longer axis (black: xylem of the vascular bundles). **7** shows lignified elements (hatched) in center and at periphery.

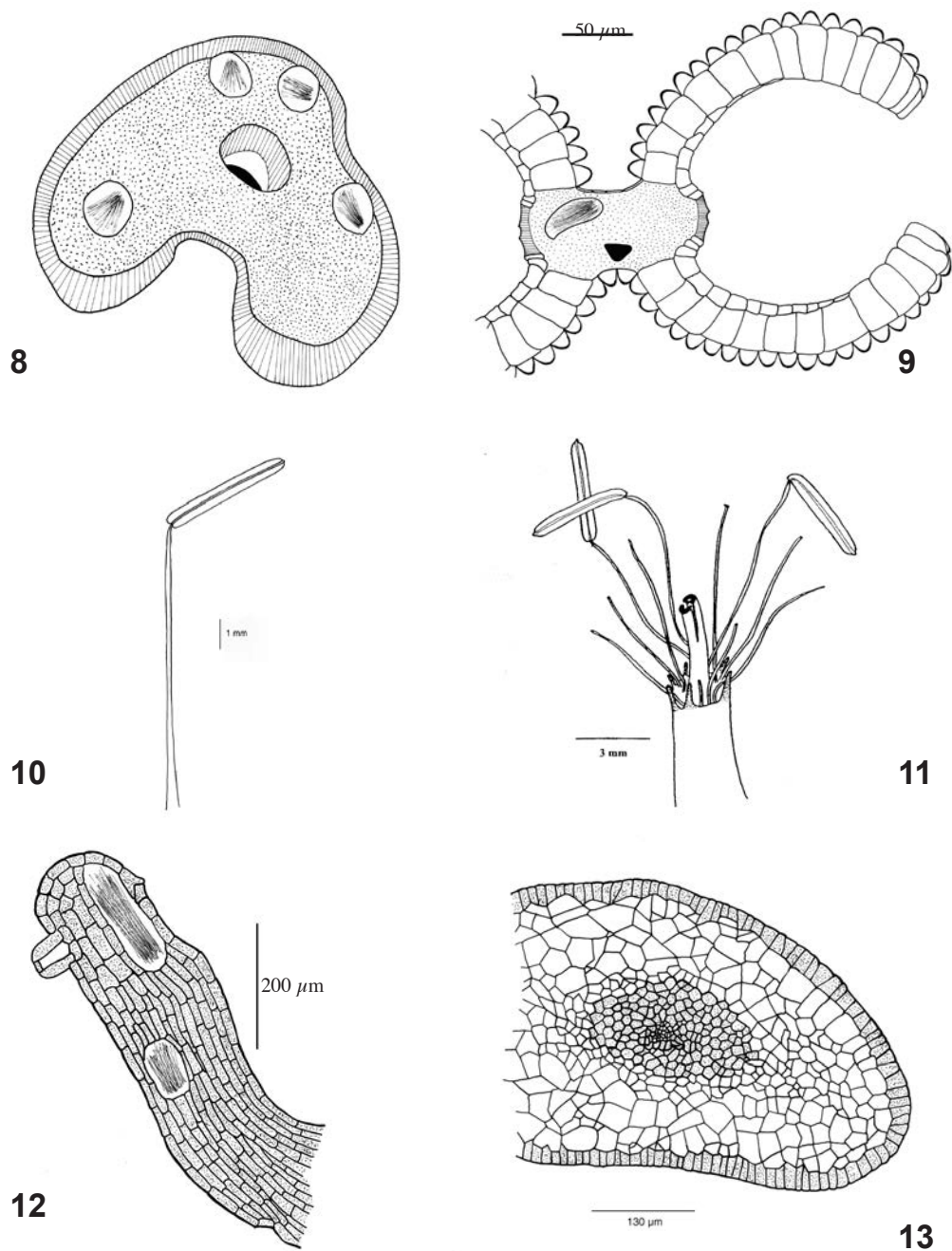
TAXONOMIC POSITION

Subg. *Martellidendron* appears to be a natural group when considering six Madagascarian species. From these, *P. androcephalanthos* MARTELLI is the only one where we know both staminate and pistillate plants (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI, 1951). *P. hermaphroditus* MARTELLI and *P. kariangensis* HUYNH are only known by staminate inflorescence while *P. cruciatus* PIC. SERM., *P. nosibicus* HUYNH and *P. masoalensis* LAIVAO & CALLMANDER from the pistillate one. *P. hornei* was first placed by WARBURG (1900) in sect. *Vinsonia* and then in sect. *Dauphinensia* by ST JOHN (1961). Finally, it was assigned to the new monospecific sect. *Seychellea* by ST JOHN (1967) within subgenus *Martellidendron*. The existence of staminate flowers reinforce the hypothesis of ST JOHN.

The staminate flowers of *P. hornei* are very similar to those of sect. *Martellidendron*. It comprises several spicate inflorescences (Fig. 2) supporting small flowers which bears 80-100 stamens arranged around a pistillode (Fig 11). Peripheric basal appendages are arranged in the edge of the plate that supports the anther filament of stamens (Fig 11). Its shape is lanceolate (Fig. 17). This character distinguishes the subgenus with an invariable presence of such appendage in the staminate flowers HUYNH (1981). Those appendages have no vascularization and they are characterized by an unique stomata, raising by the surface of the epidermis (Fig. 15). This is not a frequent disposition although found in the other species of subg. *Martellidendron*. The longitudinal cut of one appendage showed the richness of raphid cells in this part (Fig. 12). Epidermal cells of those appendage are covered by cuticular ridges. They are horizontally arranged (Fig. 18) like in *P. kariangensis* HUYNH (1981). The anther structure was investigated by HUYNH (1983). It reveals that there is no endothecial thickenings of the anther walls in all species of sect. *Martellidendron*. In *P. hornei*, this character was also observed and the endothecium has two layers in the proximal part of the connective (Fig. 9). *P. kariangensis* is the only species holding two layers but the internal one extends more or less to the end of the anther wall (HUYNH 1983 Fig. 1 p.143). The endothecial sclerification is absent from the connective like in sect. *Martellidendron*. Those characteristics seem to link *P. hornei* with *P. kariangensis* rather than with the other species.

The pistillode is quite different from those occurring in sect. *Martellidendron*. The upper part is lignified (Fig. 5), a new character for the subgenus. In fact, both sides of the carpelodes is lignified and this lignification extends from the forked end of the pistillode (Fig. 6-8). The vascular bundles are not arranged in two or three circles like in *Pandanus* sect. *Martellidendron* but there are only two vascular bundles one on each side of pistillode. Such structure of the pistillode doesn't occur in the other species. The papillae cover both faces of the stigmatic surface like *P. androcephalantos* HUYNH (1983).

The leaves were described by ST JOHN (1961), so we only have a few new features to report. The leaves are long-flagellate (Fig. 4). They are wider than those of sect. *Martellidendron* (10-11 cm) and are reddish



Figs 8-13. *Pandanus hornei*. **8** Transverse section of a branch (carpellode) of the forked part of a pistillode, showing the single vascular bundle in center. **9** Partial midlevel-transsection of a mature anther (black: vascular bundles, hatching: remanant of intralocular partitions). **10** Stamen. **11** Staminate flower, showing carpellode in middle and appendage (dotted). **12** Longitudinal section of a basal appendage, showing a prominent stomate on upper left. **13** Part of a middle transverse section in a staminode filament (lignified cells dotted; vascular bundle with minute cells in center).

in the lower part. Among the Madagascarian species, *P. hermaphroditus*, *P. androcephalenthos* and *P. cruciatus* have long-flagellate leaves but the lower part is never reddish. The cuticle of the abaxial sides of the leaves have stomates that bear papillae simply branched like the female one (HUYNH 1979). We can place this type in group V following HUYNH (1974). In subg. *Martellidendron*, the micromorphology of the leaves is variable, but both staminate and pistillate plants of *P. hornei* have the same micromorphological characters. BALFOUR (1877) and ST JOHN (1961) didn't observe the staminodes arranged around the base of each drupe (Fig. 3). This feature distinguishes also sect. *Martellidendron* from the other (HUYNH 1997). The anther filaments of staminodia are lignified around the vascular bundle and near the epiderm (Fig. 13). The anther bears four pollen sacs (Fig. 14). It is interesting to point out that staminodes have all the characteristics of the functional stamens: the anthers bear an apiculus (Fig. 16), have stomates in the anther epidermis and the shape is very close except that the anther filaments are compressed. The syncarp of *Pandanus hornei* is quite different in size and shape of those from sect. *Martellidendron*; the shape is spherical (Fig. 1) like the core contrary to all Madagascarian species where the syncarp and core are more or less elongated with variation in the shape. The drupes of *P. hornei* are larger.

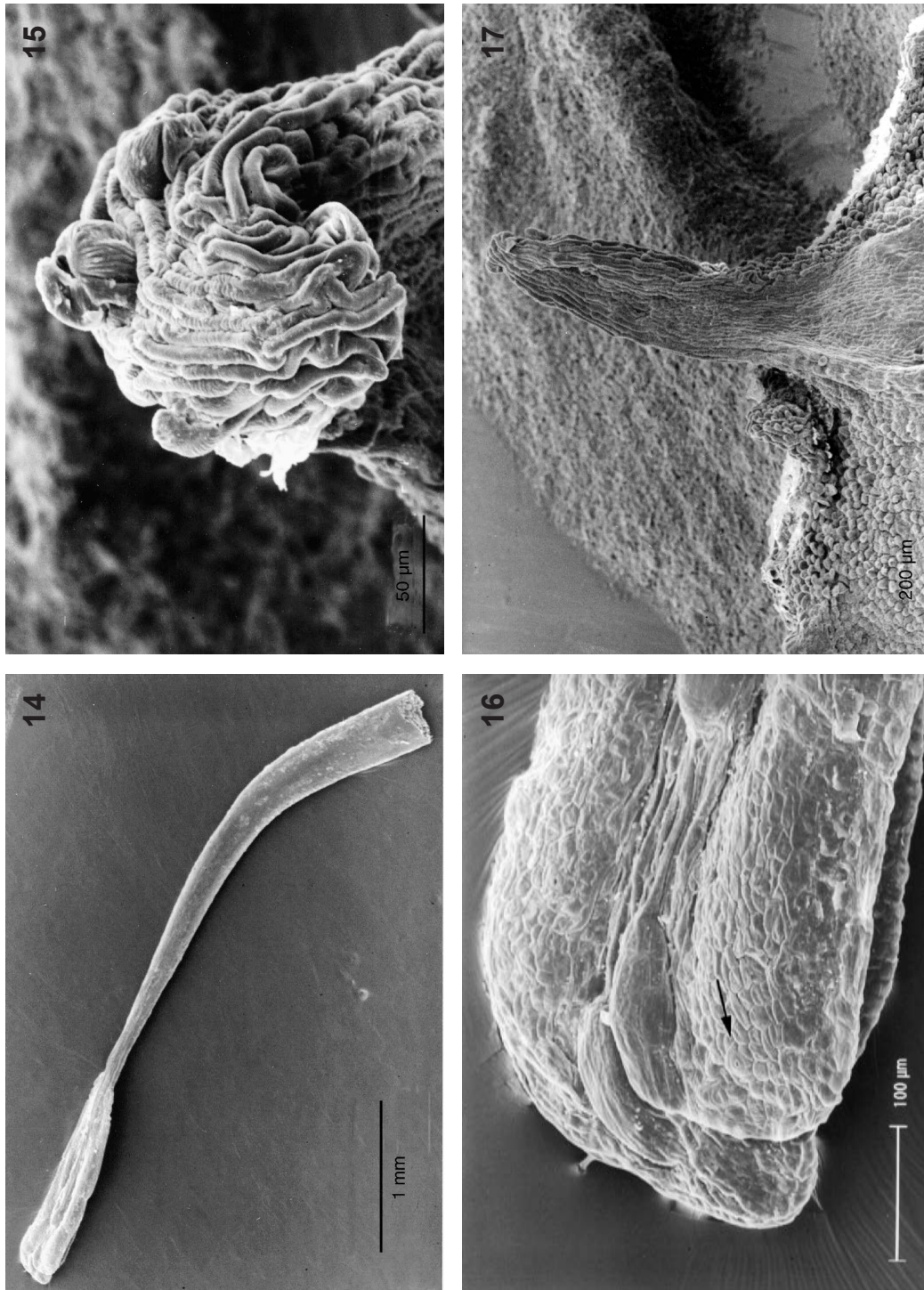
The male and female plants are characterized by the model of Leeuwenberg GUILLAUMET (1973). They are twice trichotomatous then dichotomatous. The architecture is not variable in the subgenus. The subgenus *Vinsonia*, that is normally sympatric with species of sect. *Martellidendron* in Madagascar comprises different models of architecture.

All the characteristics of *P. hornei* seem to isolate it from the Madagascarian species. Some characters seem to bring together the Seychelles species with *P. kariangensis* which belongs to subsect. *Retsiflora*. But in *P. hornei*, the anthers bear an apiculus and the anther walls are not exactly similar. Some other characters are shared with Madagascarian species but *P. hornei* is correctly positioned in sect. *Seychellea*. First, the syncarp is larger and its shape is spherical and the staminate flower is different especially in regard to the pistillode and the anther structure. For all this reasons, sect. *Seychellea* is well founded.

TAXONOMIC AND BIOGEOGRAPHIC CONCLUSIONS

Pandanus subg. *Martellidendron* has many plesiomorphies: pollen with an incomplete tectum, and the position of the aperture is variable along the longer axis of the grain (Fig. 19-21) and the potential bisexuality of male and female flowers. Those characters are rare in *Pandanus* and their presence shows that the subgenus is a distinct group.

Pandanus subg. *Martellidendron* and *Freycinetia*, another genus of the Pandanaeae, have a tectate-perforate pollen but in many species of the latter, the tectum is imperforate. Furthermore, *Freycinetia* has a reduced columellae, and in regard to pollen HOTTON considered this genus more advanced than *Martellidendron* (HOTTON & AL. 1994). The distributions of *Freycinetia* and subg. *Martellidendron* are allopatric, the genus *Freycinetia* occurs in Indo-Malaysia and Oceania. We know that pollen ascribed to



Figs 14-17 *Pandanus hornei* (SEM). 14 Staminode. 15 appendage, showing prominent stomates. 16 Apex of an anther, showing the apiculus on left and stomates (arrowed). 17 Upper plate of the stamen column, showing a lanceolate process.

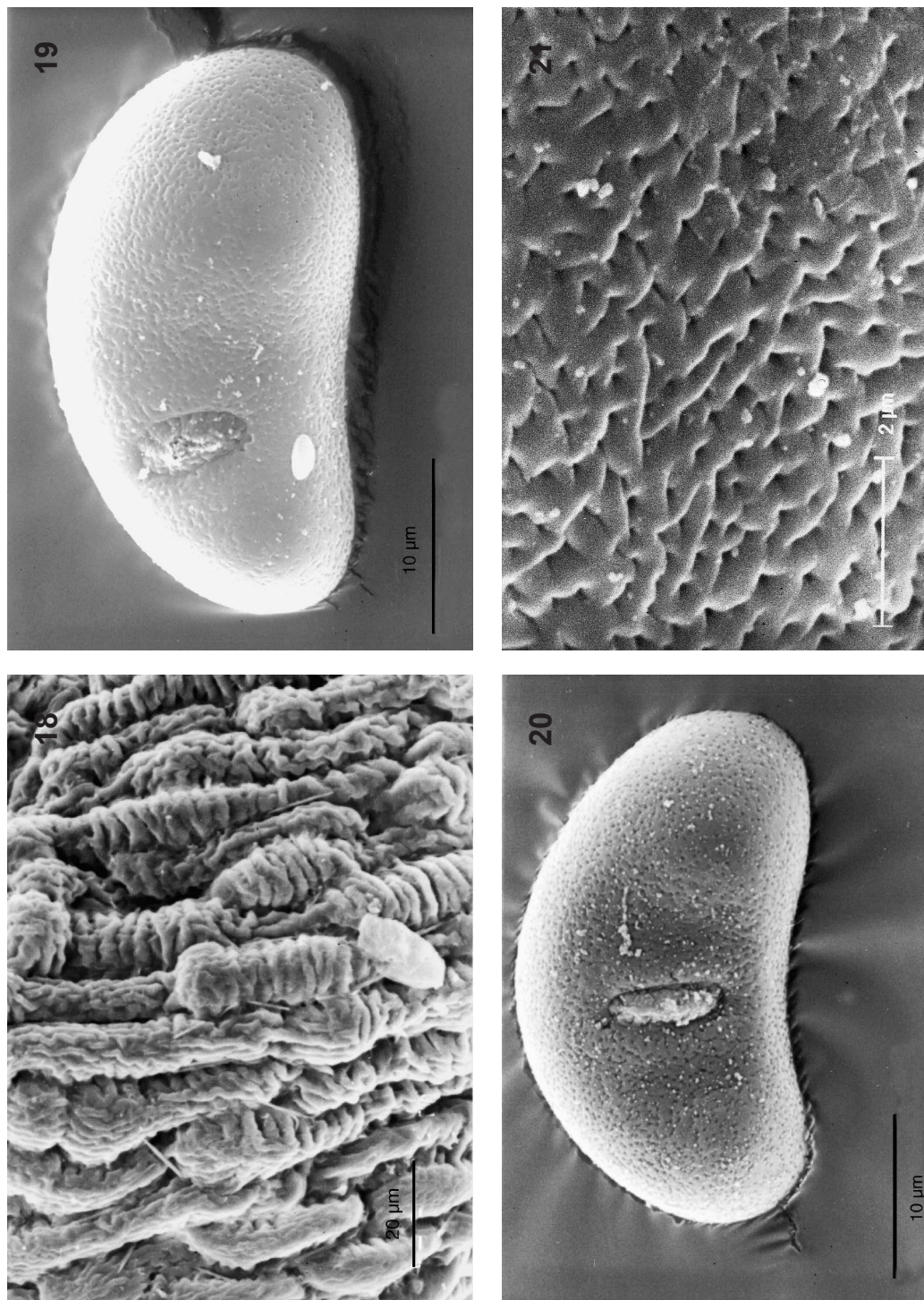


Fig 18-21 *Pandanus hornei* (SEM). 18 Epidermis of the anther of a staminode, showing cuticular ridges. 19-20 Pollen grains, showing the aperture in variable position along the longer axis. 21 Surface of pollen grain.

Pandanus has been reported not earlier than the Maastrichtian (70 Mya) (MÜLLER 1981), especially with the fossil genus *Pandaniidites* which is characterized by spinulose pollen (HOTTON & AL. 1994). The subgenus seems older than the upper Cretaceous regarding pollen data because spinulose pollen is an apomorphy in the family.

The biogeographic importance of *Pandanus hornei* becomes evident. The Seychelles Islands are the only example in the world of a «continental» oceanic land (PROCTER 1984). Since it was a micro-continent that was separated from India at the beginning of the Tertiary (48-52 Ma). It is clearly of a great phytogeographic interest. Only one family, Medusagynaceae, is endemic to the islands (PROCTER 1984). It is the only example of a long-continued existence of a dry land in the Seychelles. *Pandanus hornei* seems to be another example. This species does not grow near the sea, rather only in the granitic Seychelles (Praslin, Mahé, and Silhouette). The ecology of this species and its systematic position is one argument that the Seychelles bank has never been completely inundated during the Tertiary as PROCTER suggested. In fact, *Pandanus hornei* seems to be a relict of vicariance between Madagascar and the Seychelles Islands. A molecular and cladistic analysis will be soon be published to resolve this question. Therefore, since subg. *Martellidendron* appears distinct and very primitive, the genus *Pandanus* seems to be paraphyletic.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author wants to thank Mr. KIM-LANG HUYNH for his steady help during the study, and the Ministry of Environment of the Seychelles Islands for facilities in the field. Part of the grant N° 31-45707.95 of the Swiss National Science Foundation was used.

REFERENCES

- BAKER J. G., 1877. __ *Pandanae*. in: REEVE (ed), *Flora of Mauritius and the Seychelles*: 1: 395-403. London
- GUILLAUMET, J.-L., 1973. __ *Formes et développement des Pandanus malgaches*. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia 28: 495-517.
- HOTTON, C. L.K, LEFFINGWELL, H. A. & SKVARLA, J., 1994. __ *Pollen ultrastructure of Pandanaeae and the fossil genus Pandaniidites*. In: KURMANN, M. H. & DOYLE, J. A. (eds.): *Ultrastructure of fossil spores and pollen*: 173-191 Roy. Bot. Gardens, Kew.
- HUYNH, K.-L., 1971. __ *The application of acetolysis for realising leaf cuticular membranes of Pandanus in taxonomic studies*. Stain Techn. 46 (5): 227-232.
- HUYNH, K.-L., 1974. __ *La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre Pandanus I Aperçu général*. Bot. Jahrb. Syst. 94: 190-256.
- HUYNH, K.-L., 1979. __ *La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre Pandanus VI I*. Bot. Jahrb. Syst. 100: 321-371.
- HUYNH, K.-L., 1981. __ *Pandanus kariangensis (sect. Martellidendron), une espèce nouvelle de Madagascar*. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia 1: 37-55.
- HUYNH, K.-L., 1983. __ *The taxonomic significance of the anther structure in the genus Pandanus (Pandanaeae) with reference to Pandanus sect. Martellidendron*. Webbia 37: 141-148.

- HUYNH, K. L., 1997. __ *The genus Pandanus (Pandanaceae) in Madagascar part I*. Bull. Neuch. Sc. Nat. 120: 35-44 .
- JARZEN D. M., 1983. __ *The fossil Pollen Record of the Pandanaceae*. Gard. Bull. Sing. 36 (2): 163-175
- LAIVAO O. M., CALLMANDER M. W. & WOHLHAUSER S. *Une espèce nouvelle de Pandanus sect. Martellidendron (Pandanaceae) de la péninsule de Masaola, Madagascar*. Bot. Helv. in press
- MARTELLI, U. AND R. PICI-SERMOLLI., 1951. __ *Les Pandanacées récoltées par Perrier de la Bâthie à Madagascar*. Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég. 3 (1): 1-174.
- PROCTER, J. 1984. __ *Floristics of the granitic islands of the Seychelles*. in The Hague D.R. Stoddart (Ed.), *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands*. 209-218
- ST. JOHN H. 1961. __ *Revision of the Genus Pandanus Stickman, Part 5 Pandanus of the Maldive Islands and the Seychelles Islands, Indian Ocean* . Pacific Sci. 15: 328-346
- ST. JOHN H., 1967. __ *Revision of the genus Pandanus Stickman, Part 24 Seychellea, a New Section from the Seychelles Islands*. Pacific Sci. 21: 531-532
- STONE B. C., 1974. __ *Towards an improved infrageneric classification in Pandanus (Pandanaceae)*. Bot. Jahrb. Syst. 94: 459-540.
- STONE B. C., 1990. __ *New evidence for the reconciliation of the floral structure in Pandanaceae with normal angiosperm patterns*. in: P. Bass et al. (eds.), *The Plant Diversity of Malaysia*: 33-55

Article II

Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaceae) part II:
revision of sect. Martellidendron Pic. Serm. in Madagascar.

M. W. Callmander

Botanical Journal of the Linnean Society 137 (4): 353-374. 2001.



***Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar**

M. W. CALLMANDER

*Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Laboratoire de Botanique évolutive, Case postale 2,
2007 Neuchâtel 7, Switzerland*

Received September 2000; accepted for publication February 2001

This paper provides a taxonomic revision of *Pandanus* sect. *Martellidendron*, which so far comprises six species of which only one is known from both staminate and pistillate plants. Research in herbaria and in the field in Madagascar has provided the data on which a revision of the unclear taxonomy of this section can be based. Based on micromorphology, architecture and phytogeography, the number of these dioecious species is reduced. One new species (*P. gallinarum* Callmander) from the Biosphere reserve of Mananara-North on the east coast is described, and *P. karaka* Martelli is transferred to this section 30 years after it was assigned to section *Dauphinensia*. A key to all species of subg. *Martellidendron* is provided. Finally, the important role of the section for the understanding of the phylogeny of the Pandaceae is discussed in the context of Indian Ocean biogeography.

© 2001 The Linnean Society of London

ADDITIONAL KEY WORDS: biogeography – Indian Ocean – phytogeography – systematics – taxonomy.

INTRODUCTION

The palaeotropical dioecious genus *Pandanus* comprises some 700 species of trees and shrubs divided into eight subgenera and 54 sections (Stone, 1974). Subg. *Martellidendron* comprises two sections: sect. *Martellidendron* described by Pichi-Sermolli in Martelli & Pichi-Sermolli (1951) which is endemic to Madagascar, and sect. *Seychellea* described by St. John (1967), which is endemic to the Seychelles.

Subgenus *Martellidendron* is unique in the genus, and many morphological characters distinguish it from the other subgenera. These include:

- (1) The pollen grains, which have a reticulum with small lumina and a three-layered exine (Hotton, Leffingwell & Skvarla, 1994).
- (2) The anther structure, which has no endothelial thickenings in the lateral part of the connective and the proximal part of the anther walls (Huynh, 1983).
- (3) The endocarp, which does not extend between the seed locules, where it is replaced by the mesocarp

extending from the apex to the base (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951).

- (4) The constant numbers of stigmas (two), which are close and opposite, forming a cross in the apex of the pileus.

In contrast, nearly all the other subgenera have a two-layered exine, endothelial thickenings in the anther structure, a variable number of stigmas, and an endocarp that envelops the entire circumference of the seed locules, with a mesocarp only in the upper and basal part of the drupe.

Sect. *Martellidendron* appears to be a natural group comprising six Madagascarian species. To date, only *P. androcephalanthos* Martelli is known from both staminate and pistillate plants (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951). *P. hermaphroditus* Martelli and *P. kariangensis* Huynh are known only from staminate inflorescences, while *P. cruciatus* Pic. Serm., *P. nosibicus* Huynh and *P. masoalensis* Laivao & Callmander are known from the pistillate.

Martelli & Pichi-Sermolli (1951), Stone (1970a,b, 1975) and Huynh (1979) questioned the conspecificity of *P. cruciatus*, *P. hermaphroditus* and *P. androcephalanthos*. The aim of this study is to provide information on the synonymy between some pistillate

E-mail: navtin.callmander@unine.ch

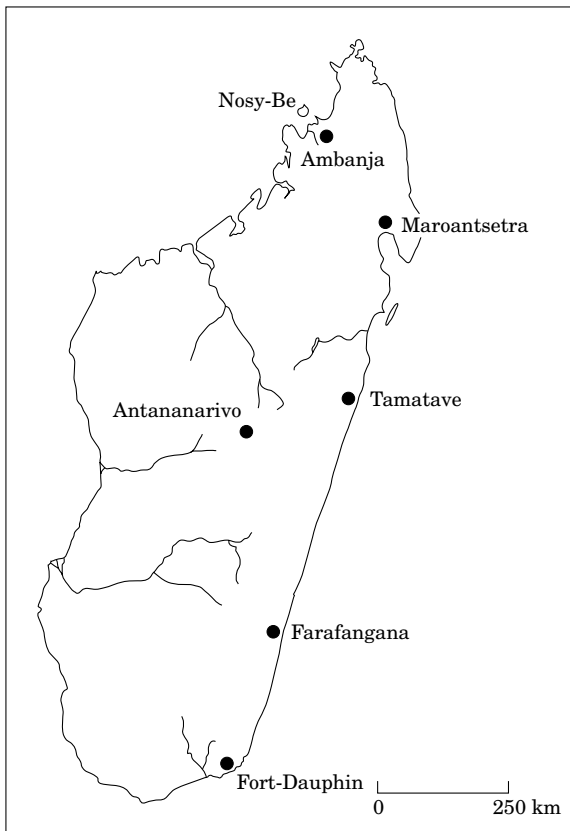


Figure 1. Map of Madagascar showing the major towns.

and staminate plants. In recent years, 12 specimens of sect. *Martellidendron* have been collected in Madagascar (Figs 1, 2). In addition, new information has been provided from the study of herbaria specimens in Paris (P), Florence (FI) and Antananarivo (TAN). Both collected and herbaria specimens were examined in the light of new taxonomic characters that suggest a revision of the section in Madagascar is required.

Four species are currently known from both staminate and pistillate plants (*P. cruciatus*, *P. androcephalenthos*, *P. karaka* Martelli and *P. kariangensis*). One is known only from the pistillate plant (*P. masoalensis*). In this paper, *P. gallinarum* Callmander is described as a new species.

The discovery of a staminate plant of *P. hornei* (sect. *Seychellea*) in the Seychelles (Callmander, 2000) revealed the importance of the subgenus for an understanding of the phylogeny of the Pandanaceae. These biogeographic and systematic implications are discussed.

METHODS

For light microscopy, parts of fresh flowers preserved in ethanol were passed through toluol, then embedded

in paraffin, and microtome sectioned. The preparations obtained were stained in Astra Blue and safranin or in phloroglucinol–HCl, then mounted in Eukitt. Some hand sections were also made using the same stains.

Parts of the staminate flower were also investigated by scanning electron microscopy (Phillips XL 20). Pollen grains were acetolysed then passed through the critical point dryer and sputter-coated with 23 nm of gold. Other parts of the flower were not acetolysed.

For observation of the micromorphology of the leaves, we acetolysed some parts of leaves following the method described in Huynh (1971). We took pictures of stomata and surrounding cells with a photographic microscope (Leica diaplan, Leitz orthomat).

TAXONOMIC TREATMENTS

1. *Pandanus cruciatus* Pic. Serm., Mém. Inst. Sci. Madagascar sér. B Biol. vég 3 (1): 33 figs 1d–1l (1951).

= *P. hermaphroditus* Martelli, Mém. Inst. Sci. Madagascar sér. B Biol. vég 3 (1): 31, figs 4a–4d. (1951), Holotype: *Perrier de la Bâthie 11010*, (P), syn. nov.

= *P. androcephalenthos* Martelli, Mém. Inst. Sci. Madagascar sér. B Biol. Vég 3 (1): 27, figs 3a–3g. (1951), Holotype: *Perrier de la Bâthie 10996*, (P), syn. nov., in part (as to the pistillate plant).

Tree up to 10 m tall, trunk 25 cm in diameter, prop roots rising from the middle of the trunk. Leaves flagellate, 250 cm long, 5 cm wide in the middle, 6 cm near the sheath, caniculate in the lower part then progressively attenuate in the upper quarter terminated by a long flagellum, 30 cm long; dried leaf coriaceous; leaf pleats unarmed; longitudinal and transverse veins visible on both sides, but never protruding; prickles brown; costal ribs strongly revolute when dry; marginal prickles beginning at 7 cm below the base to the apex, introrse to perpendicular in the lower part then introrse, in the first third <1–2 mm long, 2–10 mm apart; in the mid third <1 mm long, 10–20 mm apart; in the last third to 0.5 mm long, 4–10 mm apart; midrib armed from 7.5 cm to the apex, introrse, as long as the marginal prickles from the same level; sheath 7 cm long, 7.5 cm wide at apex, 8.5 cm at base, brownish when dry, greenish in the youngest leaves; abaxial face of leaves dull, glaucous, whitish when dry. Infructescence terminal, monosyncarpic, syncarp 40 cm long, 13 cm wide, oblong-conoid, spherical in transverse section, formed by numerous drupes; peduncle 25 cm long, 4–5 cm wide at apex, straight, trigonus; core 5–7 cm wide. Drupes connate in the mature syncarp, 35–45 mm high, 15–20 mm wide, 12–15 mm thick; pileus pyramidal-acuminoid, 8–10 mm tall; stigmas two, reniform, opposite and flat; endocarp 35–25 mm in longitudinal

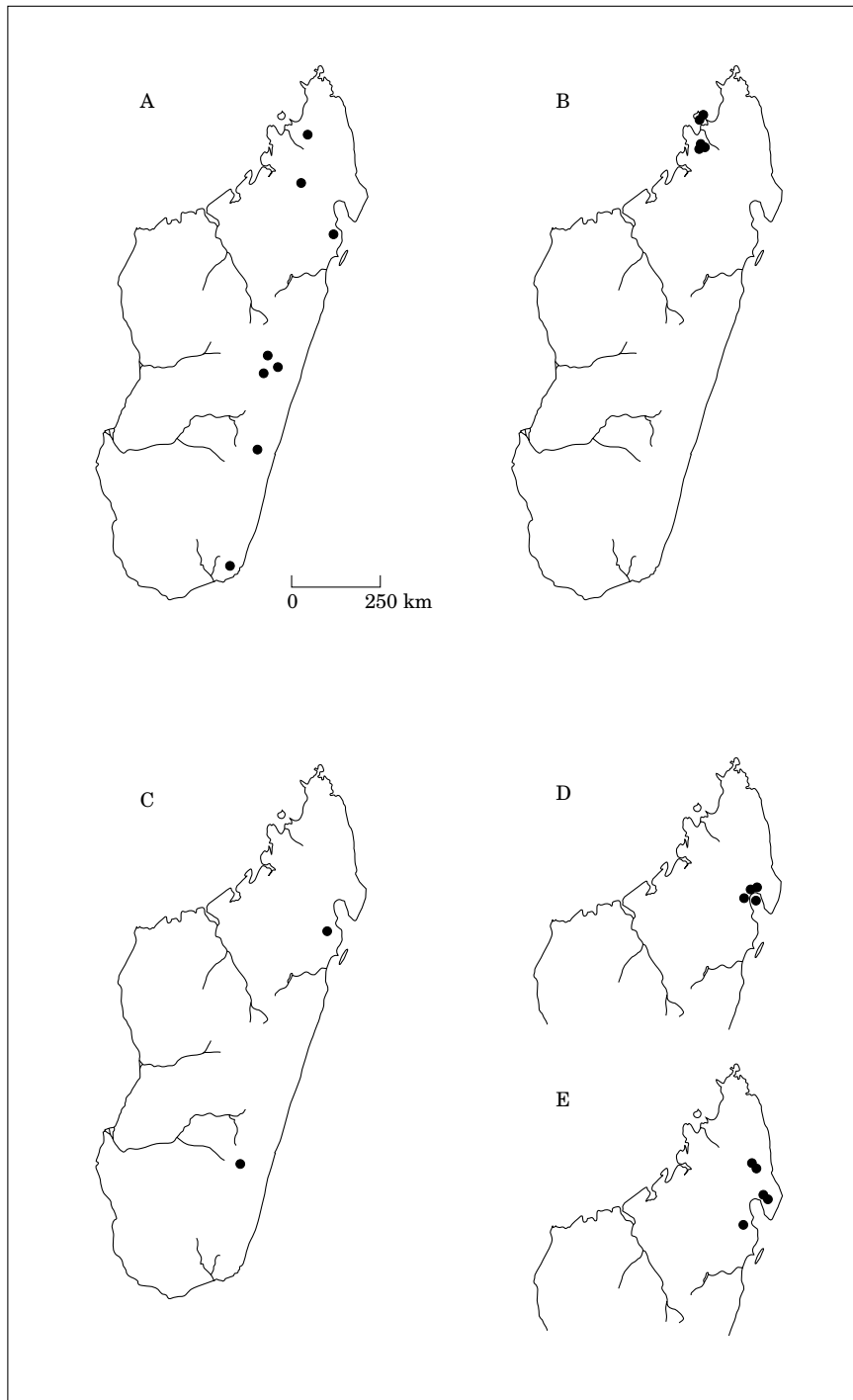
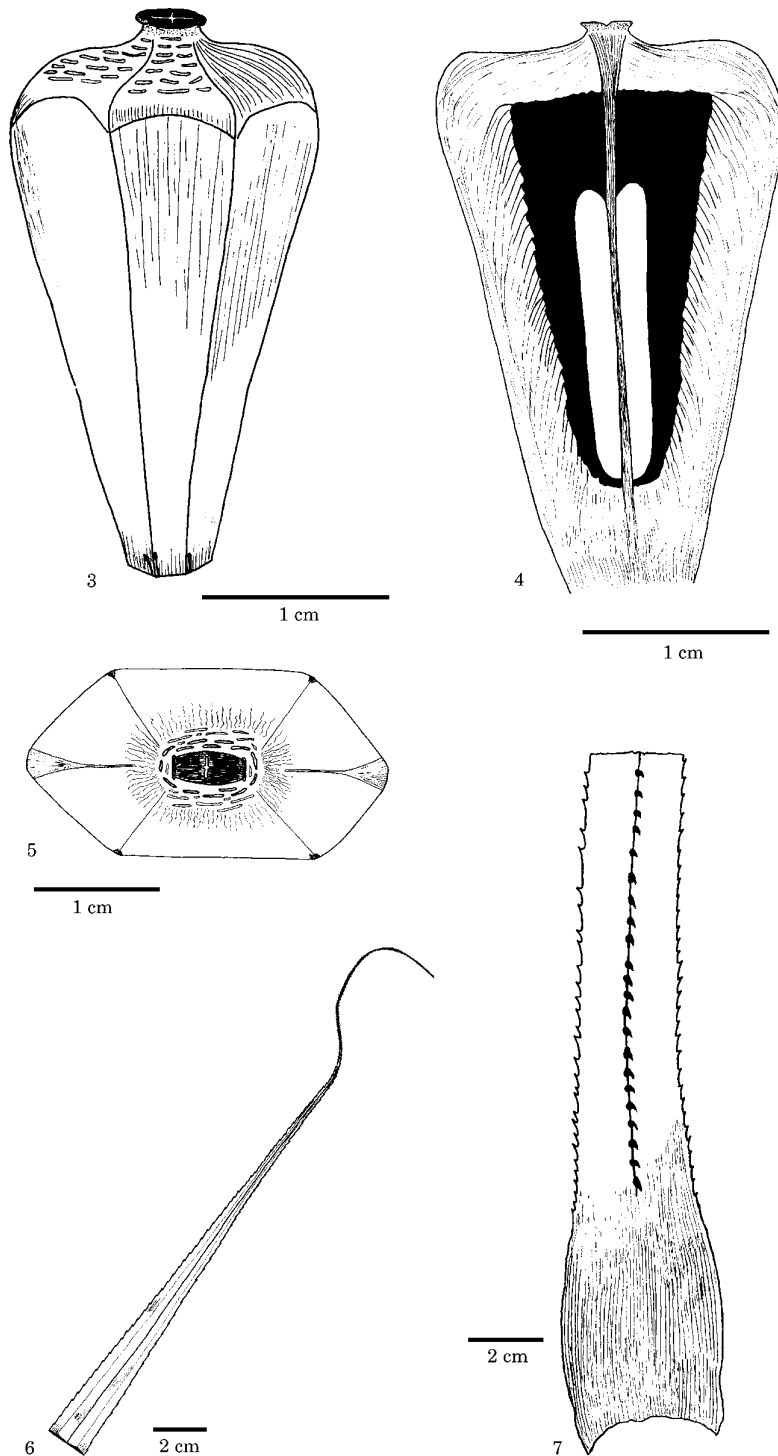


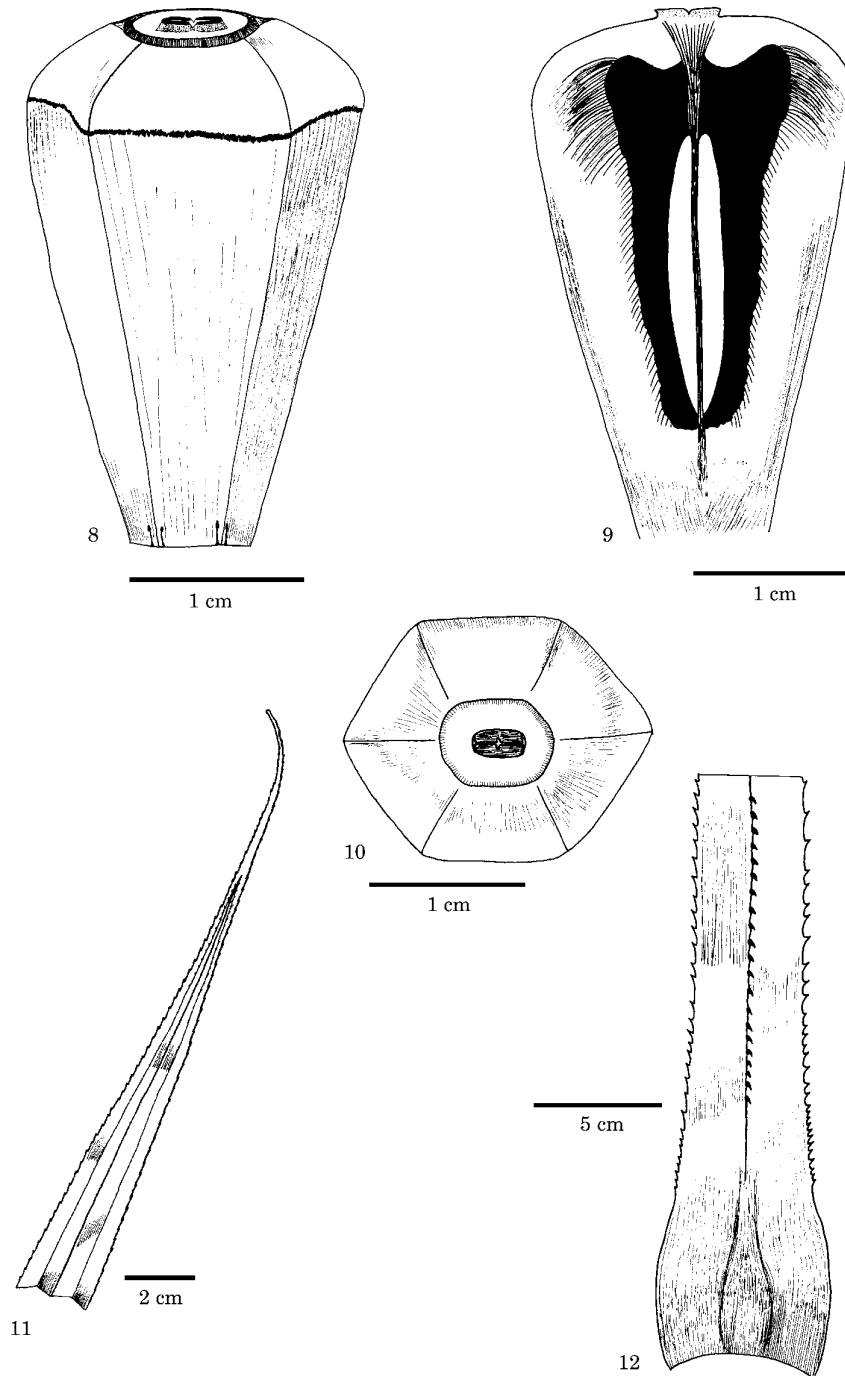
Figure 2. Map of Madagascar showing collection localities. A, *Pandanus cruciatus*, B, *P. androcephalenthos*. C, *P. kariangensis*. D, *P. karaka*. E, *P. masoalensis*.

length, 12–15 mm wide in the last third where it is the largest, 3–5 mm distant from the stigmas, laterally terminated by two cuspides; seed locule separated from

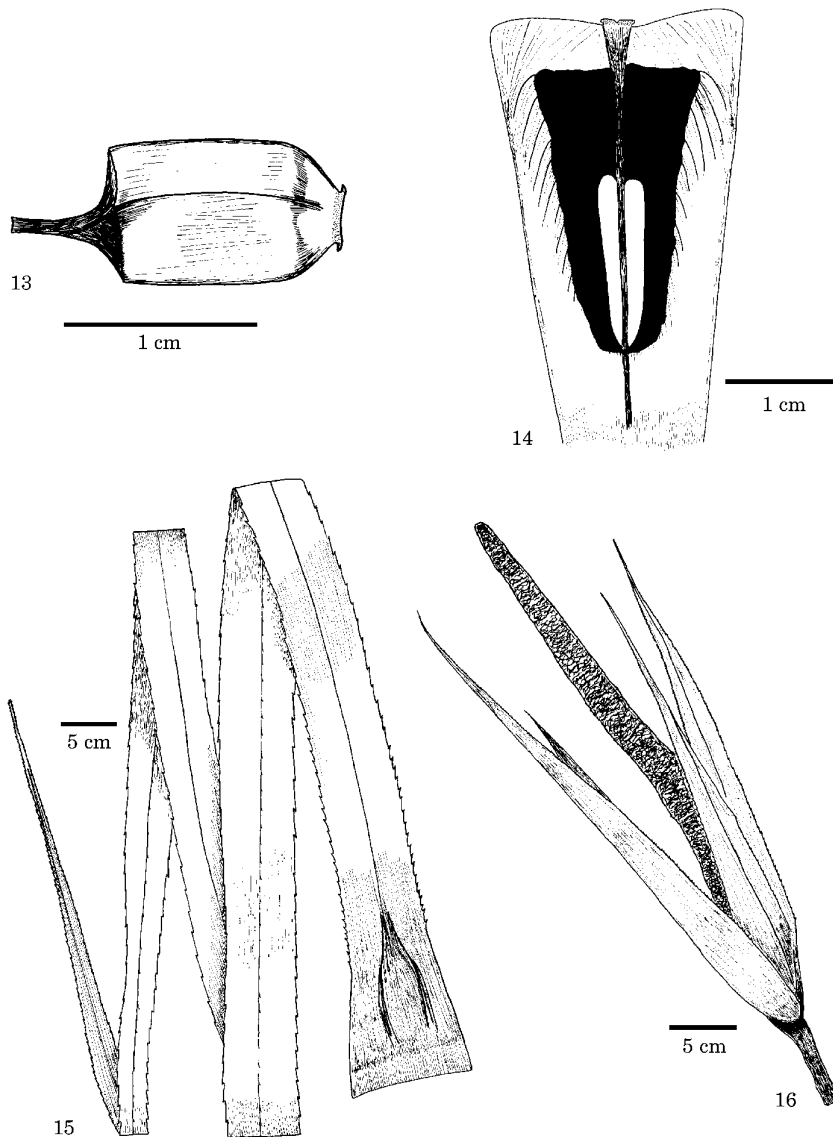
apex to base by a fibrous mesocarp wall; superior mesocarp densely fibrous and narrow, inferior mesocarp fibrous. Staminodes arranged around the base of



Figures 3–7. *Pandanus gallinarum* sp. nov. Fig. 3. Lateral view of one drupe showing some staminodes on its base, the pileus and the two reniform opposite stigmas (black). Fig. 4. Longitudinal section through the centre of the stigmas, showing endocarp (black), seed locule (white) and stigmas (stippled). Fig. 5. Drupe in apical view. Fig. 6. Upper part of leaf flattened horizontally, showing adaxial face. Fig. 7. Basal part of leaf showing abaxial face with armed midrib.



Figures 8–12. *Pandanus kariangensis*. Fig. 8. Lateral view of one drupe showing staminodes on its base, pileus and the two reniform opposite stigmas (black). Fig. 9. Longitudinal section through the centre of stigmas, showing endocarp (black), seed locule (white, in the middle of endocarp) and stigmas (stippled). Fig. 10. Drupes in apical view. Fig. 11. Upper part of leaf flattened horizontally, showing adaxial face. Fig. 12. *P. karaka*. Basal part of leaf showing abaxial face with the armed midrib.

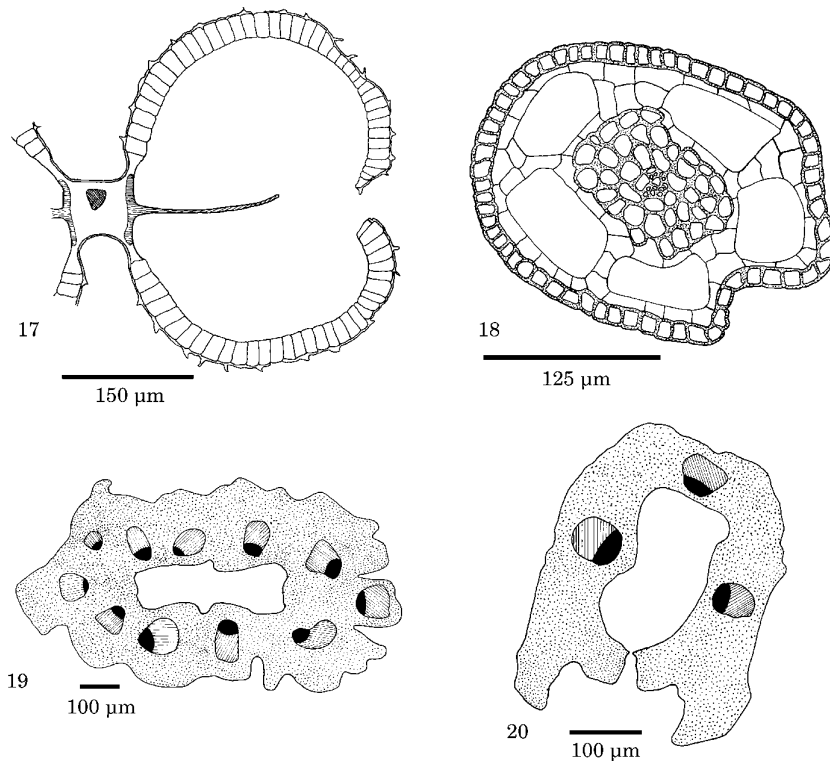


Figures 13–16. *Pandanus karaka*. Fig. 13. Lateral view of a young drupe showing the platform on its base. Fig. 14. Longitudinal section passing by the centre of the stigmas, showing endocarp (black), seed locule (white, in the middle of endocarp) and stigmas (stippled). Fig. 15. Whole leaf (bract see text) drawing from the typo in FI! (Rollot n°3). Fig. 16. Staminate inflorescence.

each drupe; anthers mucronate with four pollen sacs. Pistillate inflorescence with 15 bracts, the first one similar to leaves; 5–6 spikes, 20–25 cm long, 3 cm in diameter, the last one longer. Each flower holding a pistillode. Stamens on a elongated capitule, oblong-elliptic, held by a stamen column, 7–8 mm high, 1 mm wide, straight. Filament 4.5 mm long. Pistillode 6–7 mm, slightly larger than the stamen and rising from them, divided into two styles in the last upper quarter.

Type. Perrier 14979 (Holotype FI; Isotype P); pistillate plant; upland forest; c. 900 m altitude between Andalimena and Mandritsara (near Ampataka); whole leaves and old drupes.

Other material. Perrier 10996 (FI); Manongarivo massif, near Mt Antsatrotra; drupes and whole leaves. Perrier 11010 (P & FI); staminate plant; forest of Analamazaotra; 800 m; near a pond; inflorescence and



Figures 17–20. *Pandanus karaka*. Fig. 17. Partial mid-level transection of a mature anther (hatched: remnant of intralocular partitions, fine hatched: vascular bundle). Fig. 18. Mid-transverse section in a staminode filament (lignified cells stippled: vascular bundle with minute cells in centre). Fig. 19. Transverse sections in the unforked part of a pistillode at upper level (black: xylem of the vascular bundles, hatched: phloem, stippled: parenchyma). Fig. 20. Transverse sections in the forked part showing one style (hatchings as Fig. 19).

bracts. *Guillaumet 4281* (P); Forest of Lakato (Centre-East); 1000 m. alt; vii.1973; leaves apex and young core with young drupes. *Guillaumet 3851* (P); Manantenina Fort Dauphin Forest on sand; 6.vii.1971; leaves apex and lower part without drupes. *Guillaumet 4271* (P); forest of Lakato; whole leaves with mature drupes. *Guillaumet 2032* (FI); SW of Mananjayy on road to Ambohimahasoa; rather abundant in forest; alt 800–900 m; 6.iii.1963; whole leaves and drupes. *Cremers 2783* (P); near Beforono (Centre-East); one infrutescence with half core. *Callmander & Raveloson M113* (NEU, TAN & G); Mananara North, near Vavary; 3.xi.1999; 13°22'51"S, 49°40'16"E; 300 m. alt; one infrutescence and whole leaves. The vernacular name of *P. cruciatus* is 'tsiribe', meaning the tall *Pandanus*. Characters that distinguish *P. cruciatus* from the others include:

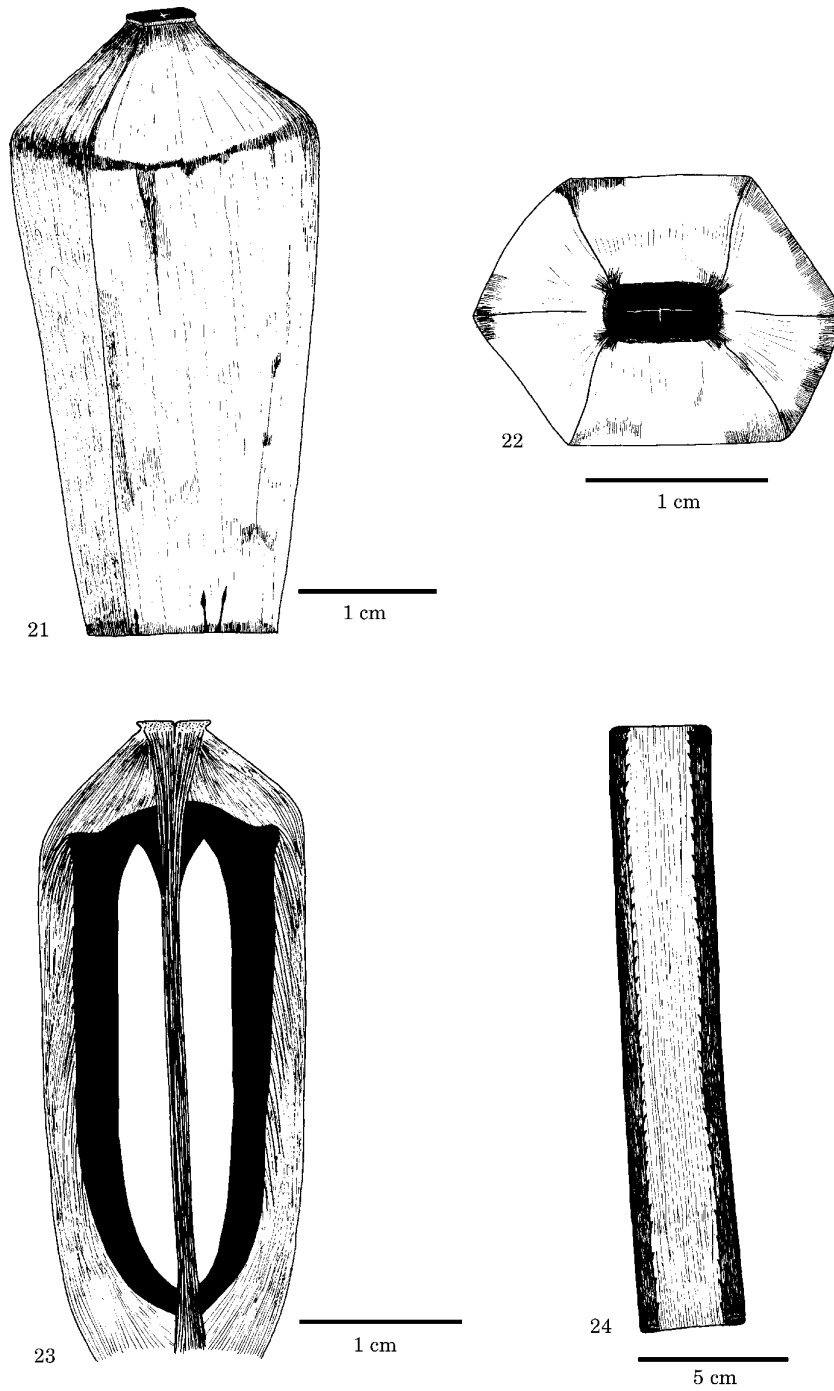
- (1) Leaf glaucous on the adaxial face (Fig. 27), long-flagellate and caniculate on the lower part, strongly revolute when dry (Fig. 24).
- (2) Syncarp the largest in the section (up to 40 cm), typical oblong-conoid shape, the terminal part

often eaten by lemurs (Fig. 37) (Raveloson, pers. comm.), exposing the apex of the core.

- (3) Drupes slender, pileus pyramidal-acuminoid (Fig. 36), terminated by two large stigmas (Figs 21, 22), endocarp laterally ended by two cuspides (Fig. 23).
- (4) Architecture: large tree (10–15 m) with aerial roots separating from the trunk at 5–10 m, forming an entanglement of roots without a central trunk (Fig. 31).

All these characters isolate this species and make identification in the field and herbaria easy.

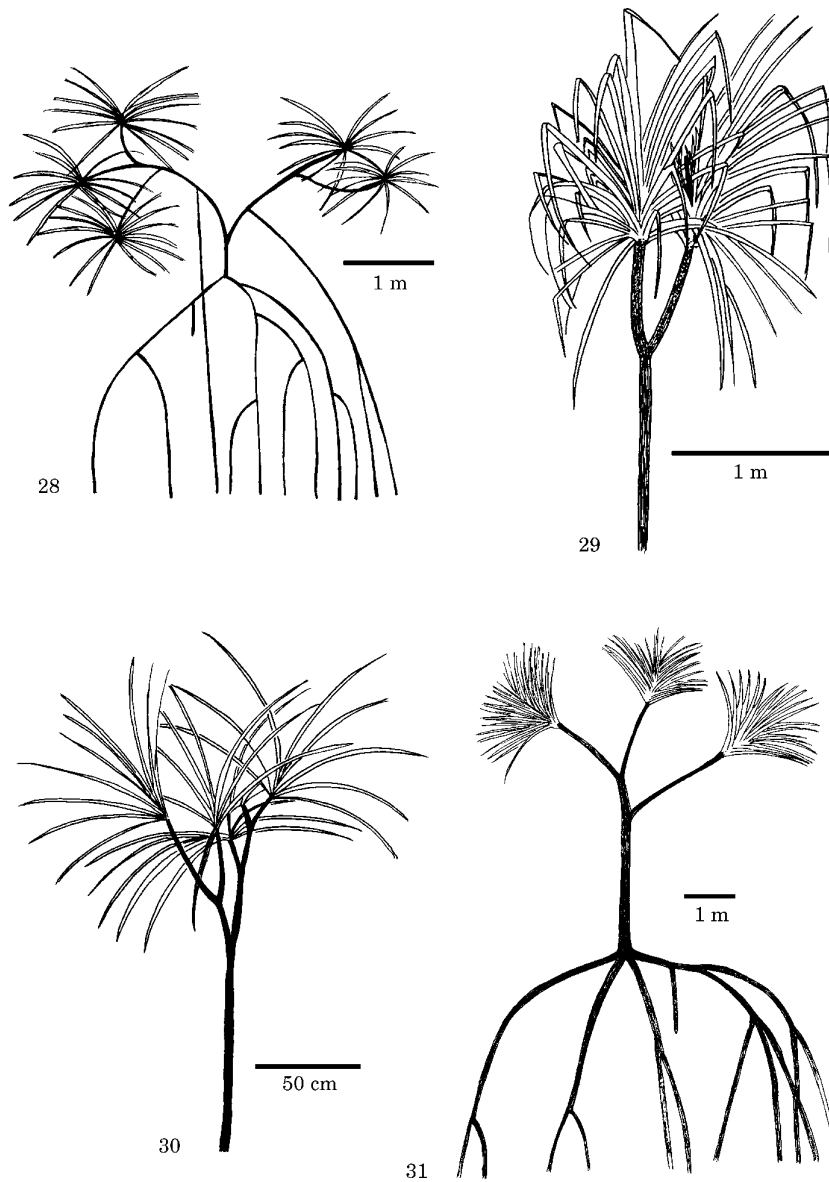
Huynh (1979) in his micromorphological approach of the subgenus found two micromorphological groups in Madagascar based on orientation and branching of the polar papillae of stomates, numbers of cells in the chlorenchyma and placement of fibres. On one hand, *P. hermaphroditus* and *P. cruciatus* have micromorphological similarities; on the other, nearly all species (except *P. kariangensis*) have the same stomata complex. With the type of *P. hermaphroditus* (Perrier 14979) from P, it was not possible to confirm the synonymy because the herbarium sheets contain only



Figures 21-24. *Pandanus cruciatus*. Fig. 21. Lateral view of one drupe showing some staminodes on its base, pileus and the two reniform opposite stigmas (black). Fig. 22. Drupe in apical view. Fig. 23. Longitudinal section through the centre of stigmas, showing endocarp (black), seed locule (white, in the middle of endocarp) and stigmas (stippled). Fig. 24. Middle part of leaves flattened horizontally, showing the abaxial face, the costal rib revolute when dry.



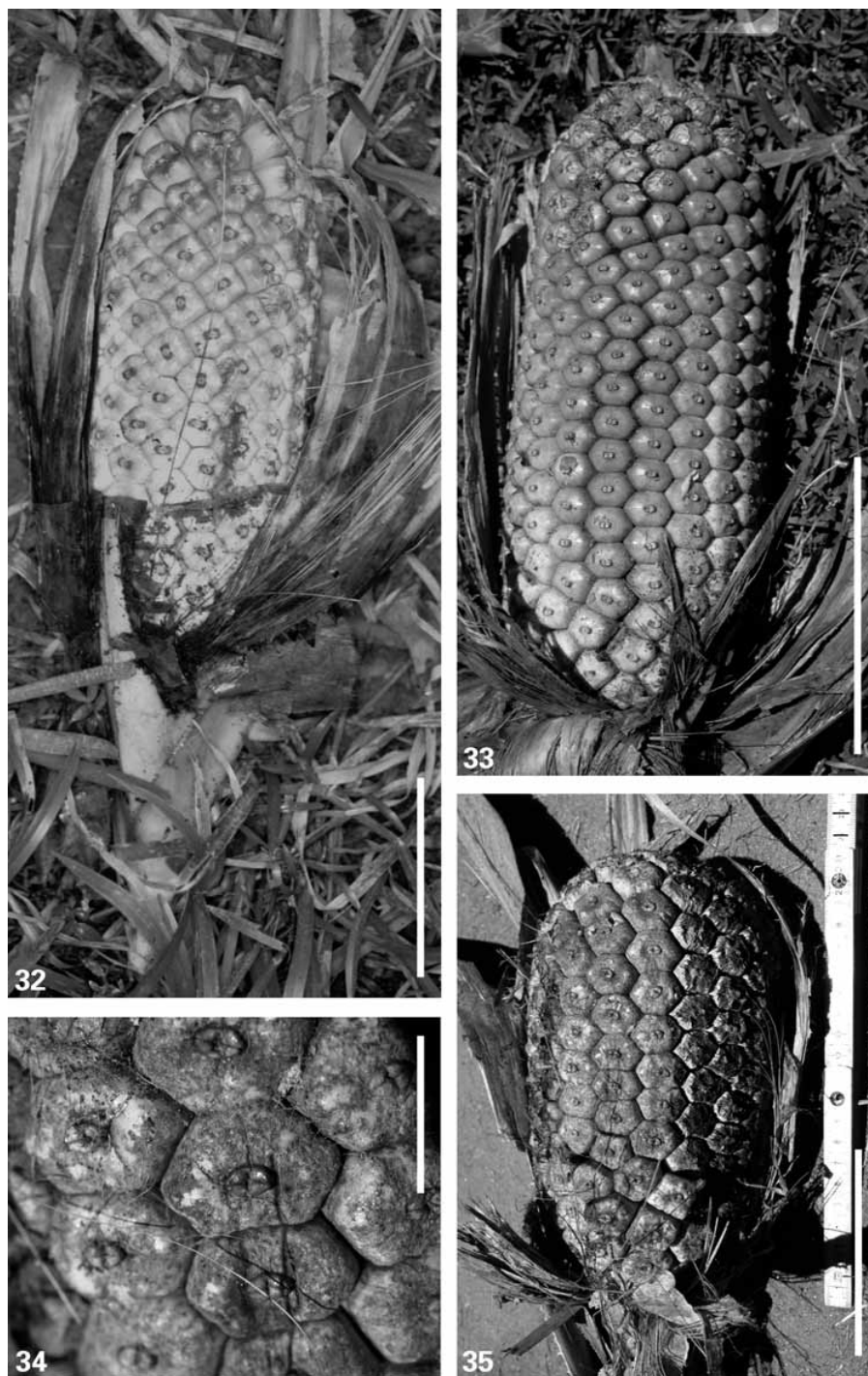
Figures 25–27. *Pandanus androcephalenthos*. Fig. 25. Terminal clump of leaves showing the hanging staminate inflorescences (arrowed) (Callmander *et al.* M150). Scale bar = 50 cm. Fig. 26. Terminal clump of leaves showing the hanging pistillate inflorescence hidden by the bracts (arrowed) (Callmander & Wohlhauser M131). Scale bar = 80 cm. Fig. 27. *P. cruciatus*. Clump of leaves showing the abaxial face, dull and glaucous (arrowed), compare with the adaxial face (from Callmander & Raveloson M113). Scale bar = 1 m.



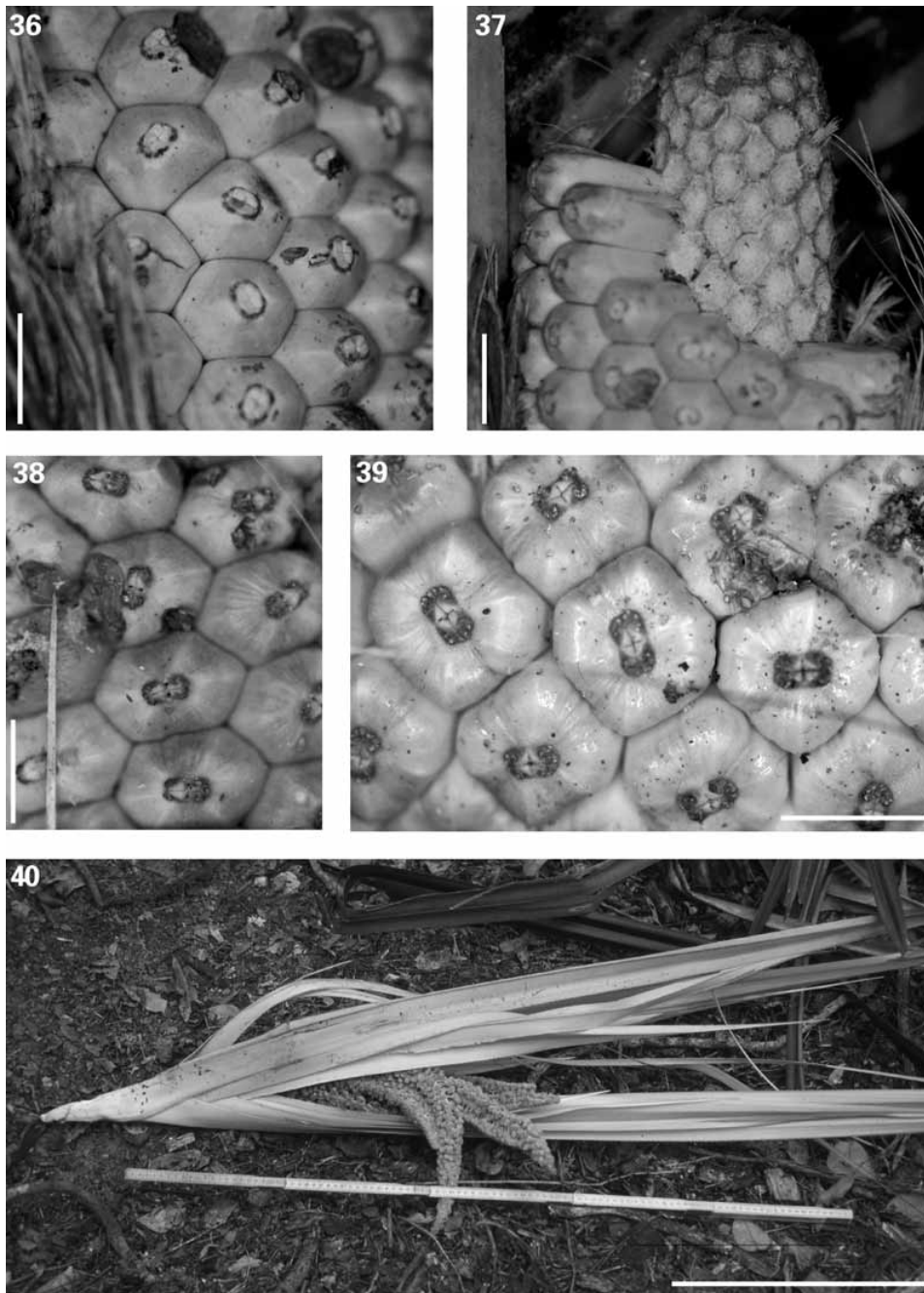
Figures 28–31. Architecture. Fig. 28. *P. kariangensis*. Fig. 29. *P. karaka*, pistillate plant showing the inflorescence (black) in the middle of a clump. Fig. 30. *P. gallinarum*. Fig. 31. *P. cruciatus*.

fertile bracts that are not as similar as the sterile ones (Huynh, 1997). However, at FI we were able to observe that the first sterile bract which has a structure very close to that of leaves in Pandanaceae. This bract is caniculate in the lower part, the apex is long flagellate, and the costal ribs are strongly revolute when dry. This species has exactly the same characters as *P. cruciatus*.

When considering the name of this species, *Pandanus cruciatus* and *P. hermaphroditus* are here recognized as conspecific. Since both species were published in the same article in 1951, *P. cruciatus* is selected over *P. hermaphroditus* as the name more accurately represents the morphology of the species as Pichi-Sermolli explained (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951): “J’ai appelé cette espèce *P. cruciatus* à cause



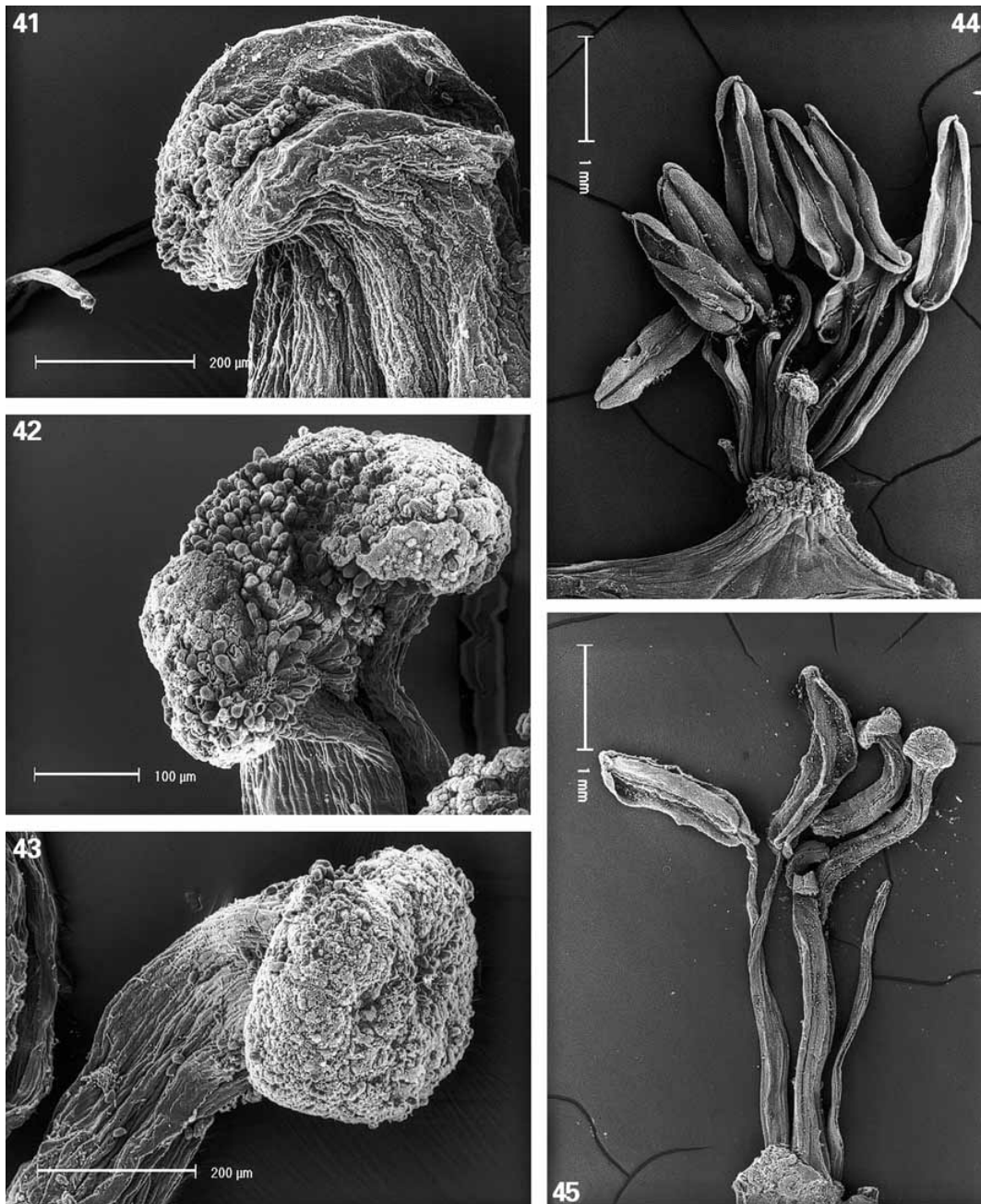
Figures 32–35. Mature syncarps and close up of drupes. Fig. 32. *P. karaka* (from Callmander & Safianinasiezy M130). Scale bar=10 cm. Fig. 33. *P. masoalensis* (from Callmander & Raveloson M118). Scale bar=10 cm. Fig. 34. Close up of a mature syncarp of *P. androcephalenthos* (from Callmander & Wohlhauser M131). Scale bar=2 cm. Fig. 35. *P. androcephalenthos* (from Callmander & Wohlhauser M131). Scale bar=10 cm.



Figures 36–40. Close-up of drupes & inflorescence. Figs 36, 37. *Pandanus cruciatus* (from Callmander & Raveloson M113), showing respectively the extra high stigmas (Fig. 36) and the core (Fig. 37). Scale bar = 2 cm. Fig. 38. Close up of drupes of *P. masoalensis*; scale bar = 2 cm. Fig. 39. Close up of drupes of *P. karaka*. Scale bar = 2 cm. Fig. 40. Staminate flower of *P. androcephalenthos* showing part of the six inflorescences hidden by the bracts. Scale bar = 30 cm.

de la croix que l'on observe sur la surface supérieur des stigmates et qui est formée par le croisement du sillon interstigmatique avec les sillons des deux stigmates."

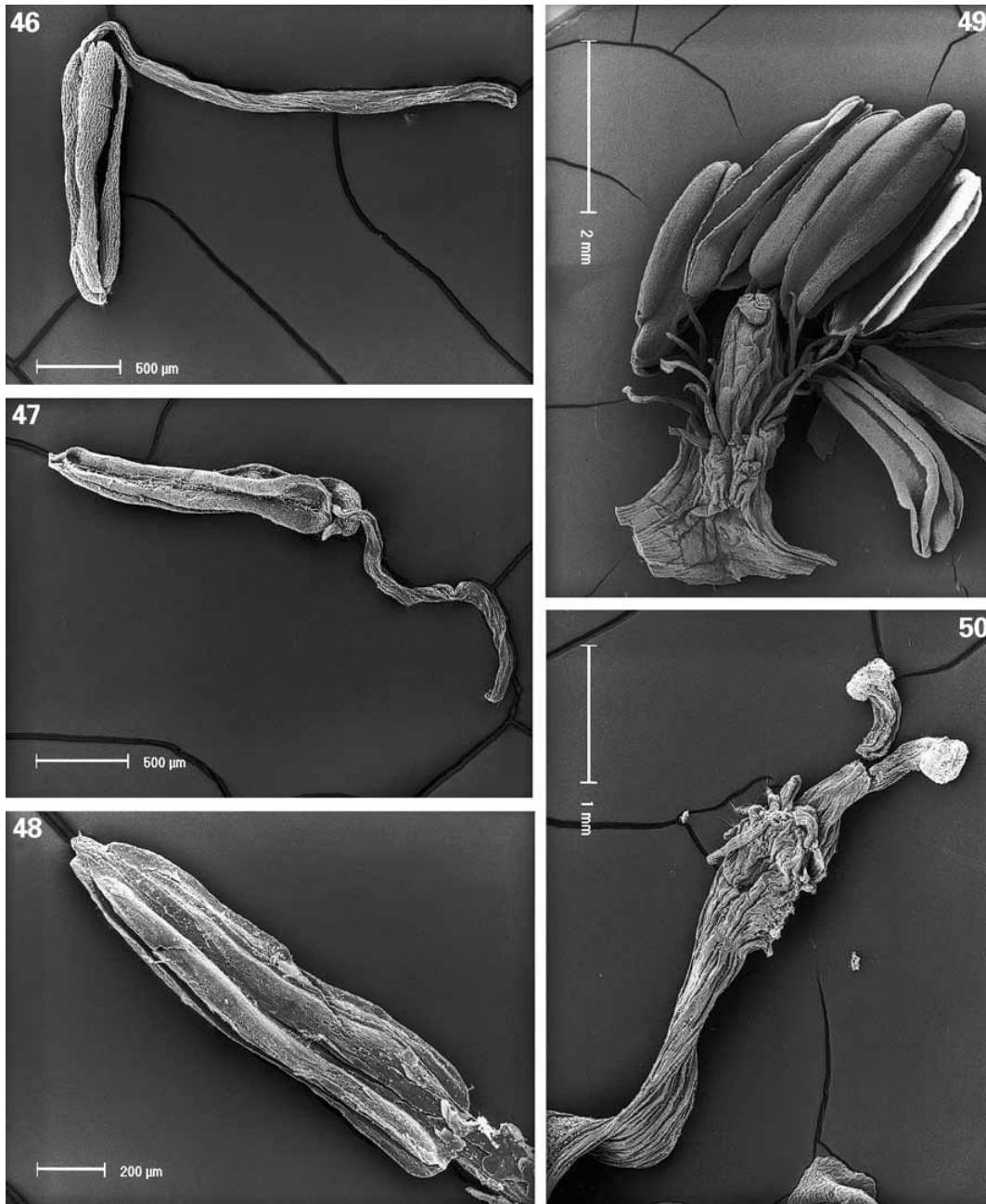
2. *Pandanus androcephalenthos* Martelli, Mém. Inst. Sci. Madagascar sér. B Biol. vég 3 (1): 27, 1951: fig. 3a–g. = *Pandanus nosibicus* Huynh, Bull. Soc. Neuch. Sci. Nat. 120: 37. 1997: figs 1–5 & 7–10, syn. nov.



Figures 41–45. SEM, details of stigmas showing the different shapes and emplacement of papillae (41–43) & flowers showing the pistillode (44–45) in the centre (after taking out nearly all the stamens). Fig. 41. *Pandanus kariangensis*. Fig. 42. *P. karaka*. Fig. 43. *P. androcephalenthos*. Fig. 44. *P. karaka*. Fig. 45. *P. cruciatus*.

Tree to 4–6 m in height, trunk 15 cm in diameter, erect, dichotomously branched; prop roots absent. Leaves 250–350 cm long, 6 cm wide in the middle, 7 cm near the sheath, gradually attenuate in the upper part; dry leaf coriaceous in the lower part, subcoriaceous in the remaining part; leaf pleat unarmed; longitudinal and

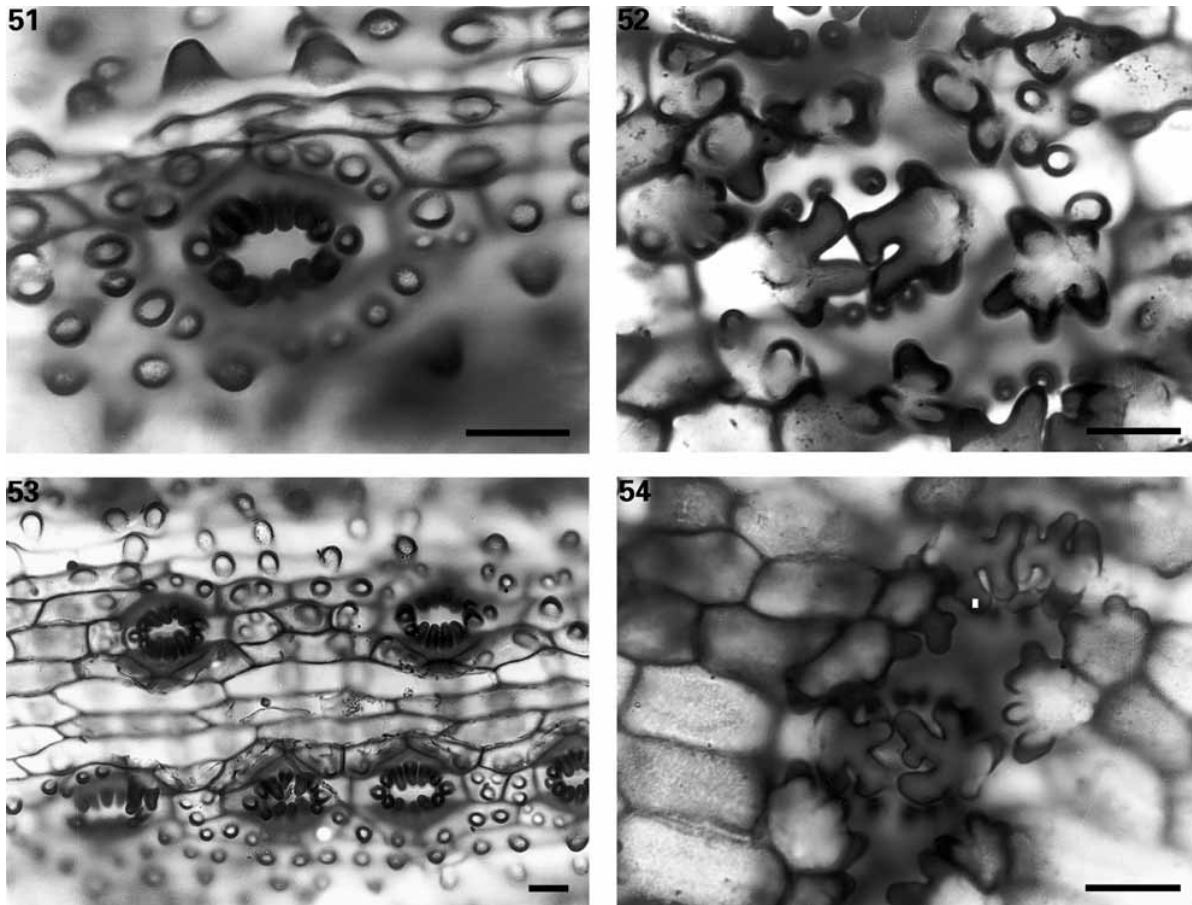
transverse veins visible on both sides, a broad M-shaped limb in the middle. Infrutescence terminal, monosyncarpic, syncarp 25 cm long, 15 cm in diameter, oblong-conical, spherical in transverse section; peduncle 38–40 cm long. Drupes connate in the mature syncarp, 3.9–4 cm high, 1.7–1.9 cm wide, 1.2–1.8 cm



Figures 46–50. SEM, stamens (Figs 46, 47), staminodes (Fig. 48) and flowers showing the pistillode (Figs 49, 50) in the centre (after taking out nearly all the stamens). Fig. 46. Stamen of *Pandanus karaka*. Fig. 47. Stamen of *P. androcephalenthos*. Fig. 48. Anther of staminode of *P. cruciatus* showing the four pollen sacs and the apiculus. Fig. 49. *P. kariangensis*. Fig. 50. *P. androcephalenthos*.

thick; pileus flat, 2 mm high; stigmas two, reniform, opposite and flat; endocarp 2.4 cm long, nearly flat on the top; seed locule separated from apex to base by a fibrous mesocarp wall. Staminate inflorescence entirely enclosed by the bracts similar to leaves but wider

(8 cm) at base; then becoming whitish and smaller; 15 sterile bracts then 4 fertile bracts, narrower at the apex (the last only 1 cm at base), 5–6 spikes, the last one longest (40 cm × 4 cm). Floral peduncle 22.5 cm long below the first inflorescence with a maximum



Figures 51–54. PM (photographic microscope), stomata of abaxial face of leaf. Fig. 51. *Pandanus kariangensis*, showing the warts (see text) (*Callmander & Raveloson M111*, pistillate plant). Scale bar = 20 μ m. Fig. 52. *P. karaka*, stomata showing the ramified papillae (*Rollot n°3*). Scale bar = 15 μ m. Fig. 53. *P. kariangensis*, stomata showing the warts (see text) (*Decary 5655*). Scale bar = 20 μ m. Fig. 54. *P. androcephalenthos*, stomata showing the ramified papillae (*Callmander & Wohlhauser M131*). Scale bar = 15 μ m.

diameter 3.5 cm; first bracts 6 cm from its base then at centimetre intervals. Pedicellate flowers; stamens disposed on a globose capitulum, held up by the stamen column, 12–15 mm long, 0.5 cm wide, flexuous. Filament 2.5 mm long. Anther lanceolate, 3 mm long, 0.6 mm wide at base. Pistillode 1.5 mm high, shorter than the stamens, divided in two styles in the upper third. Stigmas circular, thick.

Type. *Perrier 10936* (staminate), (isotypes P & FI); x.1909; Lokobe Reserve, Nosy-Be.

Other material. *Laivao NEU 2* (pistillate); (NEU & TAN); Nosy-Be, Lokobe Natural Reserve, Andranankomba river, on beach; 13°25'13"S, 48°19'00"E; 7.v.1996. *Guillaumet 2174* (TAN & P); SW of Ambanja, ravine border and slope in dense dry forest about 70 km on road to Antsohihy 2.viii.1968; fruit. *Callmander &*

Wohlhauser M131; (TAN & NEU, P); SW of Ambanja, near the road about 65 km on road to Antsohihy; 2.xii.1999. *Callmander, Wohlhauser, Rakotomamojoy & Andrianjaka M150* (SW309) (TAN, G, P, NEU); Beavona, on road to Bemanefeky (east of Ambanja), alt. 50 m, 18.xi.2000.

The vernacular name (Sakalava language) is 'karakantety', meaning 'the *Pandanus* which grows on land'.

Notes. *Pandanus androcephalenthos* was described on plants collected respectively in the north-west in Lokobe, Nosy-Be (*Perrier 10936*, staminate) and in the Manongarivo massif near the summit of Antsatrotra (*Perrier 10996*, pistillate). The type (*Perrier 10996*, pistillate) at FI has one leaf and some old drupes. The leaf is long and flagellate; the abaxial face is grey, dull and the

margins are curved under the leaf blade when dry. Furthermore, the base is caniculate. The drupes are characterized by large stigmata (5 × 6 mm) that extend further than the surface of the pileus (2–3 mm), which is acuminate and pyramidal. This is not easy to see because the drupes are old and the epicarp is no longer present, but in one drupe we were able to confirm that. In *Perrier 10936*, complete leaves are lacking so that comparison is difficult, but we are aware that even if the bracts are long and flagellate, that character is not necessary identical for the leaves. In addition, the bracts are not caniculate in the lower part, nor revolute, and they have visible veins on both leaf surfaces.

Those two specimens definitely do not belong to the same species, but together they form the type specimen of *P. androcephalenthos*. However, current research has now revealed that the staminate and pistillate plants actually belong to two different species. In this paper, the staminate plant is recognized as *P. androcephalenthos*, and the pistillate plant is referred to as *P. cruciatus*. Effectively, when Pichi-Sermolli described a new species called *P. cruciatus* Pic. Serm. based on *Perrier 14979* (Martelli & Pichi-Sermolli, 1951), he based his work on small differences essentially due to differences in the maturity of the drupes, and the drawings in Martelli & Pichi-Sermolli (1951: 25, fig. 3c–f) are based on one drupe that was not cut through the middle so that small distinctions are made in the apical form of the endocarp because he did not see the typical lateral cuspid of *P. cruciatus*. In contrast, in the type of *P. cruciatus*, the drawing in Martelli & Pichi-Sermolli (1951: 19, fig. 1f–g) was based on a drupe cut through the middle so that Pichi-Sermolli saw two cuspid on the lateral part of the endocarp.

It was decided to put the staminate plant of *P. androcephalenthos* in synonymy with *P. nosibicus* for different reasons. The problem is that the type at FI is missing the lower third of the bracts and lacks the base which is a good character for characterizing species. With the rediscovery of the staminate plant of *P. androcephalenthos* (Callmander, Wohlhauser, Rakotomamojy & Andrianjaka M150) quite close to the type locality, the problem was solved. The shape, size and texture are similar to leaves of *P. nosibicus*, and the plants:

- (1) The upper part of bracts are subcoriaceous with a broad M-shaped limb in the middle part as in the leaves of *P. androcephalenthos* (Fig. 40).
- (2) Overall shape of leaves typically 6–7 cm wide, brownish (when dried) with small prickles in the costal ribs.
- (3) Tree with single trunk bearing a few proproots dichotomously branched as in *P. androcephalenthos*, with the external leaves typically folded and hanging (compare Figs 25, 26).

- (4) The micromorphology of leaves with, as in *P. androcephalenthos*, papillae ramified in 4–5 branches in the polar cells of stomates (Fig. 54). The typo (*Laivao NEU2*) of *P. nosibicus* holds processes (the smooth abaxial face observe by Huynh (1997) is not confirmed here).
- (5) Both grow in the Reserve of Lokobe, on the small island of Nosy-Be in the north-west (Fig. 1). It seems clear that only one species of the section grows on the island, an observation we made with M. O. Laivao after prospecting there between 1996 and 1999.

Perrier 10936 can be seen merely as the staminate plant of *P. nosibicus*. As *P. nosibicus* is the pistillate plant of the specimen collected by Perrier in Nosy-Be, we have to keep *P. androcephalenthos* as the valid name because it was described 40 years before *P. nosibicus*.

3. *Pandanus karaka* Martelli, Webbia 4 (2): 417, (1914).

Tree 4–5 m tall, trunk 10–15 cm in diameter, prop roots absent; leaves ensiform, 220–230 cm long, 5.5 cm wide in the middle, 6.5 cm near the sheath; dry leaf coriaceous in the lower part, subcoriaceous in the remaining; leaf pleat unarmed; longitudinal and transverse veins visible on both sides; prickles brown; marginal prickles begin at 10–11 cm below the base, then extending to the apex, introrse, in the first third, <3–4 mm long, 4–15 mm apart; in the mid third, <2 mm long, 20 mm apart; in the upper third, <0.5 mm long, 0.5–1 mm apart; midrib armed from 11 cm to the apex, introrse, smaller than the marginal prickles at the same level, midrib prickles close to the marginal in the apex; sheath 8–9 cm long and 6.5 cm wide at apex, 7.5 cm at base, protruding from the adaxial face of the sheath; polar cells with 4–5 branched papillae on the abaxial face of mature limb. Infrutescence terminal, monosyncarpic; syncarp 20 cm long, 9 cm wide, oblong cylindrical, spherical in transverse section, composed of 150–200 drupes; peduncle 24 cm long, 2.3 cm wide at apex, 1.9 cm in the middle, straight, trigonous; drupes connate in the mature syncarp (depending on the nature of drying), 38 mm high, 17 mm wide, 16 mm thick; pileus flat, concave in centre, 4–5 mm high; stigmas two, reniform, opposite and flat; endocarp 25 mm long, 8 mm wide in the apical third where it is widest, 2 mm below the stigmas, decreasing in width from apex to base; seed locules (18 × 5 mm) separated from apex to base by a fibrous mesocarp wall; superior mesocarp densely fibrous and narrow, inferior mesocarp fibrous. Stamnodes arranged around the base of each drupe; anthers mucronate with four pollen sacs, filament lignified. Pistillate inflorescence with 11 yellowish bracts, the longest 60–65 cm long, 6 cm wide; one inflorescence spike, straight, 40 cm long, 3 cm in

diameter; peduncle 15 cm long; each flower with a pistillode; stamen column 3–5 mm long, 2–3 mm wide, 60–70 stamens, densely disposed in 3–4 whorls; filament 2 mm long; pistillode 1 mm, hidden in the middle of the stamen, divided into two styles in the first quarter; style 0.7 mm long, 0.15 mm wide, straight.

Type. Rollot n°3 (holotype FI); Ivoilina; 1909.

Other material. *Callmanger M070* (staminate) & *M071* (pistillate); (NEU, TAN); littoral forest on sand near Maroantsetra; 15°28'24"S, 49°40'24"E; 10 m alt.; 2.xii.1998. *Callmanger & Safianinasiezy M126 & M130*; SR of Nosy Mangabe; 15°30'21"S, 49°45'38"E; 180 m alt.; 5.xi.1999. *Guillaumet 2130*; (KLU); littoral forest on sand 5 km south of Maroantsetra; 23.vi.1968; (not seen this one but from the same locality). *Callmanger & Bemandiny M125*; (NEU & TAN); near Maroantsetra; 15°27'57"S, 49°40'27"E; 5.xi.1999. *St John 26556* (FI); St Marie; n.v. "fandran balan", Kalalan forest 75 m alt.; (this specimen is undeterminable due to the drupes being too old).

The vernacular name of *P. karaka* is "karaka". We describe here both plants of *P. karaka* as a result of the rediscovery and the discovery respectively of the pistillate and staminate plant not far from the type locality near Maroantsetra (*Callmanger & Bemandiny M070 & 71*).

P. karaka Martelli was completely forgotten for over a century due to erroneous understanding of the diagnosis provided by Martelli (1913). It was assigned by Stone (1974) to sect. *Dauphinensia*, a placement followed by other taxonomists resulting in no further consideration of the species. Martelli wrote in (1913): "Syncarpium solitarum, . . . stigmata 2–3 in papilliam centalem confortata, plana, hypocrelica" but he did not underline the fact that the mesocarp extended throughout the endocarp between the seed locule, a discriminating and unique character of the subgenus. At FI, we were able to observe some old and young drupes and three young whole bracts. This species has never been illustrated. In fact, the specimens drawn by Stone (1970b: 113, fig. 4a–e) which he referred to *P. karaka* Martelli still exist. We have also collected it but we consider it to be a new species of sect. *Dauphinensia* that will be published later. The bracts are very similar to leaves of the other species collected (except *P. cruciatus*), being both long (195 cm) and wide (5.5 cm) (Fig. 15). The infrutescence, 20 cm long with drupes 3 cm high, terminated by a flat pileus (Figs 14, 39) concave at the top is undoubtedly linked with *P. masoalensis* and *P. androcephalenthos*.

The problem that faced us was to resolve whether *P. karaka* is conspecific with one of the two other species. Even if the staminate plants of *P. karaka* and *P. androcephalenthos* have many similarities, pistillate flowers separate them.

P. karaka differs from *P. androcephalenthos* although they share similarities in leaves and architecture (compare Figs 29 and 26):

- (1) *P. karaka* has a flat pileus, but is concave near the stigmas (Figs 14, 39), the syncarp is up to 9 cm wide (Fig. 35), and drupes are bright in their lateral parts. *P. androcephalenthos* is characterized by a wide (15 cm) oblong-cylindrical syncarp (Fig. 35) and drupes are dull at maturity.
- (2) *P. karaka* grows in the east coast while *P. androcephalenthos* grows only in Nosy-Be and near Ambanja in the north-west (Fig. 1).

However the most striking differences are provided by the pistillate plant:

- (3) *P. karaka* has a straight column (Fig. 44); its stamens are wider and shorter (cf. Figs 46 and 47). The staminate column of *P. androcephalenthos* is flexuous (Fig. 50).
- (4) The styles fork a short distance from the base of the pistillode in *P. karaka* (Fig. 44) but fork in the middle in *P. androcephalenthos* (Fig. 50).
- (5) The shape of the stigmas is also different; reniform in *P. karaka* (Fig. 42) and nearly spherical in *P. androcephalenthos* (Fig. 43).
- (6) *P. androcephalenthos* has several inflorescence spikes (Fig. 40) while *P. karaka* has only one straight spike (Fig. 16).

4. *Pandanus masoalensis* Laivao & Callmanger, Bot. Helv. 110: 43, figs 2–10, (2000).

Tree 5–6 m tall, 12 cm in diameter, trunk erect; prop roots absent; leaves 300–330 cm long, 7 cm wide in the middle, 8 cm near the sheath, gradually attenuate in the upper part; dry limb coriaceous in the lower part, subcoriaceous in the upper part; lateral falls unarmed; longitudinal and transverse veins visible on both sides, a broad M-shaped limb in the middle; infrutescence terminal, monosyncarpic, syncarp 20 cm long, 9 cm in diameter, oblong-conical, spherical in transverse section; peduncle 24 cm long. Drupes connate in the mature syncarp, 3.8 cm high, 1.7 cm wide, 1.6 cm thick; pileus dome-like, 3–4 mm high; stigmas two, reniform, opposite and flat; endocarp 2.5 cm long, nearly flat on the top; seed locule separated from apex to base by a fibrous mesocarp wall. Staminodes arranged around the base of each drupe.

Type. Laivao & Callmanger M008 (holotype NEU; isotype TAN); Masoala Peninsula; 15°18'23"S, 50°04'09"E; 600 m alt.; along the pathway to Maroangady in forest. 26.ix.1996.

Other material. Laivao & Callmanger M007 (NEU & TAN); 15°25'36"S, 50°00'14"; 550 m altitude. *St John 26574*; (FI & P); Analabe, 5 km south of Andapa 600 m

d'alt native forest with Vango; "P. discoideus" St John (ined.). *St John 26563* (FI & P); Farankaraina 14 km north of Maroanetra hillside forest; "P. flagellaris" St John (ined.). *Guillaumet 4213* (P & TAN); RN of Marojejy; 12.xii.72. *Callmander & Laivao M054*; (TAN & NEU); NR of Marojejy near camp 2; 14°25'52"S, 49°45'41"E; 800 m alt.; 6.xi.1998. *Callmander & Raveloson M118 & M120*; (NEU, TAN); NR of Mananara-North, 10 km east of Vavary; 16°22'44"S, 49°39'40"E; 270 m alt.; 3.xi.1999.

When we published *P. masoalensis*, we took care to distinguish it from *P. androcephalenthos* (*P. nosibicus*, syn. nov.), the nearest species. A very interesting feature was discovered in a young syncarp collected by *Rollot n°3*. A platform was present in the basal part (Fig. 13) as occurs in the mature drupe of *P. masoalensis* (Laivao, Callmander & Wohlhauser, 2000: 46, figs 5, 7) but was absent in the mature drupes. This suggests that the platform disappeared with maturity, a kind of progressive lignification of tissues during infructescence growth, and thus cannot be used as a discriminating character between species.

The fact that the platform was not present in the base of the drupes of *P. androcephalenthos* (*P. nosibicus* syn. nov.) was used as an important distinction, but we know now that this is related to maturation. *P. masoalensis* has a syncarp similar to the one of *P. karaka* and *P. androcephalenthos* (compare Figs 32, 33 and 35).

P. masoalensis can be separated from *P. androcephalenthos* on micro- and macromorphological characters (Laivao *et al.*, 2000). It is distinguished from *P. karaka* on the length of leaves and drupes. Furthermore, the pileus is quite different in shape: in *P. karaka*, it is flat and concave near the stigmas, while in *P. masoalensis* the pileus is dome-like and strictly convex near the stigmas (compare Laivao *et al.*, 2000: 46, figs 5, 7 and Fig. 14).

We retain *P. masoalensis* at the rank of species because it was found only at higher altitudes in the mountains. A molecular approach will hopefully solve this question.

5. *Pandanus kariangensis* Huynh, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. B Adansonia 3 (1): 40, figs 1–7, 16–25, 30, 31, 33–42, (1981).

Tree <5 m tall, trunk 3.5–4 cm in diameter, dividing into several prop roots c. 2–3 m along its length; leaves flagellate, 150–220 cm long, 3–4 cm wide in the middle, 5–6 cm near the sheath, progressively attenuate in the upper quarter terminated by a long flagellum; dry leaf subcoriaceous in the lower part, flexuous above; leaf pleat unarmed; longitudinal and transverse veins visible on both sides. Infructescence terminal, monosyncarpic, syncarp about 10 cm long, 5–7 cm in diameter, oblong-cylindrical, spherical in transverse

section, formed by less than 100 drupes; peduncle total length unknown, 1 cm wide at apex, 0.5 cm at mid-point, straight; core 1.5 cm in diameter; drupes 3 cm high, 2.2 cm wide, 1.8 cm thick; pileus dome-like then nearly flat around stigmas, 4–6 mm high; stigmas two, reniform, opposite and flat, surrounded by minute protuberances on the lateral parts; endocarp 1.8–2.2 cm long, 0.9–1.1 cm wide in the apical third where it is the widest, 1–3 mm distant from the stigmas, laterally terminated by two cusps; seed locule, 13–17 × 2–3 mm, separated from apex to base by a fibrous mesocarp wall; apex 8 mm from the base of the stigmas, 0.7 mm away from drupes bases, lateral endocarp narrowing from the apex to the base; superior mesocarp narrow; inferior mesocarp fibrous. Stamminodes arranged around the base of each drupe.

Type. Decary 5655 (holotype P); Madagascar, east, Karianga, Point of Farafangana; 5.x.1926.

Other material. Callmander & Raveloson M111 (pistillate plant); (NEU & TAN); RN of Mananara-North, 5 km east of Vavary (beketra); 16°22'38"S, 49°39'34"E; 300 m alt.; 3.xi.1999.

The locals call this species "akohomorika" and prop-roots are used for wickerwork.

P. kariangensis was described by Huynh (1981). It was assigned to the new subsection *Retusiflora* due to its retuse anthers, a character rare in *Pandanus* and unique in the section (Fig. 49). This species is unique in the section due to many characters which we will discuss later. We found the staminate plant of *P. kariangensis* in Mananara-North far to the north of the sampling of Decary on which the type is based (*Decary 5665*). We had no difficulty in matching staminate and pistillate plants. The leaves are narrow and flexuous (rare in sect. *Martellidendron*). It is a small tree, 3–4 m high, that is similar to *P. cruciatus* because the aerial roots are produced at the mid-point of the trunk forming a tangled mass. However, it is impossible to confuse the two species because *P. cruciatus* is higher and the diameter of trunk and branches is clearly larger (compare Figs 28 and 31). The basal part of leaves is not caniculate and the abaxial face is abundantly verrucate in *P. kariangensis* (Huynh, 1981), a character unique in the section (Figs 51, 53). We found the pistillate plant of this species in Mananara-North.

Unfortunately, we found only mature drupes fallen from the tree, and staminodes around the base of the drupes were too old to show whether they were mucronate or retuse. All the other species where we know both plants have the same anther apex between stamens and staminodes. In *P. cruciatus*, as for all other species, the anthers of staminodes are mucronate (Fig. 48) as are the stamens themselves (Fig. 45). Nevertheless, the discovery of the pistillate plant confirms its original aspects in that the syncarp is small,

surely the smallest of the section, and it has a unique leaf micromorphology. Discriminating characters are discussed under the new species.

To conclude, a very interesting species has been found in Manara-North which shares characters with *P. kariangensis* (relatively small infrutescence) and other species (dichotomous ramification, micromorphology). Unfortunately, the staminate plant remains unknown and we have details only for the pistillate one.

6. *Pandanus gallinarum* Callmander sp. nov.

Arbor usque 2 m alta, ramis dichotomis, trunco 4–5 cm diametro, radicibus gralliformibus destitutis; folia linearia flagellaria c. 145–155 cm longa, in medio 2.6–3 cm lata, prope vaginam 3.5 cm lata. Monosyncarpa; syncarpio 11 cm longo, 6.5 cm lato, oblongo-cylindrico, in sectione transversali circulari, circa 100 drupis composito. Drupae maturitate in syncarpio connatae, 28 mm longae, 16 mm latae, 11 mm crassae; pileo tholiformi, 8 mm alto; stigmatibus 2, reniformibus, oppositis, planis, protuberantibus lateralibus circumnexus; endocarpio axialiter 13 mm longo, 9 mm lato in parte tertia supra ubi latissimo, apice 2 mm a basi stigmatum distanti; loculis seminum ovoideis, 9 mm altis, 2 mm latis; mesocarpio supero angusto, copiose fibroso; mesocarpio infero fibroso. Staminodia filamenta antheraque composita; anthera acuminata, 4 loculis separatis praedita.

Tree <2 m tall, trunk 4–5 cm in diameter, erect, dichotomously branched; prop roots absent; leaves flagellate, 145–155 cm long, 2.6–3 cm wide in the middle, 3.5 cm near the sheath, progressively attenuate in the last upper quarter terminated by a long flagellum 10 cm long; dry leaf subcoriaceous in the lower part, flexuous above; leaf pleat unarmed except for the last 20 cm; longitudinal and transverse veins visible on both sides, protruding in the adaxial face of the sheath; prickles dark brown; marginal prickles beginning at 6–7 cm above the base and extending to the apex, introrse to perpendicular in the lower part then antorse, in the lower third <2 mm long, 2–10 mm apart, in the mid third <1 mm long, 8–20 mm apart, in the distal third <0.3 mm long, apart 4 mm; midrib armed from 7.5 cm to the apex, introrse, midrib prickles as long as the marginal prickles; sheath 6 cm long, 3.5 cm wide at apex, 4.5 cm at base, brownish when dry, greenish in the youngest leaves; abaxial face of leaves zoned, polar cells bearing papillae with 4–5 apical branches; infrutescence terminal, monosyncarpic, syncarp 11 cm long, 6.5 cm in diameter, oblong cylindrical, spherical in transverse section, formed of 100 drupes; peduncle 10 cm long, 1.7 cm wide at apex, 1 cm in the middle, straight, trigonus. Drupes connate in the mature syncarp, 2.8 cm high, 1.6 cm wide, 1.1 cm thick;

pileus dome-like, 8 mm high; stigmas two, reniform, opposite and flat, surrounded by a little bulge in the lateral parts; endocarp 1.3 cm long, 0.9 cm wide in the apical third, where it is the widest, 2 mm away from the stigmas; seed locule, 9 × 2 mm, separated from apex to base by a fibrous mesocarp wall, apex 5 mm from the base of the stigmas, attached 6–8 mm away from drupe base; lateral endocarp narrowing from apex to the base; superior mesocarp narrow; inferior mesocarp fibrous. Staminodes arranged around the base of each drupe.

Type. Callmander & Raveloson M114 (holotype NEU; isotypes G, P, TAN); RN de Mananara-Nord, 9 km east of Vavary (beketra); 16°22'51"S, 49°40'16"E; 300 m alt.; 3.xi.99.

The vernacular name of this species is “tsirikeakoho”, which means literally, “the *Pandanus* of the hens”. It was thus called *P. gallinarum*.

This species is well defined. However, it differs from others by its infrutescence and leaves. It has a small (11 cm) infrutescence, while the minimum length in other species is 20 cm. Furthermore, the leaf is long and flagellate (Fig. 6) while the others are ensiform. *P. gallinarum* cannot be confused with *P. cruciatus* with regard to leaf, infrutescence and architecture – it has flexuous, non-canaliculate leaves (Fig. 7) and the mature infrutescence is half the length of that of *P. cruciatus*.

The new species is closest to *P. kariangensis* in dimensions of the syncarp and flexuous leaves, but can be easily distinguished by the following characters:

- (1) The drupes are small and narrow (Figs 3, 5) and the pileus is acuminoïd and terminated by stigmas. In *P. kariangensis*, the drupes are wider and the pileus is dome-like. The two stigmas are confined to a little plate at the top (Figs 8, 10).
- (2) The endocarp is flat on the top (Fig. 4) while in *P. kariangensis* it is terminated by two cusps in the lateral parts (Fig. 9).
- (3) The leaves are long (220 cm) and flagellate (Fig. 6) but smaller (150 cm) and non-flagellate in *P. kariangensis* (Fig. 11).
- (4) *P. gallinarum* is a small single-stemmed tree with dichotomous branching (Fig. 30); *P. kariangensis* has many prop-roots rising from the trunk (Fig. 28).
- (5) The polar cells of the abaxial stomata have ramified papillae (like *P. karaka*, Fig. 52). Stomata belong to class V to VI following Huynh (1974); in *P. kariangensis*, the polar cells have several warts (Figs 51, 53) and the stomata belong to class II (Huynh, 1981).

Unfortunately, no staminate plants have been found. Thus only the infrutescence can be used for comparisons between species. *P. gallinarum* is interesting

because it has characters shared by the two subsections, but the discovery of the staminate flowers is essential for distinguishing species in subg. *Martellidendron*.

Sect. *Martellidendron* Pic. Serm., Martelli & Pichi-Sermolli, Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég. 3 (1): 20. 1951 comprises six species of which four are known from both sexes. The type is *P. androcephalenthos* Martelli. The only species in subsection *Retusiflora*, Huynh, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, Sér. B, Adansonia 3 (1): 50. 1981 is *P. kariangensis* Huynh. Those in subsection *Martellidendron* (ipso facto) are *P. androcephalenthos* Martelli, *P. karaka* Martelli, *P. cruciatus* Pic. Serm. and *P. masoalensis* Laivao & Callmander. The position of the new species *P. gallinarum* Callmander is unclear.

P. kariangensis is an outstanding species. Huynh (1981) was correct in creating a new subsection (*Retusiflora*) for it because it has retuse anthers, a character unique in the section and rare in *Pandanus*. The shape of stigmas and the position of the papillae at the superior face of the apex of carpellodes (Huynh, 1981) (Fig. 41) also differentiate this species from all the others in the other subsection (*Martellidendron*). Furthermore, macro- and micromorphology of leaves are also different. Subsection *Martellidendron* is characterized by pistillate plant with a one-layered endothecium in the proximal part of the connective (Huynh, 1983). We have observed the same unique layer in *P. karaka* (Fig. 17). We tried to find lignification of staminodes of *P. karaka* since this is a discriminating character between several species (Laivao *et al.*, 2000). We found that the epidermal cells are lignified (Fig. 18) as in *P. androcephalenthos*. Furthermore, transverse sections at different levels in pistillodes (Figs 19, 20) reveal a few vascular bundles as in *P. cruciatus* (Huynh, 1981). The consistent presence of such anatomical characters show the well-founded nature of this subsection.

When fruiting, species of the section are easy to recognize, with sterile trees similar to section *Dauphinensia* or *Rykiella*. With the former, the leaf-base typically has an auricle, while leaves of the latter are always wider (up to 16 cm). *Pandanus cruciatus* seems to be the most widespread species as it is found both on the east coast and in the north-west (Fig. 2A). In contrast, *P. kariangensis* is confined to the east coast (Fig. 2C). *P. karaka* and *P. masoalensis* are sympatric in the central east coast (Fig. 2D,E), suggesting that one species is present and the latter could be an ecotype growing at higher altitude. *P. androcephalenthos* is endemic to the north-west near Ambanja and in Nosy-Be (Fig. 2B).

DISCUSSION

Madagascar is famous for its variable geomorphology and climate, and for its rich endemic flora. Endemism

is often found in specific regions where biotic and abiotic factors play an important role. For example, it is easy to find two endemic species (*P. biceps* (sect. *Bicipites*) and *P. pristis* (sect. *Souleyetia*)) in the massif of Ankarana to the north of Ambanja (Fig. 1), a wide, dry, eroded limestone plateau. Such specific edaphic regions are home to high endemism in different families, not exclusive to the Pandanaceae. A recent work on this region reveals endemism in different families such as Anthericaceae (*Chlorophytum*), Taccaceae (*Tacca*) or Passifloraceae (*Adenia*) (Bardot-Vaucoulon, 1997). Species of section *Martellidendron* grow only in dense humid forests between 0 and 600–800 m. The Madagascarian dense humid forests date back to the Tertiary, and show little change. They are home to some of the most primitive angiosperm families, viz. Chloranthaceae and Winteraceae. We know that subg. *Martellidendron* is very primitive in the genus and certainly in the family (Callmander, 2000), and its biogeography in Madagascar is not unexpected. The section is unlikely to occur on more recent geological formations or those under the influence of variable climates. In contrast, the distribution of a section showing rapid radiations is widespread throughout the island. For example, sect. *Souleyetia*, with small monocarpellate drupes and syncarps, occupies all phytogeographic regions on the island, and is the only section growing in the dry bush of the south-west. Sect. *Heterostigma*, with fleshy syncarps dispersed by rivers, also occupies all the phytogeographic regions.

In Madagascar, we often find species endemic to one forest massif. These include the high altitude *P. sparganioides* (sect. *Acanthostyla*) and *P. tsaratanensis* (sect. *Souleyetia*) in the Tsaratanana massif, or *P. andringitrensis* (sect. *Acanthostyla*) in the Andringitra massif. These orophytes certainly come from differentiation of lower altitude species, and their differentiation seems to be recent (Humbert, 1928). In lower forests, between 150 and 500 m, we have collected the same species along the east coast in unexpected places. For example, *P. bipyramidus* (sect. *Stephanostigma*) was endemic to the Marojejy massif until we found it near Maroantsetra and near Fort-Dauphin, far to the south. In sect. *Martellidendron*, some species (*P. cruciatus*, *P. kariangensis*) seem to be widespread on the east coast, and we anticipate they will also be found far to the south. Such species come from the ancestral stock and this kind of ecology denotes a clear argument for old and declining species.

This outstanding group does not have much in common with the other sections in Madagascar. The nearest species is *P. hornei* from the Seychelles which, on the basis of morphology of staminate and pistillate plant, belongs to sect. *Seychellea* (Callmander, 2000). The potential bisexuality of flowers is rare in *Pandanus*, although pistillodes and staminodes do not

KEY TO THE SPECIES OF SUBG. *MARTELLIDENDRON*

Key to the staminate plant

- 1 Leaves flexuous; anthers retuse *P. kariangensis*
 1 Leaves coriaceous; anthers with an apiculus 2
 2 Flower with one inflorescence *P. karaka*
 2 Flower with many inflorescence 3
 3 Flower with a pistillode higher (as high as) than the
 stamens *P. cruciatus*
 3 Flower with a pistillode hidden by the stamens 4
 4 Stamens disposed on a globose capitule with a
 pistillode 1.5 mm high (Madagascar)
 *P. androcephalenthos*
 4 Stamens disposed on a plate with a pistillode 3.5 mm
 high (Seychelles) *P. hornei*

Key to the pistillate plant

- 1 Syncarp globose with drupe more than 10 cm high;
 trees more than 15 m high (Seychelles) (sect. *Seychellea*)
 *P. hornei*
 1 Syncarp of different shape (sect. *Martellidendron*) 2
 2 Syncarp up to 15 cm 3
 2 Syncarp longer than 15 cm 4
 3 Drupes with dome-like pileus ended by a plate where
 stigmas are confined *P. kariangensis*
 3 Drupes thin, compressed in syncarp and not
 terminated by a plate *P. gallinarum*
 4 Syncarp oblong-conical; 40 × 13 cm *P. cruciatus*
 4 Syncarp oblong-pyramidal; smaller 5
 5 Pileus dome-like *P. masoalensis*
 5 Pileus flat 6
 6 Lateral part of the drupes bright; north-west (Nosy-Be,
 Ambanja) *P. androcephalenthos*
 6 Drupes dull, pileus concave in centre (east
 Madagascar) *P. karaka*

occur in other *Pandanus* species. We also found some vestigial pistillodes in species of the surrounding islands – including *P. borbonicus* from La Réunion or *P. palustris* in Mauritius – although it is only in subg. *Martellidendron* that it is a constant and discriminant character. So far, links with the genus *Pandanus* are uncertain. The closest species seems to be from the genus *Freycinetia*, another genus in the family that grows only in India, Indomalaysia and some Pacific Islands. In the biogeographic context of the Indian Ocean and morphogenesis of the family, this link between the two genera is very interesting. Recent confirmation of the important role of *P. hornei* in the Seychelles, the only group of islands between India and Madagascar, could be significant. Certainly, the presence of sect. *Martellidendron* in the lowland forests of the east coast of Madagascar attest to the Asiatic origin of those forests. It has to be seen as relictual even if the flora has more African affinities (Thomasson, 1997). Molecular analysis will provide more features to complete our understanding of the morphogenesis and biogeography of subgenus *Martellidendron*. It is possible, as suggested by Hotton *et al.* (1994), that it is more accurately treated as a genus.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author would like to thank Professor Philippe Küpfer and Kim-Lang Huynh for their help, the Botanical and Zoological Park of Tsimbazaza and ANGAP

(Association Nationale de Gestion des Aires Protégées) in Antananarivo for providing facilities in Madagascar, the Biosphere project in Mananara-North and the DEF (Département des Eaux et Forêts) in Maroantsetra for providing facilities in the field, Philippe Chassot and Michelle Vlimant, respectively, for the Latin translation and electronic microscopy, Jason R. Grant for linguistic corrections, Ernest Fortis and Anouk Béguin for technical support. The work was supported by the Swiss National Science Foundation (grant No. 31-45707.95).

REFERENCES

- Bardot-Vaucoulon M. 1997.** Observations sur le milieu et la végétation du Massif de l'Ankarana (Nord de Madagascar) et description de trois nouvelles espèces de *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae). *Adansonia* **19**(1): 139–163.
Callmander MW. 2000. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandaceae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*) from the Seychelles. *Webbia* **55**(2): 317–329.
Hotton CLK, Leffingwell HA, Skvarla J. 1994. Pollen ultrastructure of Pandaceae and the fossil genus *Pandaniidites*. In: Kurmann MH, Doyle JA, eds. *Ultrastructure of fossil spores and pollen*. Kew: Royal Botanic Gardens, 173–191.
Humbert H. 1928. Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mémoire de la Société biogéographique* **2**: 195–220.

- Huynh K-L. 1971.** The application of acetolysis for releasing leaf cuticular membranes of *Pandanus* in taxonomic studies. *Stain Technology* **46**(5): 227–232.
- Huynh K-L. 1974.** La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Botanische Jahrbücher Systematik* **94**: 190–256.
- Huynh K-L. 1979.** La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* V. P. subg. *Vinsonia* et P. subg. *Martellidendron*. 1. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher Systematik* **100**: 321–371.
- Huynh K-L. 1981.** *Pandanus kariangensis* (sect. *Martellidendron*), une espèce nouvelle de Madagascar. *Adansonia* **3**(1): 37–55.
- Huynh K-L. 1983.** The taxonomic significance of the anther structure in the genus *Pandanus* (Pandanaeae) with reference to *Pandanus* sect. *Martellidendron*. *Webbia* **37**: 141–148.
- Huynh K-L. 1997.** The genus *Pandanus* (Pandanaeae) in Madagascar part I. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* **120**: 35–44.
- Laivao OM, Callmander MW, Wohlhauser S. 2000.** Une espèce nouvelle de *Pandanus* sect. *Martellidendron* (Pandanaeae) de la péninsule de Masaola, Madagascar. *Botanica Helvetica* **110**: 41–49.
- Martelli U. 1913.** Enumerazione delle “Pandanaeae”, II. *Pandanus*. *Webbia* **4**(2): 391–438.
- Martelli U, Pichi-Sermolli R. 1951.** Les Pandanaeae récoltées par Perrier de la Bathie à Madagascar. *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar, Sér. B, Biologie Végétale* **3**(1): 1–174.
- St John H. 1967.** Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 24 *Seychellea*, a New Section from the Seychelles Islands. *Pacific Science* **21**: 531–532.
- Stone BC. 1970a.** New and critical species of “*Pandanus*” from Madagascar. *Webbia* **24**(2): 579–618.
- Stone BC. 1970b.** Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* **63**: 97–131.
- Stone BC. 1974.** Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaeae). *Botanische Jahrbücher Systematik* **94**: 459–540.
- Stone BC. 1975.** New and noteworthy *Pandanus* (Pandanaeae) from Madagascar collected by J.-L. Guillaumet and G. Cremers. *Adansonia, sér. 2* **14**(4): 543–552.
- Thomasson M. 1997.** Essai sur la flore forestière humide de Madagascar. *Acta Botanica Gallica* **144**(1): 57–65.

Erratum

***Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar**

M. W. CALLMANDER

*Université de Neuchâtel. Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Case postale 2, 2007
Neuchâtel, Switzerland*

This paper was published in the December issue, Volume 137, Number 4, pp. 353–374.

E-mail address for correspondence: martin.callmander@unine.ch

Page 373, line 14, should read: The important role of *P. hornei* in the Seychelles, the only group of granitic or continental (as it is part of the gondwana continent) island between India and Madagascar, could be significant.

Pandanus androcephalenthos should be changed to *Pandanus androcephalanthos* throughout.

Article III

Martellidendron (Pandanaceae), a new genus from Madagascar inferred from phylogenies based on molecular data

Martin W. Callmander, Philippe Chassot, Philippe Küpfer & Peter P. Lowry II

Taxon 52 (4): in press, 2003.

Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications

Martin W. Callmander*, Philippe Chassot*, Philippe Küpfer* & Porter P. Lowry II[†]

* Laboratoire de Botanique évolutive, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, C.P. 2, 2007 Neuchâtel, Switzerland; martin.callmander@unine.ch; philippe.chassot@unine.ch; philippe.kuepfer@unine.ch.

[†]Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri, 63166-0299, U.S.A.; Département de Systématique et Evolution, Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France; lowry@mobot.org

ABSTRACT

Pandanaceae are an ancient family of dioecious monocots dating from the early to mid-Cretaceous, and comprising three extant genera *Sararanga*, *Freycinetia* and *Pandanus*. We present a cladistic analysis of Pandanaceae based on DNA sequences of four cpDNA fragments (the *trnL* intron and 3 intergenic spacers, *trnL-F*, *trnS-ycf9* and *atpB-rbcL*) in order to elucidate intergeneric relationships of the family. The results show that *Pandanus*, as currently circumscribed, is polyphyletic, with members of the Indian Ocean subg. *Martellidendron* sister to the Indo-Malesian genus *Freycinetia* in a clade that also includes the Malesian genus *Sararanga*, and that the remaining members of *Pandanus* form a separate well supported clade. *Martellidendron* is thus recognized as a distinct genus, thereby circumscribing a monophyletic *Pandanus*. *Martellidendron* comprises seven species (for which new combinations are proposed) The high level of morphological differentiation between the genera of Pandanaceae suggests rapid early radiation as seen in other monocot groups. The molecular data also indicate that the distinct lineages of Pandanaceae in the Indian Ocean basin are likely the result of both vicariance (*Martellidendron*) and more recent step-wise long-distance dispersal from Asia across the Indian Ocean (e.g., monocarpellate spiniform species in lowland eastern Madagascar).

Key words: *atpB-rbcL*, biogeography, Gondwanaland, Madagascar, *Martellidendron*, Pandanaceae, phylogeny, taxonomy, *trnL*, *trnL-F*, and *trnS-ycf9*

Pandanaceae are a family of arborescent or lianoid dioecious monocotyledons, traditionally circumscribed to comprise three genera confined to the Old World tropics. Dahlgren & Clifford (1982) regarded them as the sole representative of Pandanales in their morphological classification, whereas more recent authors have grouped Pandanaceae with Stemonaceae, Cyclanthaceae and Velloziaceae based on molecular data (Duvall & al., 1993; Chase & al. 2000; Soltis & al., 2000). *Pandanus* has the broadest geographical distribution of the three genera, occurring throughout the Old World tropics, and has approximately 600 species of trees and shrubs. *Freycinetia*, with a more limited range (SE Asia, Pacific Islands and Oceania), comprises nearly 300 species of lianas, and *Sararanga*, which is confined

to the Philippines, New Guinea, and the Solomon Islands, has two species of large trees (Fig. 1).

Pandanaceae have a long history, with the oldest fossil pollen assigned to the family, *Pandaniidites*, dating from 69 MYA (Müller, 1981). The spinulose nature of the pollen in both *Pandaniidites* and many modern Pandanaceae is considered to be an apomorphy of the family (Hotton & al., 1994). Pandanaceae may date back to the Early Cretaceous (96 MYA) when Gondwanaland was still in the process of breaking up (Storey & al., 1995), and they may thus reveal important biogeographic informations, especially with regard to understanding the phytogeographic links between Madagascar and the Indian-Australo-Malesian region.

Sararanga, with paniculate inflorescences and flowers bearing a perianth, was considered the most primitive genus of Pandanaceae by several authors, including Warburg (1900), North & Willis (1971), Stone (1972) and Dahlgren & al. (1985), whereas Takhtajan (1969) regarded *Freycinetia*, with its multi-ovulate carpels, as



Fig. 1. Actual distribution of the family Pandanaceae worldwide: *Freycinetia* (hatched grey stroke), *Sararanga* (double strokes), *Pandanus* (plain stroke) and *Martellidendron* (doubled stippled stroke).

most primitive. As indicated by Stone (1972: 39): “it may be correct to regard the multi-ovulate condition as primitive, but the totality of characters in *Freycinetia* renders it impossible to regard this genus, in general, as primitive”. Stone referred to many specialized and advanced features in *Freycinetia* such as the climbing and reduced habit and the pollination by bat.

Pandanus, the largest genus of the family, is currently divided into eight subgenera and fifty-four sections (Stone, 1974). Another subgenus was further added (Huynh, 1991), totaling nine subgenera. Some infrageneric groups appear to be relicts, exhibiting plesiomorphies such as pistillodes in the staminate flowers (*Pandanus* sect. *Megakeura*) or pollen with an incomplete tectum (*Pandanus* subg. *Eydouxia*), while others probably comprise recently evolved sea-dispersed

taxa (*Pandanus* sect. *Pandanus*) whose representatives are present nearby on all geologically young tropical oceanic islands. In the western Indian Ocean, *Pandanus* subg. *Martellidendron* is particularly interesting with regard to the biogeography of the family. It comprises two sections: sect. *Martellidendron*, described by Pichi-Sermolli in Martelli & Pichi-Sermolli (1951), which is endemic to Madagascar, comprising two subsections [(subsect. *Martellidendron* and subsect. *Retusiflora* (Huynh, 1981)]; and the monospecific sect. *Seychellea* described by St. John (1967), endemic to the Seychelles. Subg. *Martellidendron* was recently revised by Callmander (2001), who upheld these sections. Unlike other groups of *Pandanus*, subg. *Martellidendron* exhibits numerous plesiomorphic features, including: its pollen morphology, with a reticulum comprising small lumina and a 3-layered exine (Hotton & al., 1994); the structure of its anthers, which have no endothelial thickenings in the lateral part of the connective and the proximal part of the anther walls (Huynh, 1983); and the potential bisexuality of its staminate and pistillate flowers (Huynh, 1997; Callmander, 2000, 2001). As suggested in previous works on subg. *Martellidendron*, its unique morphology clearly suggests an ancestrally divergent group in the family (Callmander, 2000, 2001). Stone (1990) and Hotton & al. (1994) suspected that the subgenus may represent a separate group worthy of recognition as a distinct genus. Moreover, the group has been interpreted by some authors as a link between *Freycinetia* and *Pandanus* (e.g., Huynh, 1997) with respect to its potential bisexuality. This is of particular interest since *Freycinetia* exhibits profound similarities with Cyclanthaceae in its flower structure, seeds, pollen grains, and embryology (Harling, 1958). Hotton & al. (1994) concurred when they wrote (p. 186) “A cladistic analysis of Pandanaceae using a complete set of molecular characters is urgently needed.”

In this study we present the first cladistic analysis of Pandanaceae based on molecular data from a representative sampling of the family. Our preliminary objectives are as follows:

- 1) Improve our understanding of the relationships among the three currently recognized genera of Pandanaceae, which are morphologically very distinct from one another.
- 2) Evaluate the monophyly of the largest genus, *Pandanus*, in light of the very distinctive morphology of subg. *Martellidendron*.
- 3) Explore the implications of the cladistic analysis with regard to the biogeography of Pandanaceae, and especially the endemic Indian Ocean *Martellidendron* group.

MATERIAL AND METHODS

Plant material and outgroup choice

Preliminary studies using the *trnL* intron and the intergenic spacer (IGS) located between the *trnL* (UAA) and *trnF* (GAA) exons were carried out using a sample of over 60 species covering all the subgenera of *Pandanus*, *Freycinetia* and all species of subg. *Martellidendron* (Callmander & García-Herran, unpubl.). The resulting phylogenetic trees showed low resolution among *Freycinetia* and *Pandanus* (except for subg. *Martellidendron*) due to a poor level of nucleotide variation in the loci examined. Nevertheless all the *Martellidendron* species were placed in a monophyletic albeit polytomic clade (Fig: 2). We then attempted a second analysis using a more limited sampling that included only “place holder” or exemplar taxa for most groups and a reduced sample of four species from subg. *Martellidendron* (Table 1). This analysis also included the two species of *Sararanga* and four members of *Freycinetia*, along with representatives of each of the 3 subgenera of *Pandanus* present in Madagascar and neighboring Indian Ocean islands. A total of 22 exemplar species (19 ingroup and 3 outgroup taxa) were thus chosen, and because of the low resolution previously obtained from the *trnL* intron and its IGS, we expanded the analysis to include sequences from three additional DNA regions (*atpB-rbcL* IGS region, *trnL-F* and the *trnS-* (UGA) and *ycf9* IGS). Cyclanthaceae were selected as the outgroup because several studies have suggested that this neotropical family is the most likely sister group of Pandanaceae (Duvall & al., 1993; Chase & al., 1995; Cox & al., 1995; Soltis & al., 2000). Cyclanthaceae comprise two monophyletic subfamilies (Eriksson, 1994), the monotypic Cyclanthoideae, and Carludovicoideae (with 11 genera and ca. 220 species), both of which were sampled (Table 1).

DNA extraction, amplification, and sequencing

Total DNA was extracted from leaves preserved in silica gel or (for *Carludovica* and *Cyclanthus*) from fresh material, following Chase & Hills (1991). Extraction was performed using the CTAB procedure of Doyle & Doyle (1987) or using the QIAGEN DNeasy plant mini kit. Double-stranded DNA was directly amplified by PCR for all loci. Reaction volumes were 25 μ l and contained 2.5 μ l 10X PCR buffer, 1 μ l 25 mM Mg⁺⁺, 0.5 μ l 10mM dNTPs, 0.5 μ l each of the 10 mM primers, 0.2 μ l HotstarTaq polymerase (5u/ μ l) (QIAGEN, Basel), and 17 μ l ddH₂O. About 10-20 ng of genomic DNA was added to the PCR mixture. Four non-coding cpDNA fragments were amplified: the *trnL* intron, *trnL-F* IGS, *trnS-ycf9* IGS and *atpB-rbcL*. Primers used for the amplification of *trnL* and the *trnL* IGS (UAA)-F (GAA) follow Taberlet & al. (1991): primers “c” and “d” were used for the amplification of

the *trnL* (UAA) intron and “e” and “f” for the *trnL*-F IGS. For the *atpB-rbcL* IGS region, the primers “f” and “r” described in Manen & Natali (1995) were used. The IGS between the *trnS*- (UGA) and *ycf9* genes was amplified with primers *trnS* and *trnfM* (Demesure & al., 1995).

PCR was performed in a Biometra® Tgradient thermal cycler, consisting of 15 min at 95°C for the activation of the HotStar polymerase, followed by 30 cycles of 30 sec at 94°C, 30 sec at 55°C, 1 min 30 sec at 72°C with a final extension period of 4 min at 72°C. The PCR products were checked on 0.8% agarose gel, and were purified using QIAquick™ purification kit (QIAGEN AG, Basel) following the manufacturer’s protocol prior to sequencing. Cycle sequencing was performed according to the dideoxy chain termination method using an ABI PRISM™ BigDye™ Terminator cycle sequencing kit (Applied Biosystems) in a Biometra® Tgradient thermal cycler (5 µl reaction volumes). Cycling parameters were: 25 cycles of 20 sec at 96°C for denaturation, 10 sec at 54°C for primer annealing, and 4 min at 60°C for primer extension. The cycle sequencing products were cleaned by ethanol precipitation and applied to an ABI 310 automated sequencer (Applied Biosystems). Basecalling was checked on the electropherograms using Sequence Navigator (Applied Biosystems) and edited manually when necessary.

Sequence alignment and phylogenetic analysis

Sequences were preliminarily aligned with Sequence Navigator (Applied Biosystems 1.01) and subsequently manually adjusted. The aligned matrix is available on request from the corresponding author. Unambiguously aligned informative indels (insertion and/or deletion) were scored as binary characters (0 or 1) except for zones of microsatellites with repetitive AT, which were excluded. Full heuristic searches applying maximum parsimony were conducted using PAUP 4.0b8a (Swofford, 2000). In all phylogenetic analyses, characters were equally weighted and unordered (Fitch, 1971). All searches consisted of 100 random taxon addition sequences with TBR branch swapping, MULPARS and ACCTRAN options on; branches with minimum lengths of zero were collapsed to form polytomies. For the results based on both separate and combined data, the robustness of individual clades was evaluated using jackknife with 37% deletion (Farris & al., 1996) as implemented in PAUP*, and also using the decay index (Bremer, 1988). Decay analyses were performed with AutoDecay (Eriksson, 1998) and trees were viewed with TREEVIEW (Page, 1996). A Maximum likelihood approach was used to better resolved relationships between *Freycinetia*, *Martellidendron* and *Sararanga*. Model parameters were selected with Modeltest (Posada & Crandall, 1998).

RESULTS

The length of the chloroplast DNA fragments obtained ranged from 687 to

Table 1. Origin of plant material, voucher information and Genbank accession numbers.

Taxon	Subgenus, section	Origin	Collector and voucher	#/p E-abc L intergenic spacer	rrn L (UAA) intron	rrn L (UAA)-F(GAA)	rrn S-1/2/9 spacer
Genus <i>Freychinella</i>							
<i>Freychinella angustissima</i> Radl.	<i>Rohleyella</i>	Western District, Klunga, Papua New Guinea.	Bogner 2139 (cult. Munich)	AY337635	AY337701	AY337679	AY337657
<i>Freychinella cumingiana</i> Gaudich.	<i>Polystachyae</i>	Philippines	Bogner 812114 (cult. Munich)	AY337633	AY337699	AY337677	AY337655
<i>Freychinella javanica</i> var. <i>expansa</i> B. C Stone	<i>Lateraliflorae</i>	Sumatra Island, Indonesia	Bogner 1785 (cult. Munich)	AY337634	AY337700	AY337678	AY337656
<i>Freychinella funicularis</i> Merr.	<i>Polystachyae</i>	Philippines	Bogner 1783 (cult. Munich)	AY337636	AY337702	AY337680	AY337658
Genus <i>Martellidendron</i>							
<i>Martellidendron androcephalanthos</i> (Martell) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	60 km south of Ambanja, on the road to Anisohy, north-west Madagascar	Callmander & Wohlhauser M130 (NEU)	---	AY337711	---	---
<i>Martellidendron craciatum</i> (Pic. Sum.) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Mananara-Nord, east coast, Madagascar	Callmander & Raveloson M113 (NEU)	AY337624	AY337690	AY337668	AY337646
<i>Martellidendron gallinarum</i> (Callmander) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Mananara-Nord, east coast, Madagascar	Callmander & Raveloson M114 (NEU)	AY337625	AY337691	AY337669	AY337647
<i>Martellidendron hornei</i> (Balf. f.) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Mare aux cochons, M'he Island, Seychelles Islands	Callmander & Meystre S083 (NEU); (staminate plant)	AY337630	AY337696	AY337674	AY337652
<i>Martellidendron hornei</i> (Balf. f.) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Mare aux cochons, M'he Island, Seychelles Islands	Callmander & Meystre S084 (NEU); (pistillate plant)	AY337632	AY337698	AY337676	AY337654
<i>Martellidendron karaka</i> (Martell) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Littoral forest, east coast, near Maroantseira, Madagascar	Callmander & Bemandiny M070 (NEU)	---	AY337710	---	---
<i>Martellidendron karangensis</i> (Huynh) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Mananara-Nord, east coast, Madagascar	Callmander & Raveloson M111 (NEU)	AY337623	AY337689	AY337667	AY337645
<i>Martellidendron masoalense</i> (Lavaco & Callmander) Callmander & Chassot	<i>Martellidendron</i>	Masoala Peninsula, east coast, Madagascar	Wohlhauser & Lavaco M008 (NEU)	---	AY337709	---	---
Genus <i>Pandanus</i>							
<i>Pandanus eycouae</i> Balf. f.	<i>Eycouae</i>	Perrier (forêt classée), Mauritius, Mascarene Islands	Callmander & Alier M102 (NEU)	AY337622	AY337688	AY337666	AY337644
<i>Pandanus figuliformis</i> B. C Stone	<i>Visonia</i>	Manongariva Massif, North-West of Madagascar	Callmander, Wohlhauser, Rakotomamony & Andrianjaka M156 (NEU), SW 367 (G).	AY337626	AY337692	AY337670	AY337648
<i>Pandanus maximus</i> Martell	<i>Pandanus</i>	Moron, Grande-Comore, Comores Islands	Callmander & Wohlhauser M050 (NEU)	AY337628	AY337694	AY337672	AY337650
<i>Pandanus microcapus</i> Balf. f.	<i>Visonia</i>	Perrier, Mauritius, Mascarene Islands	Callmander & Alier M105 (NEU)	AY337621	AY337687	AY337665	AY337643
<i>Pandanus odoratissimus</i> L. f.	<i>Pandanus</i>	Unawatuna, Sri Lanka	Perrier SL001 (NEU)	AY337627	AY337693	AY337671	AY337649
<i>Pandanus palustris</i> Thouars	<i>Pandanus</i>	Le Plurin-Les mares, Mauritius, Mascarene Islands	Callmander & Alier M096 (NEU)	AY337631	AY337697	AY337675	AY337653
<i>Pandanus poyérasii</i> Stone & Gulliburnet	<i>Visonia</i>	Mandena, near Fort-Dauphin, Madagascar	Callmander M085 (NEU)	AY337629	AY337695	AY337673	AY337651
<i>Pandanus princeps</i> B. C Stone	<i>Visonia</i>	Nantorofo, near Maroantseira, Madagascar	Callmander & Bemandiny M072 (NEU)	AY337642	AY337708	AY337686	AY337664
Genus <i>Saranga</i>							
<i>Saranga philippinensis</i> Merr.		Siargao Island, Philippines	Lorence 930200 (cult. Nat. Trop. Bot. Garden, Lawai, Hawaii)	AY337637	AY337703	AY337681	AY337659
<i>Saranga sinuosa</i> Hemsl.		New Guinea, Buper, Waena	Cook 4336 (NEU)	AY337638	AY337704	AY337682	AY337660
Outgroup							
<i>Asplundia</i> sp.		Cookskomb, Belize, Central America	Callmander, Blijveldt & Menzies B001 (NEU)	AY337641	AY337707	AY337685	AY337663
<i>Cardolobos palmata</i> Ruiz & Pav.		Panama, Central America	Callmander & Blijveldt s.n. cultivated in the Papeterie (CH-Miami)	AY337640	AY337706	AY337684	AY337662
<i>Cyclanthus blythii</i> Pitt. ex A. Rich.		Panama, Central America	Callmander s.n. (cult. Bot. Gard. Geneva)	AY337639	AY337705	AY337683	AY337661

743 bases for the *atpB-rbcL* IGS, from 470 to 495 for the *trnL* intron, from 387 to 399 for the *trnL-F* IGS, and from 467 to 508 for the *trnS-ycf9* IGS. Most of the variation was due to A/T repeats in the *trnL* introns and to indels in the IGS. When aligned, the sequences have 758, 520, 401 and 540 sites respectively. Potentially informative indels were scored and added to the data matrix (5 for *atpB-rbcL*, 4 for *trnL*, 1 for *trnL-F* and 39 for *trnS-ycf9*). In total, there are 38, 31, 20 and 130 parsimony informative sites, respectively, for the four fragments. The most divergent sequences were the *trnS-ycf9* IGS (0-29%); the others ranged from 0-3% (*trnL*), 0-6% (*trnL-F*), and 0-10% (*atpB-rbcL*). When the sequences were combined, their divergence ranged from 0 to 14%. High divergence values and high number of parsimony informative sites were found in the *trnS-ycf9* IGS, due in particular to the sequences of *Freycinetia*. Sequence divergence for the *trnS-ycf9* IGS calculated without *Freycinetia* ranged from 0 to 6%. In spite of this, the cpDNA showed little variation in all four loci, the most variable being the *atpB-rbcL* IGS.

In the expanded analysis (64 species), the *trnL* intron ranged from 467 to 498 bases. When aligned, the sequences had 526 sites. Potentially informative indels were also scored and added to the data matrix (4). In total, there were 35 parsimony informative sites. The MP analysis generated ten most parsimonious trees (76 steps, CI=0.79, RI=0.84, including autapomorphies; tree not shown).

With the restricted data set, the maximum parsimony (MP) analysis of the *atpB-rbcL* IGS data matrix generated ten most parsimonious trees (173 steps, CI=0.71, RI=0.85, including autapomorphies; tree not shown). For the *trnL* intron, the MP analysis generated seven most parsimonious trees (42 steps, CI=0.91, RI=0.94, including autapomorphies; tree not shown). Analysis of the *trnL-F* IGS produced two most parsimonious trees (70 steps, CI=0.79, RI=0.87, including autapomorphies; tree not shown), and analysis of the *trnS-ycf9* IGS generated 129 most parsimonious trees (232 steps, CI=0.86, RI=0.94, including autapomorphies; tree not shown). Although phylogenetic resolution was low in each of these analyses, the following relationships were resolved in all four trees: *Sararanga* and *Freycinetia* are each monophyletic; and *Pandanus* forms a polytomy except for the species of subg. *Martellidendron*, which comprise a clade sister to *Freycinetia* (although the jackknife and decay indices are low). For the maximum likelihood analysis of *trnL* intron sequences of *Freycinetia*, *Martellidendron* and *Sararanga*, the model selected was HKY with equal substations rates, and a proportion of invariable sites (0.7657). Base frequencies were: A (0.3667), C (0.1756), G (0.1871) and T (0.2707). The ratio of transitions to transversions was 1.3729. The most likely tree had a log likelihood of -861.2956.

To obtain better resolution, the data sets from the *trnL* intron and the three IGSs were combined. The combined data matrix contained 2220 characters of which 390 were variable and 308 were parsimony-informative. In total, 49 potentially informative indels of more than one nucleotide were recoded. The MP analysis generated eight most parsimonious trees (550 steps, CI = 0.755, RI = 0.871,

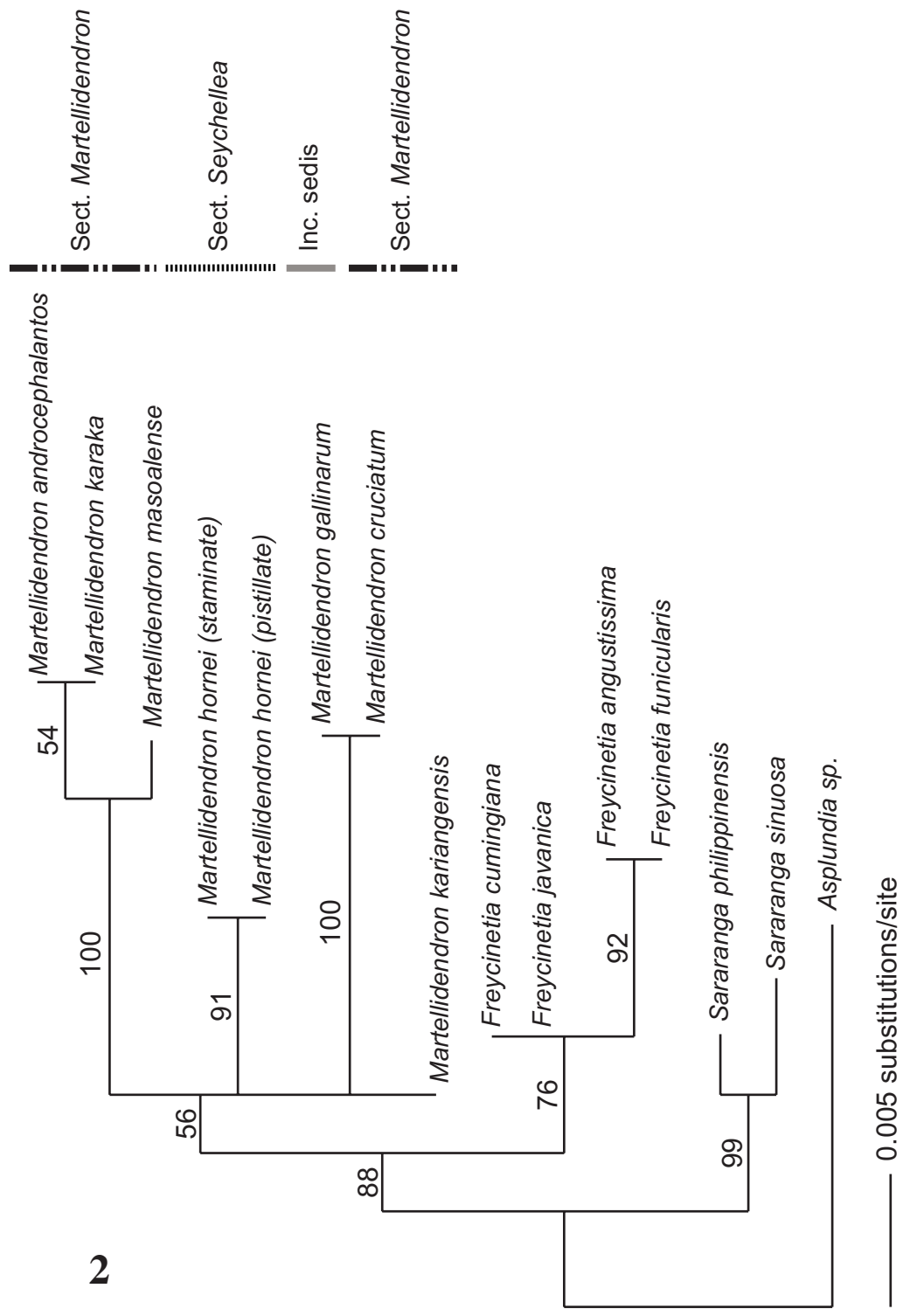
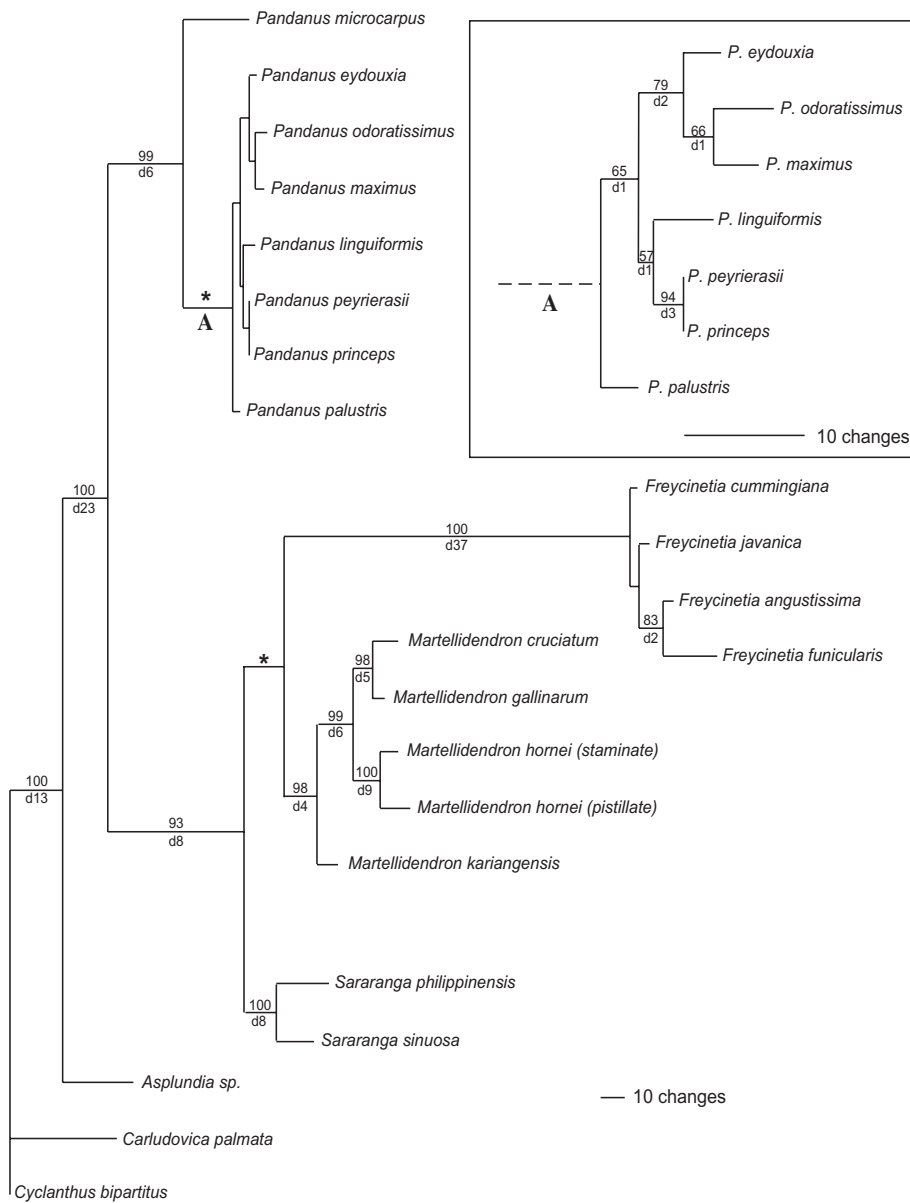


Fig. 2. Part of maximum likelihood (ML) tree obtained from the analysis of 64 species of Pandanaceae of the trnL intron with all species of *Martellidendron*. Above branches: jackknife values if greater than 50 %. Historical infrageneric classification of genus *Martellidendron* in regards.



3

Fig. 3. Phylogram of one of the 8 most parsimonious trees from combined data of cpDNA analyses based on 22 exemplar species of Pandanaceae. Above branches: jackknife values if greater than 50 %; branches that collapse in the strict consensus tree indicated by *. Below branches: decay index. Clade A magnified five times in the right box to better show the jackknife and decay index.

including autapomorphies). One of the eight most parsimonious trees is presented as a phylogram (Fig. 3). The *Pandanus* polytomy encountered in the separate analyses is resolved in the combined analysis, and the monophyly of Pandanaceae is well supported (Branch Support = 100). *Sararanga* and *Freycinetia* are each resolved as monophyletic groups (BS = 100 in both cases). However, *Pandanus* is clearly polyphyletic, comprising into distantly related but well-supported clades: *Pandanus* s. str. and *Pandanus* subg. *Martellidendron*. The former, which includes taxa representing of three subgenera of *Pandanus* (subg. *Eydouyia*, *Vinsonia* and *Pandanus*), is sister to the rest of the family (BS = 99). In contrast, subg. *Martellidendron* forms a well-supported monophyletic group (BS = 98) nested within the *Freycinetia*-*Sararanga* clade (BS = 93), and is sister to *Freycinetia*.

DISCUSSION

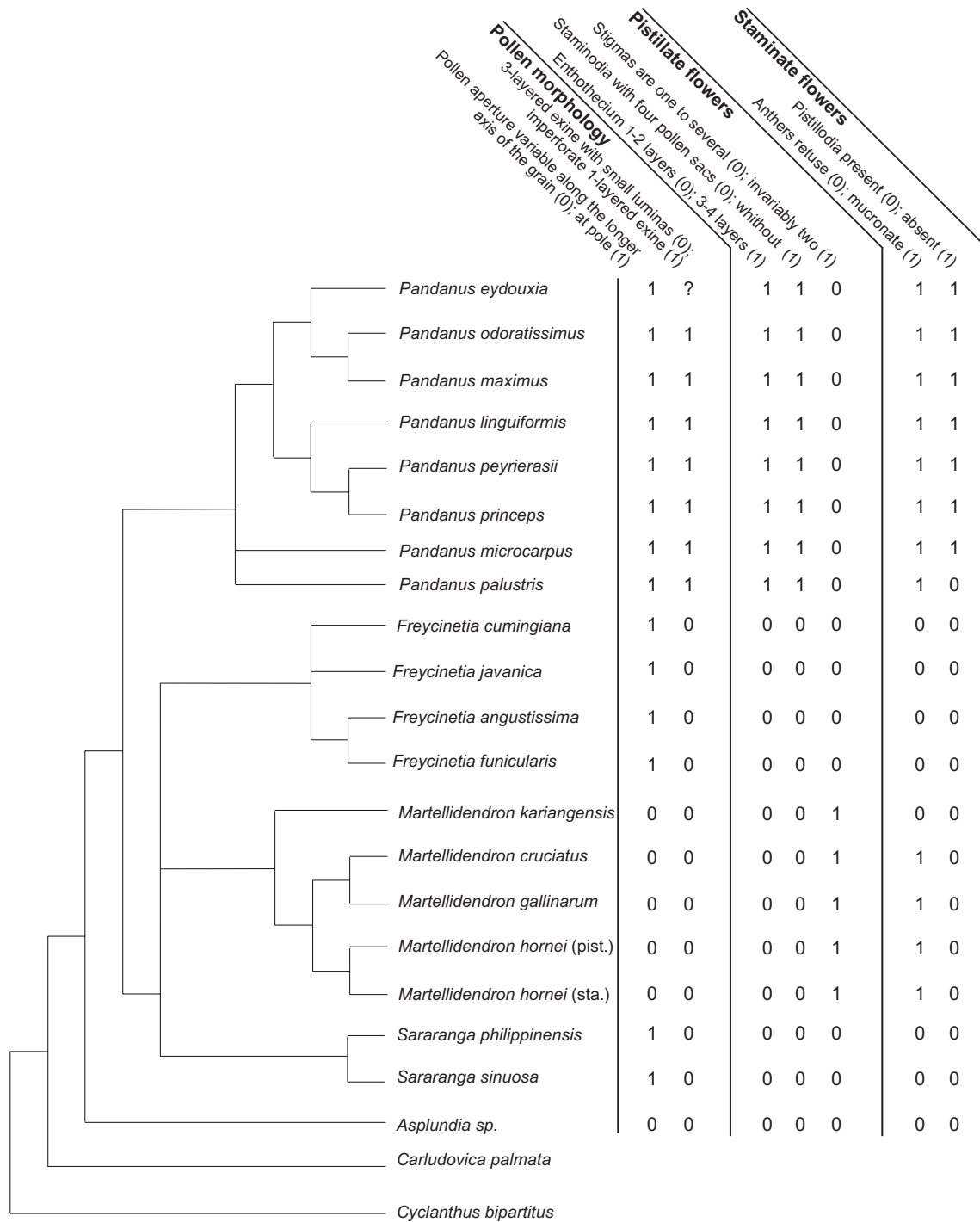
Comparison of molecular results with the existing taxonomy

The molecular phylogeny presented in Fig. 3 suggests that *Pandanus*, as currently defined, is polyphyletic.

The two existing species sampled for *Sararanga* form a highly supported clade (BS = 100), a finding that is congruent with the unique morphology of the genus, whose members have large paniculate inflorescences rather than the spicate inflorescences typical of *Freycinetia* and *Pandanus* (Hemsley, 1895; Huynh, 2001).

Freycinetia, with four species sampled, formed a strongly supported group (BS = 100). However, our sampling does not permit to ascertain the monophyly of this speciose genus, although morphology (see above) strongly suggests that it is monophyletic. Rationally our results do also not permit comparison with the currently recognized taxonomic subdivisions of the genus.

Members of *Pandanus* subg. *Martellidendron* are more closely related to *Freycinetia* and *Sararanga* than to the taxa currently placed in the other subgenera of *Pandanus*. In the combined analysis, *Martellidendron* was strongly supported as a monophyletic lineage. Yet, only 4 species were included, but *trnL* data (Fig. 2) supports the inclusion of the other species in this lineage, albeit with lower branch support (BS = 56). As regards the historical sectional classification of *Martellidendron* (see introduction), the monophyly of section *Martellidendron* could not be verified by *trnL* data (Fig. 2), as the relationships in *Martellidendron* were poorly resolved. Only one species of sect. *Martellidendron*, *M. cruciatum*, could be included in the combined analysis, where sect. *Seychellea* is strongly supported as a monophyletic clade sister to the clade comprising *M. cruciatum* and *M. gallinarum*. *Martellidendron kariangensis* described recently by Huynh (1983) was ascribed to sect. *Martellidendron* as a distinct subsection: *Retusiflora*. Within the *Martellidendron* clade, *M. kariangensis*, which occupies a basal position (Fig.



4

Fig. 4. Strict consensus of the 8 most parsimonious trees resulting from analysis of combined cp-DNA data based on 22 exemplar species of Pandanaceae. Morphological characters from pollen and flower morphology are indicated in regard.

3), is unique in having retuse anthers (Huynh, 1981), a feature shared with species of *Freycinetia* and *Sararanga* (Huynh, 2001). Our analysis thus suggests that this species would best be treated as a monospecific section rather than included within sect. *Martellidendron*. However, we chose to leave an infrageneric classification for further studies, as our results do not resolved relationships within *Martellidendron* and do not permit to ascertain that the two historical sections of *Martellidendron* are monophyletic (see taxonomic implications).

Previous morphological analyses demonstrated some interesting features about the entire family (e.g. *Sararanga* and *Pandanus* appear more closely related to another than to *Freycinetia*) (Cox, 1990). In accumulating characters from flower structures and pollen anatomy and choose polarity following Stone (1990), Hotton & al. (1994) Cox & al. (1995), we see that *Freycinetia* is closest to the outgroup (e.g. *Asplundia*, Cyclanthaceae) and shared many plesiomorphy with the latest (Fig. 4). Indeed, the Cyclanthaceae and Pandanaceae differentiated quite early and are today morphologically very different and allopatric in distribution. Even Harling (1956) viewed the genus *Freycinetia* as the closest member of Pandanaceae to Cyclanthaceae. It is suggested by number of shared characters like pollen morphology (incomplete tectum), retuse anthers, carpels with numerous ovules, and fruits as berries. Its is largely through the genus *Freycinetia* that a link between the two families is still visible even if the four genera of Pandanaceae are actually very divergent from each other. *Martellidendron* shares many plesiomorphies with *Freycinetia* like anther anatomy (no endothelial thickenings in both proximal and distal parts of the anther) and pollen morphology (incomplete tectum and a 3-layered exine), but some characters are also typical of the genus *Pandanus* s. str. (e. g. drupes and arborescent habit). *Sararanga* also shares these characters with *Pandanus* s. str. among others (e. g. pollen and anther anatomy) are also shared with *Freycinetia*.

The positions of the other subgenera of *Pandanus* represented in our sample show several interesting features when compared to the current classification of the genus. As indicated earlier, subg. *Pandanus* is circumscribed to include species that fall into two separate groups. The first group is composed of relictual species that exhibit plesiomorphic characters such as a pollen tectum-lacking lumina in *P. eydouxia* [recently recognized by Huynh (1991) as separate subgenus named after this species] and the presence of a carpelode in staminate flowers in *P. palustris* (Huynh, 1980)(Fig. 4). These two species are endemic to Mauritius. The results of our phylogenic analysis are consistent with these interpretations. *Pandanus palustris* occupies a basal position in our tree, while *P. eydouxia* is sister to the sea-dispersed species, which together form a well-supported clade (BS = 79). The second group includes littoral taxa subject to sea-current dispersal (Stone, 1975) such as *P. odoratissimus*, *P. maximus*, and *P. balfourii*, which have colonized many paleotropical oceanic islands. Because the other subgenera studied are each represented by a single exemplar taxon, it would be premature to attempt to

draw conclusions regarding their relationships. There is no doubt, however, that the unique morphology of *Pandanus* subg. *Martellidendron* is consistent with a phylogenetic position well removed from the other members of the genus.

Homoplasy is well known to mask affinities when attempting to establish morphology-based phylogenies (e.g. Baum & al., 1998), and previous studies of Pandanaceae have been confronted with this problem (e.g. Cox, 1990). In order to evaluate the level of morphological homoplasy, we mapped several important characters on our molecular tree. Some plesiomorphies present in both the outgroup and the broad *Sararanga-Freycinetia-Martellidendron* clade appear to have been conserved in relictual lineages of *Pandanus*. For example, complete dioecy has been achieved only in *Pandanus*, but some basal species (e.g. *P. palustris*) have retained staminodia, also present in the other groups of Pandanaceae. Likewise, incomplete pollen tectum is still found in *P. eydouxia* but has been lost elsewhere in *Pandanus*. Parallel evolution in response to either developmental interdependence or selection may also produce apparent synapomorphies. Characters linked to pollinator syndrome or diaspore dispersal are likely to exhibit such parallelisms. When viewed in light of the molecular phylogeny, retuse anthers seem to have evolved independently in *Pandanus* and in the more advanced species of *Martellidendron*. Similarly, the replacement of berries by drupes might have taken place independently in subg. *Pandanus* and *Martellidendron*. Harling's (1958) view that *Freycinetia* is closest to Cyclanthaceae appears to be supported by a number of shared characters. However, our molecular results indicate that this more likely reflects convergence. When one compares *Freycinetia* and the cyclanthaceous genus *Asplundia*, it is more parsimonious to assume that the features they share, such as parietal placentation, multiovulate carpels, and a scandent habit, have evolved secondarily in *Freycinetia*. Here again, selective pressure related to pollination may explain the apparent resemblance in filament structure between these two taxa. Further studies on the pollination syndromes and breeding systems in Pandanaceae, and particularly in subg. *Martellidendron*, could cast a new light on the morphological evolution of the family.

Taxonomic implications

As shown in the analyses of our molecular data, *Pandanus* subg. *Martellidendron* stands apart from all the other members of the genus. As indicated above, the group was initially described as a section of *Pandanus* by Pichi-Sermolli (in Martelli & Pichi-Sermolli, 1951), and later elevated to the rank of subgenus by Stone (1974) in recognition of its distinct morphology. Several recent studies (Callmander, 2000, 2001) and the present molecular phylogenetic analysis have, however, shown that to circumscribe a monophyletic *Pandanus*, *Martellidendron* must be removed and treated as a distinct genus, an interpretation that is in agreement with views expressed by Stone (1990) and Hotton & al. (1994). The following taxonomy is therefore

proposed. The genus *Martellidendron* is historically circumscribed to comprise two sections: sect. *Martellidendron* (5 spp.), and sect. *Seychellea* (1 sp.). The recently described species, *Pandanus gallinarum* known only from pistillate material (Callmander, 2001), is therefore placed in sect. *incertae sedis* until the discovery of its staminate plant, which is necessary to assess its infrageneric position. The first section is endemic to Madagascar, the second to the Seychelles. We chose here to leave an infrageneric classification for further studies, as our molecular results do not resolved relationships within *Martellidendron* and do not permit to ascertain that the two historical sections of *Martellidendron* are monophyletic.

Martellidendron (Pic. Serm.) Callmander & Chassot, **gen. et stat. nov. INED.** ≡ *Pandanus* sect. *Martellidendron* Pic. Serm., Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég., 3 (1): 20. 1951. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pic. Serm.) B.C. Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 512. 1974. – Holotype: *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callmander.

Pistillate inflorescence monosyncarpic, syncarp globose, subglobose, obovoid or tubuliform. Drupes bilocular, endocarp not extending between the seed locules but replaced by the mesocarp extending from the apex to the base. Stigmas two, semi-orbicular, slightly convex at border, close and opposite, forming a cross at the apex of the pileus. Staminodia present at the base of each drupe, each comprising a filament and an anther with four sterile pollen sacs. Staminate inflorescence racemose, with one to many long, dense spike(s) covered by bracts, their axis bearing the staminal columns. Stamens numerous, arranged at the apex of a fused staminal column around a central pistillode, staminal column bearing at its apex or/and sides non-vascularized appendages external to stamens. Anthers retuse (sect. *Martellidendron* subsect. *Retusiflora*) or mucronate (sects. *Martellidendron* and *Seychellea*), without endothecial thickenings in the lateral parts of the connective and the proximal part of the anther walls. Pollen grains reniform to obovoid, with an imperfect tectum and a variable aperture along the longer axis of the grain, exine three-layered.

Martellidendron is restricted to the Western Indian Ocean. The genus comprises six species, one of which, *M. hornei* (sect. *Seychellea*), is endemic to the Seychelles, growing in the three main granitic islands (Praslin, Mahé and Silhouette). The other five species are present in lowland forests of Madagascar; *M. androcephalanthos* is endemic to the Sambirano region in the northwestern part of the island, whereas the others all occur along the east coast.

Species included:

Martellidendron androcephalanthos (Martelli) Callmander & Chassot **comb. nov.**

INED. = *Pandanus androcephalanthos* Martelli, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. B, Biol. Vég., 3 (1): 27 figs. 3a-g. 1951. – Lectotype (selected here): Madagascar. Lokobe Reserve, Nosy Be, the Lokobe reserve is at 13° 40' S, 48° 30' E, Oct 1909, *Perrier de la Bâthie 10936* (staminate) (P!; isolectotype FI!).

Martellidendron cruciatum (Pic. Serm.) Callmander & Chassot **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus cruciatus* Pic. Serm., Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. B, Biol. Vég., 3 (1): 33, figs. 1d-l. 1951. – Holotype: Madagascar. Upland forest between Andalimena and Mandritsara (near Ampataka), c. 900 m, *Perrier de la Bâthie 14979* (pistillate) (FI!; isotype P!).

Martellidendron gallinarum (Callmander) Callmander **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus gallinarum* Callmander, Bot J. Linn. Soc. 137: 372, figs. 3-7, 30. 2001. – Holotype: Madagascar. RN de Mananara Nord, 9 km east of Vavary (Beketra), 16° 22' 51" S, 49° 40' 16" E, 300 m, 3 Nov 1999, *Callmander & Raveloson M114* (NEU!; isotype G!, P!, TAN!).

Martellidendron hornei (Balf. f.) Callmander & Chassot, **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus hornei* Balf. f., Fl. Mauritius 1: 397. 1877. – Holotype: Seychelles. Praslin, *Horne s.n.* (K!).

Martellidendron karaka (Martelli) Callmander **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus karaka* Martelli, Webbia 4 (2): 417. 1914. – Holotype: Madagascar. Ivolina Province, 1907, *Rollot 3* (FI!).

Martellidendron kariangense (Huynh) Callmander, **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus kariangensis* Huynh, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris, Sér. B, Adansonia 3 (1): 40, figs. 1-7, 16-25, 30, 31, 33-42. 1981. – Holotype: Madagascar. East, Karianga, Point of Farafangana, 25 Oct 1926, *Decary 5655* (P!).

Martellidendron masoalense (Laivao & Callmander) Callmander & Chassot **comb. nov.** **INED.** = *Pandanus masoalensis* Laivao & Callmander, Bot. Helv. 110: 43, figs. 2-10. 2000. – Holotype: Madagascar. Masoala Peninsula, along the pathway to Maroangady, in forest, 15° 18' 23" S, 50° 04' 09" E, 600 m, 26 Sept 1996, *Laivao & Callmander M008* (NEU!; isotype TAN!).

Martellidendron was recently revised, as a section of *Pandanus*, by Callmander (2001), who provided a key to the species. As the species composition of the group has not been modified since then, the key is not repeated here. With the recognition of *Martellidendron* as a separate genus it may, however, be useful to summarize the features that distinguish it from *Pandanus* (as re-circumscribed here) (Table 2).

Table 2 Comparison of Morphological characters of genus *Martellidendron* and *Pandanus*.

Characters	<i>Martellidendron</i>	<i>Pandanus</i>
Pollen grains exine	3-layered exine with small luminae	imperforate 1-layered exine
Position of the pore in the pollen grains	the pore is variably positioned along the long axis of the grain	the pore is at an end of the long axis of the grain
Anthers with endothelial thickenings in the lateral parts of the connective and in the proximal part of the anther walls	no	yes
Seed locules	not separated from each other by an endocarp extension but, instead, a mesocarp lamella	separated from each/one other by an endocarp extension.
Stigmas (number and position)	invariably two, and are close and opposite to each other, forming so as to form a cross on the drupe apex.	one to several; if two, they are never close and opposite to each other so as to form a cross on the drupe apex.
Staminodes	always present around the pistillate flowers; each with four sterile pollen sacs	sometimes present around the pistillate flower, but without pollen sacs.
Pistillodes	always observed in the centre of the staminate flower.	sometimes observed in the staminate flower

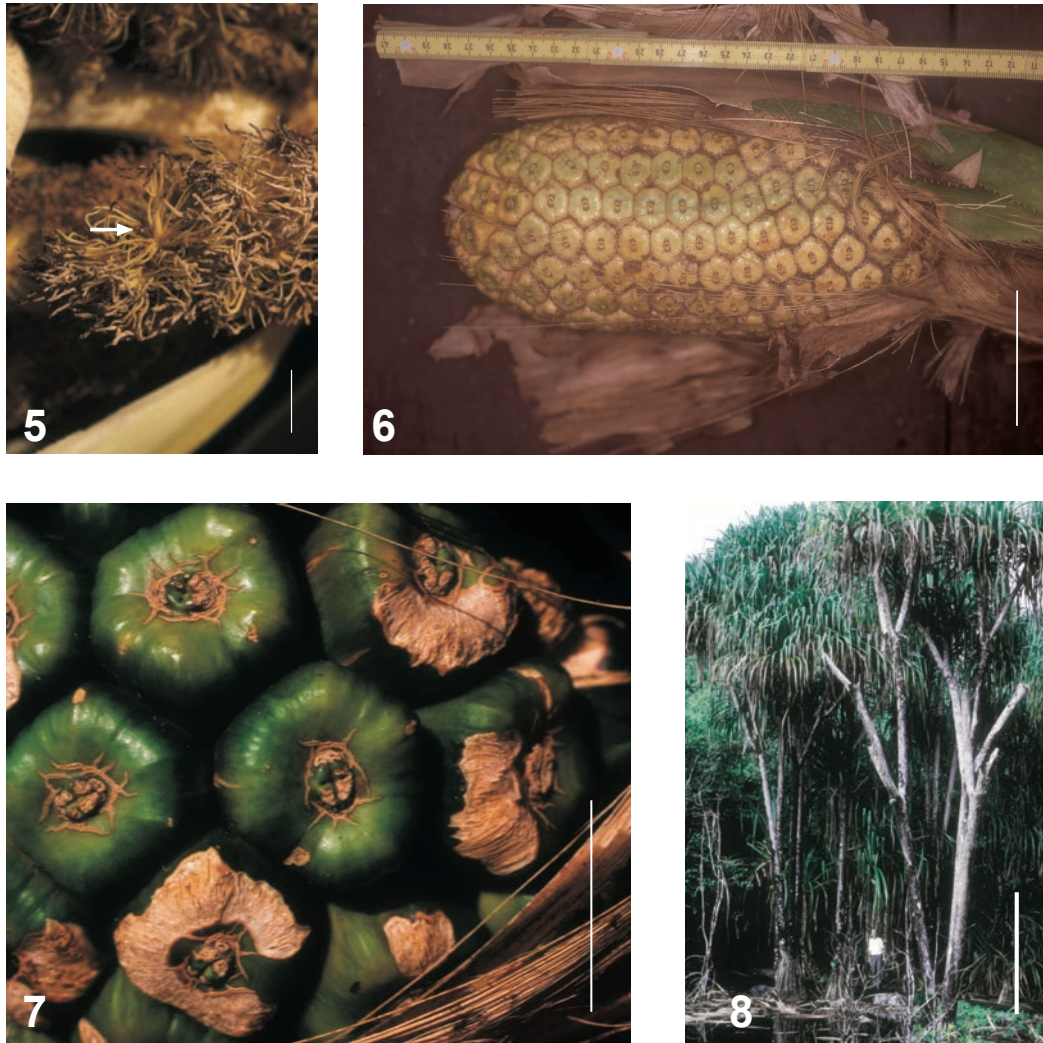


Fig. 5-8. *Martellidendron*. **5:** Staminate flower of *Martellidendron hornei* (Callmander S093) showing the pistillode (arrowed) in the middle of the stamens; scale bar = 1 cm. **6:** Infructescence of *Martellidendron karaka* (Callmander & Safianinasiezy M130) showing its oblong shape; scale bar = 5 cm. **7:** Close up of drupes of *M. karaka* showing the two reniform stigmas forming a cross in the apex of the pileus; scale bar = 2 cm. **8:** Habit of *M. hornei* (Callmander S094) from the Mare aux cochons, Mahé (Seychelles Islands); scale bar = 4 m.

Species of *Martellidendron* are easily recognized in the field when flowering or fruiting. Staminate plants are characterized by flowers that have many stamens (up to 100) surrounding a pistillode (Fig. 5). Pistillate plants have a unique infructescence type that is oblong, tubuliform (Fig. 6) or spherical, and the drupes have two opposite stigmas at the apex of the pileus forming a cross (Fig. 7). At the base of each drupe staminodes can be seen, each comprising a filament bearing an anther; this character is unique in the family.

In Madagascar, sterile trees of *Martellidendron* may resemble those of *Pandanus* sects. *Dauphinensia* and *Rykiella*. In sect. *Dauphinensia* however, the leaf-base typically has an auricle, while the leaves of *Pandanus* sect. *Rykiella* are always wider (up to 16 cm). In the Seychelles, *Martellidendron hornei* can easily be distinguished from species of *Pandanus* by its unique architecture in which the main axis of this large tree is held up by numerous prop-roots (Fig. 8).

Biogeographic implications

All four of the extant genera of Pandanaceae are exclusively paleotropical (Fig. 1), but fossil genera are also known from the Americas, where *Pandaniidites* is a common element in Late Cretaceous and Paleocene sediments of North and South America (Müller, 1981; Jarzen, 1983). The paleotropical distribution of the modern genera – a pattern seen in many groups of flowering plants – is usually thought to indicate a Gondwanan origin dating from the later part of the Mesozoic. However, since the fossil record of Pandanaceae is rather poor, it is difficult to assess the center of origin of the group, especially given its fossil presence in North America. *Pandanusocarpon*, from the early Eocene of India, was described based on a fruit (Bonde, 1990), and one of the earliest Australian monocot fossils, from the Late Paleocene, is *Drytopollinites*, assigned to *Freycinetia* by Mac Phail & al. (1994). Bremer (2000) dates monocot lineages (including Pandanales) back to the Early Cretaceous, concurrent with the early diversification of angiosperms, which Crane & al. (1995) placed at 130 to 90 MYA. However, the older fossil evidence of Pandanaceae applies mainly to material assigned to the relatively advanced genus *Pandanus* or to extinct groups, and there is no fossil record of *Freycinetia* from before the Late Cretaceous. This may be because pollen of *Freycinetia* had little opportunity of becoming fossilized, assuming that early members of the genus had pollen that was dispersed and consumed by vertebrates, as is the case for modern species (Cox & al., 1995). The relatively late appearance of *Freycinetia* in the fossil record could, however, also reflect a more recent origin of the genus, as suggested by the many synapomorphies that define the group (e.g. its generally reduced vegetative habit), an interpretation that would be consistent with the results of our

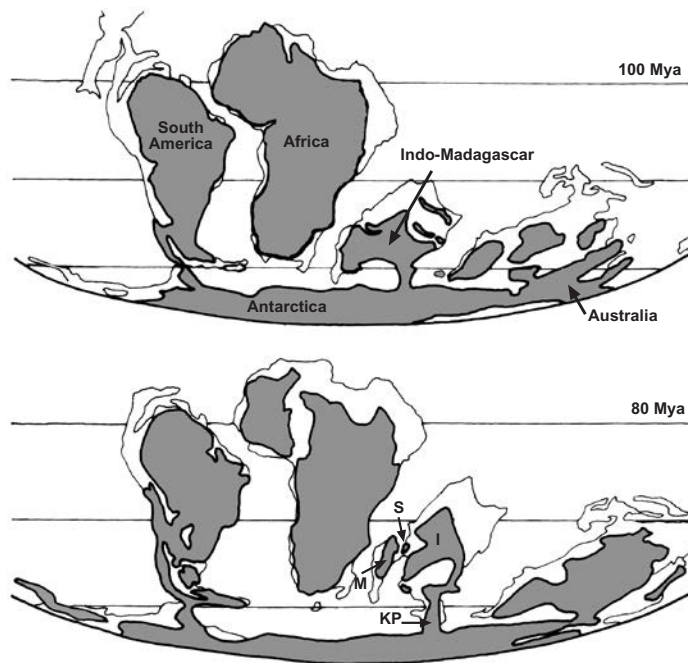
molecular analysis.

From the ancestral stock of Pandaneae, of which *Pandaniites* appears to be an extinct lineage, four genera have survived. The breeding systems that evolved in these genera are most likely linked with their current distribution and their ability to survive the massive extinctions that occurred at the beginning of the Tertiary (Alvarez & al., 1980;

Nichols, 1992). The disjunct distribution of *Sararanga* in New Guinea, the Philippines and the Solomon Islands (Fig. 1) may be entirely due to vicariance

processes, as the two members of this genus show reduced dispersal capabilities, in particular the lack of facultative apomixis (Stone, 1982; Cox, 1990) and of vertebrate pollination, and are apparently dependent on a possibly limited range of pollinators (Cox, 1990), which presumably limits their ability to colonize new islands. *Pandanus* is obviously an extremely successful group, and although some evolutionary change may well still be taking place (beyond those associated with local radiation), the genus seems to have become essentially fixed, comprising numerous often relictual species (Stone, 1982), and others that are the result of recent dispersal and speciation made possible by facultative apomixis and animal dispersal. On the other hand, *Freycinetia*, with its wide variety of vertebrate pollinators and dispersers (Cox, 1984), appears to be actively diversifying and dispersing (Cox, 1990).

The presence of a very rich and highly endemic pandan flora in New Guinea, with representatives of *Freycinetia*, *Sararanga* and *Pandanus* (Stone, 1982), is not unexpected as eastern Gondwanaland is supposed by some authors to have been the



9

Fig. 9. Maps showing distribution of Gondwanan landmasses (adapted from Krauss et al., 1997). **Above:** Mid Cretaceous landmasses (100 Ma) showing the place of different actual continent with possible migration bridges. Below: Late Cretaceous landmasses (80 Ma). Madagascar (M) with the Indian Subcontinent (I) attached to its current eastern margin with the granitic Seychelles (S) in between. Plant migration was possible from Malaysia-Australia to Americas via Antarctica that remains very close to South America into the early Tertiary. The Kerguelen Plateau (KP) was also a possible land bridge to reach Indo-Madagascar-Seychelles into the late Cretaceous.

center of origin of the family and of the angiosperms in general (Whitmore, 1981; Audley-Charles, 1984; Takhtajan, 1987). Migration between Asia and Australia through the Malay archipelago was possible from the Late Cretaceous (Audley-Charles, 1989) and certainly as recent as the Cenozoic. Dispersal of a “Freycinetioid” ancestor north and westward through Asia could thus have led to the establishment of the *Martellidendron* lineage in Madagascar and the Seychelles.

Both the Seychelles and Madagascar were part of the Gondwanan supercontinent. The Indian subcontinent separated from Madagascar in the Late Cretaceous (95-88 MYA) (Rabinowitz & al. 1983; Coffin & Rabinowitz, 1987; Plummer 1995; Storey & al., 1995), and according to Plummer (1995), the granitic islands of the Seychelles became isolated from southwestern India between 67 to 47 MYA. The presence of *Martellidendron* in the Seychelles and Madagascar may be viewed as vicariant to the Indo-Malaysian genus *Freycinetia*. This involves an original Gondwanan distribution with migration from eastern Gondwana through Australia and Antarctica to Madagascar/India, and then “rafting” N on the Seychelles. Schatz (1996) invokes several other plant families that appear to show this pattern of vicariance such as Chloranthaceae (*Ascarina*), Podocarpaceae (*Podocarpus*), and Proteaceae (*Dilobeia*). The hypothesis that *Martellidendron* and *Freycinetia* share a common ancestor is supported by several shared plesiomorphies such as the potential bisexuality of flowers and pollen structure (3-layered exine), and also by our molecular analyses.

A more recent situation of dispersal from the Indian subcontinent to Madagascar may be seen in *Pandanus* sects. *Lonchostigma* and *Platyphylla*, which comprise isolated monocarpellate spiniform species of the east coast of Madagascar that appear to be closely related to Asian species of subg. *Rykia* (Huynh 1979, 1981). These Malagasy groups of *Pandanus* may have dispersed during the Eocene via the “Lemurian Stepping Stones” located in the western Indian Ocean (Schatz, 1996), as has also occurred in other genera such as *Dillenia* (Dilleniaceae) and *Nepenthes* (Nepenthaceae).

The presence of extinct representatives of Pandanaceae in the Americas could be explained by a southern dispersal via the connection between Antarctica and Indo-Madagascar across the Kerguelen Plateau, which remained open well into the Late Cretaceous (Fig. 9), possibly as late as 80 MYA (Krause & al., 1997). This connection may also have permitted the radiation of other lineages of Pandanales. The center of origin of Velloziaceae was recently placed in South America based on morphological and cytological data (Menezes 1980; Melo & al., 1997) and on a molecular phylogeny (Behnke & al., 2000). The lack of relictual species in Africa has further reinforced the idea of an eastern Gondwanan origin for Pandanaceae. *Pandanus* arrived and diversified only recently in Africa, and the large number of species in West Africa coupled with their low level of morphological variation seems to be the result of recent radiation associated with recolonization after the end of the drier climate regime of the Pleistocene, which resulted from a globally cold

paleoclimate in Europe (Callmander & Laivao, in press b). Stone (1982) attributed the relatively poor representation of *Pandanus* in Africa to mass extinction, but this hypothesis does not appear to be supported by the evidence now available.

CONCLUSION

Pandanaceae are a well defined and distinctive group of monocotyledons whose Gondwanan origin dates from the Early Cretaceous. The four extant genera are morphologically remote from one another but nevertheless show traces of their evolutionary histories. For example, during the continental displacement of the Indian subcontinent, some lineages (e.g. *Martellidendron*) may have been in the process of differentiation. Today, although *Sararanga* appears to be morphologically intermediate between *Freycinetia* and *Pandanus* (Huynh, 2001), it in fact appears to have diverged early in the family's history. Endress (1995) suggested that the apparent morphological distance among monocotyledonous families reflects an early, rapid radiation. Indeed, the monocotyledons diversified early into several clades (Duvall & al., 1993), a phenomenon that also seems to be true for Pandanaceae at the generic level. The presence of *Pandanus* on Madagascar, with the second largest number of endemic members of the genus after New Guinea, appears to have resulted from dispersal during several different geological periods. *Pandanus* shows a high potential for speciation on recent volcanic islands, such as the 12 species that have evolved on Mauritius since it emerged ca. 10 MYA. Some lineages on Madagascar, such as *Pandanus* sects. *Mammilliarisa* and *Souleyetia*, which have large numbers of morphologically similar species, could likewise have diversified through recent speciation. The low level of cpDNA sequence divergence observed in *Pandanus* is consistent with the idea of rapid, recent radiation during the Quaternary (Callmander & Laivao, in press b). However, the fact that many groups of Pandanaceae show such high potential for rapid diversification presents a potential obstacle for fully reconstructing the phylogeny of the family and thereby developing a more robust understanding of its relationships and biogeographic history.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Mr Josef Bogner (Botanischer Garten, München), Dr. Carolyn D. Cook (Developing the Potential of Indigenous *Pandanus* Agroforestry with the Amung-me of Irian Jaya Project, New Guinea), Dr. David H. Lorence (National Tropical Botanical Garden, Lawai, Hawaii) and Dr. Mathieu Perret (Conservatoire et Jardin Botaniques, Genève) for providing silica-gel dried leaf material. We also thank the Botanical and Zoological Park of Tsimbazaza and ANGAP (Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées) in Antananarivo for facilities in Madagascar, the Biosphere project in Mananara-North, and the DEF (Direction des

Eaux et Forêts) office in Maroantsetra for facilities in the field. We are indebted to Jason R. Grant for linguistic corrections, Ernest Fortis for technical support, Dr. Yong-Ming Yuan, Anouk Béguin and Olivier Stauffer for assistance in sequencing and Caspard Bijleveld, Dr. Omar Manzardo, and Sébastien Wohlhauser for help in the field. Author for correspondence and reprint requests (e-mail: martin.callmander@unine.ch).

LITERATURE CITED

- Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F. & Michel, H. V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095--1108.
- Audley-Charles, M. G. 1984. Reconstruction of eastern Gondwanaland. *Nature* 306: 48--50.
- Baker, J. G. 1877. *Pandanae*. Pp. 395--403 in: Reeve (ed.), *Flora of Mauritius and the Seychelles*. Vol. 1, L. Reeve & co., London.
- Baum, D. A., Randall, L. S. & Wendel, F. J. 1998. Biogeography and floral evolution of Baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae) as inferred from multiple data sets. *Syst. Bot.* 47: 181--187.
- Behnke, H.-D., Treutlein, J., Wink, M., Kramer, K., Schneider, C., & Kao, P. C. 2000. Systematics and evolution of Velloziaceae, with special reference to sieve-element plastids and *rbcL* sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 134: 93--129.
- Bonde, S. D. 1990. A new palm peduncle *Palmostroboxylon umariense* (Arecaceae) and a fruit *Pandanusocarpon umariense* (Pandanaceae) from the Deccan Intertrappean beds of India. Pp. 59--65. in: *Proceedings, 3rd International Organization of Paleobotany Conference*. A-Z Publishers, Melbourne.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino-acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795--803.
- Bremer, K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 97: 4707--4711.
- Callmander, M. W. 2000. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*) from the Seychelles. *Webbia* 55: 317--329.
- Callmander, M. W. 2001. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 353--374.
- Callmander, M. W & Laivao, M. O. In press a. 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.
- Callmander, M. W & Laivao, M. O. In press b. Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Rev. Inter. Sci. de la Vie et de la Terre* 66.
- Chase, M. W., & Hills, H. H. 1991. Silica-gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215--220.

- Chase, M. W., Stevenson, D., Wilkin, P. & Rudall P. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. Pp. 685--730 in: Rudall, P., Cribb, P., Cutler, D., & Humphries, C (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Soltis, P. E., Rudall, P. J., Fay, M. F., Hahn, W. H., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P. J., Givnish, T. J., Sytsma, K. J. & Pires, C. 2000. Higher-level of the monocotyledons: an assesment of current knowledge and a new classification. Pp. 3--16 in: Wilson, K. L., & Morrison, D. A. (eds.), *Monocot: systematics and evolution*,. CSIRO: Melbourne.
- Coffin, M. F. & Rabinowitz, P. D. 1987. Reconstruction of Madagascar and Africa: evidence from the Davie Fracture zone and Western Somali Basin. *J. Geol. Res.* 92: 9385--9406.
- Cox, P. A. 1984. Chiropterophily and Ornithophily in *Freycinetia* (Pandanaceae) in Samoa. *Pl. Evol. Syst.* 144: 277--290.
- Cox, P. A. 1990. Pollination and the evolution of breeding systems in Pandanaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 815--840.
- Cox, P. A., Huynh, K.- L. & Stone, B. C.. 1995. Evolution and Systematics of Pandanaceae. Pp. 663--684 in: Rudall, P., Cribb, P., Cutler, D. & Humphries, C (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Crane, P. R., Friis, M. E., & Pedersen, K. R. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27--33.
- Dahlgreen, R. M. T. & Clifford, H.T. 1982. *The monocotyledon: A comparative study*. Academic Press, London, UK.
- Dahlgreen, R. M. T., Clifford, H. T. & Yeo, P. F. 1985. *The families of the monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlin.
- Demesure, B., Sodzi, N. & Petit, R. J. 1995. A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Mol. Ecol.* 4: 129--131.
- Doyle, J. J. & Doyle J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19: 11--15.
- Duvall, R. M., Clegg, M. T., Chase, M. W., Clark, W. D., Kress, W. J., Hills, H. G., Eguiarte, L. E., Smith, J. F., Gaut, B. S., Zimmer, E. A., & Learn, G. H. 1993. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607--619.
- Endress, P. K. 1995. Major evolutionary traits of monocots flowers. Pp. 43--79 in: Rudall, P. J., Cribb, P. J., Culter, D. F. & Humphries, C. J. (eds), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Eriksson, R. 1994. Phylogeny of the Cyclanthaceae. *Pl. Syst. Evol.* 190: 31--47.
- Eriksson, T. 1998. AutoDecay ver. 4.0 (program distributed by the author). Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.* 18: 374--385.
- Farris, J. S., Albert, V. A., Källersjö, M., Lipscomb, D. & Kluge, A. G. 1996. Parsimony

- jackknifing outperforms neighbour-joining. *Cladistics* 12: 99--124.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* 20: 406--416.
- Harling, G. 1946. Studien über den Blütenbau und die Embryologie der Familie Cyclanthaceae. *Svensk Bot. Tidskr.* 40: 257--272.
- Harling, G. 1958. Monograph of the Cyclanthaceae. *Acta Horti Bergiani* 18: 1--428.
- Hemsley, W. B. 1895. Pandanaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 30: 216--217.
- Hotton, C. L. K., Leffingwell, H. A. & Skvarla, J. 1994. Pollen ultrastructure of Pandanaceae and the fossil genus *Pandaniidites*. Pp. 173--191 in: Kurmann, M. H. & Doyle, J. A. (eds.), *Ultrastructure of fossil spores and pollen*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Huynh, K.-L. 1979. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. V. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron* 1. Partie systématique. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 321--371.
- Huynh, K.-L. 1980. La morphologie du pollen de *Pandanus* subg. *Vinsonia* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique. *Pollen & Spores* 22: 173--189.
- Huynh, K.-L. 1981. *Pandanus kariangensis* (sect. *Martellidendron*), une espèce nouvelle de Madagascar. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia, sér. 2, 3*: 37--55.
- Huynh, K.-L. 1983. The taxonomic significance of the anther structure in the genus *Pandanus* (Pandanaceae) with reference to *Pandanus* sect. *Martellidendron*. *Webbia* 37: 141--148.
- Huynh, K.-L. 1991. New data on the taxonomic position of *Pandanus eydouxia* (Pandanaceae), a species of the Mascarene Islands. *Bot. Helv.* 101 (1): 29--37.
- Huynh, K.-L. 1997. The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar. part 1. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 120: 35--44.
- Huynh, K.-L. 2001. Contribution to the flower structure of *Sararanga* (Pandanaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 239--245.
- Jarzen, D. M. 1983. The fossil pollen record of the Pandanaceae. *Gard. Bull. Singapore* 36: 163--175.
- Krause, D. W., Prasad, G. V. R., Von Koenigswald, W., Sahni, A. & Grine, F. E. 1997. Cosmopolitanism among Late Cretaceous mammals. *Nature* 390: 504--507.
- Laivao, M. O., Callmander, M. W. & Wohlhauser, S. 2000. Une espèce nouvelle de *Pandanus* sect. *Martellidendron* (Pandanaceae) de la péninsule de Masoala, Madagascar. *Bot. Helv.* 110: 41--49.
- Mac Phail, M. K., Alley, N. F., Truswell, E. M. & Sluiter, I. R. K. 1994. Early tertiary vegetation: evidence from spores and pollen. Pp. 189--261 in: Hill, R.S. (ed.), *History of the Australian vegetation: Cretaceous to recent*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Manen, J.-F. & Natali, A. 1995. Comparison of the evolution of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase (*rbcL*) and *atpB-rbcL* noncoding spacer sequences in a recent plant group, the tribe Rubieae (Rubiaceae). *J. Molec. Evol.* 41: 920--927.
- Martelli, U. 1913. Enumerazione delle "Pandanaceae", II. *Pandanus*. *Webbia* 4 (2): 391-

- 438.
- Martelli, U. & Pichi-Sermolli, R. 1951. Les Pandanacées récoltées par Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Mad., Sér. B, Biol. Vég.*, 3: 1--174.
- Menezes, N. L. de. 1980. Evolution of the Velloziaceae, with special reference to androecial characters. Pp. 117--138 in: Brickell, C. D., Cutler, D. F. & Gregory M. (eds), *Petaloid monocotyledons*. Linnean Society Symposium Series No 8, London, UK.
- Müller J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47: 1--246.
- Nichols, D. J. (1992). Plants at the K/T boundary. *Nature* 356: 295.
- North, C. A. & Willis, A. J. 1971. Contributions to the anatomy of *Sararanga* (Pandanaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 64: 411--421.
- Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to view phylogenetic trees on personal computers. *Cabios* 12: 357--358.
- Plummer, P. S. 1995. Ages and geological significance of the igneous rocks from Seychelles. *J. Afri. Earth Sci.* 20: 91--101.
- Posada, D. & Crandall, K. A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14 (9): 817--818
- Rabinowitz, M. F., Coffin, P. D. & Falvey, M. 1983. The separation of Madagascar & Africa. *Science* 220: 67--69.
- Schatz, G. E. 1996. Malagasy/Indo-australo-malesian phylogeographic connections. Pp. 73--83 in: Lourenço, W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Chase, M. W., Mort, M. E., Albach, D. C., Zanis, M., Savoleinen, V., Hahn, W. H., Hoot, S. B., Fay, M. F., Axtell, M., Swensen, S. M., Prince, L. M., Kress, W. J., Nixon, K. C. & Farris, J. S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 133: 381--461.
- St. John, H. 1967. Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 24. *Seychellea*, a new section from the Seychelles Islands. *Pacific Sci.* 21: 531--532.
- Stone, B. C. 1972. A reconsideration of the evolutionary status of the family Pandanaceae and its significance in monocotyledon phylogeny. *Quart. Rev. Biol.* 47:34--45.
- Stone, B. C. 1974. Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459--540.
- Stone, B. C. 1975. On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 457 : 67-- 90.
- Stone, B. C. 1982. New Guinea Pandanaceae: first approach to ecology and biogeography. Pp. 401--436 in: Gressitt J.-L. (ed.), *Biogeography and Ecology of New Guinea*. The Hague, Boston.
- Stone, B. C. 1990. New evidence for the reconciliation of floral organisation in *Pandanaceae* with normal angiosperm patterns. Pp. 33--55 in: P. Baas (ed.), *The Plant Diversity in Malaysia*. Kluwer Academic Publishers, Holland.
- Storey, M., Mahoney, J. J., Saunders, A. D., Duncan, R. A., Kelley, S. P. & Coffin M. F. 1995. Timing of hot spot-related volcanism and the break up of Madagascar and India. *Science* 267: 852--855.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other

- Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., & Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Pl. Molec. Biol.* 17: 1105–1109.
- Takhtajan, A. 1969. *Flowering plants: origin and dispersal*. Olivier & Boyd, Edinburgh.
- Takhtajan, A. 1987. Flowering plant origin and dispersal: the cradle of the angiosperms revisited. Pp. 26--31 in: Whitmore T. C. (ed.), *Biogeography evolution of the Malay Archipelago*. Clarendon Press, Oxford.
- Warburg, O. 1900. Pandanaceae. Pp. 1--97 in: Engler, A. (ed.), *Das Pflanzenreich, IV*, 9. Bibliographisches Institut, Leipzig, Engelmann.
- Whitmore, T. C. 1981. Wallace's line and some other plants. Pp. 70--88 in: Whitmore T. C. (ed.), *Wallace's line and plate tectonics*. Clarendon Press, Oxford.

Article IV

Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae)
à Madagascar: *Pandanus* sect. *Tridentistigma*.

Martin W. Callmander, Sébastien Wohlhauser & Michel. O. Laivao

Adansonia 23 (1): 49-57. 2001.

Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar : *Pandanus* sect. *Tridentistigma*

Martin W. CALLMANDER, Sébastien WOHLHAUSER & Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
Case Postale 2, 2007 Neuchâtel 7, Suisse.
martin.callmander@unine.ch
sebastien.wohlhauser@cjb.ville-ge.ch

RÉSUMÉ

Une récente expédition dans le massif peu connu du Tsaratanana au nord-ouest de Madagascar a permis de décrire une nouvelle section (sect. *Tridentistigma*), taxonomiquement et biogéographiquement isolée au sein des *Pandanus* malgaches. Le stigmate, terminé par trois dents, est un caractère connu seulement du sous-genre indomalaysien *Rykia*. Avec les espèces montagnardes de la sect. *Acanthostyla*, c'est la deuxième section dont des membres se trouvent en haute altitude, dans les massifs du nord de Madagascar. Sa position systématique et biogéographique est discutée.

MOTS-CLÉS

Pandanus,
Pandanaceae,
Tsaratanana,
systématique,
biogéographie,
Madagascar.

ABSTRACT

A new section of Pandanus (Pandanaceae) in Madagascar: Pandanus sect. Tridentistigma.

A recent expedition in the north-west Massif of Tsaratanana in Madagascar has allowed us to describe a new section (sect. *Tridentistigma*), taxonomically and biogeographically isolated in the Madagascan *Pandanus*. Its stigma is terminated by three teeth, a feature currently known only in the subgenus *Rykia* from Indomalaysia. This section is the second one growing at high altitude in the northern massif of Madagascar. Its systematic and biogeographic position is discussed.

KEY-WORDS

Pandanus,
Pandanaceae,
Tsaratanana,
systematics,
biogeography,
Madagascar.

INTRODUCTION

Le massif du Tsaratanana se présente, dans le nord-ouest de Madagascar (Fig. 1), comme le reste d'un vaste ensemble volcanique démantelé par l'érosion (KOECHLIN et al. 1974). Les pentes

sont relativement abruptes dans la partie basse puis se terminent par un système complexe de crêtes pour aboutir en un vaste plateau dont le plus haut sommet, le Maromokotro s'élève au Nord à 2876 m. Le massif est couvert de forêts, exception faite de la haute dorsale qui a été

Callmander M.W., Wohlhauser S. & Laivao M.O.

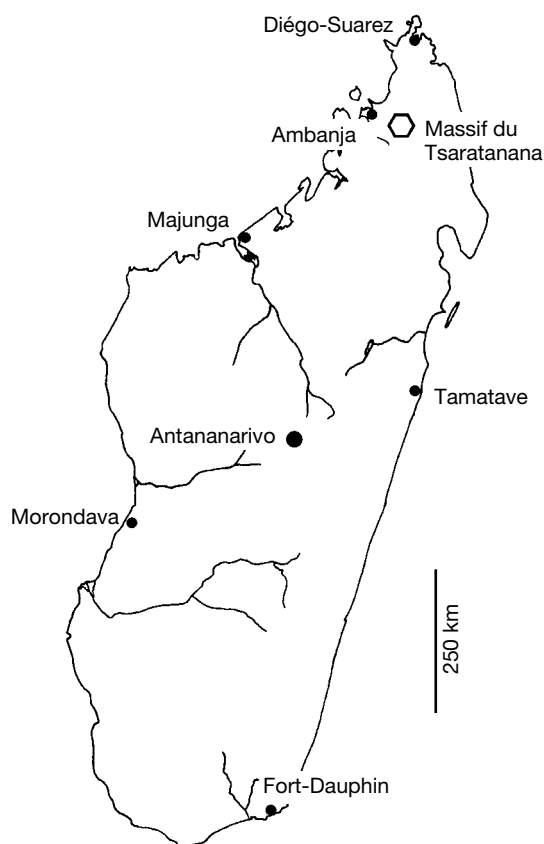


Fig. 1. — Carte de Madagascar montrant l'emplacement du massif du Tsaratanana au nord-ouest.

complètement brûlée lors des premières ascensions. Le pourtour du massif, au-dessous de 1000 m, a aussi été détruit par les *tavy* (défrichement pour la culture sur brûlis) et les feux de brousse, sauf dans le bassin de la Ramena au nord-ouest. Peu de botanistes ont récolté des plantes dans ce massif, beaucoup moins parcouru que son voisin de l'Est : le Marojejy. Seuls PERRIER DE LA BÂTHIE et HUMBERT ont ramené d'importantes collections au cours de la première moitié du siècle. Les espèces de *Pandanus* récoltées par PERRIER DE LA BÂTHIE dans le massif du Tsaratanana et décrites par MARTELLI & PICHISERMOLLI (1951) englobent trois sections actuellement connues : sect. *Souleyetia* (*P. tsaratanensis*, *P. longipes*) ; sect. *Mammillarisia* (*P. sambiranensis*,

P. mammilaris) jusqu'à la limite de la forêt à mousse ; plus haut, jusqu'à 2100 m, les espèces de la sect. *Acanthostyla* (*P. bathei*, *P. pseudobatheii* et *P. alpestris*). La récente mission de l'Université de Neuchâtel, réalisée en collaboration avec le Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, a permis la découverte de plusieurs espèces et la mise en évidence d'une nouvelle section : sect. *Tridentistigma* Callmander & Wohlhauser, sympatrique de la sect. *Acanthostyla*. L'identité et les affinités de cette nouvelle section et des deux espèces qui la composent sont discutées ici.

PANDANUS Parkinson sect. **TRIDENTISTIGMA** Callmander & Wohlhauser, **sect. nov.**

Arbor dichotomis ramificationibus ; infructescentia terminalis, pluribus syncarpiis preadita, unoquoque lanceolata et usque ad fructus maturitatem persistente bractea tecto ; monocularibus drupis ; stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, super pileo positum. Folia parva linearia loriformia, alveolata vaginata.

TYPUS. — *Pandanus tazoanii* Callmander & Wohlhauser.

Arbre à ramification dichotomique, infrutescence terminale, plurisyncarpique à bractées lancéolées recouvrant les syncarpes, persistantes à maturité ; drupes monoculaires ; stigmates à orientation oblique, à surface stigmatique incurvée, terminés par trois (voire deux) dents, surélevés par rapport au pileus, feuille ensiforme à gaine alvéolée — Figs. 2-6.

Pandanus tazoanii Callmander & Wohlhauser, **sp. nov.**

Arbor 3-4 m alta, dichotomis ramificationibus, 4 cm diametro, radicibus gralliformibus usque ad 10-15 cm super trunci basem nascentibus. Folia parva linearia loriformia c. 122-125 cm longa et 3,5 cm in medio, 3 cm propre vaginam. Infructescentia polysyncarpia terminalia, 5-6 syncarpium, syncarpio 4 cm longo, 4 cm lato, subgloboso, c. 60-70 drupis composito. Drupae maturitae connatae in syncarpio, 15-20 mm longae, 12 mm latae, 8-10 mm crassae ; pyramidales, 5-6 mm altae, stigmatibus 1, stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, 2-3 mm super pileo positum ; endocarpio 5-8 mm lato in axe, 5-7 mm lato in tertia supera ibi

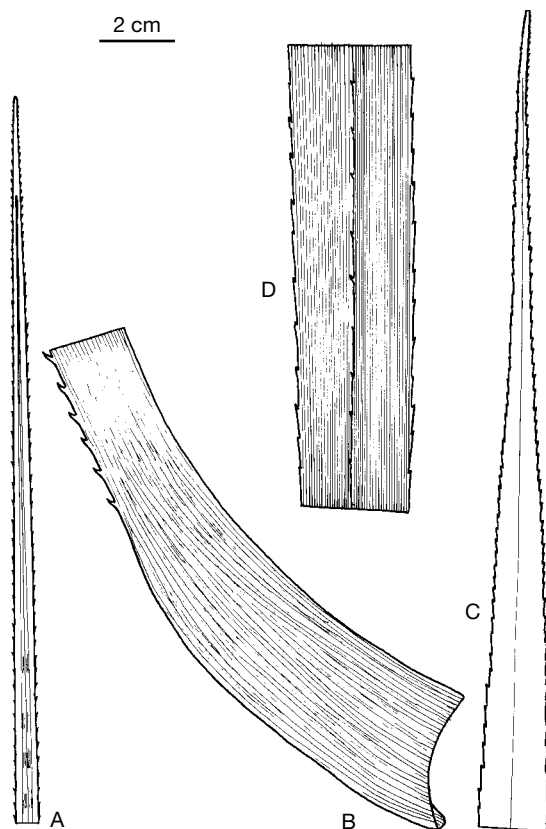


Fig. 2. — *Pandanus maromokotrensis* (A-B) et *P. tazoanii* (C-D) : **A**, partie apicale de la feuille montrant la face abaxiale ; **B**, moitié de la partie basale d'une feuille pliée le long de la nervure médiane, montrant la face adaxiale ; **C**, partie apicale d'une feuille montrant la face abaxiale ; **D**, partie médiane d'une feuille montrant la face abaxiale à veines longitudinales visibles.

latissimo, apice 4-6 mm a basi stigmatum distanti ; loculis seminalibus ovoideis, 5-8 mm altis, 3-5 mm latis in apice, 1-3 mm in basi, parietibus lateralibus usque ad drupae limitem extendentibus, de loculorum seminalium apice versus basem aequae minuentibus ; mesocarpium inferius et superius fibrosus.

TYPUS. — *Callmander & Wohlhauser MO145*, Madagascar, Réserve Intégrale n° IV, massif du Tsaratanana, sur une crête orientée au sud-ouest, 14°05'48"S, 48°62'00"E, altitude 1800 m, 6 déc. 1999 (holo-, NEU ; iso-, G, P, TAN).

Arbre haut de 3-4 m, à tronc ramifié de 4 cm de diamètre possédant des racines échasses partant à 10-15 cm de la base du tronc. Feuilles ensi-

formes de 122-125 cm de longueur, 3,5 cm de largeur au milieu du limbe, 3 cm près de la gaine, abruptement rétrécie dans sa partie apicale ; limbe à l'état sec coriace dans les deux-tiers inférieurs, subcoriace dans le tiers terminal, formant un « M » étalé dans la partie médiane jusqu'à 5 cm de l'apex ; à plis latéraux inermes ; à veines longitudinales et transversales visibles sur les deux faces, saillantes dans le tiers inférieur de la face adaxiale ; épines brunes à l'état sec dans le tiers inférieur, de la même couleur que le limbe dans le reste ; épines marginales présentes, de 10-11 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, introrsées, se rapprochant du limbe vers l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 2-3 mm de long avec un espacement de 5-15 mm, 1,5-2 mm de long avec un espacement de 8-12 mm dans le tiers moyen, 0,5-1 mm de long avec un espacement de 2-4 mm dans le tiers supérieur ; épines costales présentes à partir de 35 cm jusqu'à l'apex, antrorsées, plus courtes que les épines marginales de même niveau mais à espacement égal ; gaine 8-8,5 cm de longueur, large de 5-5,5 cm à la base et 3 cm à l'apex, jaunâtre à l'état sec sur les deux faces, à la face adaxiale densément alvéolée dans les deux-tiers inférieurs et aux veines longitudinales visibles et saillantes dans la partie médiane des deux-tiers supérieurs de la face abaxiale ; stomates abaxiaux de la classe IIe (selon HUYNH 1974), face abaxiale zonée, chlorenchyme abaxial et adaxial continu, fibres réparties de façon non sélective ; infrutescence terminale, plurisyncarpique, 5-6 syncarpes ; syncarpe 3 cm de largeur, 4 cm de hauteur, subglobuleux, à section transversale légèrement trigone, le syncarpe terminal 5 × 5 cm, globuleux, composé de 60-70 drupes environ ; pédoncule de 16-18 cm de longueur, 1,5 cm de largeur à l'apex, 1 cm au milieu, droit et trigone ; neuf bractées lancéolées, les 3 premières depuis la base du pédoncule n'entourent pas de syncarpes et très longuement acuminées, les dernières lancéolées acuminées, première bractée à 4 cm de la base du pédoncule, longue de 75 cm, nervure médiane armée, à partir de 9 cm de la base et jusqu'au sommet, d'épines plus espacées que les épines marginales de même niveau, épines marginales à partir de 9 cm de la base arrangées de façon dense jusqu'à l'apex ; drupes connées à maturité dans le syncarpe ; drupe de 15-20 mm de longueur,

Callmander M.W., Wohlhauser S. & Laivao M.O.



Fig. 3. — *Pandanus tazoanii* (A, B) et *P. maromokotrensis* (C) : **A**, partie basale d'une feuille, montrant la gaine abaxiale alvéolée ; **B**, architecture montrant la ramification dichotomique et l'infrutescence cachée par la touffe terminale de feuilles ; **C**, architecture montrant la ramification dichotomique.

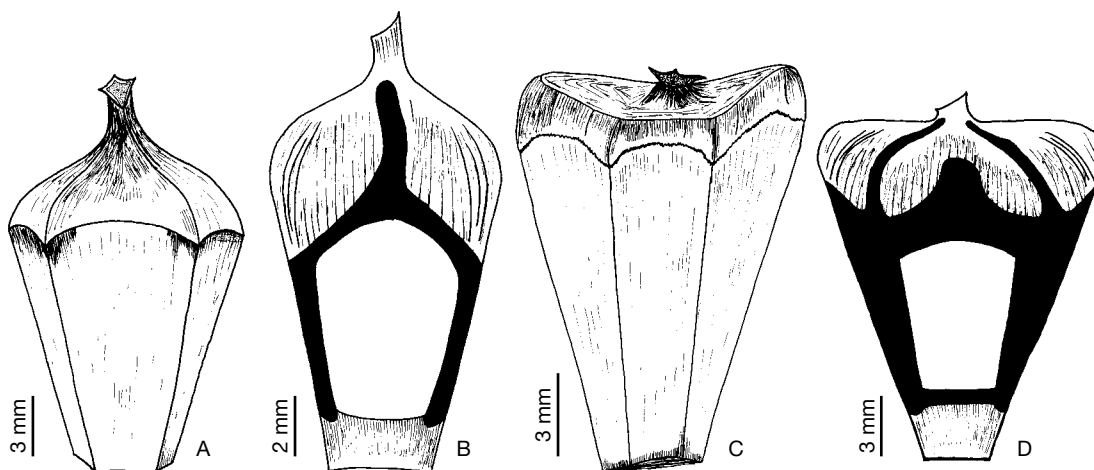


Fig. 4. — *Pandanus tazoanii* (A, B) et *P. maromokotrensis* (C, D) : **A**, **C**, drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus, le stigmate et la surface stigmatique (pointillé) ; **B**, **D**, coupe longitudinale d'une drupe, passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré).

12 mm de largeur, 8-10 mm d'épaisseur ; pileus pyramidal, de 5-6 mm de hauteur ; 1 stigmate, à surface stigmatique oblique tridentée, surélevé de 2-3 mm par un prolongement du pileus ; endo-

carpe de 5-8 mm de longueur axiale, 5-7 mm de largeur dans le tiers supérieur où il est le plus large, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, prolongé vers le stigmate dans sa partie

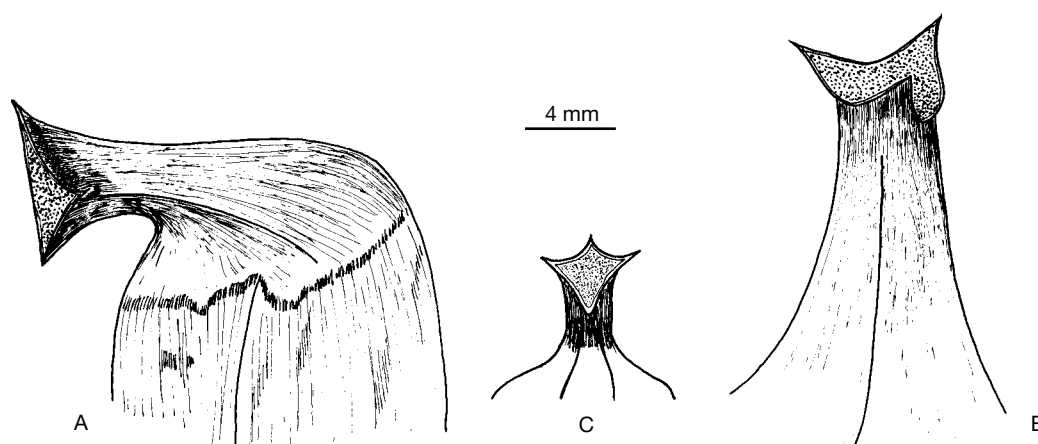
Pandanus (Pandanaceae) sect. *Tridentistigma*

Fig. 5. — A-C, détail de différentes formes de stigmatte existant chez *Pandanus tazoanii*, type de la sect. *Tridentistigma*.

apicale ; loge séminale ovoïde, de 5-8 mm de hauteur et 3-5 mm de largeur dans sa partie apicale, 1-3 mm dans sa partie basale, à apex distant de 4-6 mm de la base des stigmates, à base distante de 2-4 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 1 mm de hauteur, à parois latérales endocarpiques s'étendant jusqu'à la limite de la drupe, rétrécies uniformément de l'apex des loges séminales vers la base ; mésocarpe inférieur et supérieur fibreux.

Le nom de cette espèce provient du malgache « *tazoa* » (crête), en rapport avec l'écologie de cette espèce, poussant essentiellement sur les crêtes. Le nom de l'espèce se prononce littéralement « *tazouanii* ».

***Pandanus maromokotrensis* Callmander & Wohlhauser, sp. nov.**

Arbor 2-2,5 m alta, dichotomis ramificationibus, 4 cm diametro, radicibus gralliformibus usque ad 10 cm super trunci basem nascentibus. Folia parva linearia loriformia c. 100-105 cm longa et 2,3-2,4 cm in medio, 3 cm prope vaginam. Infructescentia polysyncarpia terminalia, 5 syncarpium, syncarpio 4 cm longo, 3 cm lato, subglobosum, c. 35 drupis composito. Drupae maturitae connatae in syncarpio, 14 mm longae, 12 mm latae, 8 mm crassae ; plano pileo, 3 mm alto, stigmatibus 1 raro 2, stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, 1 mm super pileo positum ; endocarpio 8 mm lato in axe, 10 mm lato in tertia supra ibi latissimo, cuspides cingens, apice 2 mm a basi stigmatum dis-

tanti ; loculis seminalibus subrectangularis, 5-8 mm alto, 3-5 mm lata in apice, 1-3 mm in basi, parietibus lateralibus usque ad drupae limitem extendentibus, de loculorum seminalium apice versus basem aequo minuentibus ; mesocarpium inferius et superius fibrosum.

TYPUS. — *Callmander & Wohlhauser M141*, Madagascar, Réserve Intégrale n° IV, massif du Tsaratanana, sur pente dans la forêt dense, 14°03'09"S, 48°56'23"E, altitude 1750 m, 29 nov. 1999 (holo-, NEU ; iso-, G, P, TAN).

Arbre haut de 2-2,5 m, à tronc ramifié de 4 cm de diamètre possédant des racines échasses partant à 10 cm de la base du tronc ; feuilles ensiformes de 100-105 cm de longueur, 2,3-2,4 cm de largeur au milieu du limbe, 3 cm près de la gaine, progressivement rétrécies du milieu jusqu'à la partie apicale ; limbe à l'état sec coriace à la base et dans la partie inférieure, subcoriace dans la partie supérieure, formant un « M » étalé de la partie médiane jusqu'à 8 cm de l'apex ; à plis latéraux inermes ; à veines longitudinales visibles sur les deux faces, à veines transversales discernables sur les deux faces ; épines de la même couleur que le limbe à l'état sec ; épines marginales présentes de 10-11 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, antrorses, s'orientant de plus en plus vers le limbe en allant vers l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 1 mm de long avec un espacement de 10-15 mm, dans le tiers moyen 0,5-1 mm de long avec un espacement de 3-5 mm, dans le tiers

Callmander M.W., Wohlhauser S. & Laivao M.O.

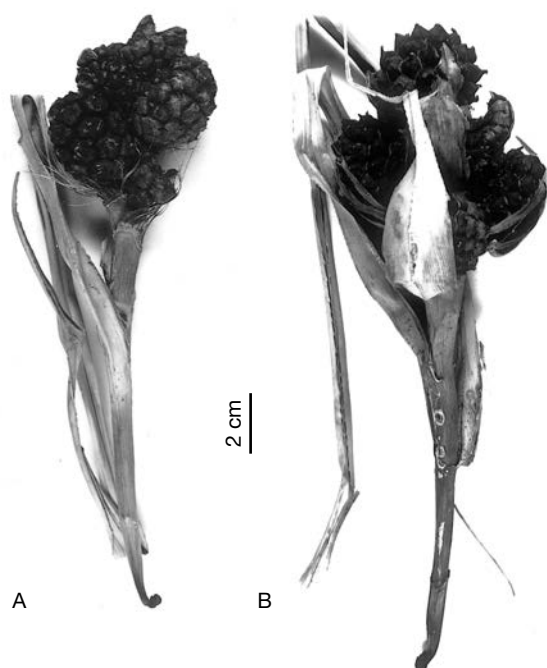


Fig 6. — *Pandanus maromokotrensis* (A) et *P. tazoanii* (B) : infrutescences montrant la macromorphologie et la forme des syncarpes.

supérieur 0,3 mm de long avec un espacement de 1-2 mm ; épines costales présentes à partir de 40 cm jusqu'à l'apex, introrses, beaucoup plus courtes, mais à espacement égal, que les épines marginales de même niveau ; gaine 9 cm de longueur, large de 4 cm à la base et 3 cm à l'apex, jaunâtre à l'état sec à la face ventrale, plus foncée à la face dorsale, à la face adaxiale faiblement alvéolée et aux veines visibles ; à la face abaxiale non-alvéolée, aux veines saillantes dans les deux tiers supérieurs ; stomates abaxiaux de la classe IIe (selon HUYNH 1974), face abaxiale zonée, chlorenchyme abaxial et adaxial continu, fibres réparties de façon non sélective ; infrutescences terminales, plurisyncarpiques ; syncarpe 3 cm de largeur, 4 cm de hauteur, subglobuleux, à section transversale subcirculaire, composé de 35 drupes environ ; pédoncule de 17 cm de longueur, 1,2 cm de largeur à l'apex, 0,8 cm au milieu, droit et trigone. Drupes connées à maturité, de 14 mm de longueur, 11 mm de largeur, 7 mm d'épaisseur ; pileus plat, de 3 mm de hauteur, 1 stigmate, rarement 2, à surface stigmatique légèrement incurvée

(bi-) tridentée à orientation oblique par rapport à la surface du pileus, surélevé de 1 mm par rapport à celui-ci ; endocarpe de 7-8 mm de longueur axiale, 10 mm de largeur dans le tiers supérieur où il est le plus large, à apex distant de 2 mm de la base des stigmates, prolongé par deux cuspidés dans sa partie apicale ; loges séminales subrectangulaires de 4-5 mm de hauteur et 6 mm de largeur dans sa partie apicale, 3-4 mm dans sa partie basale, à apex distant de 5-6 mm de la base des stigmates, à base distante de 4 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 1 mm de hauteur, à parois latérales endocarpiques s'étendant jusqu'à la limite de la drupe rétrécie progressivement de l'apex des loges séminales vers la base ; mésocarpe inférieur et supérieur richement fibreux.

Cette espèce est nommée d'après le plus haut sommet du massif, le Maromokotro qui culmine à 2876 m. Le nom de l'espèce se prononce littéralement « *maroumoukoutchensis* ».

IDENTITÉ DE LA SECT. *TRIDENTISTIGMA*

Le stigmate, caractère très important de la systématique des Pandanaeae, distingue tout de suite *P. tazoanii* et *P. maromokotrensis* de toutes les autres espèces de *Pandanus* malgaches à infrutescence plurisyncarpique. Certes, certains caractères (ramification dichotomique, plurisyncarpie) sont propres à certaines sections malgaches mais les stigmates terminés par trois dents, ne se retrouvent pas dans les autres espèces connues de l'île (Fig. 5). Une seule espèce malgache de la sous-section monospécifique *Monocarpis* (sect. *Dauphinensia*) possède des stigmates qui pourraient être rapprochés de la nouvelle section. STONE (1974) les décrit comme « *often compressed-cylindric and (...) oblique forward slant somewhat resemble a tongue* ». Mais ses stigmates ne sont jamais terminés par des dents ; de plus, la forme allongée des syncarpes ainsi que leur nombre élevé (jusqu'à 16) sont caractéristiques de cette espèce alors que le sect. *Tridentistigma* possède des syncarpes subglobuleux au nombre maximum de 6 par infrutescence ; la dimension (1600 × 14 cm) et la forme de la feuille (auricule très marquée à la

base) de *P. linguiformis* (sect. *Dauphinensia*) sont autant de critères qui différencient ces deux sections. En effet, les feuilles de la sect. *Tridentistigma* sont moins larges (max. 3,5 cm) et surtout ne forment pas une auricule très marquée à leur base (comparer STONE 1974 : 539, fig. 30J et Fig. 3A). De plus, du point de vue micromorphologique, la subsect. *Monocarpi* possède des tissus très différents de ceux de la nouvelle section. En effet, la zonation nulle de la face abaxiale de sa feuille et de ses cellules non-stomatiques, relevant exclusivement de la sous-classe IIc d'après la classification de HUYNH (1974), sont des caractères qui distinguent nettement la subsect. *Monocarpi* et la sect. *Tridentistigma* (HUYNH 1979a,b).

De tels stigmates sont comparables à ceux de certaines espèces du sous-genre *Rykia*, spécialement celles de la petite section *Asterodontia* croissant dans la région du Plateau des Sunda (STONE 1975). La drupe uniloculaire de la sect. *Asterodontia* (ST. JOHN 1963 : 342, fig. 180-181), possédant un stigmate oblique terminé par plusieurs dents (STONE 1969 : 116, fig. 2), semble comparable à la nouvelle section. Au niveau de la micromorphologie foliaire, la nouvelle section possède une face adaxiale zonée, un chlorenchyme axial et abaxial continu qui sont aussi caractéristiques de la sect. *Asterodontia* (HUYNH 1975) ; ses stomates possèdent des papilles simples de la classe I selon la classification de HUYNH (1974). Ceux de la nouvelle section sont de la classe IIe, mais leurs papilles ne sont pas ramifiées et il n'y a donc pas une vraie barrière d'affinité entre ces deux classes (HUYNH 1974). On ne peut donc pas réellement trancher la question de l'appartenance de ces deux espèces aux sous-genres *Vinsonia* ou *Rykia* au regard des données micromorphologiques. L'infrutescence de *P. stelliger*, type de la sect. *Asterodontia*, possède des stigmates et des drupes caractérisés par une morphologie différente de celle de la sect. *Tridentistigma*. En effet, les stigmates nettement plus grand n'ont pas la même orientation (comparer ST. JOHN 1963 : 342, fig. 180 et Fig. 5) ; ses syncarpes globuleux (ST. JOHN 1963 : 343, fig. 181), au sommet d'un court pédoncule, et la feuille distinguent ces deux sections. Malheureusement, la fleur mâle de la sect.

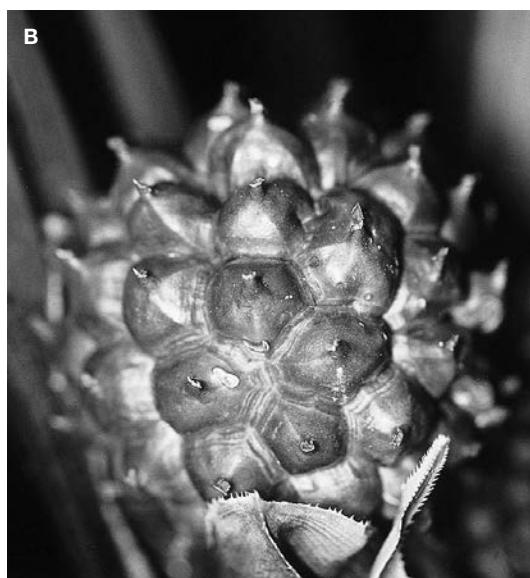


Fig 7. — *Pandanus maromokotrensis* (A) et *P. tazoanii* (B) : A, infrutescence montrant sa position terminale et les feuilles de la touffe terminale (échelle = 3 cm) ; B, détail du syncarpe terminal montrant sa forme globuleuse et ses stigmates surélevés.

Tridentistigma reste inconnue et d'autres affinités avec cette section malaysienne ne peuvent être vérifiées.

Il faut souligner ici l'endémicité des *Pandanus* malgaches : certaines espèces (*P. platyphyllus*, *P. rollotii*) avaient été placées par STONE (1970) dans le sous-genre *Lophostigma* mais les caractères

Callmander M.W., Wohlhauser S. & Laivao M.O.

micromorphologiques et macromorphologiques de la fleur mâle ont conduit K.-L. HUYNH (1979a) à les remettre dans le sous-genre *Vinsonia* en créant des sections monospécifiques. *Pandanus maromokotrensis* et *P. tazoanii* ne trouvent leur place dans aucune section actuellement connue à Madagascar pour les raisons mentionnées plus haut. Leur isolement au sein des *Pandanus* malgaches justifie la description d'une nouvelle section pour ces deux espèces. Leur place dans le sous-genre *Vinsonia* n'est pas démontrée ici avec certitude, mais il faut souligner que l'ensemble des caractères de ces deux espèces, ne sont pas étrangers au très polymorphe sous-genre *Vinsonia*. Des stomates à papilles non-ramifiées, des drupes uniloculaires, une infrutescence polysyncarpique et une ramification dichotomique (Fig. 3B,C) sont, en effet, des caractères présents dans d'autres espèces malgaches appartenant tous au sous-genre *Vinsonia*. Ils semblent tout de même trouver leur place naturelle dans le sous-genre *Vinsonia*, même si seule la découverte de la fleur mâle permettrait de le faire avec certitude.

Les deux espèces qui forment la sect. *Tridentistigma* sont proches d'un point de vue macromorphologique, mais certains caractères permettent de les séparer sans ambiguïté.

— *Pandanus tazoanii* : possède une drupe à pileus convexe, de forme pyramidale et ses côtés se rejoignent pour former un prolongement de celui-ci, ce qui a pour conséquence un surélévement net (de 2-3 mm) du stigmate par rapport à sa surface (Fig. 4A) ; feuille mesurant 125 cm à maturité, fortement alvéolée dans sa partie basale (Fig. 3A), abruptement rétrécie à l'apex (Fig. 2C) ; syncarpes subglobuleux voire même globuleux (Figs. 6B, 7B) et possédant 70 drupes ; endocarpe prolongé vers le stigmate dans la partie apicale ; loge séminale ovoïde (Fig. 4B).

— *Pandanus maromokotrensis* : le pileus est plutôt plat voire même concave (Fig. 4C) et le stigmate n'est surélevé que de 1 mm par rapport à celui-ci ; feuille plus petite (105 cm à maturité), nettement moins alvéolée dans sa partie basale (Fig. 2B) et rétrécie de façon uniforme à l'apex (Fig. 2A) ; syncarpes subglobuleux et drupes moins nombreuses, 35 environ (Fig. 6A) ; endocarpe non prolongé dans sa partie apicale ; loge subrectangulaire (Fig. 4D).

L'ensemble de ces caractères discriminants nous a permis de justifier la séparation de ces deux spécimens en deux espèces distinctes.

DISCUSSION

L'écologie de ces deux espèces est intéressante car elles sont présentes entre 1400-1800 m, une strate où jusqu'à présent nous ne connaissions que des représentants de la sect. *Acanthostyla*. *Pandanus tazoanii* est lié aux crêtes, en bordure des zones ouvertes où dominent les sphaignes et où la strate arbustive est riche en *Erica sp.* *Pandanus maromokotrensis* croît là où la forêt est plus fermée, où le sous-bois est riche en graminées, dans la zone de transition qui mène à la végétation des crêtes riches en bambous (*Arundinaria madagascariensis*). Les *Pandanus* de la section *Acanthostyla* qui poussent aussi à ces altitudes font partie de la strate arborescente (ils dépassent souvent 10-14 m) ; la forêt est plus dense et la fûtaie est constituée de grands Palmiers : *Marojejia spp.*, *Dypsis spp.* Ils croissent d'ailleurs bien plus haut que les individus rattachés à la nouvelle section, jusqu'à la limite de la forêt qui borde les plateaux du sommet du Maromokotro.

La nouvelle section est la deuxième section à avoir des représentants au-dessus de 1700 m à Madagascar. Son isolement taxonomique au sein des *Pandanus* malgaches est intéressant à noter. La surface souvent restreinte des aires de répartition des espèces orophiles ainsi que le morcellement actuel de ces forêts leur confèrent un statut relictuel. De plus, leurs affinités, souvent extramalgaches, leurs donnent un caractère allogène (HUMBERT 1928a). En effet, beaucoup d'orophiles semblent plutôt apparentés aux espèces des montagnes africaines qu'aux espèces malgaches (HUMBERT 1928b). Les *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* se rencontrent dans tous les domaines phytogéographiques de l'île et semblent liés à une dérive récente. Le grand nombre d'espèces endémiques de chaque massif le confirme : ces espèces ne semblent s'être différenciées que récemment. Par contre, la sect. *Tridentistigma* fait sûrement partie de ces espèces que HUMBERT a nommé allogènes (1928a). Cette

section se place près des sections monospécifiques dont les origines restent obscures (sect. *Rykiella*, *Phenops*, *Platyphylla*). La fleur mâle a permis de rattacher ces espèces au sous-genre *Vinsonia* mais elles restent isolées au sein des *Pandanus* malgaches. Comme la nouvelle section, ces sections possèdent des drupes uniloculaires. La découverte de la fleur mâle de la sect. *Tridentistigma* permettra de mieux comprendre son isolement taxonomique et biogéographique au sein des *Pandanus* de la Grande Ile. La présence dans le massif du Tsaratanana d'une section probablement relictuelle à affinités indomalaysiennes n'est pas surprenante ; c'est dans ces forêts que l'on trouve, par exemple, le genre *Ascarina* dont *Ascarina coursii* (Humb. & Cap.) Leroy & Jérémie est la seule espèce de ce genre de Chloranthaceae en dehors du Pacifique Sud (Malaisie, Polynésie, Nouvelle-Calédonie et Nouvelle-Zélande).

Remerciements

Nous tenons à remercier M. le Prof. Philippe KÜPPER grâce auquel les missions à Madagascar ont été possibles ; le Dr. Kim-Lang HUYNH qui nous a prodigué ses précieux conseils ; Mme Élisette RAHELIVOLOLONA et le Parc Zoologique de Tsimbazaza (Antananarivo) pour leur aide à Madagascar ; M. Philippe CHASSOT pour son assistance dans la rédaction des diagnoses latines, ainsi que M. Ernest FORTIS pour son assistance technique. Notre gratitude s'adresse également au personnel des Herbiers de Genève, Paris, Florence et Antananarivo dont l'accueil et la bienveillance ont grandement facilité la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- HUMBERT H. 1928a. — Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéo.* 2 : 195-220.
- HUMBERT H. 1928b. — Végétation des hautes montagnes de Madagascar (suite). *C. R. Soc. Biogéo.* 31 : 84-87.
- HUYNH K.-L. 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Bot. Jahrb. Syst.* 94 : 190-256.
- HUYNH K.-L. 1975. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. II. Le sous-genre *Rykiea*. *Bot. Jahrb. Syst.* 95 : 106-148.
- HUYNH K.-L. 1979a. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 1. Partie Systématique. *Bot. Jahrb. Syst.* 100 : 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 2. Considérations sur le subg. *Vinsonia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 100 : 473-517.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT Ph. 1974. — *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. — Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B 3 : 1-175.
- ST. JOHN H. 1963. — Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 15 Malayan Species Described by H.N. Ridley. *Pacific Sci.* 17 : 329-360.
- STONE B.C. 1969. — Studies in Malesian Pandanaceae IV. A revision of *Asterostigma* and *Asterodentia*, two sections of the genus *Pandanus*. *Fed. Mus. J.* 12 (1967) : 111-116
- STONE B.C. 1970. — New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24 : 579-618.
- STONE B.C. 1974. — Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94 : 459-540.
- STONE B.C. 1975. — On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *C. R. Soc. Biogéo.* 458 : 69-90.

*Manuscrit reçu le 21 septembre 2000 ;
version révisée acceptée le 19 janvier 2001.*

Article V

**Pandanus sect. Acanthostyla Martelli (Pandanaceae)
d'altitude du nord de Madagascar, avec description
de deux nouvelles espèces.**

M. W. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao

Candollea 58 (1), 64-74. 2003

Les *Pandanus* sect. *Acanthostyla* Martelli (Pandanaceae) d'altitude du Nord de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces.

M. W. Callmander*, S. Wohlhauser[^] & M. O. Laivao*

*Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive, Case postale 2, CH-2007 Neuchâtel-7, e-mail: martin.callmander@unine.ch.

[^]Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy-GE, e-mail: smartseb@dts.mg

Résumé

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): 64-74. En français, résumés français et anglais.

De récentes recherches de terrain ont permis une meilleure compréhension de la famille des Pandanaceae dans les montagnes du nord de Madagascar (Manongarivo, Marojejy et Tsaratanana). Ce travail propose un traitement taxonomique et phytogéographique des espèces de la sect. *Acanthostyla* d'altitude dans les massifs du nord de l'île. Deux nouvelles espèces sont décrites: *P. marojejicus* et *P. kuepferi*, respectivement du Marojejy et du Tsaratanana. Huit espèces sont actuellement connues, elles ont presque toutes une distribution limitée à un des massifs.

Abstract

CALLMANDER, M. W., M. O. LAIVAO & S. WOHLHAUSER (2003). *Pandanus* sect. *Acanthostyla* (Pandanaceae) from high elevation in Northern Madagascar, with description of two new species. *Candollea* 58 (1): 64-74. In French, French and English abstracts.

Recent investigations in the field have allowed a better understanding of the family Pandanaceae in the high elevation northern mountains of Madagascar (Manongarivo, Marojejy and Tsaratanana). A taxonomic and phytogeographic survey of the species of *Pandanus* sect. *Acanthostyla* from high elevation in the northern massifs is provided. Two new species are described: *P. marojejicus* and *P. kuepferi* respectively from the Marojejy and the Tsaratanana. Eight species are actually known. Nearly all are endemic from only one massif.

KEY-WORDS: *Pandanus* - sect. *Acanthostyla* - Madagascar – phytogeography – taxonomy.

Introduction

La famille des Pandanaceae représente un élément physiologique caractéristique des formations forestières dans tous les domaines phytogéographiques de Madagascar. Elle y compte deux genres d'importance inégale. Le genre *Pandanus* comprend aujourd'hui quelque 90 espèces réparties dans 15 sections alors que le genre *Martellidendron* ne compte que 6 espèces réunies dans trois sections dont 5 espèces sont endémiques de Madagascar. Grâce aux récoltes de H. Perrier de La Bâthie décrites par MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951), les Pandanaceae orophiles malgaches sont déjà bien connues. Seules quelques espèces par section poussent au-dessus de 1000 m dans les montagnes

Tab. 1. Tableau synoptique montrant la distribution, l'altitude et les caractéristiques morphologiques des 8 espèces connues de la section *Acanthostyla* des hautes montagnes du Nord de Madagascar.

	Syncarpe	Drupe	Feuille	Distribution	Altitude
<i>Pandanus alpestris</i> Martelli	polysyncarpique (5-8); syncarpe à axe conique-trigone	Drupe 20 x 11 x 8 mm; pileus pyramidal; 2-3 stigmates spiniformes.	Feuilles 175 cm x 4 cm, ensiforme, progressivement rétrécies à l'apex.	Tsaratanana, Manongarivo	1600-2200 m
<i>Pandanus alveolatus</i> Huynh	polysyncarpique (3-4); syncarpe subgloboïde-ovoïde	Drupe 17 x 10-12 x 7-9 mm; pileus pyramidal à faces convexes; 1-2;(3) stigmates spiniformes.	Feuille 95 cm x 9 cm, brutalement rétrécies à l'apex; Gaine et limbe possédant des alvéoles.	Marojeiy	700-900 m
<i>Pandanus kuepferi</i> Callmander, Wohlhauser & Laivao	polysyncarpique (6); syncarpe obovoïde	Drupe 25 x 19 x 14 mm; pileus pyramidal à côtes arrondies; stigmat spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 180 cm x 4 cm, rétrécie progressivement dans le tiers supérieur, terminées par une courte queue armée, légèrement alvéolées dans la partie basales.	Tsaratanana	1750 m
<i>Pandanus marojejicus</i> Callmander & Laivao	polysyncarpique (5); syncarpe obovoïde	Drupe 16-17 x 7-11 x 6-8 mm; pileus pyramidal à côtes saillantes; stigmat spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 60-66 cm x 3 cm, rétrécie progressivement à partir de l'apex de la gaine jusqu'au sommet, terminée de façon abrupte.	Marojeiy	1750-2100 m
<i>Pandanus pluriaculeatus</i> Huynh	monosyncarpique, syncarpes ovoïdes	Drupe 17.5-20 x 13-15 x 9-10 mm; pileus pyramidal, à angles saillants; (2)-3-4-5-(6) stigmates spiniformes.	Feuille 57-80 cm x 1 cm, progressivement rétrécie à l'apex.	Manongarivo	1100-1800 m
<i>Pandanus pseudobathiei</i> Martelli & Pic. Sem.	polysyncarpique (2, rarement 4); syncarpe subglobose à globose	Drupe 21 x 16 x 10 mm; pileus plat; 1-(2-3) stigmates spiniformes.	Feuille 67 cm x 1.2 cm, progressivement rétrécies à l'apex.	Tsaratanana, Manongarivo, Marojeiy	1700-2200 m
<i>Pandanus sparganioides</i> Baker	polysyncarpique (5-8); syncarpe à axe conique-trigone	Drupe 23-25 x 16-18 x 10-12 mm; pileus pyramidal; 1- (2-3) stigmates spiniformes.	Feuille 109 cm x 2 cm, terminée par une courte queue, progressivement rétrécie à l'apex.	Tsaratanana	2200 m
<i>Pandanus tabellaris</i> Huynh	polysyncarpique (3-5); syncarpe subovoïde	Drupe obpyramidale, 18 x 15 x 11 mm; pileus tabulaire; stigmat spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 110 cm x 1.8 cm, rétrécie progressivement de la gaine jusqu'à l'apex.	Marojeiy	600-800 m

malgaches. La section *Acanthostyla* dont deux nouvelles espèces sont décrites du Tsaratanana et de Manongarivo (Fig. 1) est la section la mieux représentée en altitude.

Les récentes missions de l'Université de Neuchâtel, effectuées en collaboration avec le Parc Botanique et Zoologique d'Antananarivo et le Projet Ecologie Politique & Biodiversité, ont permis non seulement de compléter l'inventaire des espèces et des sections (CALLMANDER & al., 2001), mais aussi de préciser la distribution, jusqu'ici très mal connue, de plusieurs taxons. Les prospections sur le terrain ont été complétées par des observations réalisées dans les herbiers d'Antananarivo (TAN), Florence (FI), Genève (G), Kew (K), et Paris (P). Le présent travail est d'ordre taxonomique, il porte une attention particulière à la section *Acanthostyla*. Une publication ultérieure, sera consacré à la phytogéographie des Pandanaceae des massifs du nord de Madagascar.

Taxonomie des espèces de la sect. *Acanthostyla* dans le nord de Madagascar

Les *Pandanus* malgaches à styles spiniformes avaient été placées par WARBURG (1900) dans la section *Vinsonia*. Une nouvelle section, sect. *Acanthostyla* fut proposée par MARTELLI (1933) pour ces espèces malgaches morphologiquement éloignées des espèces authentiques de la section *Vinsonia*, limitée aux Mascareignes et aux Seychelles. La section *Acanthostyla* se caractérise par des drupes à surface stigmatique généralement linéaire disposée longitudinalement sur un stigmatte allongé, spinescent. Les drupes sont généralement pluriloculaires et le syncarpe unique (monosyncarpique) (*P. comatus*, *P. laxespicus* et *P. pluriaculeatus*). Les espèces de la section *Acanthostyla* sont facilement reconnaissables sur le terrain à leur port dit « coniféral » (STONE, 1970): elles possèdent un tronc massif couronné à l'apex par une touffe de feuilles plus amples que celles des rameaux latéraux qui sont les seuls rameaux fertiles. Cette section se rencontre dans tous les étages de végétation de Madagascar. Dans les forêts de basse altitude de la côte est, elle est représentée par plusieurs espèces (e. g. *P. acanthostylus*, *P. comatus*, *P. pulcher*) qui peuvent former de véritables « forêts marécageuses » (KOECHLIN & al., 1974) dans les zones inondables. Elle est aussi la mieux représentée en altitude. Après la publication de cinq nouvelles espèces (HUYHN, 1999, 2000), la section compte actuellement 20 espèces réparties dans le domaine oriental et central (CALLMANDER & LAIVAO, sous presse). Les six espèces actuellement connues des massifs montagneux du nord (Tab. 1) sont toutes endémiques de cette région. Elles ont été décrites par BAKER (1890), MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951) et HUYNH (1999). La moitié de ces espèces, *P. sparganioides* (= *P. bathiei* sensu STONE, 1970), *P. pseudobathiei*, et *P. tabellarius*, possèdent des infrutescences constituées de drupes à loge

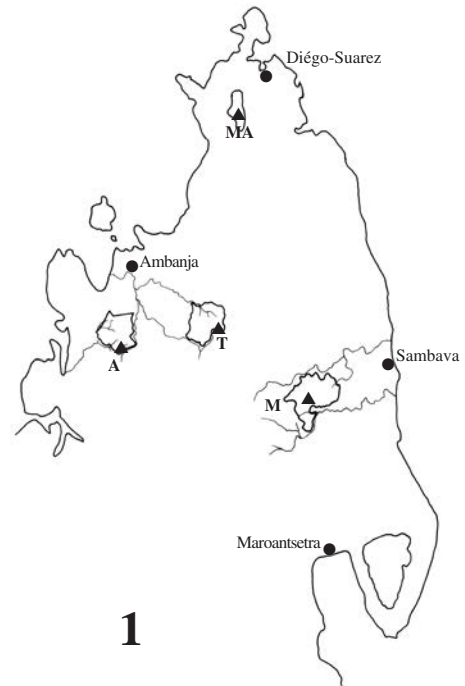
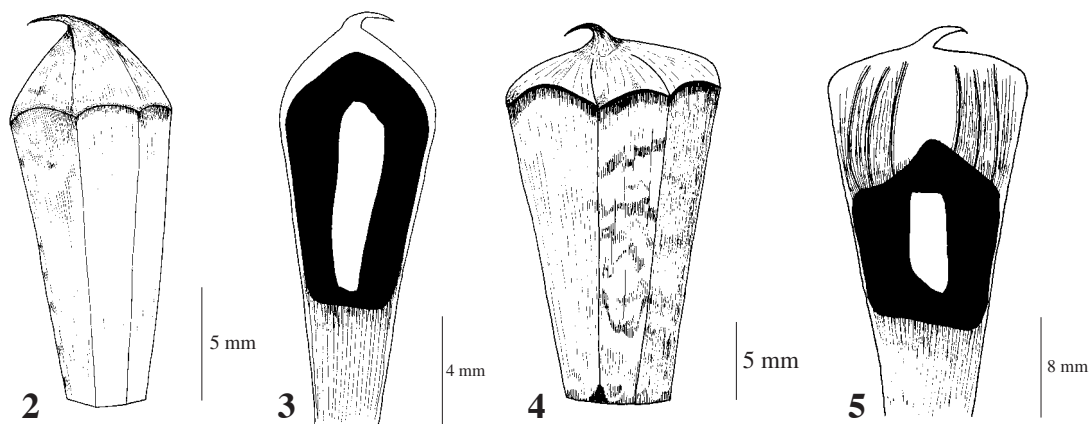


Fig. 1 Carte régionale du nord de Madagascar montrant la localisation des aires protégées principales et des massifs montagneux: au nord, la Montagne d'Ambre (MA: 1475 m) (au sud de Diégo-Suarez); à l'ouest: le massif de Manongarivo (A: Ansatroto 1876 m) et le massif du Tsaratanana (T: Maromokotra: 2886 m); à l'est: le Marojejy (M: 2137 m); au sud-est le massif de la péninsule de Masoala (à l'est de Maroantsetra dont le plus haut sommet est le Mont Ambohitsitondroina à 1224 m).

unique (uniloculaires) réunies dans plusieurs syncarpes (plurisyncarpiques). Les autres espèces sont caractérisées par des drupes à loges multiples (pluriloculaires) réunies dans un syncarpe unique (monosyncarpique): *P. pluriaculeatus*, ou plurisyncarpique: *P. alpestris* et *P. alveolatus*.

Les espèces du Tsaratanana, *P. sparganioides*, *P. pseudobathiei* et *P. alpestris*, ne présentent aucune difficulté taxonomique. *P. sparganioides* n'avait toutefois pas été mentionné jusqu'ici dans le massif avec certitude. Son auteur (BAKER, 1890) l'avait décrit sur un échantillon récolté par Baron (Baron 5268) à la localité peu précise (« North-west of Madagascar » sans aucune indication d'altitude). Une quatrième espèce, *P. bathiei*, décrite par MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951) a été récoltée au Tsaratanana. Elle a été ensuite mise en synonymie avec *P. sparganioides* par STONE (1970) sur la base des nombreux caractères communs. Il suggérait aussi l'inclusion de *P. pseudobathiei* sous le même binôme. La nouvelle exploration du massif nous permet de préciser le statut taxonomique de ces différentes récoltes.

P. alpestris est un grand arbre (10-14 m) à port coniféral, pourvu de branches horizontales peu ramifiées, terminées par un bouquet de longues feuilles (Fig. 12); l'infrutescence terminale possède 5 à 8 syncarpes tous réunis à l'apex d'un long pédoncule courbé; chaque syncarpe possède un axe conique-trigone (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI 1951: Fig. 25e) supportant des drupes composées surmontées d'un pileus pyramidal. Au niveau du pileus, la coalescence des drupes simples a laissé des sillons entre les différents stigmates permettant de reconnaître le nombre de carpelles associés. Les syncarpes des deux autres espèces de la section sont constitués de drupes simples, uniloculaires, portant un style unique. L'habitus de *P. pseudobathiei* est plus frêle (Fig. 10); son infrutescence réunit deux syncarpes (rarement 3-4) subsphériques voire sphériques; ses drupes mûres portent un pileus plat, terminé par un (rarement deux) stigmates; le syncarpe apical est plus gros et arrondi (Fig. 13). Enfin, *P. sparganioides*, récolté dans le nord-ouest de Madagascar, possède une feuille et une infrutescence proches de celles de *P. bathiei*. STONE (1970) écrivait à ce propos: " More important is the number of shared characters: spicately disposed cephalia, somewhat stocky styles, paucilocular or simple drupes, similar leaf dimensions and shapes,



Figs. 2-5. *Pandanus marojejicus* (2-3) et *P. kuepferi* (4-5). 2: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et le stigmate spiniforme. 3: Coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir), le mésocarpe (hachuré). 4: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et le stigmate spiniforme. 5: Coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré).

and peduncle length". Les caractères partagés lui paraissaient suffisamment importants pour justifier de mettre les deux espèces en synonymie sous le binôme de *P. sparganioides*. Le type de *P. sparganioides* possède des feuilles plus longues que celles de *P. bathiei*. En revanche, tous les autres caractères sont effectivement semblables. Cette synonymie nous paraît justifiée.

La plupart des espèces de la section *Acanthostyla* du Tsaratanana (*P. pseudobathiei* et *P. alpestris*) possèdent des aires de distribution qui englobent le massif de Manongarivo, un massif montagneux contigu au sud-ouest. Une seule espèce, *P. pluriaculeatus*, semble endémique du massif de Manongarivo. Elle pousse entre 1110 m et 1880 m d'altitude sur les sommets exposés. Cette espèce possède une feuille de longueur variant entre 80 cm (Callmander et al. M159) et 57 cm (Callmander et al. M160) selon l'altitude et l'exposition de la plante. Cette variation est également visible dans la dimension du tronc: la plante atteint 8 m de hauteur avec un tronc de 10 cm dans les endroits moins exposés alors qu'au point culminant de la réserve, le sommet de l'Antsatroto, le port atteint 4 m de hauteur et le tronc 6 cm de diamètre. L'infrutescence monosyncarpique est constituée d'une soixantaine de drupes monoloculaires, rarement biloculaires. *Pandanus pluriaculeatus* possède une certaine affinité morphologique avec *P. ceratophorus* et *P. laxespicatus*, espèces connues des forêts ombrophiles de l'Est à plus basse altitude (entre 0-800 m). Elles sont aussi caractérisées par une infrutescence monosyncarpique mais la dimension et le nombre de stigmates par drupe ainsi que la dimension de la feuille les éloignent de *P. pluriaculeatus* (voir HUYNH, 1999).

Le Marojejy possède deux espèces endémiques en plus de *P. pseudobathiei* qui semble être la seule espèce de la section commune aux massifs du Tsaratanana-Manongarivo et du Marojejy. *Pandanus alveolatus* possède une feuille brusquement rétrécie à l'apex et recouverte d'alvéolules sur la face adaxiale (HUYNH, 1999). Cette combinaison de caractère foliaire la distingue des autres espèces d'*Acanthostyla* d'altitude. Quant à l'autre espèce endémique du massif, *P. tabellarius*, elle possède des feuilles ensiformes, une infrutescence polysyncarpique et des drupes monoloculaires qui la rapprochent de *P. sparganioides* du Tsaratanana. Cependant, *P. tabellarius* possède des drupes à pileus plat virtuellement tabulaire (HUYNH, 1999: Figs. 4-5, 37) tandis que *P. sparganioides* possède un pileus nettement pyramidal.

Lors de nos missions au Tsaratanana et au Marojejy, nous avons découvert deux espèces à style unique, à drupes uniloculaires, qui possèdent des feuilles et une architecture différentes des espèces précédentes.

Description de deux nouvelles espèces de la section *Acanthostyla*

Pandanus kueferi Callmander, Wohlhauser & Laivao (sect. *Acanthostyla*) – Figs. 4, 5, 8, 9, 11.

Arbre de 8 m de hauteur, à tige épineuse de 10 cm de diamètre. Feuilles atteignant 180 cm de longueur, 40 mm de largeur au milieu, 45 mm près de la gaine, rétrécies progressivement dans le tiers supérieur, terminées par une courte queue armée, à limbe coriace, à section médiane formant un "M" étalé, à veines longitudinales visibles sur les deux faces, à veines

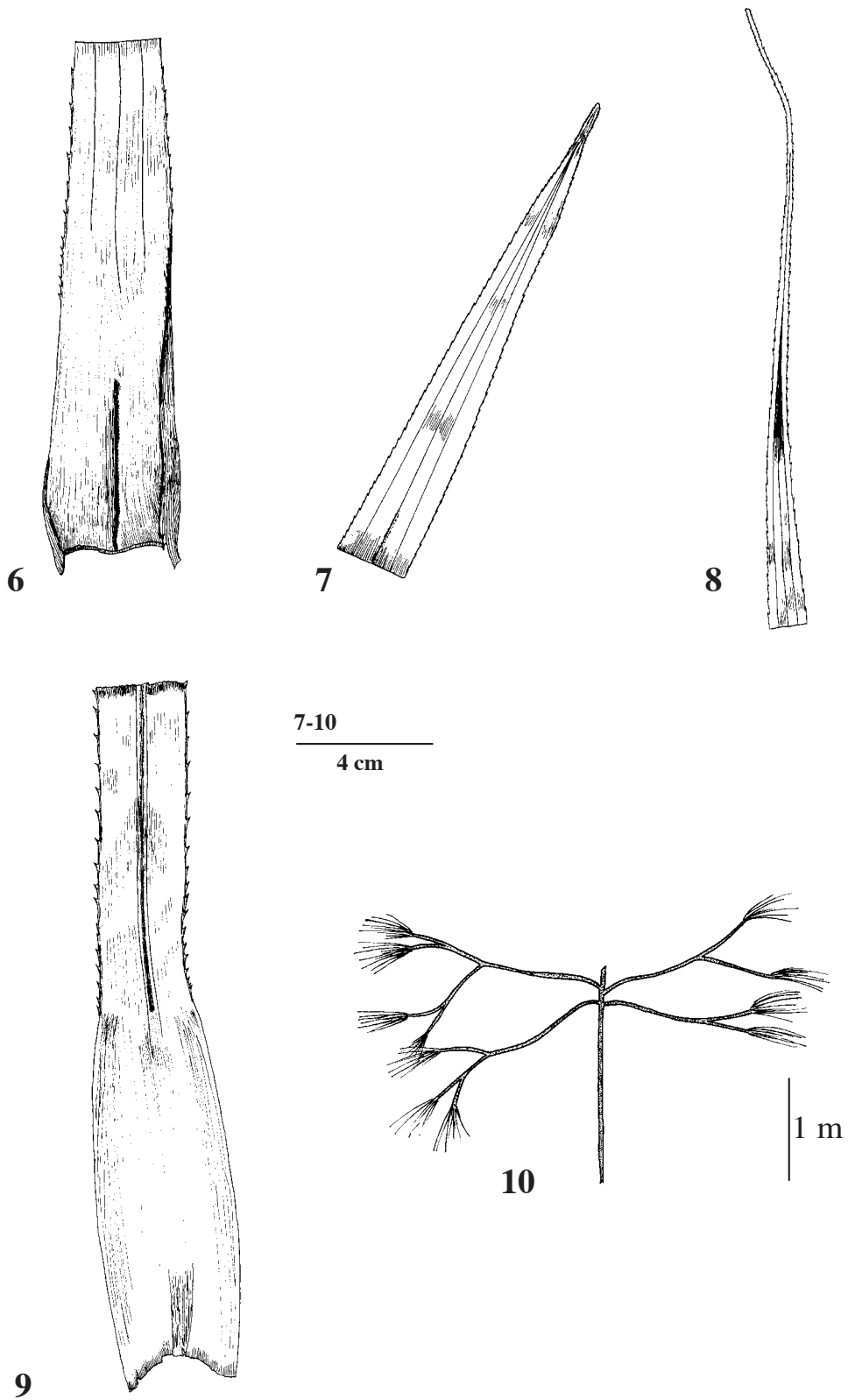


Fig. 6-10. *Pandanus marojjicus* (6-7), *P. kuepferi* (8-9) et *P. pseudobathiei*. 6: Partie basale d'une feuille. 7: Partie apicale d'une feuille montrant son rétrécissement brusque. 8: Partie apicale d'une feuille montrant sa queue armée. 9: Partie basale d'une feuille. 10: Architecture.

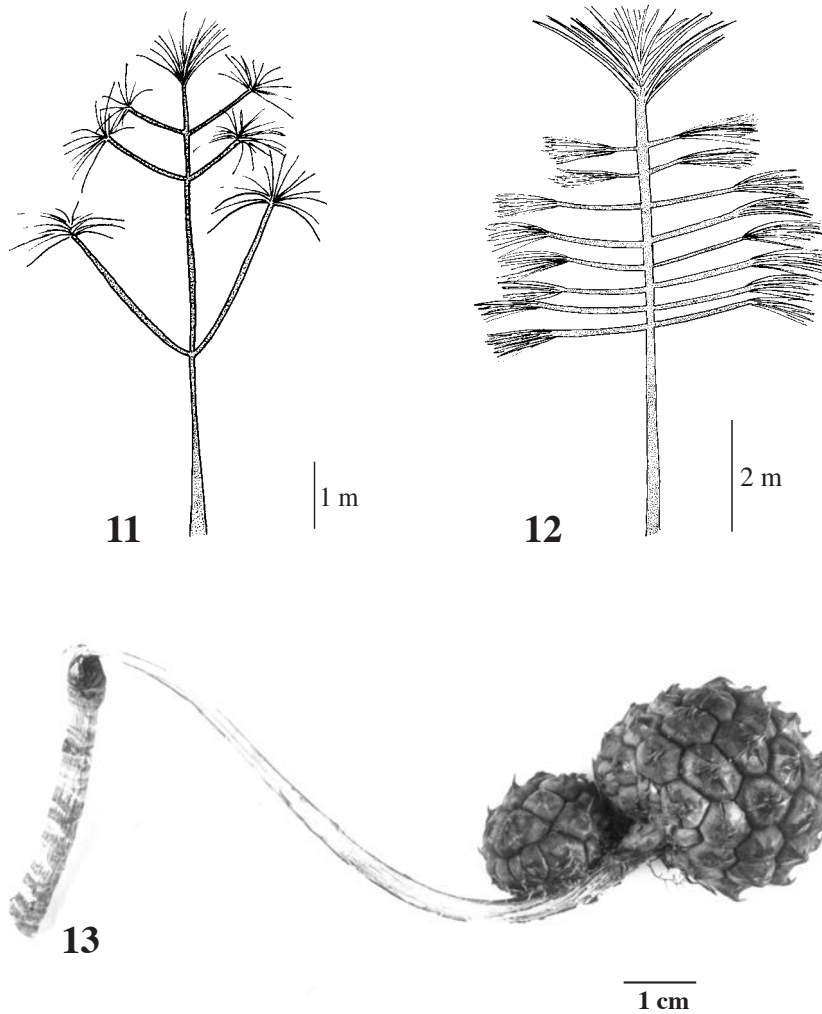


Fig. 10-11. Architecture de deux espèces orophiles. 11: *P. kuepferi*. 12: *P. alpestris*. 13: Infrutescence d'une espèce orophile: *Pandanus pseudobathiei*, montrant son syncarpe terminal plus gros.

transversales visibles sur les deux faces près de la gaine, à plis latéraux inermes; épines brunes, antrorses; les marginales présentes au-delà des 16 premiers centimètres jusqu'à l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 3 mm de longueur avec un espacement de 4-13 mm ; dans la partie médiane jusqu'à 2 mm de longueur et 2-6 mm d'espacement; dans la partie apicale jusqu'à 1 mm de longueur et 0.5-2 mm d'espacement; les costales présentes à partir de 60 cm au-dessus de la base et jusqu'à l'apex, plus courtes que les marginales au même niveau; gaine de 13 cm de longueur, large de 45 mm au sommet et de 55 mm à la base, à veines longitudinales sur les deux faces, légèrement alvéolées à la face adaxiale. Infrutescence polysyncarpique (6 syncarpes); syncarpes obovoïdes, sessiles, longs de 70-90 mm, larges de 50-60 mm et de 40-50 mm d'épaisseur, circulaires en coupe transversale, composés de 60-80 drupes; pédoncule long de 27 cm, large de 2 cm à l'apex et de 1.5 cm à la base. Drupes bipyramidales, atteignant 25 mm x 19 mm x 14 mm, libres dans leur tiers supérieur; pileus pyramidal à côtes arrondies, haut de 6-8 mm; stigmate spiniforme unique (rarement 2), long de 5-6 mm, dirigé horizontalement; endocarpe de 14 mm de longueur et 12 mm de largeur, à apex distant de 6 mm de la base de stigmate, distant de 8 mm de la base de drupe; loge séminale obovoïde, 7-8 mm x 3 mm, à centre inframédian; mésocarpe supérieur fibreux, très étroit latéralement; mésocarpe inférieur fibreux. Fleurs mâles inconues.

Callmander & Wohlhauser M144 (holo- NEU; iso- TAN, G), Madagascar, Réserve Intégrale n°IV du Tsaratanana, 14°03'09" S, 48°56'23" E, alt. 1750 m, 6.12.99.

Cette nouvelle espèce est dédiée à notre professeur, Monsieur Philippe K pfer, qui nous a permis de r aliser nos missions   Madagascar et a toujours soutenu dans nos d marches.

Les autres esp ces plurisyncarpiques   drupe monoculaire de la section *Acanthostyla* ne poss dent que peut d'affinit  morphologique avec la nouvelle esp ce. En effet, *Pandanus kuepferi* se distingue facilement des autres esp ces   style unique de la section *Acanthostyla*. Ses feuilles, larges (4cm) (Fig. 9), l g rement alv ol es dans la partie basale et termin es par une petite queue arm e (Fig. 8) sont caract ristiques, *P. sparganioides* et *P. pseudobathiei* poss dant des feuilles ensiformes ou l g rement acumin es. La morphologie de sa drupe est aussi discriminante: Elle a 2,5 cm de hauteur et poss de un pileus arrondi termin  par un style unique courb , horizontal (Fig. 4) ; son endocarpe ne se prolonge pas jusqu'  la partie apicale (Fig. 5). Son architecture (Fig. 11) est caract ris e par l'absence de racines  chasses et la pr sence de branches ascendantes. Cette disposition des branches est bien diff rente de celles plagiotropes connues chez *P. pseudobathiei* (Fig. 10) ou celles horizontales caract risant *P. alpestris* (Fig. 12),

Pandanus marojejicus Callmander & Laivao (sect. *Acanthostyla*) – Figs. 2,3,6,7, 15-17.

Arbre de 3-4 m de hauteur   tige  pineuse de 14-17 cm de diam tre,   racines adventives de 50 cm de hauteur et 2,5 cm de diam tre. Feuilles de la touffe apicale aussi longues que celles des rameaux lat raux, 60-66 cm de longueur, 28-30 mm de largeur au milieu, 4 cm pr s de la gaine, r tr cie progressivement   partir de l'apex de la gaine jusqu'au sommet, termin e de fa on abrupte,   limbe coriace faisant un "M"  tal  au milieu;   veines longitudinales visibles sur les deux faces,   veines transversales visibles sur les deux faces pr s de la gaine;   plis lat raux arm s d' pines   l'extr mit  apicale;  pines brunes, antrorses;  pines marginales pr sentes de 9 cm au-dessus de la base jusqu'  l'apex, dans le tiers inf rieur jusqu'  2 mm de longueur et 3-5 mm d'espacement; dans la partie m diane jusqu'  1mm de longueur et 3-4 mm d'espacement; dans la partie apicale jusqu'  1 mm de longueur et 1 mm d'espacement;  pines costales pr sentes   partir de 20 cm au-dessus de la base jusqu'  l'apex, plus courtes que les  pines marginales de m me niveau; gaine 9.5 cm de longueur, 4 cm de largeur apicale et 5.5 cm   la base,   veines longitudinales sur les deux faces. Infrutescence polysyncarpique (5 syncarpes); syncarpes ovo ides, aplatis sur le c t  adaxial, sessiles, 75-85 mm de longueur, 55-60 de largeur et 40-50 mm d' paisseur, triangulaires obtus en coupe transversale, compos s de 120-140 drupes; trognon ovale de 5 cm de longueur, 1.7 cm de largeur et 1.2 cm d' paisseur, triangulaires en coupe transversale; p doncule trigone. Drupes bipyramidales, 16-19 mm de hauteur, 7-11 mm de largeur, et 6-8 mm d' paisseur, poss dant un tiers sup rieur libre; pileus pyramidal   c tes saillantes, 5-6 mm de hauteur; stigmatte spiniforme unique (rarement 2), 6-7 mm de longueur, dirig  vers l'apex du syncarpe; endocarpe de 15 mm de longueur axiale et de 9 mm de largeur,   apex distant de 1 mm de la base du stigmatte,   base distante de 3 mm de la base de la drupe; loge s minale obovo ide, 6 x 2 mm,   centre m dian,   apex distant de 5 mm de la base de stigmatte; m socarpe sup rieur  troit, medulleux-fibreux, tr s  troit lat ralement; m socarpe inf rieur fibreux. Fleurs m les inconues.

Echantillons: Laivao & Callmander MO59 (holo- NEU; iso- G, P, TAN), Madagascar, Réserve du Marojejy, 14°26'51" S, 49°44'34" E, forêt basse du sommet de Marojejy, alt. 2100m, 8.11.1998. Guillaumet 4061 (KLU, P, TAN), Réserve du Marojejy, alt. 2100 m, 27.11.72. Humbert 22678 (P), aux abords du sommet oriental du massif, transition entre la sylve à lichens et la végétation éricoïde, arbre 2-3 m, alt. 1750-1850 m, 17-20.12.1948.

STONE (1970) a déterminé un spécimen (Guillaumet 4061) du massif du Marojejy, comme *P. sparganioides*, une espèce effectivement connue des forêts basses du sommet du Marojejy jusqu'à 2100 m. Les drupes de cet échantillon sont trop jeunes pour permettre une identification sûre. En 1998, nous avons eu l'occasion de retrouver au Marojejy des individus sans doute conspécifiques avec l'échantillon Guillaumet 4061. Leur port ainsi que leurs feuilles se distinguent nettement de celles de *P. sparganioides*. Les différences nous paraissent justifier la description de *P. marojejicus*, endémique des forêts naines du sommet du Marojejy où les conditions stationnelles (pente, humidité) favorisent la formation de tourbières à sphaignes (Fig. 16).

Pandanus marojejicus ne possède pas l'architecture coniférale typique de la sect. *Acanthostyla*. Son port est lâche; seuls les jeunes individus montrent un dimorphisme foliaire encore visible (Fig. 16); ils sont alors difficiles à différencier de *P. pseudobathiei* (comparer les Fig. 15 et 16). Le dimorphisme foliaire, même juvénile, de *P. marojejicus* suffit à justifier sa subordination à la sect. *Acanthostyla* qui est la seule section à posséder un dimorphisme architectural entre individus jeunes et adultes à ces altitudes. A maturité, *P. marojejicus* est aussi caractérisé par des feuilles plus petites (60 cm) et plus larges (2.8 cm). Leur apex est terminé de façon abrupte (Fig. 7) et leur gaine est droite (Fig. 6). Les syncarpes au nombre de 5 (Fig. 16, 17) possèdent des drupes fines et larges (Fig. 2), l'endocarpe s'étend jusqu'à la partie apicale de la drupe (Fig. 3). *P. pseudobathiei* est aussi facilement reconnaissable à ses deux syncarpes dont le terminal est nettement plus grand (Fig. 13). *P. sparganioides* (= *P. bathiei*), et *P. marojejicus* sont des espèces proches par leur morphologie et leur écologie, mais plusieurs caractères permettent de les distinguer sans ambiguïté. *P. sparganioides* possède des feuilles d'environ 90 cm de longueur et larges de 1.9 cm au milieu, progressivement atténuées au sommet et une infrutescence portant des syncarpes plus nombreux (6-8). De plus, ces deux espèces sont allopatriques dans leur distribution. En effet, dans le massif du Tsaratanana, *P. marojejicus* n'est pas présent, mais il est remplacé aux mêmes altitudes par *P. sparganioides*. La comparaison est difficile, la flore sommitale du Tsaratanana ayant été décimée suite aux nombreux incendies qu'a subi ce sommet et aujourd'hui, ces zones brûlées sont recouvertes d'une brousse éricoïde appauvrie et homogène à *Erica* ou d'une prairie altimontaine à Poaceae sclérophylles (cariçaie basse marécageuse, prairie sur tourbières ou steppe à faible recouvrement). La végétation du sommet du Marojejy est vraisemblablement le dernier vestige de ce que devait être une flore sommitale à Madagascar.



Fig. 14-17. Architecture de deux jeunes arbres de la sect. *Acanthostyla* (14-15) et *P. marojeticus* (16-17). 14: Jeune *P. pseudobathiei* sur une crête dans le massif du Tsaratanana; échelle = 30 cm. 15: Jeune *P. marojeticus* montrant son dimorphisme foliaire peu marqué; échelle = 50 cm. 16: Infrutescence de *P. marojeticus*, montrant son pédoncule droit et ses syncarpes; échelle = 3 cm. 17: Détail d'un syncarpe de *P. marojeticus* montrant ses stigmates spiniformes; échelle = 1 cm.

Repartition des espèces de la section *Acanthostyla* dans le nord de Madagascar

Les espèces connues des forêts de montagnes à moyenne-haute altitude (> 1300 m) appartiennent pour la plupart à la section *Acanthostyla*. Elles sont presque toutes propres à chaque massif. A Manongarivo, *P. pluriaculeatus* habite les crêtes sommitales de l'Antsatrotro (1876 m) et du Bekolosy (affleurements rocheux bordant les ruisseaux vers 1350 m). Au Marojejy, *P. marojejicus* est endémique des forêts naines à sphaignes du sommet. Alors qu'au Tsaratanana, *P. sparganioides* se retrouve sur les crêtes du massif principal du Tsaratanana. Sur les crêtes moins exposées où une forêt sclérophylle de montagne peut se développer, on retrouve sur les sommets arrondis du Tsaratanana *P. pseudobathiei* et en contrebas de ces cimes, *P. alpestris*. Là où la topographie et les conditions édaphiques permettent la formation de la forêt à sous-bois herbacé (la forêt dense humide de montagne sensu CORNET & GUILLAUMET, 1976), c'est *P. kuepferi* qui se développe dans les mêmes milieux que la section *Tridentistigma* récemment décrite (CALLMANDER & al., 2001). Au Marojejy, dans le même type de forêts, on retrouve d'autres espèces de la section *Acanthostyla*: *P. alveolatus* et *P. tabellarius*. Dans le massif moins élevé de la péninsule de Masoala, seule une espèce de la section *Acanthostyla* est connue du sommet du Mont Ambohitsitondroina à 1220 m. Cette espèce, connue seulement par une récolte (Wohlhauser & al. M003) semble être différente des espèces connues du Marojejy et du Tsaratanana mais le manque d'information la concernant nous oblige à une certaine prudence qui nous retient de la décrire comme une nouvelle espèce qui serait endémique du massif de Masoala.

Les *Pandanus* croissant dans la végétation de haute altitude dans le nord de la Grande Ile sont donc tous rattachés à la section *Acanthostyla*. Les phénomènes de spéciation, en fonction des facteurs topographiques (altitude) et paléoécologiques (fragmentation historique des massifs forestiers) permettrait d'expliquer la diversité et la répartition des taxons à Madagascar (KOECHLIN & al., 1974). Il est probable que le peuplement végétal des montagnes dérive d'un stock endogène provenant des étages inférieurs comme le soulignent CORNET & GUILLAUMET (1976), mais aussi d'un stock allogène orophile partagé avec d'autres massifs (ce qui plaiderait en faveur du domaine phytogéographique des Hautes Montagnes d' HUBERT (1965), souvent critiqué). L'importance de cette composante allogène varie d'un groupe à l'autre selon l'ancienneté, les aptitudes de dispersion et de spéciation relativement aux modifications paléoécologiques offrant des voies facilitées de dispersion. Pour le genre *Pandanus*, il semble plutôt adéquat de considérer « un massif montagneux comme une entité géographique dont les étages dépendent les uns des autres et se succèdent à la façon d'une caténa, sans s'opposer » (JACQUES-FÉLIX, 1970; CORNET & GUILLAUMET, 1976).

Le fait que les *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* des montagnes du nord de Madagascar soient tous endémiques à cette région plaide en faveur d'une région phytogéographique propre aux altitudes moyennes et hautes de Madagascar, les Hautes Terres du Nord correspondant au Sous-Domaine du Centre Nord (englobant les hauts sommets du Domaine des Hautes Montagnes) de HUBERT (1965). La particularité des altitudes moyennes du

nord a été récemment réaffirmé implicitement par le travail de CARLETON & GOODMAN (1998) pour les rongeurs *Muridae* ou le terme « northern highlands » a été utilisé pour cette tranche altitudinale. La répartition des *Pandanus* de la sect. *Acanthostyla* dans les trois massifs correspond relativement bien à la classification d'HUMBERT (1954), avec un fonds commun pour les altitudes moyennes (Sous-Domaine du Centre Nord) (e.g. *P. pseudobathiei*) et des espèces endémiques sur les divers sommets.

Néanmoins, l'apport des *Pandanus* à la compréhension de la biogéographie du Nord de Madagascar restera incomplet tant qu'on n'aura pas considéré l'ensemble des sections et des espèces, y compris celles poussant aux altitudes inférieures. Nous nous proposons de discuter les hypothèses biogéographiques du Nord de Madagascar en considérant le genre *Pandanus* dans son ensemble dans une publication ultérieure.

Remerciements

Nous remercions Monsieur le Prof. Philippe Küpfer, Monsieur le Prof. Rodolphe Spichiger et Laurent Gautier pour nous avoir permis de réaliser ces missions à Madagascar; Philippe Chassot pour son assistance lors de la rédaction des diagnoses latines. Nous voulons aussi remercier le Dr Kim-Lang Huynh pour ses précieux conseils ainsi que l'assistance technique d'Ernest Fortis, le Parc Botanique et le Parc Zoologique de Tsimbazaza à Antananarivo à travers Elysette Rahelivololona. Nous remercions également le personnel des herbiers de Paris, Florence, Genève et Antananarivo pour le prêt du matériel et l'accueil qui nous a été réservé lors de nos séjours dans ces institutions. Ce travail est réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique (subside no. 31-45707.95).

Bibliographie

- BAKER, J. G. (1890). Further Contributions to the Flora of Madagascar. *J. Linn. Soc. Bot.* 25: 294-350.
- CALLMANDER, M. W & M. O. LAIVAO. (sous presse). Biogeography and systematics of the Madagascan *Pandanus* (Pandanaceae). In: GOODMAN, S. M. and BENSTEAD, J. P. (eds.), *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CALLMANDER, M. W., WOHLHAUSER, S. & M. O. LAIVAO (2001). Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: *Pandanus* sect. *Tridentistigma*. *Adansonia* 23 (1): 49-57.
- CARLETON., M. D. & S. M. GOODMAN (1998). New taxa of Nesomyinae rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms: 163-200. In: GOODMAN, S. M. (ed.), *A floral and fanal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation*. *Fieldenia : Zoology*, new series, 90 : 1-246.
- CORNET, A. & J.-L. GUILLAUMET (1976). Divisions floristiques et étages de végétation de Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. 11, 1: 35-40.
- HUMBERT, H. (1954). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *An. Bio.*, 3ème Série, 31(5-6): 195-204 + carte.
- HUMBERT, H. (1965). Description des types de végétation. In: HUMBERT, H. & COURS

- DARNE, G., Notice de la carte, Madagascar. Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry 6: 46-78.
- HUYNH, K.-L. (1999). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 4 . *Bull. Neuch. Sci. Nat.* 122: 35-43.
- HUYNH, K.-L. (2000). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 5. *Bull. Neuch. Sci. Nat.* 123: 27-35.
- JACQUES-FÉLIX, H. (1970). Contribution à l'étude des Umbellifloreae du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 10 (1): 35-94.
- KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET, & P. MORAT. (1974). Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz.
- MARTELLI, U. (1933). Notizie sul sottogenere *Vinsonia* e la posizione sistematica del *Pandanus spinifer*, *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. (Proc. Verb)*, 12: 55-57.
- MARTELLI, U. & R. PICHI-SERMOLLI (1951). Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B. 3: 1-175.
- STONE, B. C. (1970). New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- WARBURG, O. (1900). Pandanaceae. In: Engler A., *Das Pflanzenreich* 3. IV: 1-99.

Article VI

Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar.

M. W. Callmander, S. Wohlhauser & L. Gautier

Candollea, 58 (2), in press. 2003.

Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar

M. W. Callmander*, S. Wohlhauser[^] & L. Gautier[^]

*Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive, Case postale 2, CH-2007 Neuchâtel-7, e-mail: martin.callmander@unine.ch.

[^]Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy-GE, e-mail: smartseb@dts.mg

Abstract

CALLMANDER, M. W.; S. WOHLHAUSER & L. GAUTIER (2003). Biogeographic notes on the Pandanaceae growing in the north of Madagascar. *Candollea* 58 (2): ____-____. In French, French and English abstracts.

Recent investigations in the field and in herbaria have allowed a better understanding of the family Pandanaceae in Madagascar. Recent collections of the poorly-known species of the northern massifs (Montagne d'Ambre, Manongarivo, Tsaratanana, and Marojejy) allows a new taxonomic and biogeographic approach of the Pandanaceae species growing in these massifs. These species are placed in the historical context of phytogeographical division made by Perrier de la Bâthie, Humbert and recent phytogeographic and zoogeographic works. The altitudinal pattern of the genus *Pandanus* in the northern Madagascar is discussed.

Résumé

CALLMANDER, M. W.; S. WOHLHAUSER & L. GAUTIER (2003). Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar. *Candollea* 58 (2): ____-____. En français, résumés en français et anglais.

Des investigations récentes sur le terrain et dans les herbiers ont complété l'inventaire des Pandanaceae de Madagascar. L'observation de plusieurs espèces mal connues des montagnes du nord (Montagne d'Ambre, Manongarivo, Tsaratanana, et Marojejy) permet une nouvelle approche taxonomique et biogéographique des espèces de Pandanaceae croissant dans ces massifs. Ces espèces sont placées dans le contexte historique des divisions phytogéographiques définies par Perrier de la Bâthie, Humbert et aux autres récents travaux phytogéographiques et zoogéographiques. La distribution altitudinale des espèces du genre *Pandanus* dans le nord de Madagascar est étudiée.

Key-words: *Pandanus* – *Martellidendron* - Madagascar - Tsaratanana - Marojejy - Manongarivo - Montagne d'Ambre - phytogeography.

Introduction

La famille des Pandanaceae représente un élément physionomique caractéristique des formations forestières dans tous les domaines phytogéographiques de Madagascar. Elle y compte deux genres d'importance inégale. Le genre *Pandanus* comprend aujourd'hui quelque 90 espèces dans l'île réparties dans 16 sections. Sept de ces sections possèdent des espèces poussant dans les forêts humides du nord de Madagascar: ce sont les sections *Acanthostyla*, *Dauphinensia*, *Foullioya*, *Mammillarisia*, *Souleyetia*, *Stephanostigma* et *Tridentistigma*. Le genre *Martellidendron* ne compte que sept espèces dont six sont endémiques de Madagascar, et quatre représentées dans le nord de l'île.

PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) a proposé une première esquisse phytogéographique de

Madagascar. Il englobe les territoires de montagne du nord dans sa Région Centrale. Les basses altitudes (< 800 m) du nord-ouest constituent la Région du Sambirano; à l'est, elles sont en continuité avec la vaste Région Orientale (Fig. 1C). En 1951, HUMBERT attribue les régions montagneuses du nord à son Domaine du Centre en excluant cependant la partie supérieure (>2000 m) des plus hauts sommets (Tsaratanana et Marojejy) qu'il rattache au Domaine des Hautes-Montagnes (Fig. 1A, 1B). Plus tard, HUMBERT (1955a) a affiné sa position pour considérer la végétation des montagnes du nord comme une entité biogéographique propre, limitée dans sa partie inférieure par l'isohypse de 900 m, et au sud par le seuil de l'Androna (ou seuil de Mandritsara). Il la nomma le «Sous-Domaine du Centre-Nord». Des travaux basés sur la composition faunistique tendent à confirmer l'originalité biologique des régions d'altitude du nord de Madagascar par rapport à celles du centre et du sud (CARLETON & GOODMAN, 1998; FISHER & GIRMAN, 2000; GOODMAN & al., 2000). Dans une récente publication basée sur une étude d'un groupe de rongeurs (Muridae), CARLETON & GOODMAN (1998) ont nommé implicitement *Northern Highlands*, l'ensemble des régions d'altitude du nord, comprenant le Sous-Domaine du Centre-Nord et les éléments septentrionaux du Domaine des Hautes-Montagnes d'HUMBERT (1955a). La validité d'une séparation biogéographique en Sous-Domaine du Centre-Nord et Domaine des Hautes-Montagnes avait déjà été critiquée par CORNET & GUILLAUMET (1976), qui faisaient remarquer en faisant référence aux travaux d'EMBERGER (1971) que cette séparation reflète davantage un fait écologique (et donc lié à la végétation) qu'un fait historique (et donc lié à la flore). D'un point de vue biogéographique, KOECHLIN & al. (1974) préconisent plutôt de considérer chaque massif montagneux comme une unité phytogéographique à part entière.

Cette classification biogéographique de HUMBERT (1951, 1955a, 1965), basée sur des données botaniques, a été remise en question par des botanistes (LOWRY & al., 1997) et des zoologistes (RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1996). En dehors des points évoqués ci-dessus, ces travaux remettent en question, entre autres, la limite inférieure du Domaine du Centre, située à un isohypse de 800 m par HUMBERT (1955, 1965). Toutefois, en l'absence de l'émergence d'un nouveau système biogéographique consensuel, ce travail gardera pour base la classification d'Humbert.

Les Pandanacées du nord de Madagascar qui font l'objet de cet article sont inféodées aux forêts humides des Domaines de l'Est, du Sambirano et du Centre ainsi qu'aux brousses éricoïdes du Domaine des Hautes Montagnes. Il ne sera pas question ici des Pandanaceae liés aux formations décidues du Domaine de l'Ouest (Fig. 1B). Les conditions climatiques et la classification de ces types forestiers sont résumées dans les paragraphes suivants:

- Le Domaine de l'Est est caractérisé par une température constante et élevée et des précipitations importantes réparties tout au long de l'année. La végétation climacique y est la *Forêt orientale* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921) aussi appelée *Forêt dense ombrophile - série à Myristicaceae et Anthostema* (HUMBERT, 1965), *Forêt dense humide sempervirente de basse altitude à Myristicaceae et Anthostema* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), *Forêt dense humide sempervirente* (FARAMALALA, 1995), ou *Evergreen, humid forest: low altitude (0-800 m)* (DU PUY & MOAT, 1996). Le long des sables de la côte, on trouve les *Bois et bosquets littoraux* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921), aussi appelés *Forêt dense humide sempervirente littorale* ou *Fourré littoral* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), *Forêt littorale* (FARAMALALA, 1995) ou *Coastal forest (eastern)* (DU PUY & MOAT,

1996).

- Le Domaine du Sambirano présente un climat tout aussi chaud: la pluviométrie y est exceptionnellement élevée pour la côte occidentale et en fait une enclave humide au sein des végétations décidues de l'Ouest. Néanmoins, on y note une baisse importante des précipitations avec 3 à 4 mois de saison sèche. Malgré ce fait, la végétation climacique est du même type que celle du Domaine de l'Est.

- Le Sous-Domaine du Centre-Nord est principalement caractérisé par un taux hygrométrique important durant l'hiver austral, assuré par des brouillards et des bruines substantielles. La formation de ces brouillards dépend de la topographie et de la direction des vents, et est dépendante de l'existence d'une couverture forestière. Le plafond des brouillards marque la limite supérieure du Domaine du Centre (donc la limite inférieure du Domaine des Hautes-Montagnes), alors que la limite inférieure correspond à la zone de précipitations des bruines. La forêt prend une allure assez différente en situation de versant ou de crête. En versant, et sur les crêtes les moins exposées, on trouve la *Forêt à sous-bois herbacé* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921), appelée aussi *Forêt dense ombrophile - série à Tambourissa et Weinmannia* (HUMBERT, 1965), *Forêt dense subhumide sempervirente de moyenne altitude à Tambourissa et Weinmannia* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), ou *Forêt dense humide sempervirente saisonnière* (FARAMALALA, 1995). Sur les crêtes exposées on trouvera la *Sylve des lichens* (Fig. 2) (PERRIER DE LA BATHIE, 1921), ou *Sylve à lichens* (HUMBERT, 1965), appelée également *Forêt sclérophylle de montagne* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), ou *Forêt dense humide basse montagnarde* (FARAMALALA, 1995). Ces deux formations, regroupées par DU PUY & MOAT (1996) en *Evergreen, humid forest: mid altitude*, sont considérées de manière un peu simplificatrice par HUMBERT (1965) comme appartenant à des tranches altitudinales différentes: il place la sylve à lichens à une altitude supérieure à la forêt à sous-bois herbacé. L'imbrication de ces deux formations en fonction de la topographie apparaît pourtant clairement sur le terrain où les végétations de crête ont souvent l'allure et la composition des forêts de versants situés 400 m plus haut (MESSMER & al., 2000). Ainsi, dans certaines situations topographiques et/ou climatiques particulièrement exposées, on peut même trouver à relativement basse altitude une flore et une végétation se rapprochant de celles du Domaine des Hautes-Montagnes (cf. infra).

- Le Domaine des Hautes-Montagnes correspond aux sommets émergeant de la zone à brouillards durant l'hiver austral (Fig. 3, 4). L'absence de précipitations et de brumes provoque des périodes de sécheresse importante, accentuée par le fort rayonnement diurne. Le climat est encore affecté par un contraste thermique important; le gel est fréquent en raison d'un fort albédo nocturne. Dans toute la région, la nature du sol joue un rôle bien moindre que le climat, excepté dans quelques stations extrêmes (cuvettes encombrées d'alluvions, roches nues, crêtes sommitales) déterminant des types spécialisés de végétations (p. ex. la pelouse à xérophytes du Domaine des Hautes-Montagnes). En-dehors de ces types spécialisés, la végétation rencontrée est la *Broussaille éricoïde des hautes altitudes* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921), encore appelée *Végétation buissonnante éricoïde* (HUMBERT, 1965), *Fourré de montagne* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), *Fourré dense* (FARAMALALA, 1995), ou *Montane (Philippia) scrubland* (>1800 m) (DU PUY & MOAT, 1996).

Les massifs forestiers importants du nord-est représentent le dernier endroit de Madagascar où les zones biogéographique et les types de végétation tels qu'ils ont été décrits par Humbert

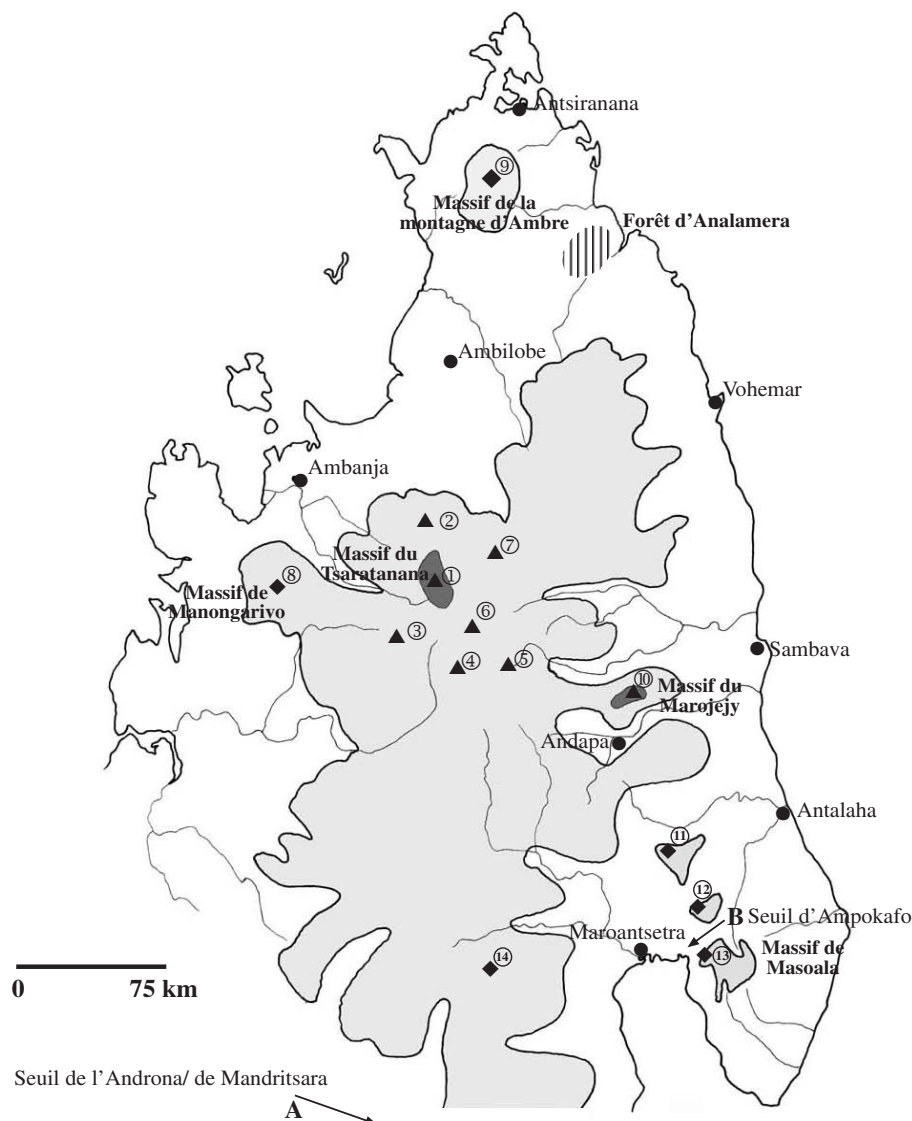
Pandanus sect. Acanthostyla								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. alpestris</i> Martelli	a
> 1800 m			e	agh	?	d	<i>P. alveolatus</i> Huynh	b
800-1800			aeg	c	?	gi	<i>P. kueperii</i> Callmander, Laivao & Wohlhauser	c
0-800						bi	<i>P. marojejicus</i> Callmander & Laivao	d
							<i>P. pluriaculeatus</i> Huynh	e
							<i>P. pluriloculatus</i> * St John	f
							<i>P. pseudobathiei</i> Pic. Serm.	g
							<i>P. sparganioides</i> Baker	h
							<i>P. tabellarius</i> Huynh	i
Pandanus sect. Dauphinensia								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. concretus</i> s.l. * Baker	a
> 1800 m					?		<i>P. kimlangii</i> * Callmander & Laivao	b
800-1800	d		c		?	bc	<i>P. linguiformis</i> B. C. Stone	c
0-800						a	<i>P. spicatus</i> St John	d
Pandanus sect. Foulloiya								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. longecuspiscatus</i> * Pic. Serm.	a
> 1800 m					?		<i>P. pygmaeus</i> * Thouars	b
800-1800					?		<i>P. sp. nov.</i>	c
0-800						abc		ab
Pandanus sect. Mammillarisia								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. connatus</i> St. John	a
> 1800 m					?		<i>P. guillaumetii</i> B. C. Stone	b
800-1800	a		dfg	dg	?		<i>P. insuetus</i> Huynh	c
0-800			h	h			<i>P. mammillaris</i> Martelli & Pic. Serm.	d
							<i>P. pervilleanus</i> * Solms	e
							<i>P. sambiranensis</i> Martelli	f
							<i>P. saxatilis</i> Martelli	g
							<i>P. vandamii</i> Martelli & Pic. Serm.	h
Pandanus sect. Souleyetia								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. latistigmaticus</i> Huynh	a
> 1800 m					?		<i>P. leptopodus</i> * Martelli	b
800-1800	a		c	cf	?		<i>P. longipes</i> Perrier ex Martelli	c
0-800			d				<i>P. manongarivensis</i> Huynh	d
							<i>P. oligocephalus</i> * Baker	e
							<i>P. tsaratananensis</i> Martelli	f
Pandanus sect. Stephanostigma								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. bipyramidatus</i> * Martelli	a
> 1800 m					?			
800-1800					?			
0-800						a		a
Pandanus sect. Tridentistigma								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>P. maromokotrensis</i> Callmander & Wohlhauser	a
> 1800 m					?		<i>P. tazoanii</i> Callmander & Wohlhauser	b
800-1800				ab	?			
0-800								
Martellidendron								
	AMB	NBE	MGV	TTN	MJJ	MSL	<i>M. androcephalanthos</i> (Martelli) Callmander	a
> 1800 m					?		<i>M. cruciatum</i> * (Pic. Serm.) Callmander	b
800-1800					?		<i>M. karaka</i> (Martelli) Callmander	c
0-800		a	ab			d	<i>M. masoalensis</i> (Laivao & Callmander) Callmander	d

Tab. 1. Tableau synoptique montrant la distribution des espèces de Pandanaceae dans les massifs septentrionaux de Madagascar selon les tranches altitudinales 0 à 800 m; 800 à 1800 m; plus de 1800 m. Les massifs du Nord de l'île sont abrégés de gauche à droite: AMB (Montagne d'Ambre), NBE (Nosy-Be), MGV (Manongarivo), TTN (Tsaratanana), MJJ (Marojejy) et MSL (Masoala); les points d'interrogations symbolisent la région centrale très mal connue (cf. infra). Les espèces notées par un astérisque ne sont pas endémiques de la zone étudiée; leur distribution dépasse le seuil de Mandritsara.

et Perrier peuvent encore être observés sur le terrain. Le changement de physionomie de la végétation, déterminé par des facteurs climatiques et topographiques, constitue un fait écologique indiscutable. La continuité de l'escarpement oriental et l'homogénéité des vents sur l'ensemble de la côte est expliquent l'étagement clair et régulier de la végétation. Cependant, PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) avait déjà signalé la présence de particularités des massifs du nord quant aux limites altitudinales des étages par rapport à l'uniformité topographique de la falaise est au sud du seuil de l'Androna. Il avait suggéré, en particulier, d'élever la limite inférieure de la Région du Centre à 1200 m dans l'extrémité septentrionale de l'arête cristalline de l'île (Tsaratanana). Il avait aussi précisé que, au contraire des massifs orientaux plus homogènes (Marojejy et satellites), des « déviations locales » se manifestent sur la montagne d'Ambre, et les massifs de Manongarivo et du Tsaratanana en raison de particularités orographiques et/ou climatiques (effet de foehn, effet de contour, proximité du Domaine de l'Ouest plus sec). Les changements de végétation liés à l'altitude sur la partie supérieure des massifs mériteraient d'être reconsidérés dans une optique bioclimatique affinée (voir CORNET & GUILLAUMET, 1976). La classification en écorégions, adoptée récemment pour la conservation, témoigne de ces imbrications des types de végétation dues à des conditions bioclimatiques locales. Les zones en question correspondent ainsi à la *Zone de transition Nord* pour les altitudes basses et moyennes, et à l'*Ecorégion des Montagnes du Nord* pour les altitudes supérieures (OLSON & al., 2001; ANGAP, 2000). Cette classification a le mérite d'offrir la mesure appropriée entre les faits biologiques (végétation) et les faits historiques (biogéographie), tous deux résultant de la dynamique évolutive des composantes d'écosystèmes naturellement changeants.

Plusieurs massifs montagneux se trouvent dans la partie septentrionale de Madagascar (Fig. 1A). Au centre, le puissant massif du Tsaratanana-Ambohimirahavavy comprend plusieurs sommets dépassant 2000 m (le Marivorahona, 2244 m; l'Ambondrona, 2271 m) ainsi que le Maromokotra (2886 m) qui constitue le point culminant de Madagascar. Vers l'ouest s'étend le massif de Manongarivo, dont le plus haut sommet, l'Antsatrotro, atteint 1876 m, séparé par la plaine du Sambirano, mais connecté au Tsaratanana par une crête d'altitude toujours supérieure à 1000 m. Vers l'est et le sud-est s'étend un vaste massif forestier de montagnes dont quelques crêtes dépassent 2000 m (Maikiampango, 2168 m; Andramalalana, 2260 m; Ankadirano, 2181 m) terminé par le massif du Marojejy qui culmine à 2137 m, et ses satellites. Au sud du Marojejy, ce massif forestier se prolonge à des altitudes moins hautes (Bezavona, 1479 m) jusqu'au massif du Makira (1218 m) et le Beanjada (1311 m). Les monts de la péninsule de Masoala (Ambohitsitondroina, 1224 m) sont séparés par un seuil à 547 m, le col de Radama (BESAIRIE, 1965). Enfin, la montagne d'Ambre qui atteint 1475 m est en situation isolée au nord.

La base géologique de cette région est constituée du socle précambrien (roches ignées et métamorphiques) traversé localement par des appareils volcaniques (basaltes et gabbros des Manongarivo, Tsaratanana, Anjanaharibe, Ambre, quartzites du Marojejy et de l'arête ouest du Tsaratanana) ou plus rarement couvert de roches sédimentaires (BESAIRIE, 1965). D'un point de vue pédologique, les sols argileux latéritiques et, à plus haute altitude, les sols squelettiques ou tourbeux sont omniprésents sur ces montagnes. Bien que chaque massif se distingue par sa géologie et son orogénie, les conditions climatiques comparables concourent au maintien d'un réseau de massifs forestiers relativement intacts et continus (l'Ambre excepté), propre à l'étude de la végétation des montagnes malgaches (HUMBERT, 1928).



1A

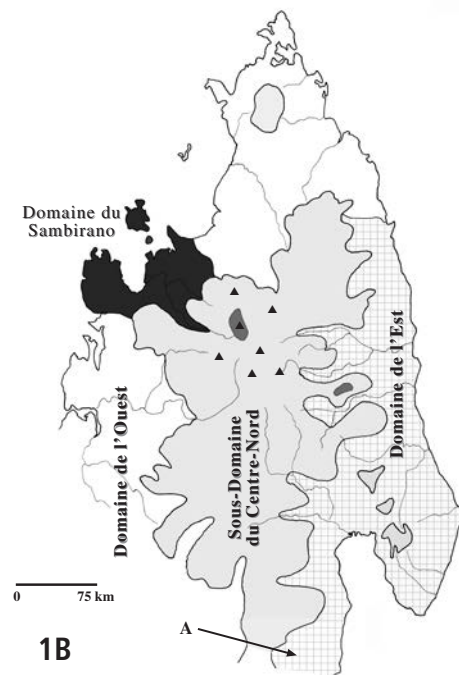
Fig. 1 Carte régionale du nord de Madagascar adaptée d'HUMBERT (1951) et BESAIRIE (1965). **1A.** Carte montrant les villes principales (rond noir); Domaine du Centre (gris), Domaine des Hautes Montagnes (gris foncé et sommet > 2000 m); la localisation des massifs montagneux septentrionaux: sommet > 2000 m (▲), sommet < 2000 m (◆); 1. Maromokotra, 2886 m; 2. Marivorahona, 2244 m; 3. Ambondrona, 2271 m; 4. Ankadirano, 2181 m; 5. Andramalalana, 2260 m; 6. Ambohimirahavavy, 2301m; 7. Maikiampango, 2168 m; 8. Antsatroto, 1876 m; 9. Montagne d'Ambre, 1475 m; 10. Marojejy, 2137 m; 11. Bezavona, 1479 m; 12. Beanjada, 1311 m; 13. Ambohitsitondroina à 1224 m; 14. Makira, 1218 m. Le seuil d'Androna (seuil de Mandritsara) à 900 m d'altitude (A→) et le col d'Ampokafo (col de Radama, 547 m) (B→). La forêt d'Analamera est indiquée en hachuré.

La plupart des espèces de la famille des Pandanaceae sont connues par un nombre restreint d'échantillons. A la difficulté de récolte s'ajoute le fait que la biologie de la reproduction de ces espèces est encore assez méconnue, et que dans de certains cas, on soupçonne l'existence d'apomixie (p. ex. *Pandanus* sect. *Dauphinensia* subsect. *Dauphinensia*) comme cela a été montré chez *P. tectorius* (COX, 1985). Cette situation a amené à la description d'un nombre élevé d'espèces, ce qui en fait des marqueurs intéressants pour l'étude de la biogéographie à l'échelle régionale.

En nous basant sur la répartition connue des espèces complétée par des récoltes récentes, nous discuterons la distribution biogéographie des espèces des genres *Pandanus* et *Martellidendron* selon la systématique actuelle, en fonction des faits biogéographiques («Domaines Floristiques») et bioclimatiques («ceinture de végétation» *sensu* CORNET & GUILLAUMET, 1976).

Méthodologie

Dans le cadre d'un travail de révision globale de la famille des Pandanaceae à Madagascar, plusieurs missions de terrain ont été réalisées dans le Nord de l'île. Ces récentes missions de l'Université de Neuchâtel, effectuées en collaboration avec le Parc Botanique et Zoologique d'Antananarivo et les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, ont permis non seulement de compléter l'inventaire des espèces et des sections (CALLMANDER & al., 2001; CALLMANDER & LAIVAO, 2002, 2003), mais aussi de préciser la distribution, jusqu'ici très mal connue, de plusieurs taxons. Ces nouvelles explorations des massifs de la Montagne d'Ambre, de Manongarivo, du Marojejy, ainsi que du Tsaratanana permettent, en effet, de discuter de l'ensemble des espèces des forêts humides du nord de Madagascar en relation avec les principaux types de végétation et domaines floristiques définis



1B. Carte montrant les divisions phytogéographiques selon HUMBERT (1955): Le Sous-Domaine du Centre-Nord (gris) et sa limite (A→) avec le Domaine du Centre au sud du seuil d'Androna (seuil de Mandritsara); le Domaine des Hautes Montagnes (gris foncé et sommet (▲) > 2000 m); le Domaine de l'Est (gris quadrillé); le Domaine du Sambirano (noir); le Domaine de l'Ouest (blanc).

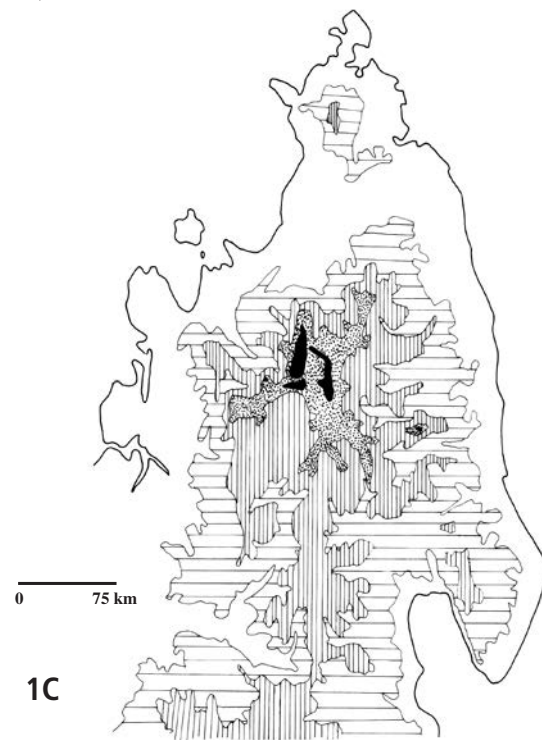


Fig. 1C. Carte montrant les limites altitudinales comprises entre les isohypses: 300-900 m, hachuré horizontalement; 900-1800 m, hachuré verticalement; 1800-2000 m, pointillé; >2000 m, noir.

par différents auteurs. Les prospections sur le terrain ont été complétées par des observations réalisées dans les herbiers d'Antananarivo (TAN), de Florence (FI), de Genève (G), de Kew (K), de Neuchâtel (NEU) et de Paris (P).

La distribution des espèces est traitée par massif et par tranche altitudinale au sein de ces massifs. Le regroupement par massif permet d'approcher de manière simple la distribution sur le plan géographique. Le partage altitudinal s'efforce d'illustrer la répartition des espèces en fonction des conditions écologiques. Le petit nombre de données disponibles ne permet malheureusement pas une approche altitudinale précise, basée par exemple sur des tranches de 100 ou 200 m. Nous avons été contraints d'établir des classes larges qui se basent sur les limites classiques des domaines biogéographiques: 0 à 800 m; 800 à 1800 m; plus de 1800 m. La présence des espèces dans le reste de l'île se base sur les données d'herbier et nos informations personnelles.

Résultats

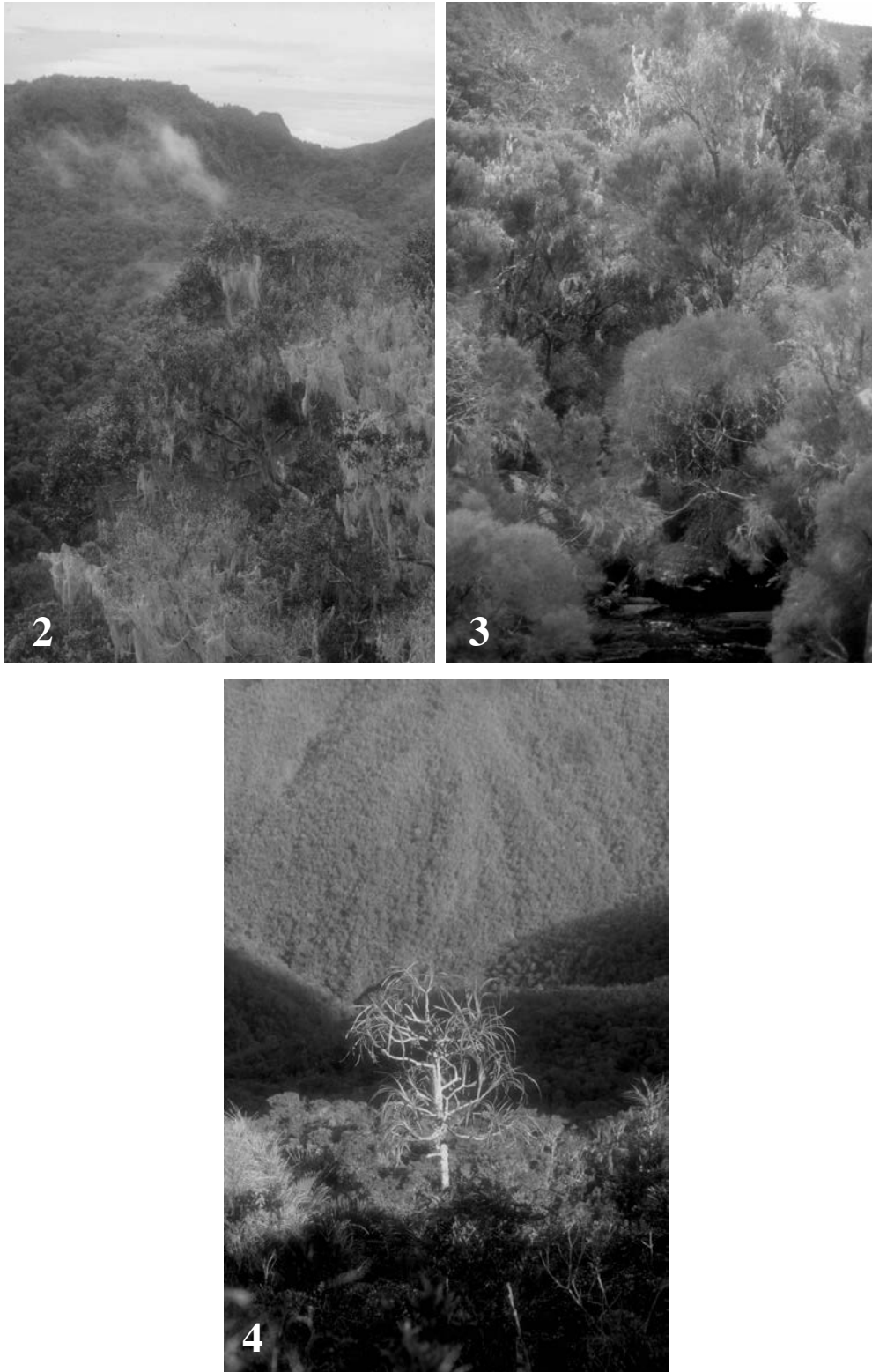
La distribution des espèces par section est illustrée dans le tableau 1 sur un profil schématique du nord de l'île selon un axe NW-SE. La montagne d'Ambre, excentrée géographiquement, a été représentée à l'extrême gauche. Au centre, les cases comportant un point d'interrogation symbolisent la région montagneuse qui s'étend entre le Tsaratanana et le Marojejy, très peu explorée et pour laquelle aucune information n'est disponible. Les espèces distribuées également dans le centre ou le sud de Madagascar sont signalées par un astérisque.

Distribution des espèces sur l'ensemble de Madagascar

Sur l'ensemble des 37 espèces considérées dans cet article, 27, soit 73%, sont endémiques à la zone d'étude. Si l'on ne considère à présent que les espèces du domaine du Centre (>800 m), 18 sur 19 sont endémiques (95%). En revanche, à basse altitude (<800 m), ce taux n'est que de 50% (9 espèces sur 18). Aucune des espèces considérées n'est commune avec le Domaine de l'Ouest.

Distribution des espèces dans le nord de Madagascar, présentée par section

La section *Acanthostyla* a fait l'objet d'une publication récente (CALLMANDER & al., 2003). C'est la section la mieux représentée dans le nord de Madagascar avec 9 espèces actuellement connues. A part *Pandanus pluriloculatus* qui est une espèce des forêts côtières dont la distribution s'étend plus au sud, les 8 autres espèces de la section sont endémiques au nord de l'île. *Pandanus alveolatus* et *P. tabellarius* sont des espèces croissant en basse à moyenne altitude. Les autres espèces sont toutes inféodées aux forêts de montagne, et une d'elles, *P. pseudobathiei* se trouve aussi bien au NW de la dition (Manongarivo et Tsaratanana) qu'au SE (Marojejy). Les espèces des hautes altitudes sont en général propres à un massif: *P. pluriaculeatus* au Manongarivo (Fig. 4); *P. sparganioides* au Tsaratanana; *P. marojejicus* au Marojejy). Ces trois espèces sont liées à la végétation éricoïde des sommets à des altitudes différentes mais dans des conditions topographiques et climatiques proches. On trouve également au-dessus de 1800 m au Tsaratanana deux espèces présentes au Manongarivo à des altitudes inférieures (*P. alpestris* et *P. pseudobathiei*). Ces deux espèces sont connues des forêts sclérophylles de moyenne altitude (*sensu* CORNET & GUILLAUMET, 1976, = sylvie à lichens de Perrier de la Bâthie et Humbert): *P. pseudobathiei* croît sur les sommets arrondis,



Figs. 2-4. Végétation d'altitude. 2: Sylve à lichens sur les crêtes exposées dans le massif de Manongarivo, Haut-Ambahatra, altitude 1700 m. 3: Végétation buissonnante dont la composante principale sont les Ericaceae, massif du Tsaratanana, versant est du Maromokotro, vers 2300 m. 4: *Pandanus pluriaculatus*, émergent de la végétation sclérophylle du sommet du massif de Manongarivo, Antsantrotro.

alors qu'en contrebas de ces cimes c'est *P. alpestris* qui se développe.

La section *Dauphinensia* comprend trois espèces dans les forêts humides de moyenne altitude: *P. linguiformis* (massifs du Marojejy et de Manongarivo), *P. kimlangii* (Fig. 6) (dans notre dition: uniquement connue du Marojejy, c'est la seule espèce de montagne à être également présente au sud du seuil de l'Androna), et *P. spicatus* (endémique de la Montagne d'Ambre) (Fig. 1A) (CALLMANDER & LAIVAO, 2002). On trouve encore une quatrième espèce littorale dont la distribution s'étend plus au sud (*P. concretus* s.l.).

La section *Foullioya* comporte trois espèces de basse altitude dont deux ont une distribution qui s'étend le long des forêts littorales de toute la côte est. On les rencontre également en forêt de versant et le long des cours d'eau au Marojejy. La troisième espèce (encore à décrire) semble endémique des basses altitudes du Marojejy.

Au sein de la section *Mammillarisia*, plusieurs espèces sont connues du nord, en basse et moyenne altitude. *P. connatus* est endémique de la montagne d'Ambre (Fig. 8). A moyenne altitude, *P. mammillaris*, *P. saxatilis* et *P. sambiranensis* sont endémiques du complexe Tsaratanana-Manongarivo, de même que *P. vandamii* à basse altitude. A l'est on ne trouve que des espèces de basse altitude dont une seule (*P. pervilleanus*) a une aire qui s'étend plus au sud, dans la forêt littorale.

La section *Souleyetia* présente le même type de distribution: une espèce endémique de la montagne d'Ambre (*P. latistigmaticus*), deux espèces de moyenne altitude propres au complexe Tsaratanana-Manongarivo (*P. tsaratananensis*, Fig. 7; *P. longipes*, Fig. 9); une espèce de basse altitude à Manongarivo (*P. manongarivensis*), et deux espèces côtières dans l'est (*P. leptopodus* et *P. oligocephalus*).

La section *Stephonostigma* ne comporte qu'une espèce (*P. bipyramidatus*) dans le nord, sur les versants du Marojejy à basse altitude, ainsi que le long de la côte orientale.

La section *Tridentistigma* est endémique du massif du Tsaratanana. Elle comprend 2 espèces de moyenne altitude: *P. maromokotrensis* et *P. tazoanii* (CALLMANDER & al., 2001).

Le nouveau genre *Martellidendron* (CALLMANDER & al., sous presse b) possède quatre espèces dans les forêts de basse altitude: *M. androcephalanthos* (endémique du Sambirano et de Nosy Be), *M. masoalense* (connu de Masoala et du Marojejy), *M. karaka* (endémique des forêts littorales de la Baie d'Antongil) et *M. cruciatum*, décrite du Manongarivo, mais qui a été trouvée également à basse altitude le long de la côte est (CALLMANDER, 2001).

Discussion

D'une manière générale, les Pandanaceae du nord de Madagascar montrent un taux élevé d'endémisme. Au-dessus de 800 m d'altitude, dans le Domaine du Centre, ce taux est de 95%. Seule une espèce (*P. kimlangii*) possède une distribution de part et d'autre du seuil de l'Androna. Ce chiffre démontre un clivage net entre les régions montagneuses du nord de l'île et le reste du Domaine du Centre. Sur des relevés de végétation effectués au Manongarivo en altitude, on constate que 25% des espèces du Centre sont propres à la partie septentrionale du domaine (MESSMER & al. 2002). Des résultats similaires ont été avancés par les zoologues



Fig. 5: Vue des crêtes du massif du Tsaratanana: M: Maromokotra (2876 m).

(CARLETON & GOODMAN, 1998; FISHER & GIRMAN, 2000; GOODMAN & al., 2000). Ces données plaident en faveur de la considération de cette région (le Sous-Domaine du Centre-Nord de HUMBERT 1955a) comme une unité biogéographique à part entière, comme préconisé par CARLETON & GOODMAN (1998). A basse altitude, les espèces des massifs du Marojejy et de Masoala ont principalement une distribution partagée avec le Domaine de l'Est. Ce sont avant tout des espèces des forêts littorales, qu'on trouve plus au sud le long de la côte orientale (p. ex. *P. longecuspiscatus*), et quelques espèces de la forêt de basse altitude (e.g. *P. bipyramidatus*). Ce type de distribution est commun à de nombreux groupes d'organismes (voir p. ex pour les micromammifères GOODMAN & al., 1999, 2000). Les forêts en dessous de 800 m («evergreen humid forest: low altitude» de DU PUY & MOAT, 1996) représentent un écosystème relativement constant le long des différents massifs de la côte est, entre le Marojejy et le dernier massif au sud, l'Andohahela. Quant aux Pandanaceae de basse altitude du nord-ouest (Région du Sambirano: Nosy Be et piedmonts des massifs du Tsaratanana et de Manongarivo), il est remarquable de constater qu'une seule espèce sur quatre (*Martellidendron cruciatum*) est commune avec le Domaine de l'Est.

Le massif isolé de la montagne d'Ambre possède une importante richesse spécifique et un haut taux de microendémisme résultant d'événements paléoclimatiques successifs (BATTISTINI, 1965, 1996) qui ont permis le développement d'une végétation ombrophile unique, isolée par une bande de forêt dense sèche entre Ambanja et Ambilobe à l'est et par la forêt d'Analamera à l'ouest. Le genre *Pandanus* ne fait pas exception. Il est représenté par trois espèces, toutes endémiques, appartenant à trois sections différentes: *P. spicatus* (sect. *Dauphinensia*), *P. connatus* (sect. *Mammillarisia*) et *P. latistigmaticus* (sect. *Souleyetia*).

En suivant un axe nord-ouest (complexe des massifs Tsaratanana-Manongarivo) et sud-est massif du Marojejy), plusieurs types de distributions des Pandanaceae caractérisent la partie septentrionale de l'île. A haute altitude, la végétation éricoïde des sommets apparaît vers 1800 m au Marojejy et à Manongarivo (sur la pointe exposée de l'Antsatrotro), et en-dessus

de 2000 m au Tsaratanana. À propos de ces cimes élevées, HUMBERT (1955b) écrivait: « L'isolement très marqué des sommets du Marojejy, s'élevant comme ceux d'une île rocheuse au-dessus du manteau de la forêt dense, a particulièrement favorisé la ségrégation génératrice d'espèces endémiques strictement localisées.» Plus tard, le même auteur a défini un Domaine des Hautes-Montagnes pour caractériser une composition floristique orophile commune aux hauts massifs de Madagascar au-dessus de 2000 m (HUMBERT, 1965).

La distribution des espèces de Pandanaceae confirme qu'un changement de végétation s'opère à ces altitudes, bien qu'il apparaisse illusoire de donner une valeur unique à laquelle s'opère ce changement. (p. ex. *P. pluriaculeatus* pousse dans la végétation des cimes en-dessous de 2000 m à Manongarivo), les altitudes entre lesquelles sont compris les types de végétations étant en particulier dépendantes des facteurs, climatiques, édaphiques, et de la topographie comme l'expliquent KOEHLIN & al. (1972). Le concept de *ceinture de végétation* (HEDBERG, 1951) appliqué par CORNET & GUILLAUMET (1976) le long des gradients altitudinaux semble être une approche plus appropriée pour expliquer la distribution des types de végétation et des espèces qui les composent.

Sur le plan biogéographique, les altitudes supérieures sont aussi caractérisées par un taux élevé d'endémisme. Selon PERRIER DE LA BÂTHIE (1921), la végétation éricoïde des sommets a une même origine récente caractérisée par une flore à affinité orientale: «Ce n'est que la Flore de l'est modifiée par l'altitude et certains changements du milieu». Plus récemment, ses idées, basées uniquement sur des faits botaniques, ont reçu le soutien de l'histoire climatique dynamique qu'ont subi les montagnes du nord durant le Pléistocène (BURNEY, 1997). Pendant les périodes sèches du Quaternaire, les ceintures de végétation étaient plus basses et formaient une zone continue de forêt entre ces massifs. Le réchauffement du climat qui a suivi aurait isolé les populations sur les différents massifs. Ces oscillations paléoclimatiques pourraient expliquer le haut taux d'endémisme des *Pandanus* d'altitude tous rattachés à la section *Acanthostyla*.

Le fait que toutes les espèces de *Pandanus* liées à la végétation des hauts sommets soient endémiques à chaque massif (Fig. 1A) amène à considérer que le Domaine des Hautes Montagnes de Humbert n'a pas de réalité biogéographique. La proposition de KOEHLIN & al. (1974) de considérer chaque massif montagneux comme une unité phytogéographique à part entière semble ainsi confirmée pour ce qui est des Pandanaceae. Les espèces de la broussaille éricoïde des plus hauts sommets, nécessairement isolées, seraient plus sujettes à une dérive génétique et à une spéciation allopatrique. Le modèle n'est pas absolu comme le montrent certaines espèces tel *Gentianothamnus madagascariensis* qu'on trouve dans la végétation buissonnante éricoïde des plus hauts sommets de l'est et de l'ouest mais aussi au sud du seuil de l'Androna. La destruction du couvert végétal fausse également l'interprétation des données floristiques. Ainsi les espèces endémiques du Marojejy se rencontraient peut-être aussi sur les sommets du Tsaratanana dévasté par les incendies allumés par les premiers explorateurs. Une prospection plus fine des sommets environnants a montré que des espèces probablement disparues du Maromokotra et du Tsihanongantalata se trouvaient sur les 2 éperons à l'ouest (p. ex. *Psiadia tsaratanensis* (Asteraceae) et *Exacum lokohense* (Gentianaceae).

A moyenne altitude, plusieurs espèces de Pandanaceae sont également endémiques d'un seul massif. C'est le cas des *Pandanus* de la section *Tridentistigma* ainsi que de *Pandanus*

kuepferi (sect. *Acanthostyla*) au Tsaratanana où les conditions édaphiques et climatiques permettent la formation d'une forêt à sous-bois herbacé. Au Marojejy, dans le même type de forêts, on retrouve d'autres espèces endémiques de la section *Acanthostyla*: *P. alveolatus* et *P. tabellarius*. Trois espèces des sections *Souleyetia* et *Mammillarisia*, absentes dans les altitudes moyennes du massif du Marojejy, sont communes aux massifs du Tsaratanana et de Manongarivo: *P. mammillaris*, *P. longipes* et *P. saxatilis*. Les récents inventaires dans le massif de Manongarivo (GAUTIER, 2002) ont permis de trouver d'autres espèces des forêts de montagne qu'on pensait endémiques du Tsaratanana (e.g. *Gravesia* spp., *Impatiens* spp.). Il existe un cortège floristique commun entre ces deux massifs, qui s'explique compte tenu de leur proximité.

C'est encore à ces altitudes moyennes qu'on trouve les deux seules espèces partagées entre les massifs du nord-est et du nord-ouest: *P. linguiformis* et *P. pseudobathiei*. Ce fonds commun aux massifs témoigne des affinités régionales que les forêts des montagnes du nord ont pu maintenir grâce à des liens durables pendant le Quaternaire (BURNEY, 1997) et qui forme aujourd'hui une zone forestière quasi continue sur l'ensemble de la zone. De nombreux autres taxons possèdent une répartition similaire, à l'instar de *Takthajania perrieri* (Winteraceae) longtemps cherché au Manongarivo et qui a été retrouvé à Anjanaharibe-Sud (au sud-ouest du Marojejy) (CHATZ & al., 1998; CHATZ, 2000). La similarité entre les massifs de Manongarivo-Tsaratanana et le Marojejy à ces altitudes a aussi été soulignée chez les petits mammifères (GOODMAN & SOARIMALALA, 2002). A moyenne altitude, une seule espèce de *Pandanus* (*P. kimlangii*) possède une répartition qui dépasse le seuil de l'Androna au sud de la zone étudiée (CALLMANDER & LAIVAO, 2002). Ce type de répartition n'est pas un cas isolé sur l'île. HUMBERT (1955b) a décrit de nombreuses espèces qu'il croyait alors endémique du massif du Marojejy.

PERRIER DE LA BATHIE (1921) et HUMBERT (1951) classent les forêts denses de basse altitude du nord-ouest au sein d'un domaine biogéographique propre, celui du Sambirano. Le cortège floristique différentiel entre les forêts de basse altitude du Sambirano et celles de l'est a été expliqué par PERRIER DE LA BATHIE (1921) par les différences climatiques entre ces deux régions (climat plus contrasté dans le Sambirano, avec existence de quelques mois secs). L'isolement actuel des forêts denses de basse altitude du Sambirano semble avoir été, au quaternaire récent, encore plus accentué (BURNEY, 1997), ce qui expliquerait aussi cet endémisme spécifique. Les chiffres basés sur une étude menée sur l'ensemble de la flore phanérogame du massif de Manongarivo (GAUTIER, 2002) donnent un taux d'espèces sambiraniennes strictes de 12% de 0 à 600 m d'altitude. La distribution des Pandanaceae souligne effectivement un net clivage floristique entre les forêts de basse altitude du nord-ouest et du sud-est. Autour du Tsaratanana, bien que la comparaison soit rendue difficile par la destruction avancée des forêts, les espèces qui bordent les rivières appartiennent à plusieurs sections: dans le bassin du Sambirano, les sections *Souleyetia* (*P. tsaratanensis* (Fig. 7), et *P. manongarivensis*) et *Mammillarisia* (*P. vandamii*) sont remplacées au Marojejy par les sections *Foullioya* (*P. sp. nov.*) et *Stephanostigma* (*P. bipyramidus*). A basse altitude, le genre *Martellidendron* possède aussi des espèces différentielles entre le Bassin du Sambirano (*M. androcephalanthos*) et les forêts du nord-est (*M. karaka*, *M. masoalense*). La seule espèce qui semble posséder une distribution englobant les deux domaines est *M. cruciatum* que l'on retrouve le long de la côte est dans les forêts de basse altitude. Le nombre de sections croissant à basse altitude dans le massif du Marojejy est par ailleurs plus important que celui de ses voisins de l'ouest (Manongarivo et Tsaratanana). En revanche, le nombre d'espèces

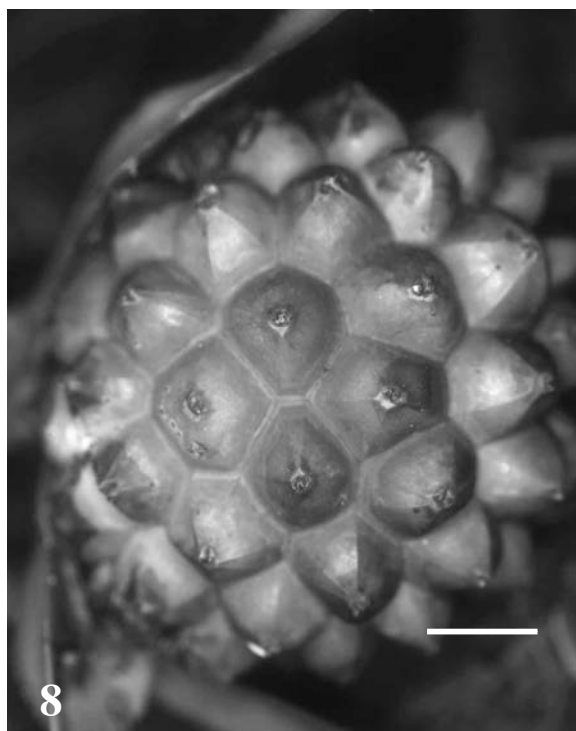


Fig. 6-8. *Pandanus* des forêts humides au nord de Madagascar. 6: *Pandanus linguiformis* dans la forêt de Montagne, massif de Manongarivo, bassin supérieur de l'Ambahatra, vers 1700 m. Callmander & al. M161 (SW 367); échelle = 40 cm. 7: Détail de l'infrutescence de *Pandanus tsaratananensis*, bord de rivière, versant sud du Maromokotro, vers 700 m, Callmander & Wohlhauser M147; échelle = 2 cm . 8: Détail de l'infrutescence de *Pandanus connatus*, endémique de la montagne d'Ambre, vers 1000 m, Callmander M046; échelle = 4 cm.



Fig. 9: Détail de l'infrutescence monosyncarpique de *Pandanus longipes*, crête d'Andetryfotsy, bassin supérieur de l'Ambahatra, vers 1000 m, Callmander & al. M155 (SW361); échelle = 3 cm.

par section est plus faible. Cette différence reflète la continuité du cortège floristique riche en sections qui caractérise les forêts de basse altitude de la côte est et qui se prolonge vers le nord sur les versants du Marojejy. En revanche, il semble que peu de sections se soient diversifiées dans le nord-ouest de Madagascar.

Ces constatations nous amènent donc à considérer que le Domaine du Sambirano constitue bien une entité biogéographique distincte du Domaine de l'Est. La région du Daraina, entre Vohemar et Ambilobe, représente dans les conditions climatiques actuelles la seule communication possible entre les forêts de basse altitude de ces deux domaines. L'étude de sa flore, récemment entamée, apportera certainement des résultats importants pour mesurer l'importance de cette voie de migration.

Conclusions

La chorologie des espèces de Pandanaceae inféodés aux massifs du nord de Madagascar le long des gradients altitudinaux semble donc être le résultat combiné de son histoire phylogénétique et paléoclimatique; les travaux réalisés sur la famille des Pandanaceae montrent clairement que le centre de diversité des sections à Madagascar se trouve le long de la côte est (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI, 1951; STONE, 1970a, 1970b; CALLMANDER & LAIVAO, 2003, sous-presse a). Dans ce sens, le nombre de sections présentes dans les forêts denses humides de basse altitude dans le massif du Marojejy n'est pas étonnant. Les *Pandanus* communs aux massifs de l'est et de l'ouest dans la ceinture de végétation de moyenne altitude pourraient témoigner des liens paléoclimatique du Quaternaire. Le réchauffement aurait alors permis à des espèces vicariantes de se développer dans les ceintures de plus hautes altitudes (>1800 m). D'autres travaux zoologiques semblent aussi montrer cette vicariance induite par les paléoclimats qu'a subi le nord de Madagascar

(RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1996; FISHER & GIRMAN, 2000).

Les nouvelles données exposées ici vont dans le sens des conclusions avancées par de récents travaux zoologiques (CARLETON & GOODMAN, 1998), et tendent à confirmer l'originalité floristique du Sous-Domaine du Centre-Nord, esquissé par PERRIER DE LA BATHIE (1921) et défini par HUMBERT (1965), qui mériterait alors d'être considéré au rang de Domaine. La chorologie des Pandanaceae confirme également l'originalité floristique du Domaine du Sambirano. En revanche, elle amène à rejeter le Domaine des Hautes Montagnes, qui apparaît avant tout comme une réalité écologique et non biogéographique, comme souligné par CORNET & GUILLAUMET (1976). D'une manière générale, dans le nord de l'île, la présence de plusieurs massifs imbriqués dans une géomorphologie complexe ne permet pas de faire cadrer la succession altitudinale de la végétation avec une classification phytogéographique (comme c'est dans une certaine mesure le cas dans la falaise est de Madagascar). Il est impératif d'y considérer les formations végétales d'un point de vue purement écologique et climatique: *ceintures de végétation* au sens de HEDBERG (1951) ou *étages bioclimatiques de végétation* au sens d'EMBERGER (1971).

La spécificité floristique des massifs du Nord correspond d'une part aux contraintes bioclimatiques, aux particularités topographiques, aux modifications paléoclimatiques (dont les effets dépendent des premières), aux potentialités de dispersion et de reproduction des groupes étudiés et finalement à l'âge des groupes considérés. La famille des Pandanaceae, par son ancienneté et par ses spécificités biologiques (dispersion réduite pour les espèces d'altitude), apporte un éclairage intéressant sur l'évolution floristique et phytogéographique des massifs montagneux septentrionaux. Vu la complexité bioclimatique du nord de Madagascar, il est évident que de nombreux patrons de dispersion et d'évolution sont intriqués dans le fonds floristique. La prospection des massifs situés entre le Marojejy et le Tsaratanana est primordiale pour une compréhension de la biogéographie du nord de Madagascar.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier les Prof. Philippe Küpfer et Rodolphe Spichiger pour leur avoir permis de réaliser ces missions à Madagascar. Ils souhaitent aussi exprimer leur gratitude au Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza à travers Elysette Rahelivololona et Michel Omer Laivao ainsi que l'Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées (ANGAP) pour les autorisations de recherche et de récolte. Nous remercions aussi le personnel des Herbiers de Paris, Florence, Genève et Antananarivo pour le prêt du matériel et l'accueil qui nous a été réservé lors de nos séjours dans ces herbiers. Nous sommes reconnaissants à Jean-Louis Guillaumet et à Nathalie Messmer d'avoir attentivement relu le manuscrit et d'y avoir suggéré des améliorations substantielles. Ce travail est réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique (subside no. 31-45707.95).

Bibliographie

- ANGAP (2000). *Plan de gestion du réseau national des aires protégées de Madagascar 2000-2005*. pp. 108. Antananarivo: Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées, Ministère de l'Environnement.
- BATTISTINI, R. (1965). Problèmes géomorphologiques de l'extrême nord de Madagascar. *Rev. Géo. (Madagascar)* 7: 1-60.

- BATTISTINI, R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude de biogéographie de la «région malgache». In: LOURENÇO, W.R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*, 1-17. Paris
- BESAIRIE, E. H. (1965). *La géologie de la province de Diego-Suarez*. Documentation du Bureau Géologique. Service Géologique. Antananarivo: Assistance Technique Française Madagascar.
- BURNEY, D. A. (1997). Theories and facts regarding Holocene environmental change and after human colonization. In: Goodman S.M. & B. D. Patterson (eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*, 75-91. Smithsonian Institution Press, Washington.
- CALLMANDER, M. W. 2001. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 353-374.
- 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). Le genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: révision de la section *Dauphinensia* St John. *Bot. Helv.* 112: 47-67.
- 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., 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: 63-74.
- CALLMANDER, M. W & M. O. LAIVAO. (sous presse a). 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
- CALLMANDER, M. W., P. CHASSOT, P. KUEPFER & P. P. LOWRY II. (sous presse b). Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications. *Taxon*.
- CARLETON, M. D. & S. M. GOODMAN (1998). New taxa of Nesomyinae rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms: 163-200. In: GOODMAN, S. M. (ed.), *A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation*. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 1-246.
- CORNET, A. & J.-L. GUILLAUMET (1976). Divisions floristiques et étages de végétation de Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. 11, 1: 35-40.
- COX, P. A. (1985). Islands and dioecism: Insights from the reproductive ecology of *Pandanus tectorius* in Polynesia. In: HARPER, J. L. (ed.), *Studies in plant demography*, 359-371.
- DU PUY, D & J. MOAT (1996). A redefined 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.), *Biogéographie de Madagascar*: 205-218. ORSTOM. Paris
- EMBERGER, L. (1971). Considérations complémentaires au sujet des recherches bioclimatologiques et phytogéographiques-écologiques. In: *Travaux de Botanique et d'Ecologie*: 291-301. Masson & Cie. Paris.
- FARAMALALA, M. H. (1995). *Formations végétales et Domaine Forestier National de Madagascar*. Antananarivo: CI, DEF, CNRE, FTM.
- FISHER, B. L. & D. J. GIRMAN (2000). Biogeography of ants in eastern Madagascar. In:

- LOURENÇO, W. R. & S. M. GOODMAN (eds.) *Diversité et endémisme à Madagascar*: 331-344. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris
- GAUTIER, L. (2002). Liste commentée des phanérogames de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. *Boissiera* 59: 105-239.
- GOODMAN, S. M., M. D. CARLETON & M. PIDGEON (1999). Rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: 217-249. In: GOODMAN, S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series, 94: 1-297.
- GOODMAN, S. M., P. D. JENKINS & D. RAKOTONDRAVONY (2000). The biogeography of rodents (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) and tenrecids (Lipotyphly: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: an assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. In: LOURENÇO, W. R. & S. M. GOODMAN (eds.) *Diversité et endémisme à Madagascar*: 127-138. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- GOODMAN, S. M. & V. SOARIMALALA (2002). Les petits mammifères de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. *Boissiera* 59: 383-401.
- HEDBERG, O. (1951). Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk. Bot. Tidskrift* 45: 140-202.
- HUMBERT, H. (1928). Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéo.*, 2: 195-220.
- HUMBERT, H. (1951). Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar, *C. R. Som. Séances Soc. Biogéo.*, 246: 176-184.
- HUMBERT, H. (1955a). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *An. Bio.*, 3ème Série, 31(5-6): 195-204 + carte.
- HUMBERT, H. (1955b). Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration botanique des massifs du Marojejy et de ces satellites. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B, VI: 1-210.
- HUMBERT, H. (1965). Description des types de végétation. In: HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., Notice de la carte, Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry* 6: 46-78.
- KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT. (1974). *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- LOWRY II, P. P., G. E. SCHATZ & P. B. PHILLIPSON (1997). The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. In: Goodman, S. M. and B. D. Patterson (eds.), Natural change and human impact in Madagascar, 93-123. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MARTELLI, U. & R. PICHI-SERMOLLI (1951). Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B, 3: 1-175.
- MESSMER, N., P. J. RAKOTOMALAZA & L. GAUTIER, (2000). Structure and floristic composition of the vegetation in the Parc National de Marojejy, Madagascar. In: A floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 97: 41-104.
- MESSMER, N., L. GAUTIER & C. CHATELAIN (2002). Etude de la structure et de la composition floristique de la végétation de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: L. Gautier and S. M. Goodman (éds.) *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo, NW Madagascar*. *Boissiera*. 59: 241-309.
- OLSON, D. M., E. C. DINERSTEIN, E. D. WIKRAMANAYAKE, N. D. BURGESS, G. V. N. POWELL, E. G. UNDERWOOD, J. A. D'AMICO, H. E. STRAND, J. C. MORRISON, C. J. LOUCKS, T. F. ALLNUTT, J. F. LAMOREUX, T. H. RICKETTS, I. ITOUA, W. W.

- WETTENGEL, Y. KURA, P. HEDAO & K. KASSEM. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51 (11): 933-938.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. (1921). *La végétation malgache*. Ann. Mus. Col. Marseille, 3ème Série, 9.
- RAXWORTHY, C. J. & R. A. NUSSBAUM (1996). Patterns of endemism of terrestrial vertebrates in eastern Madagascar. In: LOURENÇO, W.R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*, 369-383. Paris
- SCHATZ, G., P. P. LOWRY II & A. RAMISAMIHANTANIRINA (1998). *Takhtajania perrieri* rediscovered. *Nature* 391: 133-134.
- SCHATZ, G. (2000). The rediscovery of the malagasy endemic: *Takhtajania perrieri* (Winteraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 297-302.
- STONE, B. C. (1970a). New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE B. C. (1970b). Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 97-131.

Article VII

New findings on *Pandanus* sect. *Imerinenses* and sect. *Rykiella* (Pandanaceae) from Madagascar.

M. W. Callmander & M.O. Laivao

Adansonia 25 (1), 53-63. 2003

New findings on *Pandanus* sect. *Imerinenses* and sect. *Rykiella* (Pandanaeae) from Madagascar

Martin W. CALLMANDER & Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Institut de Botanique,
Laboratoire de Botanique évolutive, Case postale 2, 2007 Neuchâtel, Suisse.

ABSTRACT

Pandanus imerinensis from the east coast of Madagascar was, until recently, assigned to sect. *Rykiella* but many characters distinguish this species from other taxa found in the section (non-deciduous spiniform stigmas, habit and micromorphology). This species has been placed in the monospecific section *Imerinenses*. *Pandanus macrophyllus*, another outstanding species from the east coast is therefore the only species found in section *Rykiella*. Their taxonomic positions remain unclear. Recently, a staminate plant of *P. imerinensis* and a mature pistillate plant of *P. macrophyllus* has been found. These discoveries greatly extend our knowledge of these outstanding species. The staminate flower and pollen morphology of *P. imerinensis*, the mature pistillate plant of *P. macrophyllus* are here described for the first time. The taxonomic relationships within the genus are discussed as well as their important role in Indian Ocean biogeography. A key to the spiniform stigmas species of *Pandanus* in Madagascar is presented.

KEY WORDS

Pandanus,
Pandanaeae,
biogeography,
phytogeography,
taxonomy,
Indian Ocean,
Madagascar.

RÉSUMÉ

Nouvelles données sur le genre *Pandanus* sect. *Imerinenses* et sect. *Rykiella* (Pandanaeae) de Madagascar.

Pandanus imerinensis de la côte est de Madagascar était, jusqu'à récemment, placé dans la section *Rykiella* mais trop de caractères isolent cette espèce des autres espèces de la section (stigmates spiniformes non-caduques, architecture et micromorphologie foliaire). Cette espèce a été placée comme type de la section monospécifique *Imerinenses* alors que *P. macrophyllus*, une autre espèce remarquable de la côte est, forme seule la section monospécifique *Rykiella*. Leurs positions taxonomiques restent peu claires. La découverte récente d'un individu mâle de *P. imerinensis* et d'une infrutescence mature de *P. macrophyllus* permet de mieux comprendre ces espèces isolées morphologiquement. La fleur mâle ainsi que la morphologie du pollen de *P. imerinensis*, et l'infrutescence mature de *P. macrophyllus* sont décrites pour la première fois. Les relations taxonomiques au sein du genre sont discutées ainsi que leur rôle important dans la biogéographie de l'Océan Indien. Une clé des espèces à stigmates spinescents des *Pandanus* de Madagascar est présentée.

MOTS CLÉS

Pandanus,
Pandanaeae,
biogéographie,
phytogéographie,
taxonomie,
Madagascar,
Océan Indien.

INTRODUCTION

The paleotropical genus *Pandanus* comprises some 700 species of trees and shrubs divided in eight subgenera and fifty-five sections (STONE 1974). Madagascar is one of the major centers of diversity of the genus with nearly 100 species, nearly all of which belongs to subg. *Vinsonia* (90 spp. divided into 15 sections). However, seven species that occur along of east coast of Madagascar have a distinctive morphology that has puzzled taxonomists for the last 30 years (STONE 1970a, 1970b, 1974; HUYNH 1979a, 1979b), each of which (except one) is today placed in a small section containing one or two species: sect. *Imerinenses* (*P. imerinensis* Martelli), sect. *Phaenops* (*P. princeps* B.C. Stone, *P. longissimipedunculatus* Martelli), sect. *Lonchostigma* (*P. rollotii* Martelli), sect. *Platyphylla* (*P. platyphyllus* Martelli), sect. *Aquatiles* (*P. peyrerisii* B.C. Stone & Guillaumet) and sect. *Rykiella* (*P. macrophyllus* Martelli). These six sections are taxonomically isolated among the Malagasy species. Many characters (including micromorphology of the leaves and morphology of the staminate plant) led HUYNH (1977, 1979a) to place all of them in the African subgenus *Vinsonia* rather than the southeast Indian, and Malaysian subgenus *Rykia* despite the fact that they have many shared characters with the latter group (e.g. ecology, spiniform stigmas, monolocular drupes).

Between 1996 and 2001, we collected more than 150 specimens of *Pandanus* in preparation for a taxonomic revision of the genus in Madagascar, including a staminate plant of *P. imerinensis* and a mature pistillate infrutescence of *P. macrophyllus*, neither of which have ever been described before. These discoveries open up new perspectives for understanding the affinities between Asian and the Malagasy species and for resolving the affinities of some of the small sections. After a discussion of the taxonomic importance of these discoveries, a biogeographical analysis of these small sections is provided. A key to the species is also provided.

METHODS

Parts of the staminate flower were investigated by scanning electron microscopy. Pollen grains were

acetolysed then passed through a critical point dryer and sputter-coated with 23 µm of gold. The other parts of the flower were not acetolysed. A Philipps XL 20 was used for scanning electron microscopy.

For observation of leaf micromorphology, we acetolysed some parts of leaves following the method described in HUYNH (1971).

The herbarium specimens examined are those from our collections (see list under the species) and in the herbaria of Florence (FI), Antananarivo (TAN) and Paris (P).

TAXONOMY

Pandanus imerinensis Martelli

Webbia 2: 436, pl. 19 (figs. 16-18) (1907); Martelli & Pichi-Sermolli, Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég. 3: 166 (1951); Stone, Webbia 24: 588 (1970); Guillaumet, Webbia 28: 503, 506, fig. 4 (1), pl. 43 (2), pl. 48 (2) (1973); Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 511 (1974). — Type: *Rollot 10*, Madagascar, Tamatave province, 1906 (holo-, FI!).

Large trees 7-10 m tall, 16-20 cm in diameter at base, robust, straight, with 4-6 branches each ending in a clump of scythe-shaped leaves, prop roots forming a cone with the apex at 1-1.5 m above ground. Leaves caniculate, coriaceous, 75-80 cm (120-130 cm in pistillate plants) in length, 5 (-8) cm wide near the base, 3.5-4(-6) cm in the middle, with two auricles at base 6(-15) × 0.8 (-1) cm, acuminate, not flagellate; marginal prickles beginning 6(-15) cm from the base, 4(-6) mm long, up to 7(-10) mm apart, midrib armed with small prickles at 13(-20) cm from the base to the apex; when dried, abaxial face light brown, adaxial face dark brown, easily split apart at the midrib when flattened. Terminal inflorescence pendant in the middle of the clump of leaves; peduncle 73 cm long, 1.5 cm in diameter, spherical, hispid, bearing 11 bracts, the first three sterile; internodes 1-4 cm (7 cm between the first and the second); first bract born 23 cm from the base, all bracts lanceolate; the lowermost is 35 cm long, 4-5 cm wide in the middle; the midrib and the costal rib armed from 12 cm to the base with little prickles (0.3-0.5 mm long) up to 1-2 mm apart; bracts flexuous in the

lower 1/4, then subcoriaceous, abortive in the last three inflorescences; subtending 14 inflorescence spikes (up to 17 cm long, 3 cm wide); flowers arranged densely in each spike of the inflorescence; 3-20 stamens per flower (the filaments is often fused); anthers 1.5×0.3 cm, mucronate, arranged at the apex of the filament; the filament is 6-10 mm long, 0.7-1 mm wide, often fused (up to 5-8 mm wide). Pollen grains obovoid to spherical, $20 \mu\text{m}$ long, spinulose, with an apical aperture.

MATERIAL STUDIED. — MADAGASCAR: *Callmander & Bemandiny M122* (pistillate plant), *Callmander & Bemandiny M123* (staminate plant), Maroantsetra, Nantoroka road, $15^{\circ}27'57''\text{S}$, $49^{\circ}40'31''\text{E}$, 5 Nov. 1999 (G, NEU, P, TAN); *Perrier de la Bâthie 13290*, Tampina south of Tamatave, Nov. 1929 (FI, P); *Perrier de la Bâthie 14096*, near Vatomandry, Nov. 1921 (FI, P); *Rollot 10*, Tamatave province, 1906, type (FI).

NOTES. — This species occurs along the east coast of Madagascar, in swamps, often in secondary littoral forest from elevation 0-30 m (Fig. 1). Its vernacular name is Bobaka in the Betsimisaraka language.

Pandanus imerinensis is a remarkable species. It was first placed by STONE (1970a) in *Pandanus* sect. *Rykiella* (subg. *Rykia*) because of its comparable spiniform style (Fig. 3B), but later he assigned it to section *Lonchostigma* along with *P. rolloiti* and *P. peyrierasii* (STONE 1974), although he indicated that it was «... placed here with much doubt, for although the styles are comparable, other characters are greatly different; especially the multi-cephalic inflorescence on its long, hispid peduncle.» (cf. Figs. 3A, 3D). HUYNH (1979a) then based his new monotypic sect. *Imerinenses* on this species, distinguishing it because of the micromorphology of leaves. With the discovery of a staminate plant, new arguments for the systematic and biogeographic position of *P. imerinensis* can be made.

The staminate flowers of *Pandanus* species are not very useful in intraspecific comparison because of low variation of its morphology, a notable exception being subg. *Martellidendron* (cf. CALLMANDER 2001). They are however useful for differentiation between sections (HUYNH 1977). *Pandanus rolloiti*, whose ecology and morphology are close to members of *Pandanus* subg. *Rykia*, clearly belongs to subg. *Vinsonia*, largely

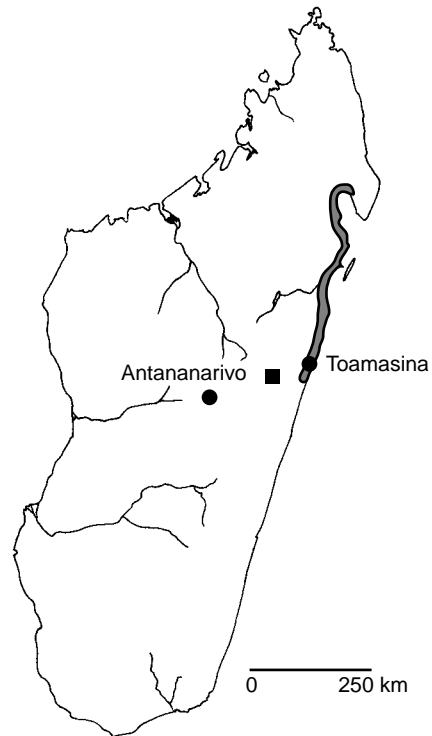


Fig. 1. — Map of Madagascar showing collection localities of members of *Pandanus* sect. *Imerinenses* (grey) and sect. *Rykiella* (black square). Major towns are indicated by a black circle.

because its staminate flowers have a candelabra-like displacement of their stamens (HUYNH 1977: 460, fig. 22) instead of the pseudo-umbel found in members of subg. *Rykia* (STONE 1974). In *Pandanus imerinensis*, the staminate flowers also have a candelabra-like stamen disposition (Fig. 6E), but this is a result of secondary ramification of the stamen columns, whereas in *Pandanus* subg. *Rykia* the stamen column is never twice ramified (This is especially evident on the type of *P. ceylanicus* (MARTELLI 1913: figs. 25-27, pl. 29). The anthers of *P. imerinensis* are small and mucronate (Fig. 6F), its pollen is spinulose (Fig. 6D), and its inflorescence holds many spikes (Fig. 2), all characters that are common throughout the genus. Less frequent is the hispid peduncle (Fig. 3D(a), 3D(b)), a rare character in *Pandanus* and unique to subg. *Vinsonia*. Furthermore, the micromorphology of the leaves is



Fig. 2. — *Pandanus imerinensis*, staminate inflorescence. (Callmander & Bemandiny M122). — Drawn by A. MEZOUAR.

unique among Malagasy species in having stomata with ramified papillae of class VII following HUYNH (1974) (Fig. 6C). Its diffuse architecture with little ramification (Fig. 3E) is likewise unique in Madagascar described by GUILLAUMET (1973) as icon forming to Stone's model, with lateral branches not limited in growth.

Pandanus macrophyllus Martelli

Webbia 2: 437, fig. 1 K,L (1907); Martelli & Pichi-Sermolli, Mém. Inst. Sci. Madagascar, Sér. B, Biol. Vég. 3: 155 (1951); Stone, Webbia 24: 588 (1970); Stone, J. Linn. Soc., Bot. 63: 107, 124 (1970); Guillaumet, Webbia 28: 506 (1973). Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 511 (1974). — Type: *Rollot 11*, Madagascar, Imerina province, 1906 (holo-, FI!).

Tree < 6-7 m tall, trunk prickly, 18-25 cm in diameter, erect, dichotomously branched; prop roots few or none. Leaves flagellate, the one from the apex of the trunk as long as the lateral ones, 330-351 cm long, 15-17 cm wide in the middle, 16 cm near the sheath, terminated by a flagellum 7.5 cm long, 1-3 mm wide; dry leaves coriaceous; leaf pleat unarmed; longitudinal and transverse veins visible on both sides; prickles yellowish; marginal prickles beginning at 35 cm above the base and extending to the apex, antrorse, in the lower third < 7 mm long, 5 mm apart, in the mid third < 5 mm long, 7-10 mm apart, in the distal third < 3 mm long, apart 3 mm; midrib armed from 70 cm to the apex, midrib prickles smaller than the marginal prickles at the same height; sheath 35 cm long, 16 cm wide at apex, 20 cm at base. Infructescence terminal, plurisyncarpic, 8 syncarps, progressively smaller from the base to the apex, 9.7-10 cm long, 6.9-7.3 cm wide, ovoid, triangular-obtuse in transverse section; core 5.5-7 cm long, 2-3 cm wide; peduncle 95-105 cm long, 4 cm wide at apex, 2 cm in the middle, curved, trigonous, veins visible. Drupes wider in the apical and basal part of the syncarp, connate in the mature syncarp, 25-30 mm high, 8-13 mm wide, 3-8 mm thick, 1/7 superior free; pileus with prominent angles, dome-like, 2 mm high; stigmas (2-)3, spiniform, 8 mm high, 1.1 mm thick at base, oblique, turned towards the summit of the syncarp; endocarp 1.3 cm long, 1.5 mm wide, 1 mm away from the stigmas; seed locule oblong, 11 × 1 mm, apex 1 mm from the base of the stigmas, superior mesocarp narrow and fibrous; inferior mesocarp thick and fibrous.

MATERIAL STUDIED. — MADAGASCAR: *Callmander, Laivao & Wohlhauser M041*, 16 km from Brickaville on the RN2 to Antananarivo, 18°52'08"S, 48°59'42"E, 19 Aug. 1997 (G, NEU, TAN, P); *Rollot 11*, Imerina province, 1906, type (FI); *Stone 7848*, between Moramanga and Anosibe-Anala, North of the chute de la mort, 18 Mar. 1968 (KLU, P, BISH).

NOTES. — This species grow along the east coast of Madagascar: in lowland primary forest, often along streams, 300-600 m (Fig. 1). Its vernacular name is Vakoandrano in the Betsimisaraka language.

Pandanus macrophyllus (sect. *Rykiella*) is very interesting from the point of view of understand-

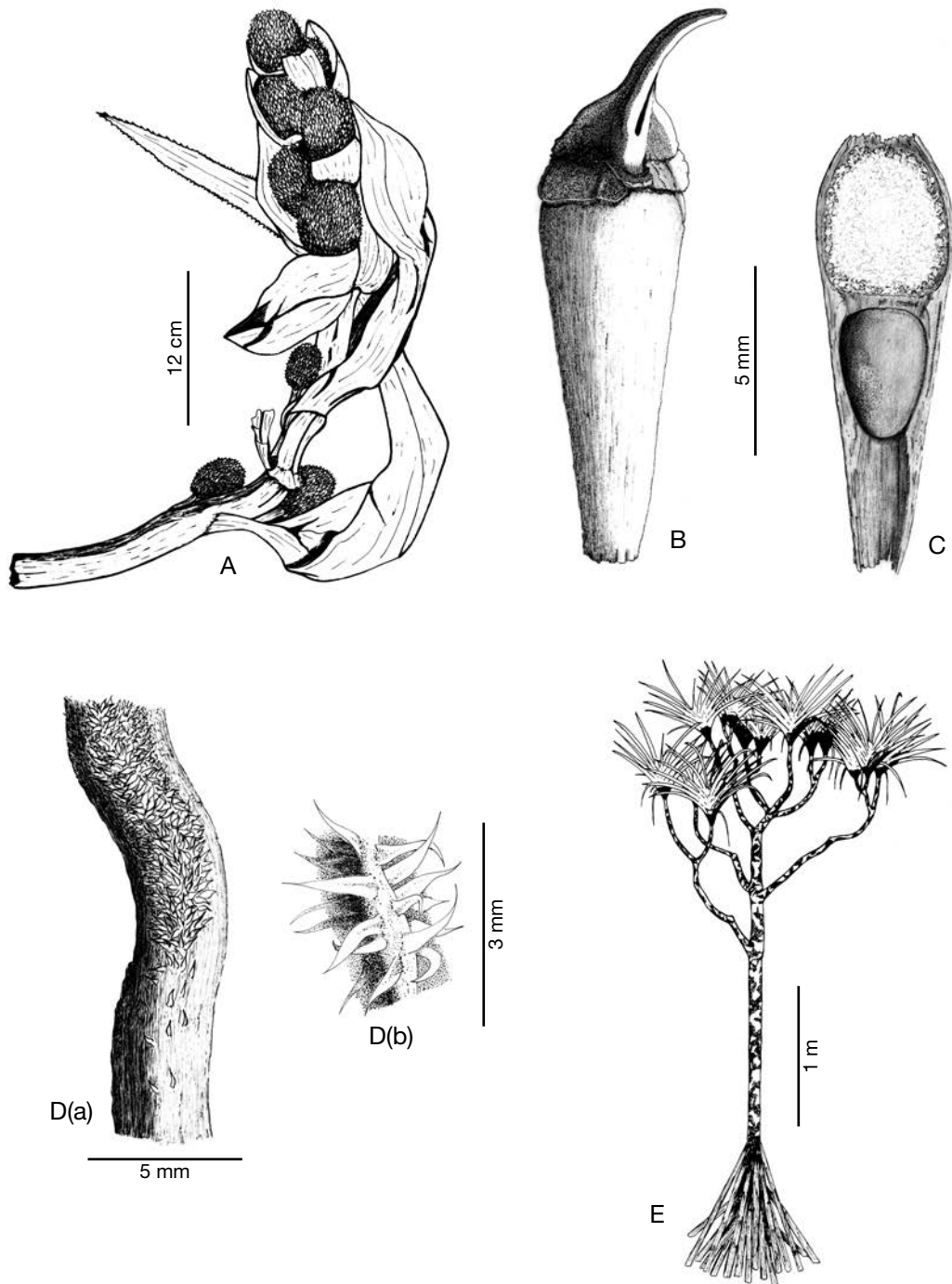


Fig. 3 — *Pandanus imerinensis*: **A**, young pistillate inflorescence; **B**, lateral view of drupe showing the stigma; **C**, longitudinal section through the centre of the stigma showing locule and fleshy upper mesocarp; **D**, peduncle of an infructescence showing its hispid surface (a) with a detail of the trichomes (b); **E**, habit showing typical diffuse architecture. (Callmander & Bemandiny M122). — Drawn by A. MEZOUAR.

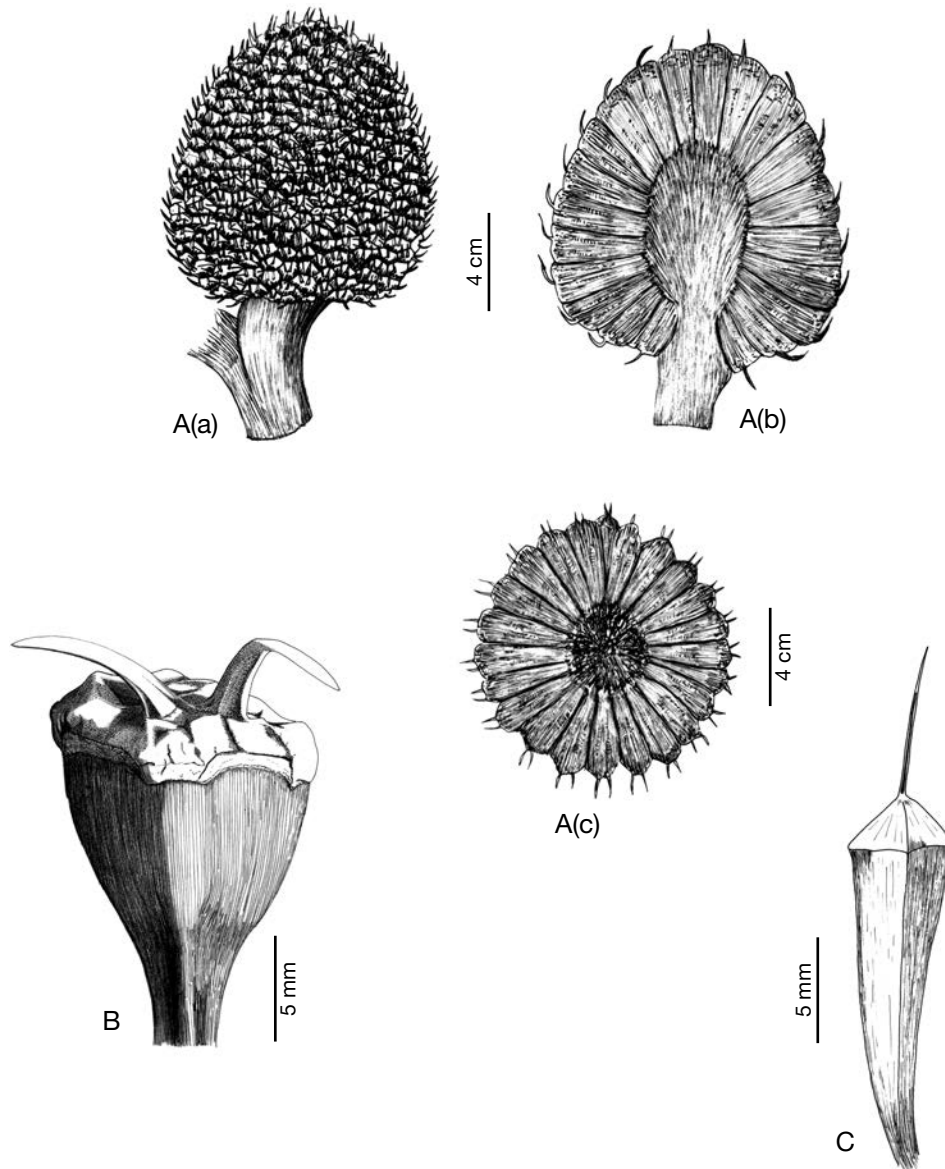


Fig. 4. — *Pandanus macrophyllus* (A,B), from specimen Callmander *et al.* M041 and *P. longissimipedunculatus* (C), redrawn after STONE (1974): **A(a-c)**, syncarp lateral view (a), longitudinal section showing the core in the middle (b) and transverse section showing spherical shape (c); **B**, lateral view of a drupe showing two spiniform stigmas; **C**, lateral view of a drupe showing long and thin spiniform stigma.

ing the origin and speciation of the Malagasy endemics.

Pandanus macrophyllus was first described by MARTELLI in 1907. It was assigned by MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951) as the

type of a new section *Rykiella* by PICHI-SERMOLLI in order to point out its affinities with the sect. *Rykiea*. The type specimen (*Rollot 11*) is based on an immature syncarp, 3-4 cm long and 2.5-3.5 cm wide on a peduncle 20 cm



Fig. 5. — *Pandanus longissimipedunculatus* (A) and *P. macrophyllus* (B-D): **A**, architecture showing pendant infructescences and non-ramified habit (scale bar = 1 m); **B**, architecture showing pendant infructescence and branched habit (scale bar = 1 m); **C**, close up of a mature infructescence, from *Callmander et al. M041* (scale bar = 10 cm); **D**, young infructescence, from the type specimen *Rollot 11* (scale bar = 5 cm).

long (Fig. 5D) (MARTELLI 1907), whereas mature syncarps of this species are up to 10 cm long and 7 cm wide (Fig. 4A(a)) and the peduncle is up to 100 cm long (cf. *Callmander et al.* M041). The presence of such a long peduncle is known in another Malagasy species: *P. longissimipedunculatus* Martelli (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI 1951: 159, fig. 29a). When PICHI-SERMOLLI described *Pandanus* sect. *Rykiella*, he also included *P. longissimipedunculatus* and distinguished it on the basis of syncarp and drupe size and a peduncle length (20 cm in *P. macrophyllus* vs. 120 cm in *P. longissimipedunculatus*). HUYNH (1979a) transferred *P. longissimipedunculatus* to sect. *Phaenops* based on its micromorphology, drupes morphology and habit, an interpretation supported by the fact that *P. longissimipedunculatus* has thin, long, deciduous stigmas (Fig. 4C). Furthermore, this species is never branched (Fig. 5A) and conforms to the Corner architectural model (GUILLAUMET 1973). The micromorphology of leaves is distinctive, with a clear zonation of the stomata on the abaxial face (HUYNH 1979a) and the papilla belong to class I according to HUYNH's (1974) classification (Fig. 6A) instead of the class IIb papilla found in *P. macrophyllus*, characterized by the absence of zonation of stomata and simple papilla (Fig. 6B) (HUYNH 1974). For these reasons, HUYNH (1979a) was correct to remove *P. longissimipedunculatus* from sect. *Rykiella*. Although there is a broad affinity between *P. macrophyllus* and *P. longissimipedunculatus* — they are tall trees with thick trunks (compare Figs. 5A and 5B), large and rough leaf-crowns, and a long peduncle ending in numerous ovoid syncarps (Figs. 4A(b), 4A(c) and 5C) — similarity stops here. *Pandanus macrophyllus* is a large dichotomously branched tree (Fig. 5B), with an infrutescence characterized by a thick, straight peduncle (Fig. 5C) bearing about 8 subspherical heads, and its drupes are 2-3 celled with 2-3 non-deciduous thick stigmas (Fig. 4B), whereas *P. longissimipedunculatus* is a large monocaule tree (Fig. 5A), with an infrutescence bearing about 5-6 subspherical heads, and its drupes are one celled with one thin, long and deciduous stigmas (Fig. 4C).

DISCUSSION

Pandanus sect. *Rykiella* is important for understanding relationships among the endemic sections in Madagascar. As PICHI-SERMOLLI noted: "Je considère que *Rykiella* a une grande affinité avec *Acanthostyla*, par la structure du stigmate" (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI 1951: 157). The stigmas are indeed rather similar in that they are thicker and stronger than those of species in the other monocarpellate sections represented in Madagascar (compare Fig. 4B and 4C) and the pileus is persistent at maturity, with prominent angles instead of being deciduous and rounded as in sect. *Phaenops*. Furthermore, the stigmas of sect. *Rykiella* are like those in *Acanthostyla* in that they have a small soft part at the base and, at maturity, the spinescent stigmas fall without the pileus. In the other spinulose sections, the pileus is deciduous at maturity and the stigmas fall with it (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI 1951). The recent discovery of pistillate plants of *P. macrophyllus* confirms the important remarks from PICHI-SERMOLLI, and also shows that this species holds drupes with more than one stigma and nearly all drupes have 2 or 3 stigmas. This further confirms the relationship between sects. *Rykiella* and *Acanthostyla* rather than with the monocarpellate sections of the east coast (sects. *Phaenops*, *Platyphylla*, *Imerinenses*) because sect. *Acanthostyla* is the only one with spiniform stigmas with more than one-celled drupes.

The discovery of a staminate plant of a member of *Pandanus* sect. *Imerinenses* tends to confirm its systematic position in subg. *Vinsonia* rather than subg. *Rykia*. The flowers are similar to those of section *Lonchostigma* and *Aquatiles* in having a candelabra-like organization at the apex of the filament instead of an umbellate structure. Nevertheless, the five spiniform sections of eastern Madagascar coast are today considered taxonomically remote from one other. The presence of a hispid peduncle coupled with an unusual habit and micromorphology isolates *P. imerinensis*. As to *P. macrophyllus*, its macromorphology shows a link between section *Acanthostyla* and the other spiniform sections of Madagascar. It may be a relict species that combines characters from different sections (e.g. habits, polysyncarpic

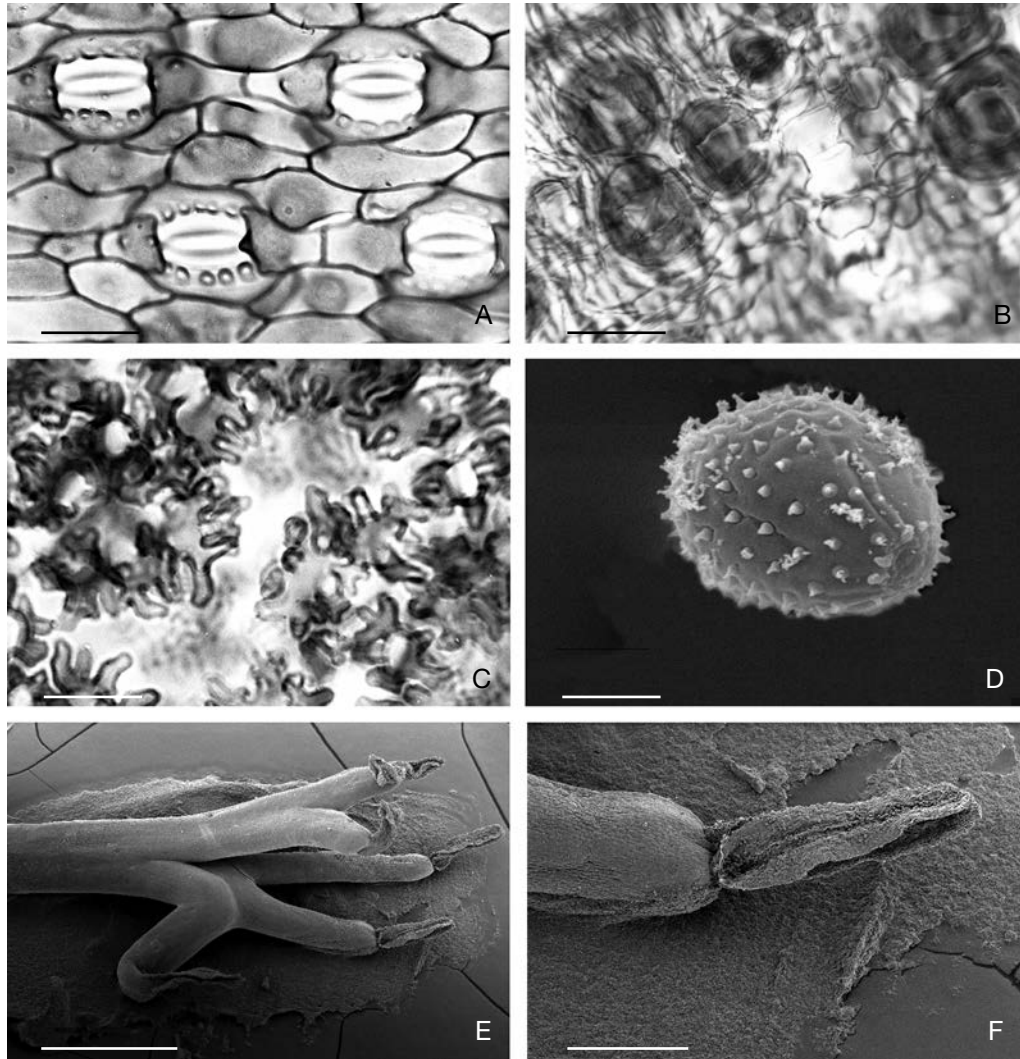


Fig. 6. — LM (light microscopy) view of stomata on abaxial leaf surface (A-C) (scale bars = 20 μm) and SEM (scanning electron microscopy) of pollen and staminate flowers (D-F): **A**, stomata of *Pandanus longissimepedunculatus* showing papillae (Laivao *et al.* M034); **B**, stomata of *Pandanus macrophyllus* showing papillae (Callmander *et al.* M041); **C**, stomata of *Pandanus imerinensis* showing dendritic ramifications of papillae (Callmander & Bemandiny M122); **D**, spinulate pollen of *Pandanus imerinensis* (Callmander & Bemandiny M0122), scale bar = 5 μm ; **E**, staminate flower of *Pandanus imerinensis* showing the candelabra-like disposition of stamens, scale bar = 2 mm; **F**, close up of a mucronate anther, scale bar = 500 μm (Callmander & Bemandiny M122).

infrutescences, micromorphology, ...). Each of the other monospecific sections of eastern Madagascar also has unique discriminating characters (e.g. the two lobes at the base of the stigmas of *P. platyphyllus*) but features of their staminate flower suggest a common origin, an interpretation that has been confirmed by mole-

cular phylogenetic analyses (CALLMANDER *et al.*, in prep.).

The diversification and speciation of *Pandanus* in the lowland forest of eastern Madagascar could date back to the Tertiary. Many Malagasy species belong to genera or families that were already represented in the Cretaceous flora, and have survived

because climatic conditions have varied little over the ages (KOECHLIN 1972). The affinity between the morphologically remote endemic monospecific sections in Madagascar with *Pandanus* sect. *Rykia* from south-east India and Malaysia, coupled with their present eastern distribution suggests an ancient origin. The morphological and ecological affinities of *P. ceylanicus* Solms-Laub. from Sri Lanka with *P. rolloitii* is interesting, since Sri Lanka was part of the Gondwana continent. During the Oligocene the sea level dropped and a large part of the Chagos and Mascarene plateaux was emergent (HAG et al. 1988), which could have permitted dispersal across land or short distances of water between western Malaysia and Madagascar through India and Sri Lanka, via the "Lemurian Stepping-stone" suggested by SCHATZ (1996). The low number of species of *Pandanus* in India and Sri Lanka compared to Indo-Malaysia,

together with their morphological affinity with the Malagasy species from the east coast could be testament to this Tertiary dispersion.

The endemic *Pandanus* sect. *Acanthostyla*, with nearly 20 species growing in all phytogeographic regions of Madagascar, is a relatively diverse group compared with the other Malagasy sections with spiniform stigmas. Members of sect. *Acanthostyla* were able to cross the central N-S-running mountain range perhaps indicating a greater capacity for dispersal. Does its breeding system facilitate the process of speciation? Apparently relictual sections such as *Rykiella* may represent lineages that had no opportunity for further radiation or lineages that were once more specious and are now monospecific through extinction. Nevertheless, their presence in the lowland forest of Madagascar may indicate an ancient Gondwanan origin.

Keys to the species of *Pandanus* with spiniform stigmas in eastern Madagascar
(except species of sect. *Acanthostyla*, see HUYNH (2000) for detail species keys of this section)

PISTILLATE PLANTS

1. Stigmas deciduous at maturity; prop-roots few or none, never reaching higher than 30 cm up the trunk .. 2
- 1'. Stigmas persistent at maturity; reaching 1-1.5 m high up the trunk 5
2. Trees dichotomously branched with no leaf dimorphism; inflorescence terminal *P. macrophyllus* (sect. *Rykiella*)
- 2'. Tree never ramified or with leaf dimorphism; inflorescence lateral 3
3. Trees unbranched; leaves uniform in structure 4 (sect. *Phaenops*)
- 3'. Trees branched; leaves dimorphic (leaves of lateral branches much smaller than the crown at the top of the trunk) sect. *Acanthostyla*
4. Cephalia solitary; peduncle c. 18 cm long; style 1 cm long *P. princeps*
- 4'. Cephalia grouped in spikes peduncle long (c. 100 cm); style < 8 mm long *P. longissimopedunculatus*
5. Peduncle hispid; syncarps arranged racemosely *P. imerinensis* (sect. *Imerinenses*)
- 5'. Peduncle glabrous; syncarps solitary 6
6. Each stigma with a lateral lobe at the base; drupes < 1.5 cm long *P. platyphyllus* (sect. *Platyphylla*)
- 6'. Each stigma without lateral lobes; drupes up to 3 cm long 7
7. Fruit globose to ovoid, borne on the water surface (plants aquatic); pileus indistinct *P. peyrierasii* (sect. *Aquaticiles*)
- 7'. Fruit oblong, aerial (plants growing in swamps); pileus distinct *P. rolloitii* (sect. *Lonchostigma*)

STAMINATE PLANTS

1. Peduncle hispid *P. imerinensis* (sect. *Imerinenses*)
- 1'. Peduncle glabrous 2
2. Leaves dimorphic; inflorescences born only on lateral branches sect. *Acanthostyla*
- 2'. Leaves uniform in structure; inflorescence terminal 3
3. Stamens always fused, ramified 4-7; filaments thin *P. rolloitii* (sect. *Lonchostigma*)
- 3'. Stamens sometimes free, if ramified 1-3; filaments thick *P. peyrierasii* (sect. *Aquaticiles*)

Acknowledgements

The authors would like to thank Prof. Philippe KÜPFER and Kim-Lang HUYNH for their help during the study, the Botanical and Zoological Park of Tsimbazaza and ANGAP (Association Nationale de Gestion des Aires Protégées) in Antananarivo for facilities in Madagascar, the DEF (Département des Eaux et Forêts) office in Maroantsetra for facilities in the field, Michelle VLIMANT for assistance with the electron microscopy, Sébastien WOHLHAUSER for assistance in the field and fruitful discussions on Malagasy Pandanaceae, Jason R. GRANT for linguistic corrections, Ernest FORTIS and Anouk BÉGUIN for technical support, and Ali MEZOUAR for the drawings.

REFERENCES

- CALLMANDER M.W. 2001. — *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. *J. Linn. Soc., Bot.* 137: 353-374.
- GUILLAUMET J.-L. 1973. — Formes et développement des *Pandanus* malgaches. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 28: 495-517.
- HAQ B.U., HARDENBOL J. & VAIL P.R. 1988. — Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles: 71-108, in WILGUS C.K., HASTINGS B.S., POSAMENTIER H., WAGONER J.V., ROSS C.A. & STC. KENDALL C.G. (eds.), *Sea level changes: an integrated approach*. Special Publ. 42, Soc. Econ. Paleont. Mineral., Tulsa, Oklahoma.
- HUYNH K.-L. 1971. — The application of acetolysis for realising leaf cuticular membranes of *Pandanus* in taxonomic studies. *Stain Techn.* 46: 227-232.
- HUYNH K.-L. 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* I. Aperçu général. *Bot. Jahrb. Syst.* 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. *Beitr. Biol. Pflanzen* 53: 447-471.
- HUYNH K.-L. 1979a. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* VI. 1. Partie systématique. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* VI. 2. Considérations sur *P.* subg. *Vinsonia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 473-517.
- HUYNH K.-L. 2000. — The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (Part 5). *Bull. Soc. Neuch. Sci. Nat.* 123: 27-35.
- KOECHLIN J. 1972. — Flora and vegetation of Madagascar: 145-199, in BATTISTINI R. & RICHARD-VINDARD G. (eds.) *Biogeography and ecology in Madagascar*. W. Junk publishers, the Hague.
- MARTELLI U. 1907. — *Pandanus*. Nuove specie. Manipulo II. *Webbia* 2: 423-439.
- MARTELLI U. 1913. — Enumerazione delle "Pandanaceae" II. *Pandanus*. *Webbia* 4: 5-105.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. — Les Pandanacées récoltées par PERRIER DE LA BATHIE à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, Sér. B, Biol. Vég. 3: 1-174
- SCHATZ G.E. 1996. — Malagasy/Indo-australo-malésien phytogeographic connections: 73-83, in LOURENÇO W.R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- STONE B.C. 1970a. — New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE B.C. 1970b. — Observations of the genus *Pandanus* in Madagascar. *J. Linn. Soc., Bot.* 63: 97-131.
- STONE B.C. 1974. — Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459-540.
- STONE B.C. & GUILLAUMET J.-L. 1972. — Un nouveau *Pandanus* (Pandanaceae) sub-aquatique de Madagascar. *Adansonia*, n.s. 12: 525-530.

*Manuscript received 5 June 2002;
revised version accepted 15 October 2002.*

Article VIII

Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St. John (Pandanaceae) à Madagascar.

M.W. Callmander & M.O. Laivao

Botanica Helvetica 112 (1): 47-67.

Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St. John (Pandanaceae) à Madagascar

M.W. Callmänder & M.O. Laivao

Laboratoire de botanique évolutive, Université de Neuchâtel.

Abstract

Callmänder M.W. & Laivao M.O. 2001. Revision of *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St. John (Pandanaceae) in Madagascar. Bot. Helv. 112/1: 47-67.

Pandanus sect. *Dauphinensia*, one of the four non-endemic sections of the genus *Pandanus* in Madagascar, is revised taxonomically, as a result of investigations in herbaria and in the field and of using leaf micromorphology, pollen morphology (SEM) and floral morphology. Six species of the section are recorded for Madagascar. A new species, *P. kimlangii*, is described. A key to the Madagascan species of the section is proposed. A phytogeographic approach of the species of the section is attempted.

Key words: *Pandanus*, sect. *Dauphinensia*, Madagascar, phytogeography, taxonomy

Introduction

Le genre *Pandanus* à Madagascar est représenté à l'heure actuelle par 109 espèces, réparties dans 17 sections. La section *Dauphinensia* est l'une des quatre sections non endémiques de l'île. On y trouvait 8 espèces malgaches (*P. centrifugalis*, *P. circularis*, *P. concretus*, *P. dauphinensia*, *P. erectus*, *P. karaka*, *P. linguiformis*, et *P. spicatus*) et 2 extra-malgaches (*P. rabaensis*, Kenya, Tanzanie; *P. conglomeratus*, île Maurice, vraisemblablement éteint)(Fig. 1).

La section *Dauphinensia* est caractérisée par une infrutescence plurisyncarpique. Les drupes sont normalement multicarpellées à stigmates réniformes disposés généralement sur un cercle ou un polygone sur la partie apicale largement convexe du pileus. Ce sont de grands arbres, à ramification dichotomique, pouvant atteindre 15 m, dont le port correspond au modèle de Leeuwenberg (Guillaumet 1974). La feuille, très coriace, possède à sa base, deux auricules typiques qui permettent de reconnaître cette section grâce à son appareil végétatif.

Pour les espèces malgaches de la section *Dauphinensia*, les caractères taxonomiques utilisés pour distinguer les espèces sont fragiles. En effet, certaines espèces ont été décrites sur la base du nombre de stigmates, de la longueur des drupes et de la dimension des feuilles. Ces caractères quantitatifs sont importants, mais ils varient sur un même individu. Ils sont donc particulièrement difficiles à utiliser sur des échantillons d'herbier qui ne conservent souvent qu'une feuille. Entre espèces, les dimensions se recoupent bien souvent. Stone (1970a et b) pensait aussi que plusieurs espèces malgaches devraient être mises en synonymie. Le nombre réel d'espèces restait à établir.

Pour le continent africain, où quatre espèces ont été décrites dans la section *Dauphinensia* (*P. engleri*, *P. goetzei*, *P. stuhlmannii*, et *P. rabaiensis*), Beentje (1993) les a réduites au seul *P. rabaiensis*.

La présente révision est fondée sur la comparaison des échantillons conservés dans les herbiers de Florence (FI), Genève (G), Kew (K), Paris (P) et Tananarive (TAN), ainsi que sur nos propres récoltes à Madagascar. Plusieurs caractères ont pu être mis en évidence, en particulier ceux fournis par la micromorphologie foliaire et les fleurs mâles, décrites pour la première fois. Le nombre d'espèces malgaches de la sect. *Dauphinensia* est réduit à 6 dont deux sont connues par leurs plantes femelles et mâles.

Méthodes

Le matériel a été récolté sur le terrain lors de nombreuses missions réalisées entre 1996 et 2000 à Madagascar. Les figures ont été réalisées à partir de nos récoltes, sauf mention spéciale (cf. légendes). Pour l'observation de la micromorphologie foliaire, des fragments de feuilles ont été acétolysés selon la méthode décrite par Huynh (1971). Pour l'observation au microscope électronique à balayage (Philipps XL 20), les grains de pollen ont préalablement été soumis à l'acétolyse, séchés (au point critique) puis recouverts d'une couche d'or de 23 μm .

Taxonomie

Pandanus sect. *Dauphinensia* St. John, Pacific Sci. 14: 228 (1960).

Infrutescence polysyncarpique; 1 à plusieurs carpelles par drupe; drupe entière possédant un apex convexe; stigmates répartis sur un cercle ou un polygone apical (rarement centraux); feuille coriace, possédant deux auricules marquées à sa base; arbre à ramification dichotomique, du modèle de Leeuwenberg. **Type:** *P. dauphinensis* Martelli.

Clés des espèces malgaches de la section *Dauphinensia*

1. Drupes uniloculaires, à stigmate oblique ressemblant à une langue, marginal (Nord-Est et Nord-Ouest).....*P. linguiformis*
- 1a. Drupes pluriloculaires (très rarement monoloculaires), à stigmates différents.....2
2. Drupes 13-24 mm, forêts d'altitude (1000-1600 m).....3
- 2a. Drupes plus grandes (jusqu'à 4.5 cm), forêts côtières.....4
3. Syncarpe aplati dorso-ventralement, rougeâtre à maturité; stigmates subsessiles arrangés de façon désordonné sur le sommet de la drupe. (Montagne d'Ambre).....*P. spicatus*.
- 3a. Syncarpe élargi à la base, vert à maturité; stigmates sessiles, plans, arrangés à la périphérie de la drupe. (côte Est).*P. kimlangii*
4. Pileus arrondi, bombé ou en casque.....5
- 4a. Pileus à sommet aplati.....6

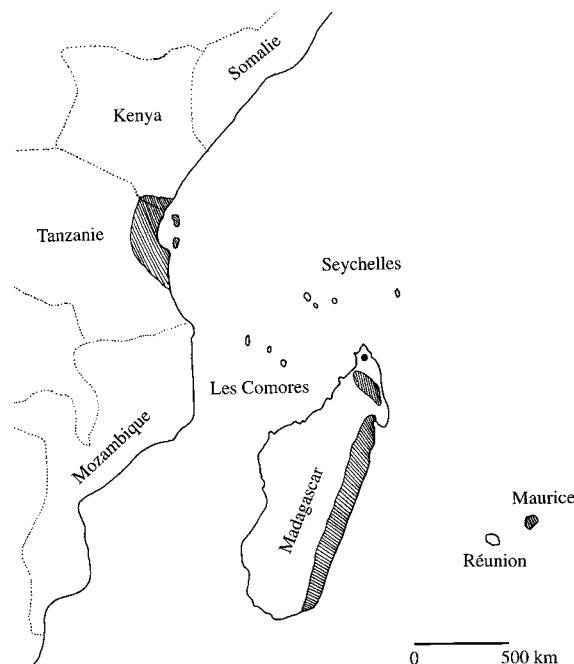


Fig. 1. Carte montrant la distribution de la sect. *Dauphinensia* à Madagascar, en Afrique et à l'île Maurice (hachuré).

5. Drupes 2.2-2.5 cm, pileus bombé en forme de casque; 3-9 stigmates (Région de Fort-Dauphin).....
*P. dauphinensis*
- 5a. Drupes 2.6-3 cm, pileus arrondi; 2-4 stigmates (Région de Maroantsetra)..*P. erectus*
6. Drupes 2.8-3 cm, syncarpe à 50-70 drupes (Centre Est).....*P. concretus*
- 6a. Drupes 3.5-4.5 cm, syncarpe à 35-45 drupes (Centre Nord-Est).....*P. concretus* subsp. *circularis*

Pandanus sect. *Dauphinensia* subsect. *Monocarpa* B.C. Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 537: Fig 29-30 (1974).

Drupe monocarpellée, style cylindrique antrorse, stigmate oblique ou vertical surélevé par rapport au pileus, généralement marginal. Infrutescence en épi, syncarpes nombreux (c. 18) ovoïdes à face adaxiale concave. **Type:** *Pandanus linguiformis* B.C. Stone

Pandanus linguiformis B.C. Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 537 (1974).

Arbre 3-10 m de haut, 20-30 cm de diamètre, à ramifications dichotomiques. Feuilles de 250-260 cm de long, 14 cm de large à la base, 16 cm au milieu, rétrécies progressivement jusqu'à son sommet, ensiformes, très coriaces et non flagellées, possédant deux grandes auricules à la base; épines marginales et dorsales antrorses. Infrutescence polysyncarpique possédant 14 syncarpes aplatis ventralement à section subtrigone, disposés en spirale. Syncarpes sessiles, brunâtres à maturité, atteignant 10-12 cm de long et 5 cm de large, aplatis et concaves dans la partie adaxiale, réunissant entre 100-150 drupes; trognon 65-90 mm de long, 17-35 mm de largeur et 15 mm d'épaisseur; pédoncule de 40 cm de long avant le premier syncarpe, 5 cm de diamètre dans sa partie la plus large, 3.5 cm à la base, trigone. Drupes 10-13 x 4.5-5 mm; pileus court pyramidal convexe; stigmates 1 rarement 2 (généralement marginaux), subréniformes, surélevés du pileus et orientés de façon oblique; style cylindrique antrorse; endocarpe osseux, ovoïde, occupant au maximum 12 x 4 mm de la drupe; loge séminale 5-7 mm de haut et 3.5-4 mm de largeur; mésocarpe supérieur caverneux jusqu'à 1 mm de hauteur et 3 mm de largeur, mésocarpe inférieur fibreux et bref.

Type: Guillaumet 4133 (holo- KLU; iso- P, TAN), Réserve du Marojejy (nord-est), forêt de montagne, alt. 1300 m, 3.12.1972.

Autre matériel: Callmander, Wohlhauser, Rakotomamojy & Andrianjaka M0156 (SW 367) (NEU, G, TAN), Réserve de Manongarivo, 14°01'13" S, 48° 25'38" E, bordure de crête en forêt de montagne, alt. 1660 m, 22.11.2000.

Cette espèce est très particulière dans la section *Dauphinensia*. Stone (1974) a eu raison de créer pour cette espèce une sous-section qui se distingue des autres sous-sections par la forme et la position du style et du stigmate ainsi que par la micromorphologie foliaire. Les caractères diagnostiques sont la drupe uniloculaire (Fig. 18 & 20), de dimension réduite (10-13 mm x 4.5-5 mm), à pileus court pyramidal; le syncarpe concave dans sa partie adaxiale (Stone 1974: 538, Fig. 29a), à drupes très nombreuses (jusqu'à 150) à style cylindrique, antrorse (Fig. 17) possédant un seul stigmate, souvent marginal (Fig. 19a), rarement 2, subréniforme, surélevé par rapport au pileus et orienté de façon oblique (Fig. 17 & 19b); la micromorphologie foliaire: stomates de la classe IIa (définie par Huynh 1974), zonation abaxiale nulle, tissu spongieux adaxial virtuellement nul.

Ces caractères tendent à isoler *P. linguiformis* au sein de *Pandanus* sect. *Dauphinensia*. En revanche, l'auricule marquée, présente à la base de la feuille, l'infrutescence polysyncarpique

ainsi que l'architecture à ramifications dichotomiques correspondent bien aux caractères distinctifs de la section *Dauphinensia*.

Pandanus spicatus, endémique de la Montagne d'Ambre au nord de l'île (Fig. 2f), semble offrir le plus d'affinités morphologiques avec *P. linguiformis*. En effet, *P. spicatus* possède aussi des styles légèrement surélevés par rapport au pileus (comparer Fig. 27 et 28) aplati ventralement mais ses drupes ne sont (presque) jamais uniloculaires (Fig. 7c). Ces deux espèces sont allopatriques: *P. linguiformis* pousse en altitude dans les massifs du Marojejy et de Manongarivo (Fig. 2g) alors que *P. spicatus* est endémique de la montagne d'Ambre (Fig. 2f).

À l'état végétatif, il est d'ailleurs difficile de les identifier. Tous deux appartiennent au modèle de Leeuwenberg, mais *P. spicatus* est souvent de taille plus réduite (Fig. 25).

***Pandanus* sect. *Dauphinensia* subsect. *Kimlangii* Callmander & Laivao, subsect. nov.**

Syncarpia ovoidea, basi latae, apice angustae. Drupae 15-22 mm longae, compressae, in quarta supera liberae, in parte connata pyramidales 4-5 angulosae; stigmatibus (1-) 2-3, sessilibus, hipocrepiformibus vel deltoideis, in margine apicis pilei positus. Type: P. kimlangii Callmander & Laivao.

***Pandanus kimlangii* Callmander & Laivao, sp. nova**

SYN. *P. karaka* sensu Stone (1970: 127, Fig. 4a-e) non Martelli (1913: 417-418).

Arbor 6-7 m alta, monocaulis, 19-23 cm diametens, radicibus gralliformibus destituta. Folia ensiformia, 220-240 cm longa, 12-16 cm lata in medio, in basi amplexicaulia; vagina 22-24 cm longa 19-22 cm lata, marginibus firmiter auriculiformibus ad 1.5 cm latis, deinde lamina ad 22 cm lata, 0.5-1 cm crassa, rigida. Infructescentia terminalis, erecta, cum 13 syncarpiis spicata; syncarpiis 8.5-14 cm longis, 5.5-7.5 cm latis, ovoideo-compressis; drupis multis, compressis, 15-22 mm longis, 10-18 mm latis, 7-12 mm crassis, in quarta supera liberis, in parte connata pyramidalibus 4-5 angulosis; stigmatibus (1-) 2-3, marginalibus, hipocrepiformibus vel deltoideis; endocarpio 10-15 mm longo in axe, 11 mm lato in tertia supera ibi latissimo, apice 2-5 mm a basi stigmatum distanti; loculis seminalibus ovoideis, 6-8 mm altis, 2-4 mm latis; mesocarpio fibroso.

Arbre monocaule, 6-7 m de haut, à stipe de 19-23 cm de diamètre, muni de peu d'épines, dépourvu de racines-échasses. Feuilles ensiformes, de 220-240 cm de longueur et 12-16 cm de largeur, graduellement rétrécies jusqu'au sommet; gaine munie d'auricules de 22-24 cm de longueur et 19-22 cm de largeur; limbe coriace à veines longitudinales visibles sur les deux faces, saillantes à la base des auricules; veines transversales peu apparentes; épines présentes sur toute la marge sauf sur les 28 cm inférieurs, offrant une alternance de deux épines longues et une épine plus petite, longues de 4-5 mm et espacées 1-3 mm dans le tiers inférieur puis diminuant de longueur en s'écartant vers l'apex, puis à nouveau serrées dans le tiers supérieur; épines costales présentes dans les 2/3 supérieurs de la feuille; bractées ensiformes, denticulées aux marges et sur la nervure médiane. Infrutescence polysyncarpique. Syncarpes ovoïdes-allongés, de 8.5-14 cm de longueur et 5.5-7.5 cm de largeur et 4-5 cm d'épaisseur; 12 syncarpes aplatis dorso-ventralement et un petit syncarpe au sommet (en tout 13 syncarpes), diminuant de taille en allant vers le sommet, élargi à la base, sessile; trognon 7-12 cm de longueur et 2,5-3 cm de largeur et 1-1.2 cm d'épaisseur, élargi à la base; pédoncule trigone de 15-20 cm de longueur et 4-7 cm de largeur. Drupe aplatie, 13-24 mm de longueur, 10-18 mm de largeur et 7-12 mm d'épaisseur; pileus court, partie connée de forme pyramidale; stigmates 2-3, sessiles, rarement 1, reliés par des crêtes au sommet de la drupe; au centre de ces crêtes, il y a une dépression; endocarpe 10-15 mm de longueur axiale, 11 mm de largeur dans le tiers supérieur, là où il est le plus large, à apex distant de 2-5 mm de la base des stigmates; loges séminales ovales de 6-8 mm de hauteur et 2-4 mm de largeur; mésocarpe fibreux.

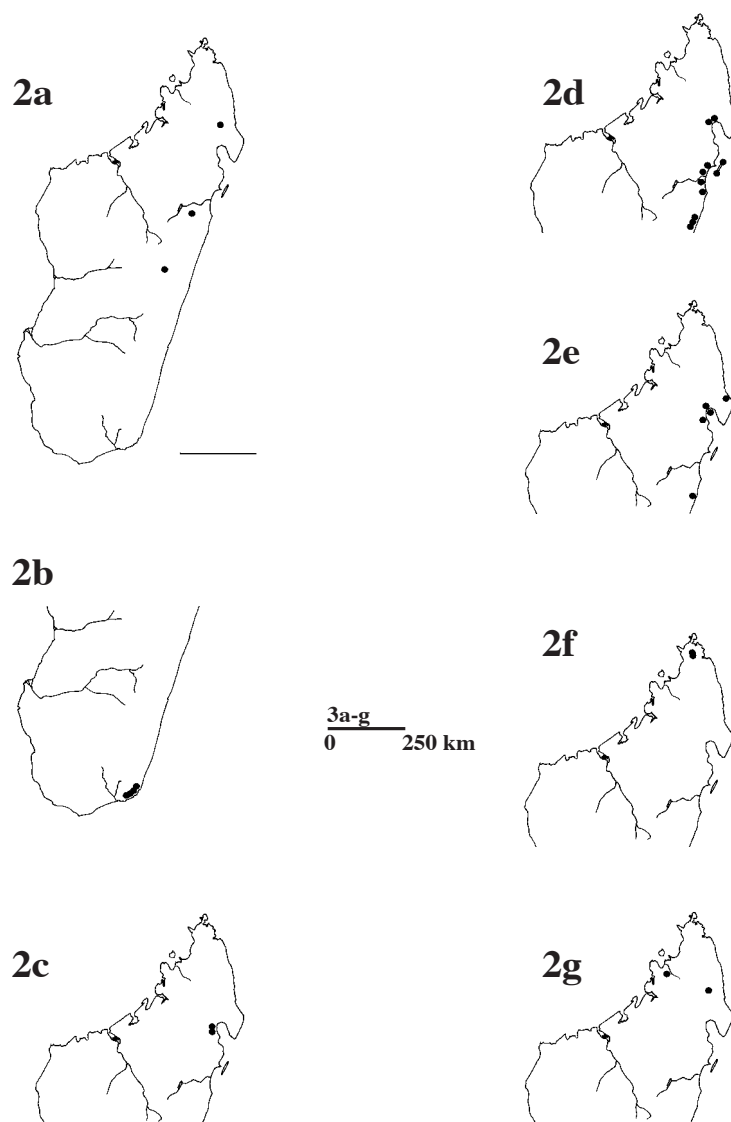


Fig. 2. Carte de Madagascar montrant les lieux de récolte d'espèces malgaches de *Pandanus* sect. *Dauphinensia*. **2a:** *P. kimlangii*. **2b:** *P. dauphinensis*. **2c:** *P. erectus*. **2d:** *P. concretus*. **2e:** *P. concretus* subsp. *circularis*. **2f:** *P. spicatus*. **2g:** *P. linguiformis*.

Type: Callmander, Laivao & Wohlhauser M033 (holo- NEU; iso- TAN, G), Réserve de Zahamena, 17°31'28" S, 48°45'29" E, alt. 1210 m, forêt dense, sommet d'une colline, 24.7.1997.

Autre matériel: Laivao & Callmander M061 (NEU, TAN), Réserve du Marojejy, 14°25'52" S, 49°45'41" E, alt. 840 m, proche du camp 2, en forêt dense d'altitude, 9.11.1998. Stone 7850 (KLU, BISH), centre-est entre Moramanga et Anosibe, native forest, altitude 100 m, vieux fruit, 18.3.1968. Stone 7892 (KLU, BISH, US & TAN), centre-est, sud de Moramanga, forêt primaire, 28.3.1968.

Cette espèce ainsi que la sous-section monospécifique qu'elle typifie sont dédiées au Dr. Kim-Lang Huynh, excellent spécialiste des *Pandanus* et de la famille des Pandanaceae, dont les travaux ont ouvert

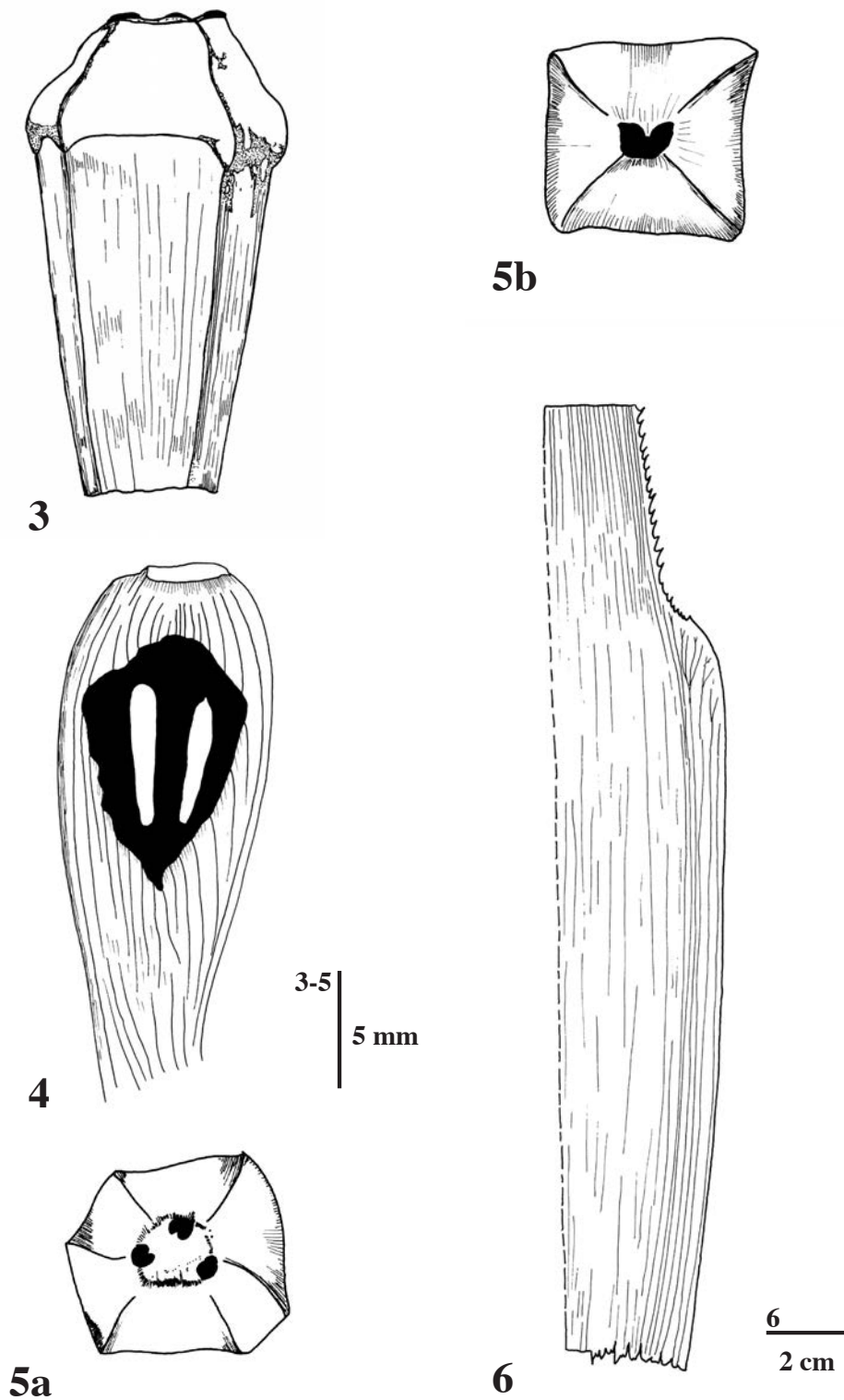


Fig. 3-6. *Pandanus kimlangii* (dessin d'après Stone 1974). **3:** Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus, les stigmates (noir). **4:** Coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir), le mésocarpe (hachuré). **5a, b:** vue apicale de deux drupes, à 3 stigmates et 1 stigmate respectivement, **6:** Moitié de la partie basale d'une feuille montrant l'auricule caractéristique.

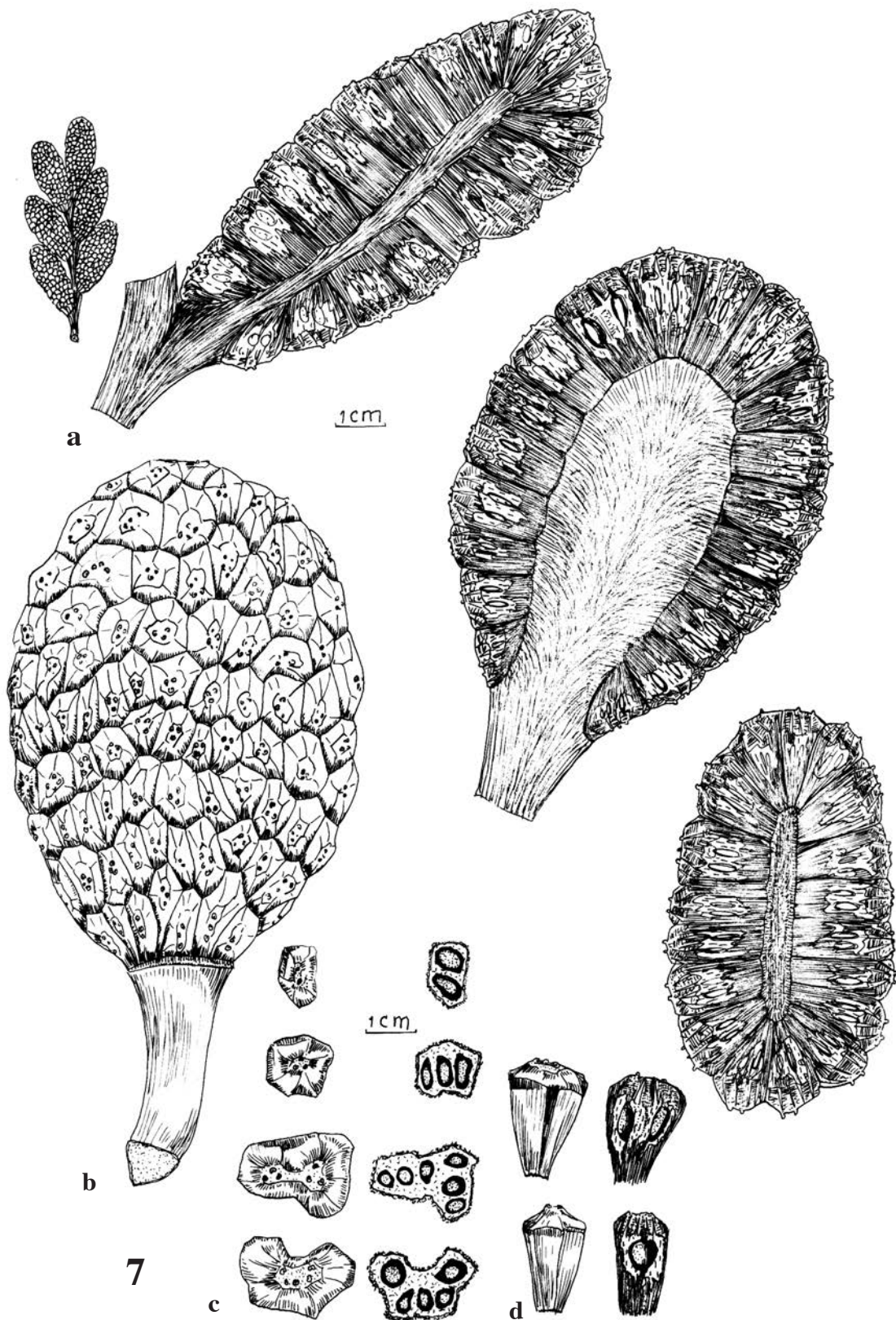


Fig. 7. *Pandanus spicatus* (Callmänder M044). **7a:** Coupes latéro-longitudinale, médio-longitudinale, et médio-transversale d'un syncarpe montrant sa forme aplatie dorso-ventrale. **7b:** Vue latérale d'un syncarpe montrant son grand nombre de drupes. **7c:** Drupes en vue apicale et en coupe transversale. **7d:** Drupe en vue latérale et en coupe longitudinale, montrant le pileus court et aplati.

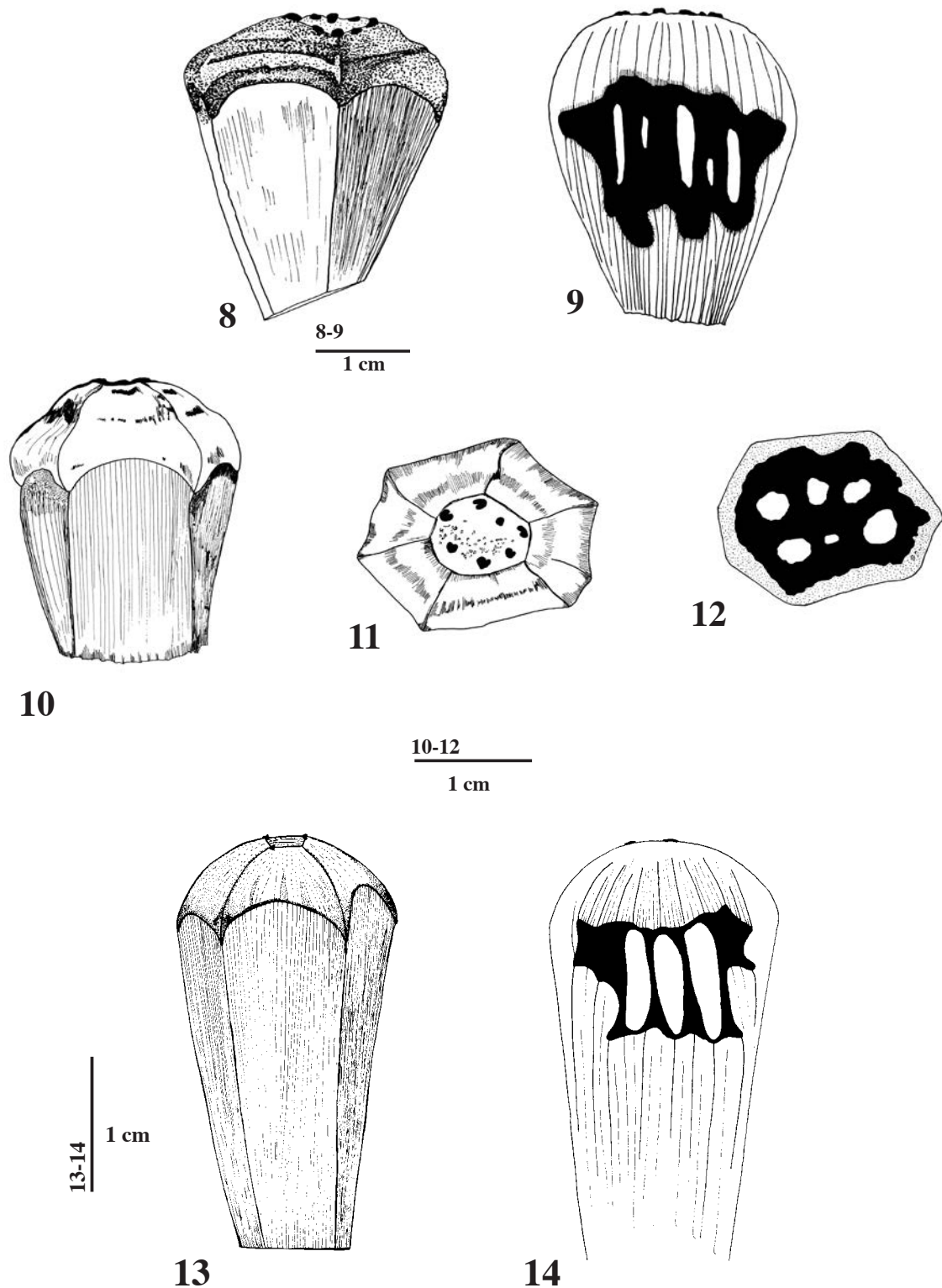


Fig. 8-12. *P. concretus* (8, 9), *P. dauphinensis* (10-12) (dessin d'après Stone 1974) et 13, 14. *P. erectus* (Callmander & Bemandiny M074A). 8: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). 9: Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré). 10: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). 11: Drupe en vue apicale. 12: Coupe transversale d'une drupe montrant ses nombreuses loges à l'intérieur de l'endocarpe (noir). 13: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). 14: Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré).

de nouvelles perspectives taxonomiques, en recourant notamment à la micromorphologie foliaire, la palynologie et l'étude approfondie de la fleur mâle.

Les échantillons Stone 7850 et Stone 7892 mentionnés ci-dessus ont été identifiés par Stone (1970) comme étant *P. karaka*, espèce qu'il classe dans la section *Dauphinensia*. En réalité, *P. karaka* relève de la section *Martellidendron* (Callmander 2001). En effet, lors de notre visite à l'herbier de Florence, nous avons pu étudier le type de *P. karaka* (Rollot 3). Ce dernier comprend des drupes à deux stigmates plans opposés en croix; et en coupe longitudinale, l'endocarpe est interrompu en son centre, entre les loges séminales, par un faisceau de fibres provenant du mésocarpe. De plus, la feuille coriace de l'échantillon Rollot 3 ne possède pas les auricules typiques de la section *Dauphinensia*. Par contre, les échantillons Stone 7850, 7892, qui ont été récoltés dans les forêts de la région de Moramanga, appartiennent à la nouvelle espèce que nous décrivons ici à partir de notre récolte dans la réserve de Zahamena (escarpement centre-est) dans le même type de forêt.

Au sein de la section, *P. kimlangii* est la troisième espèce montagnarde connue, les deux autres étant *P. linguiformis* et *P. spicatus*. Elle est bien caractéristique et ne peut pas être confondue avec d'autres espèces. Son appartenance à la section *Dauphinensia* est indiquée par sa feuille élargie à la base par deux membranes en forme d'auricule (Fig. 6), par son infrutescence plurisyncarpique, par ses drupes à stigmates répartis à la périphérie de la partie apicale du pileus (Fig. 5a), ainsi que par son architecture (Fig. 26).

P. kimlangii n'a que peu d'affinités avec les espèces côtières de la sous-section *Dauphinensia*. Sa drupe est petite : au maximum 24 mm de hauteur et 10-18 mm de largeur contre, au minimum, 28-30 mm x 22-28 mm pour les espèces côtières. Les syncarpes, élargis à la base, ainsi que le grand nombre de drupes (environ 180) contrastent aussi nettement avec les syncarpes ovoïdes-allongés de moins d'une centaine de drupes du groupe côtier.

En revanche, *P. kimlangii* paraît plus proche des espèces d'altitudes, *P. spicatus* et *P. linguiformis*. De *P. spicatus*, il diffère par ses stigmates réniformes, au nombre de 1-2 rarement 3 ou plus (Fig. 3, 5a et 5b), appliqués contre le sommet de la drupe, et par un trognon subcylindrique suivant la forme de sa drupe lancéolée mais légèrement élargie à la base (Fig. 31). *P. spicatus* possède des drupes proches en dimensions mais différentes par les stigmates (stigmates surélevés, souvent plus de trois, Fig. 7c, 7d et 27); de plus, ses drupes sont souvent fusionnées, et les syncarpes sont souvent comprimés (Fig. 7a), ce qui résulte en un trognon subtriangulaire très nettement aplati (Fig. 7b); et cette forme se retrouve sur son syncarpe (Fig. 30).

Pandanus kimlangii se distingue plus facilement de *P. linguiformis*, notamment par des syncarpes subovales, élargis à la base, une drupe pluriloculaire (Fig. 4) et à stigmates plans (Fig. 3). Chez *P. linguiformis*, qui est ainsi nommé par Stone (1974) en référence à ses stigmates surélevés en forme de langue (Fig. 17 et 19b), les drupes sont toujours uniloculaires (Fig. 18 et 20); ses syncarpes sont concaves sur la face ventrale.

Pandanus kimlangii possède un appareil stomatique à papilles polaires ramifiées plusieurs fois (Fig. 38) correspondant à la classe V de Huynh (1974). Cette espèce est la plus répandue des espèces d'altitude avec une répartition dans les forêts d'altitude des chaînes longeant la côte Est (Fig. 2a). Il ne serait pas étonnant de le retrouver plus au sud dans le même type de forêt.

Pandanus* sect. *Dauphinensia* subsect. *Saintjohnii* Callmander, **subject. nov.*

A subsectione typica foliis et syncarpiis rubentibus; syncarpiis dorso ventraliter complanatis; stigmatibus 3-5, reniformibus vel ellipticis, subsessilibus, horizontalibus, in apice pilei inordinatim posititis, differt.

Type: *P. spicatus* St. John.

Cette sous-section est dédiée à Harold St. John qui a décrit plusieurs espèces de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* ainsi que la section qui les réunit.

Pandanus spicatus St. John, Pacific Sci. 12, 126 & 129: Fig. 260a-l, 261 (1968).

Arbre épineux 3-8 m de haut, 15-32 cm de diamètre, ramifié dichotomiquement. Feuilles vert foncé, 220-240 cm de long et 12.5-14 cm de large, rétrécies progressivement jusqu'au sommet, à apex solide, triangulaire, possédant deux grandes auricules (33-38 x 22-25 cm), à base rougeâtre; épines marginales et dorsales antrorsées. Infrutescence polysyncarpique possédant 12-17 syncarpes aplatis dorso-ventralement et se collant les uns aux autres. Syncarpes à maturité rougeâtres (pour les inférieurs) et vert foncé pour les supérieurs, jusqu'à 9 cm de long et 7 cm de diamètre, subtriangulaires, comprimés; trognon 60-65 mm de longueur, 35-40 mm de largeur et 10-11 mm d'épaisseur; pédoncule 20-30 cm de longueur. Drupes 15-25 mm de longueur, 16-24 mm de largeur, et 7-16 mm d'épaisseur; pileus court (8 mm) et aplati au sommet; stigmates 3-5, réniformes et subsessiles (légèrement surélevés par rapport au pileus), souvent localisés sur le sommet plat de la drupe de façon anarchique, 2-2.5 mm de largeur; souvent 4 loges par drupe, rarement 2 loges; endocarpe central, 10 mm de long, osseux, latéralement 1.5-2 mm d'épaisseur, possédant une projection vers sa partie apicale (stigmates); mésocarpe supérieur avec des fibres longitudinales; mésocarpe inférieur fibreux et charnu.

Type: St. John 26577 (holo- BISH; iso- FI, TAN, G), Réserve de la Montagne d'Ambre, 7 km au sud-ouest de Joffreville, forêt dense humide, altitude 1000 m, 14.9.61.

Autre matériel: Callmander M044 (NEU, TAN), Réserve de la Montagne d'Ambre, 12°31'55" S, 49°10'32" E, altitude 990 m, bord du chemin menant au petit lac, 28.8.97.

Pandanus spicatus a été décrit par St. John (1968) sur la base de vieilles drupes tombées au sol. Sa redécouverte en 1997 (Callmander M044) a permis de confirmer son isolement taxonomique. Son infrutescence est, en effet, unique en ce sens que les syncarpes rougeâtres sont écrasés les uns contre les autres, et ont par conséquent une forme subtriangulaire, nettement observable sur les syncarpes basaux (Fig. 30). De plus, les stigmates légèrement surélevés par rapport au pileus sont uniques (Fig. 27). Seul *P. linguiformis* possède de tels stigmates mais ceux-ci sont carrément obliques et souvent en position marginale et les drupes (non fusionnées) sont toujours uniloculaires (Stone 1974) (cf. discussion suivant la diagnose de *P. linguiformis*).

Au point de vue micromorphologique, *P. spicatus* s'éloigne des autres espèces de la section, tel que Huynh (1979b) propose un rang de série à cette espèce afin de souligner son isolement taxonomique. C'est la seule espèce de la section à posséder des stomates de la classe I (Fig. 36) selon la classification de Huynh (1974). Sa micromorphologie foliaire accentue son isolement taxonomique. C'est pour souligner cet isolement que la sous-section *Saintjohnii* est décrite.

Pandanus sect. *Dauphinensia* subsect. *Dauphinensia* B.C Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: (1974).

Syncarpes ovoïdes à tubulaires munis de moins de 50-80 drupes; drupes 25-45 mm de hauteur et 22-35 mm de largeur; stigmates (2), 3-12, toujours logés à la périphérie d'un polygone apical; cellules polaires des stomates normalement monocéphales. Fleurs mâles à colonnes staminifères fusionnés soutenant des anthères, mucronées. **Type:** *Pandanus dauphinensis* Martelli.

Pandanus dauphinensis Martelli, Mém. Inst. Sci. Madagascar sér. B (Biol. Vég.) 3 (1): 38, 1951: Fig. 5.

Arbre 3-8 m de haut, 15-20 cm de diamètre, rameux dès la base, 7-8 rameaux en gros bouquet. Feuilles 130-270 cm de longueur, 16-18 cm de largeur à la base, 10-11 cm au milieu, très coriaces sur tout le limbe. Infrutescence terminale en épi, 7-11 syncarpes sessiles, rapprochés, ascendants. Syncarpes 17-21 cm de long, 6-7.5 cm de diamètre, cylindriques, contenant 80-90 drupes; trognon charnu et fibreux, 15-25 cm de diamètre, cylindrique; pédoncule de 40-50 cm de long, 5.5 cm de diamètre à l'apex, trigone. Drupes 22-25 mm de hauteur, 16-23 mm de largeur et 14-22 mm d'épaisseur; pileus hexagonal, pyramidal ovoïde à partie apicale concave; stigmates 3-7, toujours à la périphérie, 1-2 mm de large, réniformes à elliptiques; endocarpe infra médian, osseux, 12-15 mm de longueur axiale, latéralement 1.5-3 mm d'épaisseur; mésocarpe inférieur fibreux et charnu. Inflorescence mâle blanchâtre; pédoncule 30-35 cm, 3-4 cm de diamètre à l'apex, épis basaux les plus longs 15-18 x 3-3.5 cm, les terminaux 10 cm de longueur; bractée basale stérile 68 cm de long, 6-8 cm dans la partie la plus large, à veines longitudinales visibles aux deux faces dans le tiers inférieur, densément armée aux marges et sur la nervure médiane dans les deux tiers supérieurs, rétrécissant progressivement vers l'apex. Très nombreuses fleurs par épi; fleurs pédicellées, résultant de la fusion des filets staminaux; colonne staminifère 14-16 mm de hauteur, 2 mm de largeur, renflé dans sa partie apicale (2.5 mm de largeur); anthères 1.5-1.8 x 0.3-0.7 mm, 10-20 anthères mucronées, sessiles par fleur. Pollen échinulé de forme subsphérique, 20-22 x 14-16 μm , à spinules courtes de longueur d'environ 1.2-1.4 μm .

Type: Perrier 11888 (holo- P; iso- FI), Bas Matitanana, à Mananjary, c'est l'espèce la plus répandue sur les dunes de la côte littoral de Fort-Dauphin, 10. 1911.

Autre matériel: Callmander & Randrihasipara M088 (NEU, TAN), St Luce, 24°46'59" S, 47°11'54" E, altitude 5 m, bord de mer sur rocher, 80 km est de Fort de Fort-Dauphin, 4.2.1999. Guillaumet 3850, Manantenina (Sud), forêt sur sable, 6.7.1967. St. John 26579 (BISH), 2 km au nord de Fort-Dauphin, broussaille sur des dunes sableuses, alt. 10 m, 22.9.1961.

Cette espèce endémique des régions côtières de Fort-Dauphin est proche des espèces côtières du nord. La découverte de sa fleur mâle permet de la différencier avec certitude des autres espèces de la sous-section et de son espèce la plus proche, *P. concretus*.

De *P. concretus* s. l., *P. dauphinensis* diffère par des syncarpes tubulaires, munis de 80-90 drupes et arrangés de façon presque symétrique sur le pédoncule (Fig. 29), des drupes à pileus bombé ou arrondi (Fig. 10), à 3-7 stigmates réniformes (Fig. 11) et souvent autant de loges (Fig. 12). *P. concretus* s. l. possède, en effet, des syncarpes ovoïdes (munis de 35-50 drupes) (Fig. 32), arrangés en spirale autour du pédoncule (Fig. 33), des drupes à pileus présentant des côtes saillantes et à sommet aplati, de forme pyramidale élevé, à 5-7 stigmates réniformes. De plus, *P. concretus* s.l. possède des fleurs mâles à anthères soutenues par un filet distinct (1-2

mm) (Fig. 22) et non sessile (Fig. 21) comme chez *P. dauphinensis*. Son architecture est moins ramifiée (comparer Fig. 23 et 24). Le pollen est, par contre, proche morphologiquement. Il est échinulé (Fig. 34 et 35) et proche de *P. conglomeratus* (syn. *P. reflexus*) (Huynh 1980). Il varie donc peu, comme au sein de tout le sous-genre *Vinsonia*.

Pandanus erectus St. John, Pacific Sci. 12, 123 & 125: Fig 258 a-j, 259 (1968).

Arbre 15 m de hauteur, 25 cm de diamètre, tronc droit, peu (ou pas) ramifié. Feuilles 3-3.25 m de longueur, 15-16 cm de largeur, coriaces, rigides, élargies en auricules à la base, se rétrécissant progressivement dans le dernier tiers, non flagellées. Infrutescence en épi, terminale, munie de 10 syncarpes, pédoncule 53 cm de longueur, 6 cm de diamètre à l'apex, trigone. Drupes 2.6-3.1 cm de longueur 1.5-2.2 cm de largeur et 1.4-1.9 cm d'épaisseur; pileus suborbiculaire, arrondi, partie apicale concave, 6.8 mm de largeur, polygonale ou elliptique; stigmates (2-) 3-4, à la marge du disque apical, 1 mm de largeur, elliptiques; endocarpe 15 mm de longueur, supramédian, osseux; loge séminale 5-6 mm de longueur axiale; mésocarpe fibreux.

Type: St. John 26567 (holo- BISH), Varingohitra, 5 km au sud de Maroantsetra, forêt secondaire. 5m alt; 3. 9.1961.

Autre matériel: Callmander & Bemandiny M074A (NEU, TAN), Maroantsetra, 15°27'53" S, 49°40'33" E, alt. 5 m, forêt littorale sur sable, 3.12.1998.

Pandanus erectus n'est connu que par deux échantillons récoltés près de Maroantsetra (Fig. 2c). Il est très proche de *P. concretus* s. l. mais certains caractères l'en différencient: sa drupe possède un pileus en forme de casque arrondi (Fig. 13) et ne possède que très peu de stigmates (2 à 3) de dimension réduite (1mm). Sa micromorphologie foliaire est proche de celle de *P. dauphinensis*, avec des cellules polaires à papille simple (Fig. 37 et 39) correspondant à la classe IIb de la classification de Huynh (1974). Son endocarpe (Fig. 14) et son architecture sont identiques aux espèces authentiques de la sous-section *Dauphinensia*. Mais ces caractères ne varient que très peu au sein de la section. Nous laissons *P. erectus* au rang d'espèce en espérant que la découverte de sa fleur mâle pourra élucider sa position taxonomique comme c'est le cas pour *P. dauphinensia* et *P. concretus* s. l.

Pandanus concretus Baker, J. Bot. Linn. Soc. 21: 448 (1885).

SYN. *Pandanus centrifugalis* St. John, Pacific Science 12, 116 & 118: Fig. 254a-h, 255a-b (1968).

Arbre ramifié, épineux de 3-5 m de haut, 10-20 cm de diamètre. Feuilles 180-200 x 10-12 cm, coriaces et vert foncé à la face supérieure, se rétrécissant progressivement jusqu'à la partie apicale, possédant deux auricules 19-22 cm de long et 12-15 cm de large. Infrutescence polysyncarpique, 6-8 syncarpes oblongs-ovoïdes. Syncarpes 130-165 mm de longueur, 75-85 mm de largeur, et 60-70 mm d'épaisseur, sessiles ou subsessiles, munis de 50-70 drupes; trognon de 10-12 cm de long et 10 mm de diamètre; pédoncule trigone, 33-37 cm de long et 25-35 mm d'épaisseur. Drupes 28-35 mm de longueur, 22-27 mm de largeur, et 10-20 mm d'épaisseur, drupes apicales les plus longues; pileus à côtes saillantes et à sommet aplati, de forme pyramidale élevée; stigmates 5-7, réniformes, se situant sur le pourtour de la surface plane du sommet du pileus; endocarpe localisé surtout dans la partie comprimée; mésocarpe assez

développé dans la partie libre de la drupe. Inflorescence mâle à 12-14 épis blanchâtres; pédoncule 15-20 cm de longueur; très nombreuses fleurs par épis; épis de la base 20 x 4 cm, les terminaux plus petits 8 x 2-3 cm; bractée à base membraneuse blanchâtre, ensiforme, partie terminale verte, les deux bractées basales stériles, la plus grande 55 cm de longueur, 6 cm dans sa partie la plus large, puis rétrécissant progressivement vers l'apex sur les 40 derniers cm. Fleurs mâles à colonne staminifère 12-15 mm de long et 1-1.5 mm de large, 10-14 étamines par fleur; anthères soutenues par un filet distinct (1-2 mm), mucronées. Pollen échinulé de forme subsphérique, 18-24 x 14-19 μm , à spinules d'environ 1.4-1.6 μm de longueur.

Type: Baron 2778 (holo- K), central Madagascar.

Autre matériel: Boiteau 1154 (P), Ambila-Lemaitso, sur sable, 7.10.1968. Callmander & Wohlhauser M025 (NEU, TAN), Ile Sainte-Marie, 16°43'39" S, 50°00'53" E, alt. 0 m, piscine naturelle, nord-est, grande population sur rocher, 4.7.1997. Guillaumet 2400 (P, TAN), Soanirana-Ivango, côte nord de Tamatave, 26.2.69. Guillaumet 2401 (P, TAN), Soanirana-Ivango, côte nord de Tamatave, 26.2.1969. Laivao M015 (NEU, TAN) près de Tamatave, 17°17' 09" S; 49°24' 22" E, alt. 0 m, bord de mer sur sable, 22.3.1997. St. John 26555 (BISH, holotype de *P. centrifugalis*), Ile Sainte Marie, Lambountsira, 4 km au sud d'Ambodifototra, alt. 4 m, 26.8.1961. St. John 26567 (BISH), Varingohitra, 5 km au sud de Maroantsetra, forêt secondaire, alt. 5 m, 3.11.1961. St. John 26566 (BISH), la même localité que St. John 26567. Stone 7807 (BISH, KLU, P, TAN, et US), Ambila-Lemaitso, centre-est, plage, altitude 20 m, 14.3.1968.

Pandanus concretus décrit succinctement par Baker (1885) possède, selon sa description, un seul syncarpe terminal. Cette affirmation est frappante, si l'on tient compte du caractère plurisyncarpique constant de l'infrutescence chez toutes les espèces existantes de la section. Le type (K) est constitué de 2 fragments de syncarpe et de parties terminales de feuilles. Après avoir récolté une dizaine de spécimens de la section *Dauphinensia*, nous sommes persuadés que *P. concretus* est une espèce à infrutescence plurisyncarpique comme Pichi-Sermolli le sous-entendait déjà: "...Je n'ai aucun argument pour réfuter ce qu'affirme Baker...mais je ne suis pas tout à fait convaincu que *P. concretus* ait le syncarpe solitaire. Pour moi il y a quelques doutes." (Martelli & Pichi-Sermolli 1951: 40); de même, ce doute a aussi été formulé par Stone (1970b: 593). Toujours selon Baker (1885), *P. concretus* posséderait essentiellement des drupes à 12 stigmates, mais sur les drupes que nous avons pu observer, 2 seulement sur 18 possèdent autant de stigmates, la moyenne se situant autour de 5 à 6 stigmates par drupe.

Pandanus centrifugalis et *P. circularis* ont été décrits par St. John (1968). Les arguments utilisés pour les différencier l'un de l'autre et d'avec les autres espèces sont uniquement basés sur des différences de grandeur de feuille, de drupe mais la macromorphologie globale est identique. Il est certain que les feuilles externes de la touffe terminale sont plus grandes que les internes et que les drupes se trouvant sur le sommet de syncarpe sont plus grandes que celles se trouvant sur la partie médiane. Le nombre de stigmates peut aussi varier d'un syncarpe à l'autre. Mais ces caractères ne permettent pas de différencier des espèces, tout au plus des populations, comme c'est souvent le cas des espèces côtières.

P. centrifugalis a une morphologie identique à celle de *P. concretus* bien que la comparaison soit difficile vu le peu d'informations que l'on a sur l'espèce décrite par Baker à la fin du 19^e siècle. Plusieurs populations de *P. centrifugalis* ont été observées entre Tamatave et Maroantsetra.

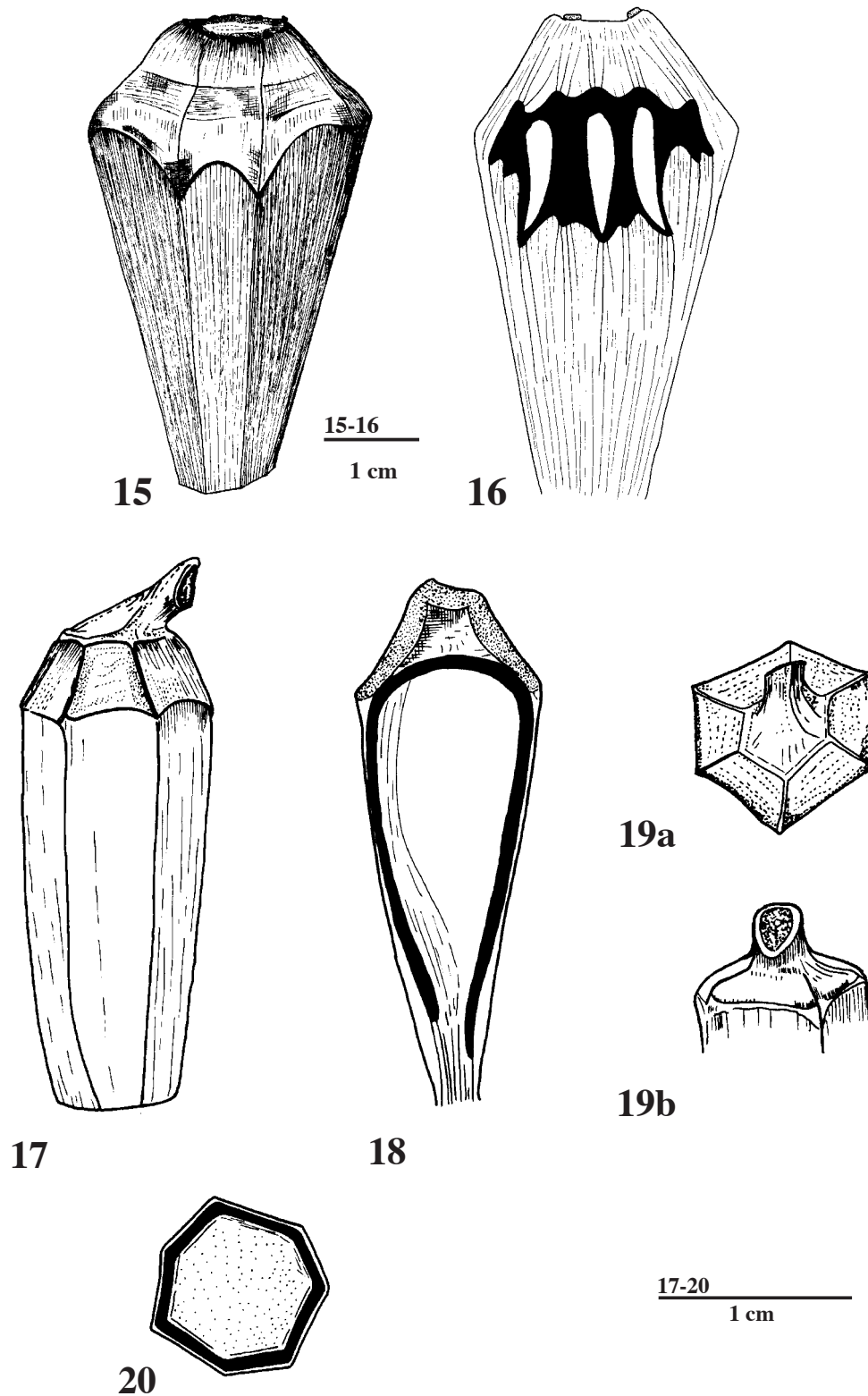


Fig 15, 16. *Pandanus concretus* subsp. *circularis* (Callmänder & Safianinasiezy M074B) **15:** Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). **16:** Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré). **Fig. 17-20.** *P. linguiformis* (dessin d'après Stone 1974). **17:** Drupe en vue latérale, montrant son stigmates surélevé par rapport au pileus. **18:** Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'unique loge entouré par l'endocarpe (noir). **19a b:** Détail d'un stigmate en vue apicale et latérale respectivement. **20:** Drupe en coupe transversale, montrant l'unique loge.

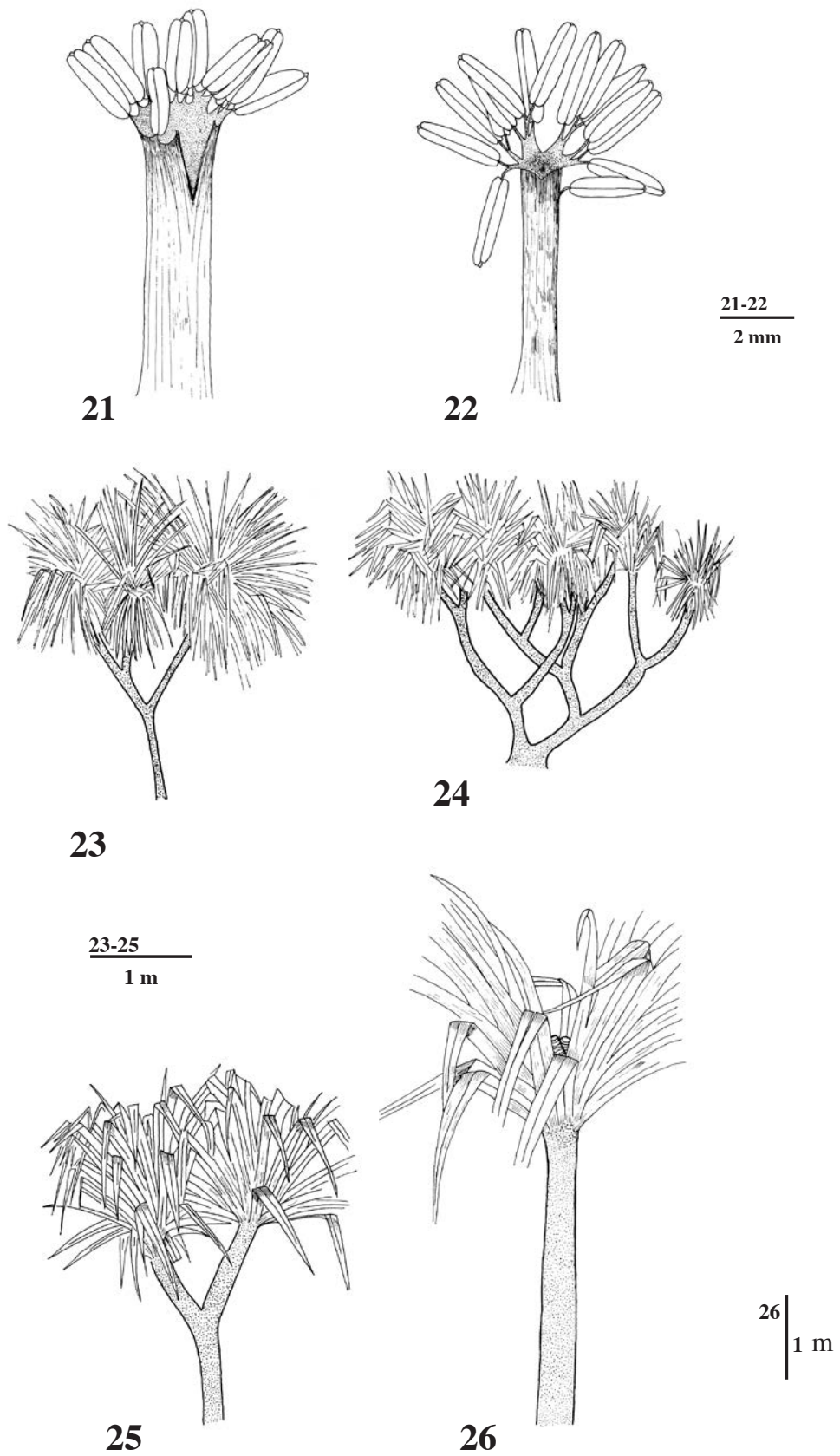


Fig. 21-26. Fleurs mâles (21, 22) et architecture de la section *Dauphinensia*. 21: *Pandanus dauphinensis*. 22: *P. concretus*. 23: *P. concretus* subsp. *circularis*. 24. *P. dauphinensis*. 25: *P. spicatus*. 26: *P. kimlangii* montrant l'infrutescence au centre de la touffe terminale de feuille.

Ces observations ont montré qu'il n'est pas possible de différencier ces deux espèces l'une de l'autre si l'on ne tient pas compte du caractère monosyncarpique de *P. concretus* (cf. paragraphe plus haut). Elles sont donc ici considérées comme synonymes.

Les populations de *P. concretus* sont souvent sympatriques avec celles de *P. circularis* (Fig. 2d & 2e). La différence se situe au niveau de la grandeur des drupes (comparer Fig. 8 et 15), ce qui a pour conséquence de rendre les syncarpes moins riches en drupes (comparer Fig. 32 et 33). Mais la morphologie de la drupe est identique (position de l'endocarpe, mésocarpe, loges) (comparer Fig. 9 et 16), de même que pour la micromorphologie foliaire (Huynh 1979a). *P. circularis* est donc considéré comme une sous-espèce de *P. concretus*.

Pandanus concretus* subsp. *circularis (St. John) Callmander, **stat. nov.**

SYN. *Pandanus circularis* St. John, Pacific Sci. 12, 111 & 115: Fig. 252a-h, 253 (1968).

A subspecie typica drupis 3,5-4 cm longis, 2,7-3,8 cm latis; stigmatibus 4-9, marginalibus, 1,5-2 mm latis, lanceolatis vel ellipticis, differt.

Arbre 12 m de hauteur, 20 cm de diamètre. Feuilles 160-235 cm de longueur, 14-15 cm de largeur. Infrutescence comprenant 9 syncarpes. Syncarpes 14-18 cm de longueur, 9-10 cm de largeur et 7-8 cm d'épaisseur, cylindriques à ovoïdes, à 35-40 drupes; drupes 3,5-4 cm de hauteur, 2,7-3,8 de largeur, tronquées à la base; pileus légèrement concave sur sa face apicale, hexagonal à elliptique; stigmates 4-9, marginaux, 1,5 à 2 mm de largeur.

Type: St. John 26565 (holo- BISH), Farankariana, 14 km au nord-est de Maroantsetra, plaine boisée près de la mer, alt. 2 m, 2.9.1961.

Autre matériel: Callmander & Safianinasiezy M074B (NEU, TAN), Maroantsetra, Nosy Mangabe, bord de Mer, côte ouest, 5.12.1998. Callmander s.n., le long de la côte près de Mananara, alt. 0 m, 11.1999. St. John 26568 (BISH, G), Antsirabat, 15 km sud d'Antalaha, alt. 7 m, 6.9.1961.

P. concretus s. l. se distingue des autres espèces par une infrutescence à syncarpes possédant 40-75 drupes, disposés de façon spiralée sur le pédoncule (Fig. 33), une drupe à pileus pyramidal, se terminant par des crêtes au milieu desquelles se trouve une dépression concave (Fig. 8 et 15); des stigmates réniformes logés à la périphérie d'un polygone apical; une inflorescence mâle caractérisée par une colonne staminifère fusionnée; des anthères soutenues par un filet distinct (1-2 mm) (Fig. 22).

Clés des espèces malgaches de la section *Dauphinensia* (Inflorescence mâle)

1. Colonne staminifère 14-16 x 2 mm de largeur, renflé dans sa partie apicale (2.5 mm de largeur); 10-20 étamines par fleur; anthères sessiles.*P. dauphinensis*.

1a. Colonne staminifère 12-15 x 1-1.5 mm, non renflé; 10-14 étamines par fleur; anthères soutenues par un filet distinct (1-2 mm).*P. concretus*.

Discussion

La section *Dauphinensia* est constituée, à Madagascar, d'un groupe d'espèces côtières (sous-

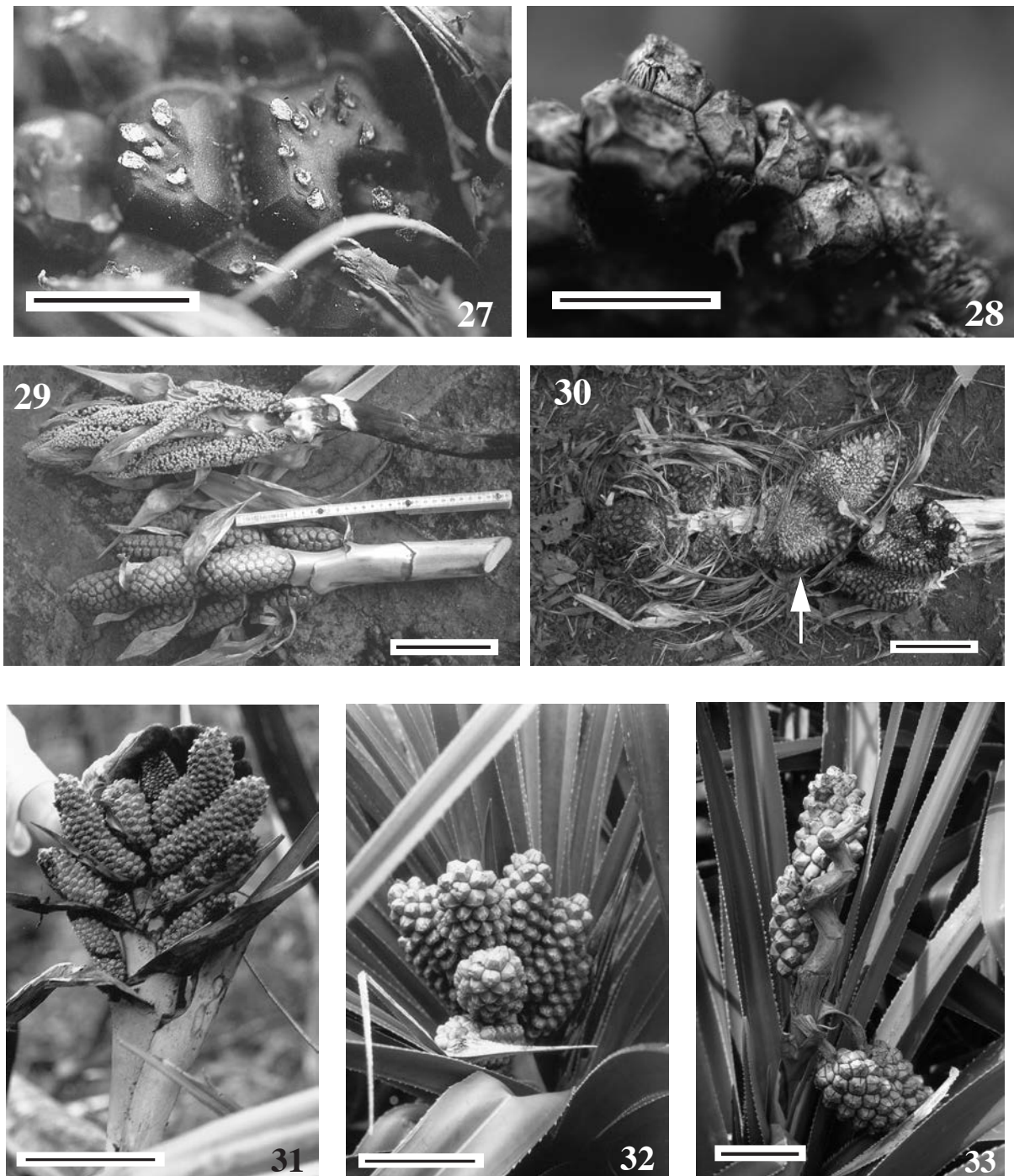


Fig. 27-33. 27: Détail de drupes de *P. spicatus* (Callmander M044), montrant son pileus aplati et ses stigmates positionnés de façon anarchique sur l'apex du pileus; étalon = 2 cm. 28: Détail de drupes de *P. linguiformis* (Callmander & al. M156), montrant son stigmate surélevé; étalon = 2 cm. 29: *P. dauphinensis* (Callmander & Randrihasipara M088), infrutescence femelle et inflorescence mâle (en haut); étalon = 10 cm. 30: *P. spicatus* (Callmander M044) montrant ses syncarpes subtriangulaires (flèche); étalon = 10 cm. 31: Infrutescence de *P. kimlangii* (Callmander & al. M033); étalon = 15 cm. 32: Infrutescence de *P. concretus* (Callmander & Wohlhauser M025); étalon=15 cm. 33: *P. concretus* subsp. *circularis* (photo: S. Wohlhauser); étalon=10 cm.

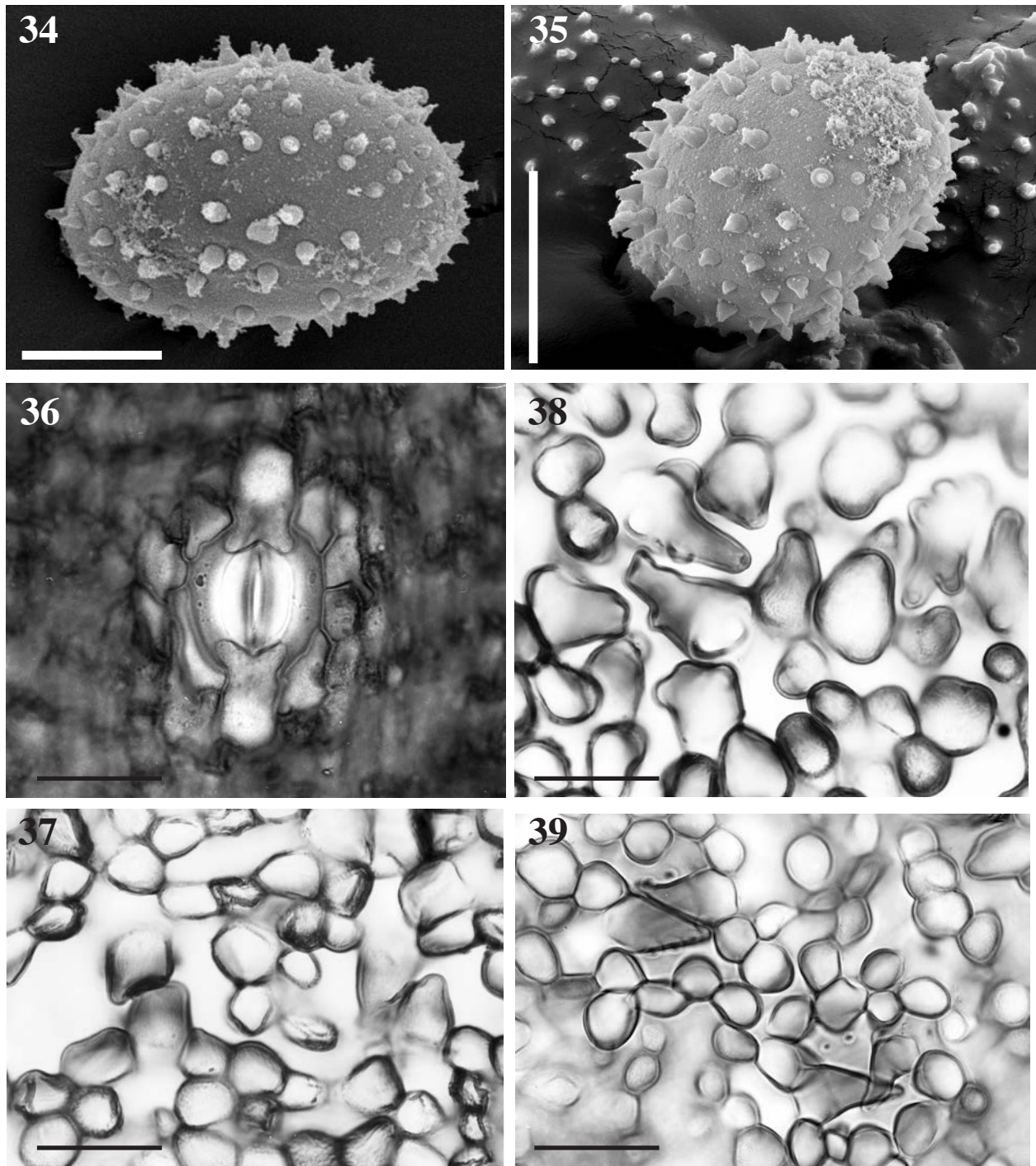


Fig. 34-39. Pollen (34, 35)(SEM) et stomates de face abaxiale de feuille. (36-39: étalon= 32 μ m). 34: Pollen échinulé de *P. concretus* (Callmander & Wohlhauser M025); étalon = 5 μ m. 35: Pollen échinulé de *P. dauphinensis* (Callmander & Randrihasipara M088); étalon=10 μ m. 36: *P. spicatus* (Callmander M044). 37: *P. dauphinensis* (Callmander & Randrihasipara M088). 38: *P. kimlangii* (Callmander & al. M033). 39: *P. erectus* (Callmander & Bemandiny M074A).

section *Dauphinensia*) et de trois espèces montagnardes isolées qui sont chacune le type d'une sous-section monospécifique. L'isolement morphologique des espèces d'altitude est frappante si l'on tient compte de la relative proximité morphologique des espèces côtières.

La fleur mâle de la section à Madagascar était inconnue, c'est pourquoi plusieurs taxonomistes ont mis en doute les espèces de ce groupe, il est vrai très proches par leurs écologies et leurs morphologies (Stone 1970b, 1974). La découverte de deux fleurs mâles lors des récentes missions nous ont permis une meilleure compréhension de ce groupe. *P. dauphinensis*, endémique de la région de Fort-Dauphin (Fig. 2b), possède une inflorescence mâle différente de *P. concretus* s. l., même si leurs macromorphologies (syncarpes, drupes, architecture) sont proches. La seule description de fleur mâle de la section a été réalisée par Huynh sur des échantillons de *P. reflexus* Koch (1977). Cette espèce, dont l'origine est douteuse, provient des cultures des Jardins botaniques royaux de Kew. Elle est décrite comme provenant de la Réunion ou de l'île Maurice.

La section *Dauphinensia* étant absente de la Réunion, cette espèce horticole semble synonyme de *P. conglomeratus*, endémique de l'île Maurice. Sa fleur mâle est proche des deux décrites dans cette révision (Huynh 1977: 460, Fig. 23). Malheureusement, la fleur mâle des trois sous-sections monospécifiques d'altitude reste inconnue. Il ne serait pas étonnant que sa morphologie diffère de celle connue de la sous-section *Dauphinensia*. *Pandanus* sect. *Dauphinensia* est une des 4 sections non-endémiques de Madagascar avec deux espèces extra-malgaches. Il s'agit de *P. conglomeratus* poussant à l'île Maurice et *P. rabaiensis* d'Afrique de l'Est (Fig. 1). Selon Vaughan & Wiehe (1953), *P. conglomeratus* est endémique de la Rivière Eau Bleue et sûrement restreint à ce type de milieu dans les régions internes de l'île Maurice. Quant à *P. rabaiensis*, son écologie est variable. Il est présent au bord de la mer en Tanzanie (îles de Pemba et Zanzibar comprises) mais pousse en altitude dans les monts Bomole entre 300-1000 m à plus de 50 km des côtes sur des rochers affleurant (Bingelli comm. pers.). Ces deux espèces sont classées dans la sous-section *Dauphinensia*. La phytogéographie actuelle de cette sous-section est peut-être liée à une dispersion océanique. Nous avons pu observer des drupes germées à même le sable après avoir passé quelque temps en mer. Le complexe d'espèces côtières ne semble actuellement que très peu différencié. *P. concretus* possède plusieurs populations sympatriques caractérisées par des drupes plus grandes (subsp. *circularis*). Il serait intéressant de montrer ici si nous sommes en présence d'un groupe dont les variations morphologiques sont liées à une reproduction apomictique comme cela a été démontré chez *P. tectorius*, une espèce de *Pandanus* sect. *Pandanus* colonisant les plages de l'Océan Pacifique (Cox 1985) et dont Martelli a décrit plusieurs variations (Martelli 1930).

Il faut ajouter ici que les espèces extra-malgaches sont proches de ce groupe d'espèces côtières malgaches. Sachant que les roches les plus anciennes datées de l'île Maurice sont de 10 M d'années (Battistini 1996), et que Madagascar a joué un grand rôle dans la recolonisation de l'Afrique après les climats secs du Quaternaire, on peut penser que la sous-section *Dauphinensia* est liée à une dispersion récente.

À l'opposé, les trois espèces d'altitude de la section sont bien typées et cette originalité correspond au fait que chacune d'elles est le type d'une sous-section monospécifique. *P. spicatus* est endémique de la montagne d'Ambre. Cette montagne représente le reste d'un ensemble volcanique grossièrement circulaire (Battistini 1965), recouvert d'un îlot de forêt humide au nord de Madagascar. Cet isolement n'est pas anthropogène mais lié à des phénomènes

paléoclimatiques quaternaires (Rossi 1976). L'espèce la plus proche est *P. linguiformis* qui ne se rencontre que dans les massifs de Manongarivo et du Marojejy. Ces deux espèces pourraient être des vicariants témoins d'un couloir continu de forêt dense humide entre les massifs Marojejy-Manongarivo et la Montagne d'Ambre, couloir qui semble avoir existé à plusieurs reprises (Rossi 1976).

Remerciements

Nous tenons à remercier M. le Prof. Philippe Küpfer grâce auquel ces missions à Madagascar ont été possibles, le Dr Kim-Lang Huynh qui nous a prodigué ses précieux conseils, M. Ernest Fortis et Anouk Béguin pour leur assistance technique, Thierry Rakotomamojy et Sébastien Wohlhauser pour leur aide sur le terrain. Notre gratitude s'adresse également au personnel des Herbiers de Genève, Paris, Florence et Antananarivo dont l'accueil et la bienveillance ont grandement facilité la réalisation de ce travail ainsi qu'à Pierre Bingelli pour le matériel de *P. rabaiensis*. Ce travail est réalisé avec l'appui financier du Fonds National Suisse de la recherche scientifique (subside no. 31-45707.95) et de la Fondation Aubert.

Bibliographie

- Baker J. G. 1885. Further contributions to the flora of Madagascar. J. Linn. Soc. (Bot) 21: 407-455.
- Battistini R. 1965. Problèmes géomorphologiques de l'extrême nord de Madagascar. Rev. Géographie (Madagascar) 7: 1-60.
- Battistini R. 1996. Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude de biogéographie de la "région malgache". In: W.R. Lourenço (éd.), Biogéographie de Madagascar, ORSTOM (Paris): 1-17.
- Beentje 1993. Flora of Tropical East Africa: Pandanaceae. In: R.M. Polhill (ed.), Royal Botanical Gardens, Kew.
- Callmänder M.W. 2001. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. Bot. J. Linn. Soc. 137: 353-374.
- Cox P.A. 1985. *Islands and dioecism: Insights from the reproductive ecology of Pandanus tectorius in Polynesia*. In: Studies on plant demography, A Festschrift for John L. Harper. Academic Press London.: 359-371.
- Guillaumet J.-L. 1973. Formes et développement des *Pandanus* malgaches. Webbia (2) 28: 495-517.
- Huynh K.-L. 1971. The application of acetolysis for releasing leaf cuticular membranes of *Pandanus* in taxonomic studies. Stain Technol. 46 (5): 227-232.
- Huynh K.-L. 1974. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* I. Aperçu général. Bot. Jahrb. Syst. 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. Beitr. Biol. Pflanzen 53: 447-471.
- Huynh K.-L. 1979a. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* V. P. subg. *Vinsonia* et P. subg. *Martellidendron* 1. Partie systématique. Bot. Jahrb. Syst. 100: 321-371.
- Huynh K.-L. 1979b. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* VI. P. subg. *Vinsonia* et P. subg. *Martellidendron* 2. Considération sur P. subg. *Vinsonia*. Bot. Jahrb. Syst. 100: 473-517.
- Huynh K.-L. 1980. La morphologie du pollen de *Pandanus* subg. *Vinsonia* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique. Pollen & Spores 22 (2): 173-189.
- Martelli U. 1913. Enumerazione delle "Pandanaceae", II. *Pandanus*. Webbia 4 (2): 391-438.
- Martelli U. 1930. Fidji Pandanaceae. Univ. Calif. Publ. Bot. 12: 327-346.
- Martelli U. & Pichi-Sermolli R. 1951. Les Pandanacées récoltées par Perrier de la Bathie à Madagascar. Mém. Inst. Scien. Madagascar, Sér. B, 3 (1): 1-174.
- St. John H. 1960. Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 1. Key to the Sections. Pacific Sci. 14: 224-241.
- St. John H. 1968. Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 27 *Pandanus*, Novelties from Madagascar. Pacific Sci. 22: 104-137.
- Stone B. C. 1970a. New and critical species of "*Pandanus*" from Madagascar. Webbia 24 (2): 579-618.
- Stone B. C. 1970b. Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. Bot. J. Linn. Soc. 63: 97-131.
- Stone B. C. 1974. Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). Bot. Jahrb. Syst. 94: 459-540.
- Rossi G. 1976. L'évolution paléoclimatique plio-quaternaire de l'extrême-nord de Madagascar. Rev. Géographie (Madagascar). 29: 83-115.
- Vaughan R. O. & Wiehe P. O. 1953. The genus *Pandanus* in the Mascarene Islands. Bot. J. Linn. Soc. 55: 1-33.

Article IX

Biogeography and Systematics of the Malagasy Pandanus (Pandanaceae).

M.W. Callmander & M.O. Laivao

In: S. M. Goodman, and J. P. Benstead (eds.), The natural history of Madagascar.
The University of Chicago Press, Chicago. 2003.

Biogeography and systematics of the Madagascan *Pandanus* (Pandanaeae).

M.W. Callmander & M.O. Laivao

Université de Neuchâtel

Laboratoire de Botanique évolutive Case Postale 2 2007 Neuchâtel 7

The Pandanaeae comprise three genera of Paleotropical dioecious monocotyledons. *Pandanus*, with the broadest geographical distribution (all tropical areas within the Old World), has approximately 700 species of trees and shrubs; *Freycinetia*, with a more limited range (Asia, Indo-Malaysia, Pacific Islands, and Oceania), has nearly 300 species of lianas; and *Sararanga*, confined to the Philippines, New Guinea, and the Solomon Islands, has two species of large trees. Data from macro- and micromorphology suggest that *Freycinetia*, with small inflorescences reduced vegetative structures, is the most advanced and *Sararanga*, with paniculate (loose and irregularly compound) inflorescences and flowers with a perianth (the floral envelope), the most primitive. However, *Freycinetia* also shows some primitive features not observed in the other genera, including multiovulate (containing more than one ovule in the ovary) carpels and being morphologically monoecious (having stamens and pistils in separate flowers on the same plant). The endemic Malagasy *Pandanus* subgenus *Martellidendron* seems to be the link between *Freycinetia* and *Pandanus*.

Phytogeographic affinities

In Madagascar, the family is represented only by the genus *Pandanus* with nearly 100 species. Nearly all are endemic, with the exception of *P. utilis*, sect. *Vinsonia*, which was probably introduced. These species are placed in three subgenera and sixteen sections. The subgenus *Vinsonia* comprises all of these sections except one -- it does not seem to be a natural group due to the heterogeneity of different morphological characters. The second subgenus, *Martellidendron*, comprises seven species that have been recently revised (Callmander 2001). The third subgenus, *Pandanus*, is represented by one species, *P. perrieri* (sect. *Pandanus*) known only by one sample collected by Perrier de la Bâthie, but its systematic position remains unclear due to the poor condition of the specimen (Martelli & Pichi-Sermolli 1951).

The Malagasy sections of subg. *Vinsonia* are divided into three biogeographical and morphological groups:

- 1) The first is characterized by a non-endemic section link with the African continent and the Mascarene Islands species: sect. *Heterostigma*, sect. *Dauphinensia*, sect. *Mammilliarisia* and sect. *Souleyetia*. The number of species (more than thirty for the sect. *Souleyetia*) and its phytogeography suggest a recent radiation that is supported by an early dispersal: small and



Figure 7-50. *Pandanus pulcher* Martelli from the east coast, near Moramanga, with its typical coniferal habit that is recognizable from a distance. (Photograph taken by M. Callmander.)

fleshy fruits (sect. *Heterostigma*), fruits certainly eaten and dispersed by lemurs and turtles (sect. *Mamillarisia*). *Dipsochelys gigantea*, the giant tortoise of the Aldabra Atoll, is known to feed on and disperse the seeds of *Pandanus aldabraensis*. In Madagascar, no studies have been conducted, but it seems reasonable to imagine that some extinct and extant terrestrial tortoises may have or still be associated with the dispersal of *Pandanus*. Abiotic dispersal also plays an important role with adapted fruits (sect. *Dauphinensia*) containing aerenchyma (tissue with thin walls separated by gas-filled spaces) in the upper mesocarp for sea dispersal, or dispersal in streams and river systems (sect. *Heterostigma*).

2) Species of the second group are placed in sections that are endemic to the island. Most are monospecific (except *Phaenops*): sect. *Rykiella*, *Imerinenses*, *Phaenops*, *Aquatiles*, *Lonchostigma*, *Plathyphylla*, *Bicipites*, and the recently described section *Tridentistigma* (Callmander et al. 2001). These sections

have an Indo-Malaysian affinity. Stone (1974) placed, for example, *Pandanus platyphyllus*, in the Malaysian subg. *Rykia* but staminate plants show the strict link with the Malagasy species (Huynh 1977). Those species were replaced in subg. *Vinsonia* as types of monospecific sections.

3) Endemic sections that mostly contain more than one species characterize the third group. This is the case of sect. *Stephanostigma*, sect. *Acanthostyla*, and sect. *Foullioya*. The first two are certainly primitive endemic sections, having unique characters that seem to be a mix from various origins. The third has amazingly small fruits, as its morphology belongs to a recent radiation from section *Souleyetia*. The second subg. *Martellidendron* is comprised of two sections: sect. *Martellidendron* which is endemic to Madagascar, and the monospecific sect. *Seychellea* (*P. hornei*) which is endemic to the Seychelles.

Subg. *Martellidendron* is unique in the genus *Pandanus*. Many morphological characters distinguish it from the remainder of the genus, such as morphology of the pollen grains (Hotton et al. 1994), the anther structure (Huynh 1983), the endocarp (Martelli & Pichi-Sermolli 1951), and its potential bisexuality with vestigial presence of the other sex. In 1999, a



Figure 7-51. *Pandanus peyrierasii* Stone & Guillaumet, endemic to marshes near Tolagnaro, is endangered because of the destruction of its habitat. (Photograph taken by M. Callmander)

coupled with its actual distribution along the Pangalanes Canal (or in swamps of the neighborhood showing their incapacity of new dispersion or evolution) still show this ancient link. Nevertheless, the actual phytogeography of *Pandanus* in Madagascar is linked with biotic and abiotic dispersal. The weight of fruits and their habit make long-distance dispersal impossible. The phytogeography of Mauritian species is the result of land dispersal by extinct terrestrial turtles (Allet, pers. comm.). In Madagascar, lemurs are certainly seed predators. For example, *Eulemur fulvus fulvus* is known to feed on fruits of *P. analamazaotrensis*. *Pandanus* species in sections that have developed small and fleshy fruits (sect. *Souleyetia*, *Mammillarisia*) may be more susceptible to occasional dispersal by lemurs. As some species grow only in swamps or along rivers, their dispersal is undoubtedly linked with water.

Importance in the Malagasy vegetation

Pandanus is known from all phytogeographic regions of Madagascar. The typical coniferoid (conifer-like) habit of sect. *Acanthostyla* is common in the swamps and marshes of the Eastern Domain (Figure 7-50). The Pangalanes Canal is home to more than three endemic

staminate plant of *P. hornei* was discovered in the Seychelles (Callmander 2000), which confirmed its important role in the affinities of the Malagasy *Pandanus*. This subgenus is certainly relictual and the nearest species seems to be from genus *Freycinetia*. This subgenus will certainly reveal important biogeographic and systematic features in the Indian Ocean and the family as a whole. Molecular (chloroplast DNA) and morphological data analyses have recently shown the polyphyly of the genus *Pandanus* in Madagascar (all species do not share a unique common ancestor). Therefore, the subgenus *Martellidendron*, with its outstanding morphology, will be elevated as a separate genus, vicariant from the genus *Freycinetia*, endemic of the Seychelles (1 sp) and Madagascar (6 spp).

The great diversity of the *Pandanus* flora in Madagascar is certainly the result of their ancient Gondwanan origin. The real affinity between the remote endemic monospecific sections of the second species group of subgenus *Vinsonia* (e.g. section *Lonchostigma*) with *Pandanus* sect. *Solmsia* (subgenus *Rykia*) from south-east India

species (*P. platyphyllus*, *P. rollotii*, and *P. peyrierasii*). The dense humid forest, from sea level to the upper limit of forest on the highest mountains, contains species belonging to different sections. For example, on the Tsaratanana Massif *P. alpestris* (sect. *Acanthostyla*) occurs up to the tree line at 2200 m. At lower elevations, the sect. *Martellidendron* is present between sea level to 400 m, and sect. *Foullioya* and *Souleyetia* are common along streams. In the Ankarana Massif, the endemic species *P. biceps*, *P. pristis* and *P. grallatus* grow on limestone in the deciduous forest. In the dry west, members of the sect. *Heterostigma* occurs along rivers.

Local uses and names

The genus *Pandanus* has several vernacular names such as *vakoa*, *hofa*, and *frandra*. Some have more specific names depending on the region (see the list of Malagasy species). The large young leaves of sect. *Dauphinensia* that occur on the east coast are used for building houses, walls or mats. Some people in the southeast eat the fruit of *P. platyphyllus*. Its vernacular name is *fandramamy*, which means the sweet *Pandanus*. Some species with many proproots are used for wickerwork, such as the staminate plant of *P. kariangensis* near Mananara-Nord. In New Guinea, Hyndman (1984) shows that the Wopkaimin people named *Pandanus* species according to their cultural importance as ritual or food resources. In Madagascar, little has been published on the ethnobotanical use of *Pandanus* by locals. Except for *P. platyphyllus*, vernacular names seem to be associated with gross similarities in overall appearance and ecology. Most species are known by locals as they have many specific vernacular names (Table 7-51).

Conservation status

The genus *Pandanus* is used for building houses, especially by the inhabitants of the east coast. Sect. *Dauphinensia*, with broad leaves, seems to suffer from collecting pressure. In some place like near Mananara-Nord, some plantations have been made to reduce human pressure on these plants in the natural forest. The subg. *Martellidendron*, occurring only in lowland forest, is threatened because of slash-and-burn agriculture. The endemic Sambirano region *P. androcephalenthos* occurs today only in the Réserve Naturelle Intégrale de Lokobe and in the little patches of lowland forests on the Manongarivo and Tsaratanana massifs. Some species seem to survive fire so that in secondary coastal forest, *Pandanus* is one of the only non-introduced species left. The most endangered species are those with restricted ranges. For example, *P. peyrierasii* is known only from small population in swamps between Manafiafy and Tolagnaro (Figure 7-51), in the same zone as *Nepenthes madagascariensis*.

Bibliography

- Callmander M.W. 2000. *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*) from the Seychelles. *Webbia* 55 (2): 317-329.
- Callmander M.W, Wohlhauser S. & Laivao M.O. 2000. Le genre *Pandanus* dans le massif du Tsaratanana (Nord-Ouest de Madagascar), partie I: découverte d'une nouvelle section: *Pandanus*

- sect. *Tridentistigma*. *Adansonia* 23 (1): 49-57.
- Cornet A. 1974 Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice Explicative de l'ORSTOM 55.
- Guillaumet J. L, Koechlin J. 1971. Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* 26: 263-277.
- 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.
- _____ 1979. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* V. P. subg. *Vinsonia* et P. subg. *Martellidendron* 1. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher Systematik* 100: 321-371.
- _____ 1983. The taxonomic significance of the anther structure in the genus *Pandanus* (Pandanaceae) with reference to *Pandanus* sect. *Martellidendron*. *Webbia* 37: 141-148.
- _____ 1998. The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (Part 2) *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 121: 53-60.
- Hotton, C. L.K, Leffingwell, H. A. & Skvarla, J. 1994. Pollen ultrastructure of Pandanaceae and the fossil genus *Pandaniidites*. In: Kurmann, M. H. & Doyle, J. A. (eds.): *Ultrastructure of fossil spores and pollen*: 173-191 Roy. Bot. Gardens, Kew.
- Martelli U. and Pichi-Sermolli R. 1951. Les Pandanacées récoltées par Perrier de la Bathie à Madagascar. *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar, Sér. B, Biologie Végétale* 3 (1): 1-174.
- Perrier de la Bâthie, H. 1921. La végétation malgache. *Annales de l'Institut Botanico-géologique Colonial de Marseille (série 3)* 9: 1-226.
- Stone B. C. 1970. Une nouvelle et remarquable espèce de *Pandanus* de Madagascar. *Adansonia sér. 2*, 10 (1): 127-134.
- _____ 1971. Another calciphilous *Pandanus* from the massif de l'Ankarana, north Madagascar (Pandanaceae). *Adansonia sér. 2*, 11 (2): 319-323.
- _____ 1972. Un nouveau *Pandanus* (Pandanacées) sub-aquatique de Madagascar. *Adansonia sér. 2*, 12 (4): 525-530.
- _____ 1974. Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Botanische Jahrbücher Systematik* 94: 459-540.

Table 7.51. The *Pandanus* flora of Madagascar with information on geographic distribution.

Taxon	Authors	Vernacular names	Eastern humid forest ¹	Montane forest ²	High mountain forest ³	Sambirano ⁴	Western deciduous forest ⁵	Spiny bush ⁶	Montane d'Ambrée ⁷	Central highlands ⁸
Subgenus Vinsonia										
Section Dauphinensis										
<i>Pandanus concretus</i>	Baker	<i>Hofa</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. concretus</i> subsp. <i>circularis</i>	(St. John) Callmander		X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. dauphinensis</i>	Martelli	<i>Vacoa</i> (Tolagnaro)	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. erectus</i>	St. John		X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. spicatus</i>	St. John	<i>Vacoa madink</i>	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>P. kimlangii</i>	Callmander and Laivao		-	X	-	-	-	-	-	-
<i>P. linguiformis</i>	B. C. Stone		-	X	-	-	-	-	-	-
Section Mammillarisia										
<i>P. diffusus</i>	Martelli	<i>Fandrana</i>	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. mammillaris</i>	Martelli and Pic. Serm.		-	X	(X)	-	-	-	-	-
<i>P. connatus</i>	St. John		-	-	-	-	-	-	X	-
<i>P. sambiranensis</i>	Martelli		-	X	(X)	-	-	-	-	-
<i>P. saxatilis</i>	Martelli	<i>Maintsokeby, Hofa</i> (Manongarivo)	-	X	(X)	-	-	-	-	-
<i>P. aridus</i>	St. John	<i>Fandrana</i> (Tolagnaro)	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>P. pervilleanus</i> ⁹	Solms		X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. vandamii</i>	Martelli and Pic. Serm.		-	-	-	X	-	-	-	-
<i>P. grallatus</i> ¹⁰	B. C. Stone		-	-	-	-	-	-	X	-
<i>P. guillaumetii</i> ⁹	B. C. Stone	<i>Tsiriky</i> (Mananara-Nord)	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pichisermollii</i>	B. C. Stone	<i>Tsiriky</i> (Mananara-Nord)	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. ambalavaoensis</i>	Huynh		-	-	-	-	-	-	-	X
<i>P. analamerensis</i>	Huynh		-	-	-	-	X	-	-	-
<i>P. coriaceus</i>	Huynh		-	-	-	-	X	-	-	-

<i>P. cruciatus</i>	Pic. Serm.	<i>Tsiribe</i> (Mananara-Nord)	X	-	-	X	-	-	-
<i>P. masoalensis</i>	Laivao and Callmander	<i>Akohomorika</i> (Manarana-Nord)	X	-	-	-	-	-	-
<i>P. kariangensis</i>	Huynh		X	-	-	-	-	-	-
<i>P. gallinarum</i>	Callmander	<i>Tsirikeakoho</i> (Mananara-Nord)	X	-	-	-	-	-	-
<i>P. karaka</i>	Martelli	<i>Karaka</i>	X	-	-	-	-	-	-
Subgenus Pandanus									
Section Pandanus									
<i>P. perrieri</i> ¹⁹	Martelli		-	-	-	-	X	-	-

Notes:

X, Species present; m, Species absent; (X)?, herbaria samples appear to indicate Species present; (X), in case of special edaphic and climatic conditions, those Species can certainly grow at higher or lower altitudes; *, no information is available for the distribution of the species.

1. Includes eastern humid forest formations spanning the entire eastern length of Madagascar from seamllevel to 800 m, including the Masoala Peninsula.
2. Includes the forests growing between 800 and 1400 m, but in the case of deep soils, the limit may extend to 2000 m or more (Guillaumet and Koechlin, 1971).
3. Includes high mountain forests generally between 1400 and 2300 m, depending on edaphic and climatic conditions. This is the “sylvie à lichens” and the “bousse ericoide” of Perrier de la Bâthie (1921) and the “forêt montagnarde sclérophylle” of Guillaumet and Koechlin (1971). These kinds of forests are found on northern massifs (Manongarivo, Tsaratanana, and Marojejy) and those of central-east (Andringitra and Ankaratra).
4. Includes the Sambirano lowland forests (Perrier de la Bâthie, 1921) below 900 m.
5. Includes the dry forest from near Ankarana and Analamerena south to the Tsiribihina River, not including the Sambirano. The southern limit is somewhat ambiguous and in the interior extends farther south (Cornet, 1974). This is the “forêt sèche décidue de l’ouest” of Guillaumet and Koechlin (1971).
6. Includes the area south of the western deciduous forest to the southern end of the island and east to Ranopiso. This is the « fourré décidue de l’ouest » Guillaumet and Koechlin (1971).
7. Includes the isolated humid forest habitat on Montagne d’Ambre above Ambohitra.
8. Includes the central region of the island, especially the little remaining forest of Ambohitantely and the secondary herbaceous formation.

9. These species were chosen as holotypes of different specimens recently described based on our taxonomic work on this genus.
10. *P. pritis*, *P. biceps*, and *P. grallatus* are endemic to the eroded limestone Ankarana Massif (Stone, 1970, 1971).
11. The systematic position of this species has been much discussed because it is known only from the staminate plant (Martelli and Pichi-Sermolli, 1951; Stone, 1970; Huynh, 1998). Furthermore, it is endemic to Nosy Be, whereas all species of section *Foullioya* grow in the dense humid forest of the east coast.
12. *P. spinifer* was described by Warburg in 1900 without any indication of its distribution. The type in Berlin was destroyed, and we are unaware of any other material of this taxon.
13. This section certainly comprises fewer species. It is currently being revised.
14. This section is endemic to the Tsaratanana Massif. It is sympatric with section *Acanthostyla* at high elevations (*P. alpetris* and *P. sparganioides*).
15. This species is endemic to the swamps near Mandena, just north of Tolagnaro (Stone and Guillaumet, 1972)
16. *P. imerinensis* is endemic to the littoral forest of the east coast.
17. *P. rollotii* and *P. platyphyllus* are endemic to the Pangalanes Canal.
18. Recent morphological and molecular phylogenetic analyses show the outstanding subgenus *Martellidendron* will be treated as a separate genus. It is currently being published.
19. *P. perrieri* was only sampled once in 1914 by Perrier de La Bâthie (Martelli and PichimSermolli 1951) in the west near the Cap Saint André.

Autres travaux

Garcia-Herran, K., M. W. Callmander, M. O. Laivao & Ph. Kuepfer. 1999. Taxonomy and phylogeny in the family Pandanaceae. XVI International Botanical Congress, Abstract n° 2504, poster n° 760.

Laivao M. O. & M. W. Callmander. 2000. Une espèce nouvelle de *Pandanus* sect. *Martellidendron* (Pandanaceae) de la péninsule de Masoala, Madagascar. *Bot. Helv.* 110: 41-49.

Callmander M.W. & M. O. Laivao. 2002. Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Rev. Inter. Sci. de la Vie et de la Terre*, 125-138.

Callmander, M. W. 2003, in press. Schraubenbäume (Pandanaceen) Tropische Charakterpflanzen der Alten Welt. in: Die Sukkulantenwelt Nr.8, *Madagaskar - eine ungewöhnliche Insel*.

Conclusions

Taxonomie du genre *Pandanus* à Madagascar

Les exemples d'erreurs de détermination, répercutées dans les travaux taxonomiques ultérieurs et relevées dans ce travail, sont nombreux. Nous citerons le cas de *P. concretus*. Cette espèce décrite par Baker en 1855 n'a jamais été redécouverte. Sa description est succincte, basée sur des restes de drupes et complétée par une information étonnante: son infrutescence serait monosyncarpique bien que nous ayons vu que toutes les espèces de la section *Dauphinensia* sont plurisyncarpiques. Cette espèce a tout simplement été mal déterminée et toutes les autres espèces récoltées au XX^{ème} siècle ont généralement été élevées au rang de nouvelles espèces (St. John, 1968). Un autre exemple est donné par *P. karaka* qui, placé par Stone (1974) dans la section *Dauphinensia*, sans avoir, semble-t-il, pas vu le type a induit en erreur tous les taxonomistes. Cette espèce appartient au nouveau genre *Martellidendron* (Callmander et al., in press 2003). *Pandanus macrophyllus*, type de la section *Rykiella*, a aussi été décrit sur un jeune échantillon (Callmander & Laivao, 2003). Ces quelques exemples montrent à quel point la compréhension des espèces malgaches nécessite de nombreuses récoltes sur le terrain, et qu'il n'est pas possible de décrire de nouvelles espèces sans disposer d'informations exhaustives relatives à l'espèce et sans avoir une certaine « expérience de terrain » des Pandanaceae. Cette remarque est valable pour tous les groupes morphologiques complexes et dont les parties végétatives et fertiles sont grandes (e.g. Araceae) (P. P. Lowry II, comm. pers.).

L'utilité des différentes données morphologiques a été mise en relief dans ce travail. La **micromorphologie foliaire** est une donnée importante. La détermination d'une espèce par les caractères micromorphologiques de sa feuille est impossible, mais le travail majeur réalisé par Huynh (1974 et suivants) permet certaines réflexions taxonomiques. Les espèces de *Pandanus* sect. *Mammillarisia*: *P. guillaumetti* et *P. pichisermollii* n'ont, par exemple, pas la même micromorphologie foliaire que les espèces authentiques de cette section (Huynh, 1979). Leur macromorphologie les en éloigne aussi: stigmates surélevés et dimorphisme foliaire la caractérisent alors que les autres espèces de la section *Mammillarisia* présentent toutes des stigmates plats et un port sans dimorphisme foliaire. Les nouveaux arguments identifiés ces dernières années nous permettent de sortir ces espèces de cette section. Ces résultats seront publiés prochainement dans le cadre de la thèse de Michel O. Laivao. Nous avons vu aussi que les sections monospécifiques de la côte Est présentent une micromorphologie discriminante qui accentue leur isolement taxonomique. L'étude de la micromorphologie foliaire est donc souvent un argument supplémentaire permettant de caractériser un groupe d'espèces à macromorphologie discriminante.

La **fleur mâle** est aussi essentielle pour la compréhension des relations entre sections. La description de la fleur mâle de *Pandanus* sect. *Imerinenses* permet de confirmer l'origine

commune des sections isolées de la côte est (Callmander & Laivao, 2003). De même, les espèces côtières de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* (Callmander & Laivao, 2002a) sont définies par la morphologie de leurs fleurs mâles. La description de la fleur mâle de *Martellidendron hornei* aux Seychelles a aussi permis de démontrer le bien fondé de la section *Seychellea* décrite par St. John (1967) et de discuter des affinités morphologiques qui lient cette section aux sections *Retusiflora* et *Martellidendron* malgaches (Callmander 2000, 2001, 2003 (in press)).

L'**architecture** est aussi un argument important dans la taxonomie du genre *Pandanus*. Le port est constant au sein de chacune des sections malgaches. En effet, le caractère hétérogène du port des espèces de la section *Mammiliarisia* (e.g. *P. pichisermollii*, *P. guillaumetii*) est attribué aux caractères artificiels de cette section. Une nouvelle section homogène au niveau végétatif (et de la micromorphologie foliaire) va être publiée prochainement dans le cadre du travail de M. O. Laivao. Dans le présent travail, nous avons montré l'homogénéité des sections en ce qui concerne le port. *Pandanus* sect. *Dauphinensia* et *Tridentistigma* ainsi que le genre *Martellidendron* sont caractérisés par un port du modèle de Leeuwenberg, c'est-à-dire à ramification dichotomique des branches (Guillaumet, 1973). L'isolement de *Pandanus imerinensis* est accentué par son port, unique au sein des espèces malgaches (Callmander & Laivao, 2003). La tentative de Guillaumet (1973) de schématiser les relations possibles entre Pandanaceae est légitime. Le modèle de Corner, jamais ramifié, caractérisant *Pandanus* sect. *Phaenops* est considéré comme primitif, il peut donner par évolution des inflorescences axillaires en rameaux (acquisition de croissance végétative), modèle propre à la section *Acanthostyla*. Si le méristème terminal perd de son importance, ce sont les types de croissance à branches illimitée, du modèle de Stone (*Pandanus* sect. *Imerinense*) qui sont réalisés (Guillaumet, 1973). Le lien unissant les espèces isolées de la côte Est, est encore souligné par l'architecture.

La **biologie florale** des *Pandanus* de Madagascar n'a malheureusement pas été examinée dans ce travail, son étude n'ayant pas été prévue initialement. A Madagascar, le genre *Pandanus* semble pollinisé par le vent et certainement dispersé par des lémuriers (e.g. *Martellidendron*, *Pandanus* sect. *Souleyetia*), peut-être aussi par des tortues (?) (e.g. sect. *Heterostigma*, *Mammilliarisa*). Il serait intéressant d'entreprendre une étude approfondie de la section *Dauphinensia* pour comprendre les variations morphologiques, caractérisant les espèces côtières, qui nous ont poussé à décrire une sous-espèce de *P. concretus* (Callmander & Laivao, 2002a). Ces variations sont peut-être liées à une reproduction apomictique telle qu'elle existe chez *P. tectorius* (cf. paragraphe concernant les systèmes de reproduction chez les Pandanaceae) (Stone, 1975c; Cox, 1985).

Phylogénie, taxonomie et biogéographie des Pandanaceae de l'Océan Indien occidental

Les études moléculaires et morphologiques entreprises dans le cadre de ce travail n'ont malheureusement pas permis d'établir une phylogénie globale, comme il était prévu au départ, des relations entre sections sur la Grande Ile. Par contre, elles ont permis d'élever le sous-genre *Martellidendron* au rang de genre. La sect. *Seychellea* (Seychelles) (Fig. 94, 95) et les sect. *Martellidendron* (Fig. 84-93) et *Retusiflora* (Madagascar) sont des témoins de l'ancienne plaque indo-malgache détachée de l'Afrique. Les sections endémiques malgaches à drupes uniloculaires (*Pandanus* subg. *Vinsonia*) sont aussi liées à cette vicariance. Ces espèces de la côte orientale malgache ont des habitus et des morphologies bien contrastés. De plus, elles possèdent des drupes uniloculaires et des stigmates spiniformes comme le sous-genre indo-malaisien *Rykia*. L'étude approfondie de la fleur mâle a permis à Huynh (1977) de montrer leur appartenance au sous-genre *Vinsonia* comme types de sections monospécifiques. La découverte de la fleur mâle de *P. imerinensis*, l'infrutescence mature de *P. macrophyllus* (Fig. 95) (Callmander & Laivao, 2003) ainsi que les études moléculaires (Callmander & al., in press 2003) permettent de confirmer la monophylie de ce groupe de sections et leur isolement au sein des *Pandanus* malgaches (e.g. sect. *Phaenops* Fig. 96, 97). La différenciation de ce groupe, endémique de Madagascar, est intervenue après l'isolement paléogéographique de la Grande Ile. La spéciation a conduit à des espèces vicariantes, allopatriques. Les analyses morphologiques comparées aux analyses moléculaires montrent aussi les convergences évolutives qu'ont subi différentes lignées de Pandanaceae (e. g. affinités morphologiques entre *Freycinetia* et les Cyclanthaceae; spécialement le genre *Asplundia*, voir Callmander et al. (in press 2003). Ces phénomènes de convergence masquent les relations réelles à l'intérieur du genre *Pandanus*. Un bon exemple est donné par la sous-section *Thomense* de *Pandanus* subg. *Vinsonia* décrit par Huynh (1979a). Comme expliqué précédemment, cette sous-section rassemble sur deux îles volcaniques deux espèces de chaque côté de l'Afrique: *Pandanus thomensis* de São Tomé dans le Golfe de Guinée et *P. mayottensis* de l'île de Mayotte dans l'archipel des Comores. Ces deux espèces ont certainement subi des pressions de sélection identiques sur deux îles océaniques du même âge ce qui a poussé Huynh (1979a) à les rapprocher taxonomiquement. Un récent voyage à São Tomé tend à confirmer cette hypothèse vu le nombre élevé de caractères différentiels (architecture, écologie, morphologie) et l'âge (Tertiaire) identique de ces îles (Juste & Fa, 1994; Emerick & Duncan, 1982). Cette section semble donc polyphylétique et la systématique de la sous-section *Thomense* est à revoir.

Concernant les sections endémiques malgaches à drupes multiloculaires de *Pandanus* subg. *Vinsonia*, nous avons vu qu'elles ont subi des radiations adaptatives différentes (e.g. *Pandanus* sect. *Acanthostyla*). Cette section endémique, contrairement aux sections uniloculaires côtières, a connu une radiation adaptative qui a donné naissance à plusieurs espèces dans des domaines phytogéographiques variés. Elle a donc subi des phénomènes de spéciation liés aux événements climatiques du Pléistocène comme les sections non-endémiques (Callmander et al.,



Fig. 85 *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander & Chassot (M070), forêt littorale à 5 km au sud de Maroantsetra; individu femelle.



Fig. 86 *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander & Chassot (M071), forêt littorale à 5 km au sud de Maroantsetra; individu mâle.



Fig. 87 *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callmander & Chassot (M131), route Antsohy-Ambanja, 200 m, nord de l'île; habitat.



Fig. 88 *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander & Chassot (M070, 71), forêt littorale à 5 km au sud de Maroantsetra; infrutescence femelle, inflorescence mâle et détail de stigmates.



Fig. 89 *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander & Chassot (M008), péninsule de Masoala, alt. 430 m; infrutescence et détail des stigmates (M118), Mananara-Nord.





Fig. 90 *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callmander & Chassot (M150), forêt secondaire, Beavona, route de Bemanefy; inflorescence mâle, individu femelle (gauche, haut); individu mâle (en bas à gauche).

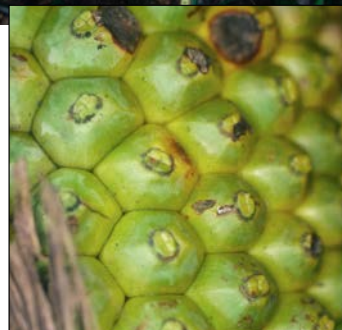


Fig. 91 *Martellidendron cruciatum* (Pic. Serm.) Callmander & Chassot (M113), est de Vavary, alt. 300 m, Mananara-Nord; feuilles et détail du syncarpe.

Fig. 92 *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callmander & Chassot (M131), route Antsohy Ambanja, alt. 200 m, nord de l'île; infructescence et détail du syncarpe.



Fig. 93 *Martellidendron hornei* (Balf. F.) Callmander & Chassot (M093), mare aux cochons, alt. 150 m, île de Mahé, Seychelles; plante femelle: habitat (en haut à gauche), syncarpe (en bas à gauche), détail d'une drupe (en bas à droite,) et des stigmates.



Fig. 94 *Martellidendron hornei* (Balf. F.) Callmander & Chassot (M094), mare aux cochons, alt. 150 m, île de Mahé, Seychelles; plante mâle: inflorescence, détail d'une fleur.



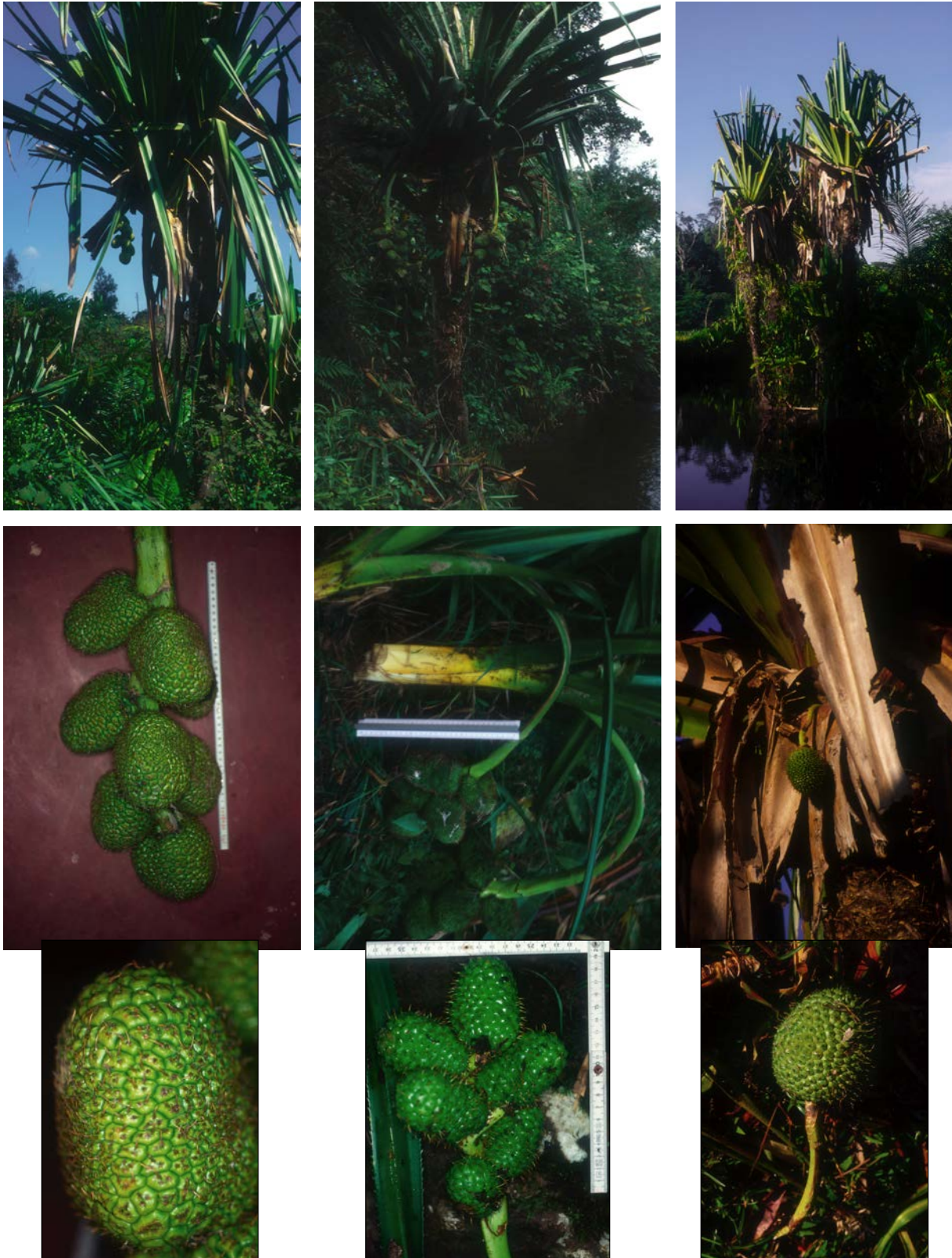


Fig. 95 *Pandanus macrophyllus* Martelli (M041), route de Tamatava, 20 km de Brikaville, alt. 200 m, côte est; habitat, infrutescence, et détail du syncarpe.

Fig. 96 *Pandanus longissimepedunculatus* Martelli (M020), le long de la rivière Ranomena, alt. 800 m, Beforno, escarpement est; infrutescence, et détail d'un jeune syncarpe (M034) (photo: M. O. Laivao).

Fig. 97 *Pandanus princeps* Stone (M072), Nantoroka, région de Maroantsetra, côte est; habitat, infrutescence, et détail d'un jeune syncarpe.

2003). La section *Stephanostigma*, non étudiée dans ce travail, est aussi primitive et ne possède que deux espèces. Elle fera l'objet d'un chapitre dans le travail de Michel Omer Laivao.

La biogéographie et la systématique des sections afro-malgaches est aussi éclaircie. Dans la partie orientale du continent africain, le genre *Pandanus* n'est représenté que par 5 espèces regroupées dans trois sections connues des Mascareignes, de Madagascar et des Comores (Beentje, 1993). Dans sa partie occidentale, le genre compte une cinquantaine d'espèces endémiques affines appartenant aux sections *Souleyetia* et *Heterostigma*. Le Pléistocène a été marqué par une alternance de périodes sèches et humides. L'isolement génétique répété, lié au morcellement des populations, a favorisé la spéciation non synchrone de plusieurs espèces. La présence de la section *Heterostigma* à Madagascar, dans les forêts sèches riveraines de l'ouest, pourrait résulter d'une migration en retour d'espèces où l'Afrique aurait joué le rôle de « banque de graines » pendant les périodes sèches avant une nouvelle dispersion vers Madagascar. En effet, certains taxa caractéristiques des zones sèches de l'ouest de Madagascar sont communs à l'Afrique qui a subi de longues périodes sèches pendant les glaciations du Quaternaire (e.g. *Pachypodium*) (Thomasson & Thomasson, 1991). Les autres espèces de l'Afrique de l'est, *P. rabaiensis* (sect. *Dauphinensia*) et *P. kirkii* (sous-genre *Pandanus*), sont imputables à des phénomènes récents de dispersions océaniques. Elles sont liées aux milieux côtiers est africains.

Le nouveau genre *Martellidendron* apparaît comme un témoin de l'ancien stock gondwanien. Mais, à Madagascar, de nombreuses sections endémiques du genre *Pandanus* manifestent des affinités en Indomalaisie. Les unes, monospécifiques, résultent d'une longue spéciation allopatrique. Les autres, souvent plurispécifiques, procèdent sans doute de spéciation et d'une radiation adaptative plus intense. Le troisième groupe réunit des espèces parapatriques dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale et de Madagascar. Leur faible diversité morphologique parle en faveur d'une spéciation récente liée aux phénomènes paléoclimatiques.

Concernant les espèces localisées sur les îles avoisinantes, plusieurs remarques peuvent être résumées. Les Seychelles présentent un endémisme témoin de leur ancienneté et de leur relation continentale; *Martellidendron hornei* en est le meilleur exemple (Callmander, 2000). Les Mascareignes possèdent un endémisme qui montre la capacité de radiation d'une île géologiquement jeune. L'île Maurice possède des espèces reliques telles *P. eydouxia* et *P. palustris* alors que les Comores possèdent des espèces qui sont certainement liées à des dispersions récentes: soit par les tortues (*P. associatus*), soit par la mer (*P. maximus*).

Epilogue: sur la famille des Pandanaceae à Madagascar

La diversité faunistique et floristique qui caractérise Madagascar n'est plus à démontrer. La richesse et le grand nombre d'endémiques de la Flore de la Grande Ile ont toujours passionné les scientifiques, que se soit au niveau de son origine géographique ou des processus (mécanismes évolutifs) qui lui sont liés et qui donnent aujourd'hui à cette flore son caractère si exceptionnel. Parmi les familles à hauts taux d'endémiques, on retrouve les Pandanaceae avec plus de 100 espèces endémiques. L'étude de la biogéographie historique commencée par Perrier de La Bâthie (1921) à Madagascar a livré beaucoup de ces secrets grâce à tous les travaux qui lui ont succédé. De façon résumée, on rappellera que la flore malgache a deux grandes origines. L'une, très ancienne, d'origine indo-malaisienne, liée à des dispersions directes à travers les plaques exondées du Gondwana. Cet apport, datant du Crétacé, a pu être conservé dans les forêts denses humides malgaches car celles-ci n'ont jamais été inondées depuis des temps très anciens. Les exemples de ces taxa sont nombreux: on retiendra les genres *Ascarina* (Chloranthaceae) et *Takthajana* (Takthajanaceae), une lignée existant à l'Aptien (Leroy, 1996) qui fait partie des flores forestières étendues jusqu'à Madagascar. C'est « le rameau malgache » de Thomasson (1997) existant dès les premières radiations des angiospermes. Une autre partie de la flore, datant d'époques plus récentes (e.g. Pléistocène), d'affinité plutôt africaine, est liée à des ajouts aléatoires ou accidentels (Humbert, 1959; Koechlin, 1972; Aubréville, 1976; Paulian, 1990; Thomasson, 1997). Les familles à affinité africaine sont nombreuses à Madagascar (e.g. Annonaceae, Burseraceae, Tiliaceae) (Humbert, 1959; Leroy, 1978).

Les îles caractérisées par des régions offrant un large éventail de milieux comme l'Australie ou Madagascar sont de bons exemples d'endroits où les groupes taxonomiques foisonnent (Guillaumet & Mangenot, 1975), à tel point que Paulian (1990) parle de spéciation explosive sur la Grande Ile. Les événements qu'a endurés Madagascar au Quaternaire, qu'ils soient géologiques (érosions, volcanismes) ou climatiques (passage de climats pluviaux à displuviaux) sont une cause de radiation adaptative importante dans l'île, surtout en altitude. La valeur taxonomique des caractères appartenant aux différentes espèces endémiques est, de ce fait, très inégale. Madagascar possède de très anciennes lignées dont les processus de radiation et d'évolution semblent avoir été perdus depuis longtemps. Elles sont actuellement isolées dans la nature. Ce sont de petits groupes d'espèces ou de genres très tranchés à aires disjointes (Humbert, 1959). Ces taxa représentent le « paléoendémisme » de Koechlin (1972). Mais un autre groupe de taxa endémiques, aux caractères distinctifs très faibles mais continus, ce qui en fait des espèces au sens linnéen du terme (Humbert, 1959), existe à Madagascar et est le résultat de processus de spéciation plus récents pas forcément liés à la vicariance de la séparation des plaques du Gondwana. Ce sont les « néoendémiques » de Koechlin (1972).

Les mécanismes de spéciation qui ont permis à ce « néoendémisme » de se développer ne sont que peu connus. Jusqu'à récemment, la spéciation était considérée comme un processus essentiellement allopatrique. Une longue période d'isolement a pour conséquence l'accumulation de différences génétiques résultant d'incompatibilité. Mais de nouvelles études montrent que les caractères, qui affectent l'isolation reproductive, peuvent se produire rapidement en sympatrie suite à la sélection naturelle. Le rôle important des facteurs écologiques peut, en effet, permettre à une spéciation parallèle sympatrique de se produire (Johannesson, 2001). La plupart des études récentes montrent que la sélection naturelle causée par des changements

écologiques ou des invasions de nouveaux milieux joue un rôle déterminant dans tous les processus de spéciation (Orr & Smith, 1998). La spéciation écologique (« ecological speciation ») est donc un concept qui unit les processus de spéciation dans lesquels l'isolation reproductive correspond aux conséquences d'une sélection divergente entre les différentes caractéristiques de l'environnement (e. g. facteurs biotiques et abiotiques) (Schlueter, 2001). La sélection naturelle liée aux écotones joue aussi un rôle important dans les processus de spéciation (Smith et al., 1997) et pourrait expliquer la grande diversité des zones de transition. Le caractère très accidenté, accentué par des changements climatiques très abrupts sur des distances minimes, comme le passage entre le climat oriental très humide et le climat aride qui a lieu sur quelques dizaines de kilomètres au sud de l'île peut être encore aujourd'hui le théâtre de processus évolutifs intenses sur la Grande Ile.

À Madagascar, la vicariance liée à la dérive des continents a résulté en une spéciation allopatrique de plusieurs taxa. Le nouveau genre *Martellidendron* (Callmander, 2000, 2001a, Callmander et al. 2003 (in press) en témoigne comme beaucoup d'Arécacées (Humbert, 1959). Rage (1996) montre aussi la nature vicariante des lignées d'Iguanidés et de Boïnés malgaches. Ces reptiles sont probablement le résultat d'une dispersion terrestre d'espèces indiennes à travers le bloc seychellois à la fin du Crétacé. D'autres sections du genre *Pandanus* à Madagascar sont le résultat de cette vicariance. C'est le

cas des sections monospéciques de la côte est qui sont, aujourd'hui, très éloignées morphologiquement les unes des autres (e.g. sect. *Plathyphylla*, *Lonchostigma*, *Rykiella*, Callmander & Laivao, 2003). *Pandanus* sect. *Tridentistigma* (Fig. 98), endémique du massif du Tsaratanana au Nord-Ouest de l'île, pourrait aussi faire partie de ce groupe de sections (Callmander et al., 2001b). Une autre vicariance géographique a permis le développement d'un grand nombre d'espèces endémiques pendant les fluctuations climatiques et les variations géologiques du Tertiaire. L'écologie a, pour ces taxa, dirigé la spéciation car ces populations ont été soumises à des pressions distinctes répondant à des facteurs écologiques différents selon la géographie (e. g. altitude, sol). Ces phénomènes ont été d'une rare intensité. Nombreux sont les exemples de taxa qui ont littéralement explosé à Madagascar alors qu'ils sont très peu nombreux sur le continent africain (Dejardin et al., 1973). Cette différence étant, il est vrai, accentuée par les nombreuses extinctions qu'a subies l'Afrique pendant les périodes sèches du Pléistocène. *Pandanus* sect. *Acanthostyla* fait partie de ces néoendémiques dont la diversification et la radiation récente sont attestées par le nombre aujourd'hui important de ses endémiques altitudinaux et la distribution dans tous les domaines phytogéographiques de ses espèces. *Pandanus* sect. *Bicipites*, endémique du massif calcaire de l'Ankarana, est un autre exemple de sections résultant d'un processus de spéciation écologique. D'autres familles comme les Ebenaceae auraient subi la même spéciation suivie par une forte radiation adaptative (Koechlin, 1972). De tels phénomènes s'observent aussi chez les rongeurs (Goodman et al.,



Fig. 98 *Pandanus maromokotraensis* Callmander & Wohlhauser (M145), massif du Tsaratanana, alt. 1800 m, nord de l'île; infrutescence et détail d'un syncarpe.

2000) et les insectes (Paulian, 1990). Les différentes espèces de fourmis semblent aussi posséder une distribution montagnarde disjointe liée à la vicariance du Pléistocène (Fisher & Girman 2000).

Selon Koechlin et al. (1974), c'est le phénomène de «double spéciation» (selon l'altitude et selon la fragmentation historique de massifs forestiers) qui permettrait d'expliquer la diversité, la répartition et la sympatrie des taxa de nombreux groupes à Madagascar. On a vu que dans la Grande Ile, spéciation par vicariance géographique, écologique ou liée aux écotones coexiste bien souvent. Il est vraisemblable que ces différentes spéciations se sont liées de façon complexe au cours des temps géologiques pour donner naissance à la flore actuelle. *Pandanus* sect. *Souleyetia* pourrait provenir de ce mélange avec un grand nombre d'espèces souvent sympatriques ayant peu de variation morphologique. *Pandanus tolianarensis* est, par exemple, endémique de la transition entre le climat humide de l'est et le bush, presque désertique, de l'ouest sur quelques kilomètres au sud-est de l'île près de Fort-Dauphin. *P. pristis* est endémique du massif calcaire de l'Ankarana alors que *P. oligocarpus* est endémique du massif calcaire de Bemaraha au centre-ouest. La spéciation a abouti alors à « une série d'espèces affines et pourtant distinctes qui sont l'un des traits les plus caractéristiques de la flore indigène » (Perrier de la Bâthie, 1936). De même la petite section *Foullioya* endémique de la côte est malgache, (à l'exception d'une espèce, *P. boivinii*, dont les affinités taxonomiques sont douteuses), est sûrement aussi liée à des phénomènes de spéciation écologique étant endémique des forêts littorales sur sable de la côte est.

La biogéographie de la famille des Pandanaceae à Madagascar évoque les différents événements paléogéographiques qu'a subis la Grande Ile. On y retrouve des paléoendémiques (e. g. *Martellidendron*, *Pandanus* sect. *Plathyphylla*, *Lonchostigma*, *Rykiella*) et des néoendémiques



Fig. 99 *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander & Chassot, région de Maroantsetra. Les régions côtières ne possèdent presque plus de forêts primaires littorales. Ici, seules quelques espèces survivent aux feux, parmi lesquels on trouve les Pandanaceae.

(*Pandanus* sections *Bicipites*, *Foullioya*, *Souleyetia*). Mais un telle simplification ne rend certainement pas compte de la réelle complexité de la spéciation des Pandanaceae sur la Grande Ile. En effet, si l'on s'intéresse à la section *Acanthostyla*, certainement très ancienne, on remarque qu'elle a subi une radiation récente importante (Callmander & Laivao, 2003). Il est, par contre, très difficile de classer ses espèces dans une des deux classes d'endémique proposées par Koechlin (1972). Les Pandanaceae malgaches ont donc vraisemblablement plusieurs origines et des âges différents. Certaines sont liées à des processus de vicariance comme beaucoup d'espèces malgaches à affinité indo-malaisienne et d'autres sont liées à des processus de spéciation plus récents durant le Pléistocène (Callmander & Laivao, 2002b).

Ce qu'écrivait Paulian en 1990 se rapporte bien au groupe des Pandanaceae: « Un même genre malgache actuel peut avoir été formé à partir de souches introduites séparément au cours de ces diverses périodes géologiques et ayant évolué ensuite de façon caractéristique. » Les écotones, jouant un rôle majeur dans le processus de formation de nouvelles espèces, sont aujourd'hui en grand danger. Les forêts tropicales malgaches recèlent une biodiversité sans égale; la conservation des zones de transition doit donc impérativement être accentuée car c'est certainement dans ce type de milieux que la spéciation se poursuit pendant les périodes sans grand changement climatique ou géologique. Certaines espèces comme *Dypsis decaryi* (Jum.) Beentje & J. Dransf., endémique de la transition humide à aride dans la région de Fort-Dauphin, sont en grand danger d'extinction.

Remerciements

Je voudrais remercier tout d'abord très sincèrement le Prof. Philippe Küpfer pour m'avoir toujours fait confiance et soutenu dans les démarches souvent périlleuses qui ont été entreprises au cours de ce travail.

Je voudrais remercier en Europe:

Ma famille qui m'a toujours soutenu, encouragé et aidé. Il est certain que, sans elle, ce travail n'aurait jamais vu le jour. Merci à mes parents et à mes frères. Merci aussi à Serena pour m'avoir aidé, supporté et soutenu ces derniers mois et surtout ces dernières semaines!

Philippe Chassot, inséparable collègue de bureau et fidèle compagnon dès le début. Nos discussions fructueuses m'ont permis de persévérer grâce à son envie d'aller toujours au bout de tout ce qu'il entreprend et de ne rien laisser au hasard. Continue Phils, c'est bientôt ton tour!

Le Dr. K.-L. Huynh, plus grand connaisseur actuel de la famille des Pandanaceae, pour ses précieux conseils et sa disponibilité à répondre toujours avec enthousiasme aux nombreuses incertitudes qui se sont présentées au cours de ce travail.

Les laborantin(e)s qui se sont succédé au Laboratoire: Cindy Nussbaumer, Olivier Stauffer et Frédéric Bilat, et surtout Anouk Béguin, qui a pris en main les travaux moléculaires et permis de minimiser le retard qu'avait pris ce travail. Merci Anouk sincèrement!

Les autres membres du Laboratoire de Botanique évolutive: Y.-M. Yuan pour son aide dans le domaine de la biologie moléculaire; Nicola Schoenenberger et Luigi D'Andrea pour la joie de vivre qui les caractérise et que nous avons partagée bien au-delà des murs de l'Université; M. Ernest Fortis pour son aide lors de la réalisation de l'Herbier des Pandanaceae mais aussi pour son sens critique des événements contemporains, ainsi que tous les membres du Laboratoire qui ont participé à la bonne ambiance du troisième étage du bâtiment D: Roberto Guadagnuolo (pour ces délicieux cafés!), Guilhelm Mansion, Louis Nussbaumer...

Les membres de mon jury: Porter. P. Lowry II, Jean-Louis Guillaumet, Jean-Noël Labat, Jean-Daniel Gallandat pour les discussions fructueuses afin d'améliorer une version antérieure de cette thèse.

Merci aussi à ceux qui m'ont aidé de près ou de loin dans la réalisation de ce travail: Jean-Noël Labat au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris; Laurent Gautier aux Conservatoires et Jardins Botaniques de Genève; Mauro Raffaelli et Marchello Tardelli à l'Herbier Tropical de L'Université de Florence; J. Dransfield et M. Owen aux Jardins Botaniques Royaux et à l'Herbier de Kew; François Bretagnolle pour avoir partagé ses immenses connaissances scientifiques. Madame Marguerat pour avoir relu, toujours avec beaucoup de gentillesse, les textes en français ainsi que Jason R. Grant pour sa disponibilité et ses précieux conseils lors des relectures des articles en anglais.

Tous ceux qui ont participé aux nombreuses missions de récolte: spécialement Mathieu Bondallaz, Caspar Bijleveld, Dr. Omar Manzardo, Ali Mezouar et Mathieu Raetz.

Dans le monde:

Je voudrais rendre hommage à Michel Omer Laivao qui est actuellement l'un des meilleurs connaisseurs des *Pandanus* malgaches. Nous avons passé tellement de temps à tenter de comprendre la taxonomie difficile de ce genre à Paris, Londres, Neuchâtel et, sur le terrain, à Madagascar; je sais, que sans lui, j'aurais sûrement plusieurs fois baissé les bras. Misotra betsaka, Zoky be!

Sébastien Wohlhauser qui a été le moteur de tout ce travail pour avoir eu un jour la bonne idée de partager avec moi son amour pour une île qu'il venait de découvrir. Nous avons partagé tellement d'heures sur le terrain à traquer ces plantes et bien d'autres, à souffrir le martyr sous des torrents de pluie mais bien heureusement aussi, à savourer une bonne bière dans des Hotely! Toutes ces nouveautés taxonomiques te sont dédiées Séb. Merci pour tout! Je voudrais aussi remercier Marcelline pour son hospitalité et la petite Alisoa qui rayonne de bonheur!

Je tiens à remercier les expatriés suisses de la Grande Ile pour leur hospitalité lors de mes séjours, mais aussi pour les discussions animées que nous avons partagées: Jürg et Prisca Brant, Pierre et Dorice Kistler, Jean-Laurent et Lucia Pfund, Pete et Florence Messerli; Sébastien et Marcelline Wohlhauser.

Un remerciement très chaleureux à tous les autochtones qui ont participé activement aux missions à Madagascar et qui ont permis la récolte de toutes ces plantes. Je remercierai spécialement ici M. Bemandiny à Maroantsetra, Ernest Raveloson à Mananara-Nord, S. Safianinasiezy à Maroantsetra, Thierry Rakotomamojy et M. Andrianjaka à Antananarivo, M. Rakotomalaza à Antanambova, M. Allet à Maurice ainsi que tous les autres dont le nom m'échappe mais non le visage et le courage.

Merci aussi aux institutions malgaches qui ont grandement facilité la réalisation de ce travail: L'Association Nationale des Aires protégées à Madagascar (ANGAP), le Département des Eaux et Forêts (DEF) à Antananarivo et en Province. le WWF Madagascar à Antsiranana, Andapa et Antananarivo, le Projet Quit-Fer Minéral à Fort-Dauphin, CARE International à Maroantsetra, et le Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza à Antananarivo et son Directeur ainsi qu'Elisette Rahelivololona.

Merci enfin à ceux qui ont fourni du matériel séché en silica-gel pour les études moléculaires: Pr. Josef Bogner (Jardin Botanique, München), Dr. Carolyn D. Cook (Developing the Potential of Indigenous *Pandanus* Agroforestry with the Amung-me of Irian Jaya Project), H. David Lorence (National Tropical Garden, Hawaii), ainsi que le Dr. Mathieu Perret (Conservatoire et Jardin Botanique, Genève).

Bibliographie

- Aubréville, A. (1976). Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. *Adansonia*, sér. 2, 16 (3): 297-354.
- Badiukov, D. D., E. L. Demidenko & P. A. Kaplin (1989). Paleogeography of the Seychelles Bank and Northwest Madagascar shelf during the last glacio-eustatic regression (18 000 a B. P.). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 7: 89-92.
- Baker, J. G. (1885). Further contributions to the flora of Madagascar. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 21: 407-455.
- Baker, A. G. (1955). Self-compatibility and establishments after long distance dispersal. *Evolution* 9: 347-348
- Baker, H. G. & P. A. Cox (1984). Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Journal* 71: 244-253.
- Battistini, R. (1972). Etats des connaissances sur la géomorphologie de l'île Maurice. *Revue de Géologie (Madagascar)* 17: 63-77.
- Battistini R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude biogéographique de la "région malgache". In: W. R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar, 1-17. ORSTOM, Paris, France.
- Bawa, K. S. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annals review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- Beentje, H. (1993). Flora of Tropical East Africa: Pandanaceae. In: R.M. Polhill (ed.), Royal Botanical Gardens, Kew.
- Bogler, D. J. & B. B. Simpson (1996). Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *American Journal of Botany* 83 (9): 1225-1235.
- Braithwaite, C. J. R. (1984) Geology of the Seychelles. In: D. R. Stoddart (ed.), Biogeography and ecology of the Seychelles, 17-38. The Hague, Boston.
- Callmander, M. W. (2000). *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part 1: New findings on *Pandanus hornei* Balf. f. (sect. *Seychellea*) from the Seychelles. *Webbia* 55: 317-329.
- Callmander, M. W. (2001). *Pandanus* subg. *Martellidendron* (Pandanaceae) part II: revision of sect. *Martellidendron* Pic. Serm. in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 353-374.
- Callmander, M. W, & M. O. Laivao. (2002a). Révision de *Pandanus* sect. *Dauphinensia* St. John (Pandanaceae) à Madagascar. *Bot. Helv.* 112: 47-67.
- Callmander, M. W, & M. O. Laivao. (2002b). Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Rev. Inter. Sci. de la Vie et de la Terre*, 125-138.
- Callmander, M. W & M. O. Laivao. (2003a). New findings on *Pandanus* sect. *Imerinenses* and sect. *Rykiella* (Pandanaceae) from Madagascar. *Adansonia* 25: 53-63.
- Callmander, M. W, S.Wohlhauser, et M. O. Laivao. (2003b). 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., P. Chassot, P. Küpfer & P. P. Lowry II. (2003, in press). Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications. *Taxon* 52 (4).
- Callmander, M. W, S.Wohlhauser, et L. Gautier (2003, sous presse). Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar. *Candollea* 58 (2).
- Callmander, M. W, and M. O. Laivao. (sous presse). 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.
- Charlesworth, D. (1993). Why are unisexual flowers associated with ind-pollinisation and unspecialized pollinisers? *American Naturalist* 141: 481-490.
- Chase, M., W. Hillis, & H. Harold (1991). Silica-gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40 (5): 215-220.
- Chase, M., D. Soltis, & R. Olmstead (1993). Phylogenetics of seeds plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical garden* 80: 528-580.
- Chase, M. W., D. Stevenson, P. Wilkin, and P. Rudall. (1995). Monocot systematics: a combined analysis. In: P. Rudall, P. Cribb, D. Cutler, and C. Humphries (eds.), Monocotyledons: systematics and evolution, 685-730. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Chase, M. W., D. E. Soltis, P. E. Soltis, P. J. Rudall, M. F. Fay, W. H. Hahn, S. Sullivan, J. Joseph, M. Molvray, P. J. Kores, T. J. Givnish, K. J. Sytsma, and C. Pires. (2000). Higher-level of the monocotyledons: an assement of current knowledge and a new classification. In: K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), Monocot: systematics and evolution, 3-16. CSIRO: Melbourne, Australia.
- Chu, S. P. & B. C. Stone (1973). Morphological studies in Pandanaceae V. A further survey of foliar anatomy in the genus *Pandanus*. *Journal of Japan Botany* 48: 55-64.
- Coetzee, J.A. & J. Muller (1984). The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the Tertiary of the southwestern Cape (South Africa). *Annals Missouri Botanical Garden* 71: 1088-1099.
- Coffin, M. F. & P. D. Rabinowitz, (1987). Reconstruction of Madagascar and Africa: evidence from the 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 de l'ORSTOM* 55.
- Cox, P. A. (1981). Bisexuality in the *Pandanaceae*: new findings in the genus *Freycinetia*. *Biotropica* 13 (3): 195-198.
- Cox, P. A. (1982). Vertebrate pollination and the maintenance of dioecism in *Freycinetia*. *American Naturalist* 120 (1): 65-80.
- Cox, P.A. (1984). Chireptophily and Ornithophily in *Freycinetia* (Pandanaceae) in Samoa. *Plant systematics and Evolution* 144: 277-290.
- Cox, P. A. (1985). Islands and dioecism: Insights from the reproductive ecology of *Pandanustectorius* in Polynesia. In: J. L. Harper (ed.), Studies in plant demography, 359-371.
- Cox, P. A. (1990). Pollination and the evolution of breeding systems in Pandanaceae. *Annals Missouri Botanical Garden* 77 (4): 815-840.
- Cox, P. A., K.-L. Huynh & B. C. Stone (1995). Evolution and Systematics of Pandanaceae. In: P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler et C. J. Humphries (eds.). Monocotyledons: systematics and evolution, 663-684. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Daniel, J., J. Dupont & C. Jouannic (1972). Relations Madagascar-Archipel es Comores (Nord-Est du canal du Mozambique). Sur la nature volcanique du Banc du Leven. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 274: 1784-1787.
- Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford et P. F. Yeo (1985). *The families of the monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlin.
- Dejardin, J., J.-L. Guillaumet, G. Mangenot (1973). Contribution à la connaissance de l'élément non-endémique de la flore malgache. *Candollea*. 28: 325-391.
- Doyle, J. J. (1992). Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* 17: 144-163.

- Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1993). DNA, phylogeny and the flowering of plant systematics. *Bio Science* 43: 380-389.
- Dransfield, J. & N. W. Uhl (1986). An outline of a classification of palms. *Principes* 30: 3-11.
- Engler, A. & E. Glig (1924). *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Emerick, C. M. & R. A. Duncan (1992). Age progressive volcanism in the Comores Archipelago, Western Indian Ocean and implications for Somali tectonics. *Earth and Planetary Science Letters* 60: 415-428.
- Fisher, B. L. & D. J. Girman (2001). Biogeography of ants in eastern Madagascar. In: W. R. Lourenço & S. M. Goodman (eds.), *Diversité et endémisme à Madagascar*, 331-344. Société de Biogéographie, Paris.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Freeman (1997). Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *Trends Botanical Review* 63 (1): 65-92.
- Forsberg (1980). Flora of Aldabra. *Kew Bulletin (add. series 7)* 71: 291-297.
- Garbutt, N. (1999). *Mammals of Madagascar*. Pica Press, Sussex.
- Gaudichaud, C. (1841-1852). Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836-1837 sur la corvette «La Bonite» commandée par M. Vaillant. Botanique. Atlas. Pandanées (1843). Explication et descriptions des planches par M. D'Alleizette (1886).
- Gielly, L. et P. Taberlet (1994). Chloroplast DNA polymorphism at the intrageneric level and plant phylogenies. *Life Sciences* 317: 685-692.
- Givnish, T. J. (1980). Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: Dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34 (5): 959-972.
- Goodman, S. M., P. D. Jenkins et D. Rakotondravony. (2000). The biogeography of Rodents (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) and Tenrecids (lipotyphla: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: an assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. In: W. R. Lourenço & S. M. Goodman (eds.), *Diversité et endémisme à Madagascar*, 127-138. Société de Biogéographie, Paris.
- Gottsberger, G. (1991). Pollination of some species of the *Carludovicoideae*, and remarks on the origin and evolution of the *Cyclanthaceae*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 113 (2-3): 221-235.
- Grayum, M. H. (1990). Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals Missouri Botanical Garden* 77: 628-697.
- Guillaumet, J.-L. (1973). Formes et développement des *Pandanus* malgaches. *Webbia* 28 (2): 495-517.
- Guillaumet, J.-L. & G. Mangenot (1975). Aspects de la spéciation de la flore malgache. *Boissiera* 24: 119-123.
- Guillaumet, J.-L. & J. Koechlin (1971). Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Condollea*: 263-277.
- Hallé, F. & R. A. A. Oldeman (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson & Cie, Paris.
- Haq, B.U., J. Hardenbol and P.R. Vail, (1988). Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles. In: C. K. Wilgus, B. S. Hastings, H. Posamentier, J. V. Wagoner, C. A. Ross and C. G. StC. Kendall (eds.), *Sea-level changes: an integrated approach*, 71-108. Special Publ. 42, Soc. Econ. Paleont. Mineral., Tulsa, Oklahoma.
- Harling, G. (1958). Monograph of the *Cyclanthaceae*. *Acta Horti Bergen* 18.
- Hedges, S. B. (1992). The number of replicates needed for accurate estimation of bootstrap P values in phylogenetic studies. *Molecular Biology and Evolution* 9: 366-369.
- Herngreen, G.F.W., A. Randrianasolo et J.W. Verbeek (1982). Micropaleontology of Albian to Danian strata in Madagascar. *Micropaleontology* 28: 97-109.
- Hillis D. M. & M. T. Dixon (1991). Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference.

- Quaternary Review of Botanic* 66: 411-453.
- Hotton, C. L. K., H. A. Leffingwell & J. Skvarla 1994. Pollen ultrastructure of Pandanaceae and the fossil genus *Pandaniidites*. In: Kurmann M.H. & Doyle, J.A. (eds.): Ultrastructure of fossil spores and pollen, 173-191. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Humbert, H. (1951). Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar, *Compte Rendu Sommaire Scéances Société Biogéographique* 246: 176-184.
- Humbert, H. (1954). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *Année Biologique*, 3ème Série, 31(5-6): 195-204 + cartes.
- Humbert, H. (1959). Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. *Mémoire de l'Institut Scientifique de Madagascar* 9: 149-187.
- Huynh, K.-L. (1974). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* I. Aperçu général sur les caractères micromorphologiques de la feuille du genre *Pandanus* et leur valeur taxonomique. *Botanische Jahrbücher Systematik* 94: 190-256.
- Huynh, K.-L. (1975). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* II. Le sous-genre *Rykia*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 95: 106-148.
- Huynh, K.-L. (1976). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* III. Le sous-genre *Lophostigma*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 97: 72-119.
- Huynh, K.-L. (1977). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* IV. Le sous-genre *Kurzia*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 98: 199-249.
- Huynh, K.-L. (1978). 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 morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 1. Partie systématique *Botanische Jahrbücher Systematik* 100 (3): 321-371.
- Huynh, K.-L. (1979b). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron* 2. Considérations sur *P.* subg. *Vinsonia*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 100 (4): 473-517.
- Huynh, K.-L. (1980a). La morphologie du pollen de *Pandanus* subg. *Vinsonia* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique. *Pollen et Spores* 22 (2): 173-188.
- Huynh, K.-L. (1980b). Quelques espèces de peu *Pandanus* (Pandanaceae) peu connues de l'Archipel des Philippines, de Palaos et de Salomon. *Condollea* 35: 385-419.
- Huynh, K.-L. (1982). La fleur mâle de quelques espèces de *Pandanus* subg. *Lophostigma* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beiträge Biologie Pflanzen* 57: 15-83.
- Huynh, K.-L. (1984). Etudes des *Pandanus* (Pandanaceae) d'Afrique occidentale. (1 ère partie). Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, *Adansonia* 3 (4): 335-358.
- Huynh, K.-L. (1987). Etudes des *Pandanus* (Pandanaceae) d'Afrique occidentale. (6ème partie): Espèces du Togo. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 110: 5-16.
- Huynh, K.-L. (1991a). New data on the taxonomic position of *Pandanus eydouxia* (Pandanaceae), a species of the Mascarene Islands. *Botanica Helvetica* 101 (1): 29-37.
- Huynh, K.-L. (1991b). The flower structure in the genus *Freycinetia*, *Pandanaceae* (Part 1)-Potential bisexuality in the genus *Freycinetia*. *Botanische Jahrbücher Systematik* 112 (3): 295-328.
- Huynh, K. L. (1997). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part I. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 120: 35-44.
- Huynh, K. L. (1998). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part II. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 121: 53-60.
- Huynh, K. L. (1999a). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part III. *Condollea* 54: 145-

- 170.
- Huynh, K. L. (1999b). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 4. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 122: 35-43.
- Huynh, K. L. (2000a). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 5. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 123: 27-35.
- Huynh, K. L. (2000b). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 6. *Botanische Jahrbücher und Systematik* 122: 201-224.
- Huynh, K. L. (2001). The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar part 7. *Bulletin Neuchâtelois des Sciences Naturelles* 124: 49-57.
- Kam, Y. K. & B. C. Stone (1970). Morphological studies in Pandanaceae IV. Stomate structure in some Mascarene and Madagascar *Pandanus* and its meaning for infrageneric taxonomy. *Adansonia* sér 2, 10: 219-146.
- Koechlin, J. (1972). Flora and vegetation of Madagascar. *M. Biologicae* 21: 227-259.
- Koechlin, J., J.-L. Guillaumet et P. Morat (1974). *Flore et Végétation de Madagascar*. Gantner Verlag, Vaduz.
- Jeremie, J. (1980). Notes sur le genre *Ascarina* (Chloranthaceae) en Nouvelle-Caledonie et à Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 20: 273-285.
- Johannesson, K. (2001). Parallel Speciation: a key to sympatric divergence. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (3): 148-153.
- Juste, J. B., & J. E. Fa (1994) - Biodiversity conservation in the Gulf of Guinea islands: taking stock and preparing action. *Biodiversity and Conservation* 3: 759-771.
- Leroy, J.-F. (1978). Composition, origin, and affinities of the Madagscan vascular flora. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 535-589.
- Leroy, J.-F. (1996). Biogéographie: quelques garnds faits relatifs à la flore angiospermiene malgache. In: W. R. Lourenço (ed.), *Biogeographie de madagascar*, 59-71. ORSTOM, Paris, France.
- Lee, M. A. B. (1985). The dispersal of *Pandanus tectorius* by the land crab *Cardisoma carnifex*. *Oikos* 45: 169-173.
- Lee, M. A. B. (1989). Seed and seedling production in *Pandanus tectorius*. *Biotropica* 21 (1): 57-60.
- Lodhi, M., A. Ye, Guang-Ning Weeden, Norman, F. (1994). A simple and efficient method for DNA extraction from grapevine cultivars and *Vitis* species *Plant Molecular Biology* 12 (1): 6-13.
- Lowry II, P. P., G. E. Schatz et P. B. Phillipson (1997). The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. In: Goodman, S. M. and B. D. Patterson (eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*, 93-123. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Mariaux, L., Welcome J.-L., P.-O. Antoine, G. Métais, I. B. Baloch, M. Benammi, Y. Chaimanee, S. Ducrocq et I.-J. Jaeger (2001). A fossil Lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science* 294: 587-591.
- Martelli, U. (1907). *Pandanus*, nuove specie Manipolo II. *Webbia* 2: 423-439.
- Martelli, U. (1913). Enumerazione delle «Pandanaceae», II. *Pandanus*. *Webbia* 4 (1): 5-105, tt. 1-17.
- Martelli, U. (1914). Enumerazione delle «Pandanaceae», II. *Pandanus*. *Webbia* 4 (2): 391-438, tt. 18-43.
- Martelli, U. & R. Pichi-Sermolli (1951). Les Pandanacées récoltées par Pierre de la Bathie à Madagascar. *Mémoire de l'Institut Malgache des Sciences Naturelles* 3 (1): 1-175.
- Martin, L. D. (1993). Primate origins: pluggins the gaps. *Nature* 363: 223-234.
- Mc Call, R. A. (1997). Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar. *Proceedings Royal Society of London* 264: 663-665.
- Mc Douglas, I., B. G. J. Upton et W. J. Wadsworth (1965). A geological reconnaissance of Rodriguez island, Indian Ocean. *Nature* 206: 26-27.

- Mc Elhinny, M. W. (1976). The paleoposition of Madagascar: remanence and magnetic properties. *Earth and Planetary Science Letters* 31: 101-112.
- Meeuse, A. D. J. (1965). Angiosperms-past and present. *Advancing Frontiers Plant Science* 11. (spécialement pp. 170-182).
- Meeuse, A. D. J. (1972). Palm and Pandan pollination: Primary anemophily or primary entomophily? *The Botany* 3 (1): 1-7.
- Montaggiani, L. and P. Nativel (1988). La Réunion et l'Ile Maurice: Géologie et aperçu biologique. *In: Masson (ed.), Guides Régionaux*, 8-139. Paris.
- Monza, De, J.-P. (1996). *L'atlas pour la conservation des forêts tropicales d'Afrique*. UICN, Gland.
- Moritz, C., T. E Dowling et W. M. Brown (1987). Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Annals Review Ecology and Systematics* 18: 269-292.
- Muller, J. (1981). Fossil pollen records of extant angiosperms. *Botanical Review* 47: 1-142.
- Nei, M. (1996). Phylogenetic analysis in molecular evolutionary genetics. *Annals review Genetics* 30: 371-403.
- Orr, M. R & T. B. Smith (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 502-505.
- Paulian, R. (1990). L'apport de Madagascar à l'analyse des problèmes de biogéographie insulaire. *Atti dei Convegni Lincei* 85: 811-829.
- Perrier de la Bâthie, H. (1921). La végétation malgache. *Annales du Muséum Colonial de Marseille*, 3ème série, 9, 268 pp.
- Perrier de la Bâthie, H. (1936). *Biogéographie des Plantes de Madagascar*. Société d'Éditions, Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.
- Plummer, P. S. (1995). Ages and geological significance of the igneous rocks from Seychelles. *Journal of African Earth Science* 20: 91-101.
- Poppendieck, H. H. (1987). Monoecy and sex changes in *Freycinetia* (Pandanaceae). *Annals Missouri Botanical Garden* 74: 314-320.
- Procter, J. (1984). Floristics of the granitic islands of the Seychelles. *In: D.R. Stoddart (ed.), Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands*, 193-220. The Hague
- Rabinowitz, P. D., M. F. Coffin et D. Falvey 1983. The Separation of Madagascar & Africa. *Science* 220: 67-69.
- Rage, J.-C. (1996). Le peuplement animal de Madagascar: une composante venue de la Laurasie est-elle envisageable? *In: W. R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar*, 27-35. ORSTOM, Paris, France.
- Raxworthy, C. J., M. R. J. Forstner, & R. A. Nussbaum. (2002). Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415: 784-786.
- Renner, S. S. et R. E. Ricklefs (1995). Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.
- Schatz, G. E. 1996. Malagasy/Indo-australo-malesian phytogeographic connections. *In: W. R. Lourenço (ed.), Biogéographie de Madagascar*, 73-83. ORSTOM, Paris, France.
- Schatz, G. (2000). The rediscovery of the malagasy endemic: *Takhtajania perrieri* (Winteraceae). *Annales Missouri Bot. Gard.* 87: 297-302.
- Schatz, G. (2001). Flore générale des arbres de Madagascar. Royal Botanic Garden, Kew & Missouri Botanical Garden
- Schlueter, D. (1998). Ecological causes of speciation. *In: D. J. Howards & S. H. Berlocher (eds.), Endless forms - Species and Speciation*, 114-129. Oxford university Press.
- Schlueter, D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (7): 372-380.
- Scotese, C. R., L. M. Gahagan et R. L. Larson (1988). Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous

- and Cenozoic Ocean basins. *Tectonophysics* 155: 27-48.
- Smith, T. B., R. K. Wayne, D. J. Girman et M. W. Bruford. (1997) A Role for Ecotones in Generating Rainforest Biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- Steenis, C.G. Van (1984). Plant geography of east Malesia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 79: 97-178.
- Stevenson, D. W., J. D. Davis, J. V. Freudenstein, C. R. Hardy, M. P. Simmons, and C. D. Specht. 2000. A phylogenetic analyses of the monocotyledons based on morphological and molecular characters sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In: K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), *Monocot: systematics and evolution*, 17-24. CSIRO: Melbourne, Australia.
- St. John, H. (1960). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 1. Keys to the sections. *Pacific Sciences* 14: 224-241.
- St. John, H. (1967). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 24. *Seychellea* a new section from the Seychelles Islands. *Pacific Sciences* 21: 531-532.
- St. John H. (1968). Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 27 *Pandanus*, Novelties from Madagascar. *Pacific Science* 22: 104-137.
- Soltis, P. S., D. E. Soltis et J.J. Doyle (1992). *Molecular systematics of plants*. Chapman and Hall.
- Stone, B. C. (1961). *Pandanus pistillaris* in the Caroline Islands: An example of Long-Range Oceanic Dispersal. *Pacific Science* 15 (4): 610-613.
- 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 «coniferoïde» habit in *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 144-149
- Stone, B. C. (1972). A reconsideration of the evolutionary status of the family *Pandanaceae* and its significance in monocotyledon phylogeny. *Quaternary Review of Botany* 47: 34-45.
- Stone, B. C. (1973). A synopsis of the African species of *Pandanus*. *Annals Missouri Botanical Garden* 60: 260-272.
- Stone, B. C. (1974). Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (*Pandanaceae*). *Botanische Jahrbücher und Systematik* 94 (4): 459-540.
- Stone, B. C. (1975a). New and noteworthy *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 457: 67-90.
- Stone, B. C. (1975c). The *Pandanaceae* of the New Hebrides, with an essay on intraspecific variation in *Pandanus tectorius*. *Kew Bulletin* 31 (1): 47-67.
- Stone, B. C. (1987a). New taxa of *Pandanus* (*Pandanaceae*) from Malesia and Papuaia. *Blumea* 32: 427-441.
- Stone, B. C. (1987b). The genus *Pandanus* (*Pandanaceae*) on Christmas Island, Indian Ocean. *Garden Bulletin Straits Settlements* 39: 139-202.
- Stone, B. C. (1990). New evidence for the reconciliation of floral organisation in *Pandanaceae* with normal angiosperm patterns. In: P. Baas. (ed.), *The Plant Diversification in Malaysia*, 33-55.
- Stone, B. C. & J.-L. Guillaumet (1970). Une nouvelle et remarquable espèce de *Pandanus* de Madagascar. *Adansonia* sér. 2, 10 (2): 127-134.
- Stone, B. C. & J.-L. Guillaumet (1972). Un nouveau *Pandanus* (*Pandanaceae*) sub-aquatique de Madagascar. *Adansonia* sér. 2, 12 (4): 525-530.
- Storey, M., J. J. Mahoney, A. D. Saunders, R. A. Duncan, S. P. Kelley, et M. F. Coffin. (1995). Timing of Hot Spot-related Volcanism and the break up of Madagascar and India. *Science* 267: 852-855.
- Swofford, D. L. (2000). *PAUP**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version

4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou et J. Bouvet. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Taberlet, P. & L. Gielly (1994). The use of chloroplast DNA to resolve Plant Phylogenies: Noncoding versus rbcL sequences. *Molecular Biology and Evolution* 11 (5): 769-777.
- Takhtajan, A. (1980). Outline of the classification of flowering plant. *Botanical review* 46: 225-359.
- Thomasson, M. & G. Thomasson (1991). Essai sur la flore du Sud-Ouest malgache: originalité, affinités et origines. *Adansonia* 13: 71-89.
- Thomasson, M. (1997). Essai sur l'histoire de la flore forestière humide de Madagascar. *Acta Botanica Gallenica*. 144 (1): 57-65.
- Thouars, Aubert du Petit, (1808). Extrait d'un mémoire sur les espèces de Pandanus, observées aux îles de France, de Bourbon et de Madagascar. *Nouveau Bulletin des Sciences par la Société Philomatique*. Paris.
- Tomlinson, P. B. (1965). A study of stomatal structure structure in Pandanaceae. *Pacific Science* 19: 38-54.
- Upton, B. G., & W. J. Wadsworth (1965). Geology of Réunion Island, Indian Ocean. *Nature* 207: 151-154.
- Yoder, A. D., M. Cartmill, M. Ruvolo, K. Smith et R. Vilgalys (1996). Ancient single origin or the Malagasy primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 5122-5126.
- Youssef, A. A. B. (1991). *Morphogénèse et modelé dans un milieu insulaire tropical: l'exemple de Mayotte*. Thèse Université de Lille, 286 pp.
- Yuan, Y.-M. & P. Küpfer. (1996). Infrageneric phylogeny of the genus *Gentiana* (*Gentianaceae*) inferred from nucleotide sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *American Journal of Botany* 83 (5): 641-652.
- Warburg, O. (1900). Pandanaceae. In: A. Engler (ed.), *Das Pflanzenreich*, IV, 9, 1-97. Leipzig, Engelmann, Germany.
- Wasser, S. K. & J. C. Lovett (1993). Introduction to the biogeography of the rainforest of Eastern Africa. In: J. C. Lovett & S. K. Wasser (eds.) *Biogeography and Ecology of the rain forests of Eastern Africa*, 3-7. Cambridge University press.
- White, M. E. (1992). *L'odyssée des plantes*. Flammarion, Paris

Annexe 1 Missions de récoltes

Cette annexe présente les spécimens de la famille des Pandanaceae récoltés lors de nos missions en Afrique, à Madagascar et sur les îles de l'Océan Indien occidental.

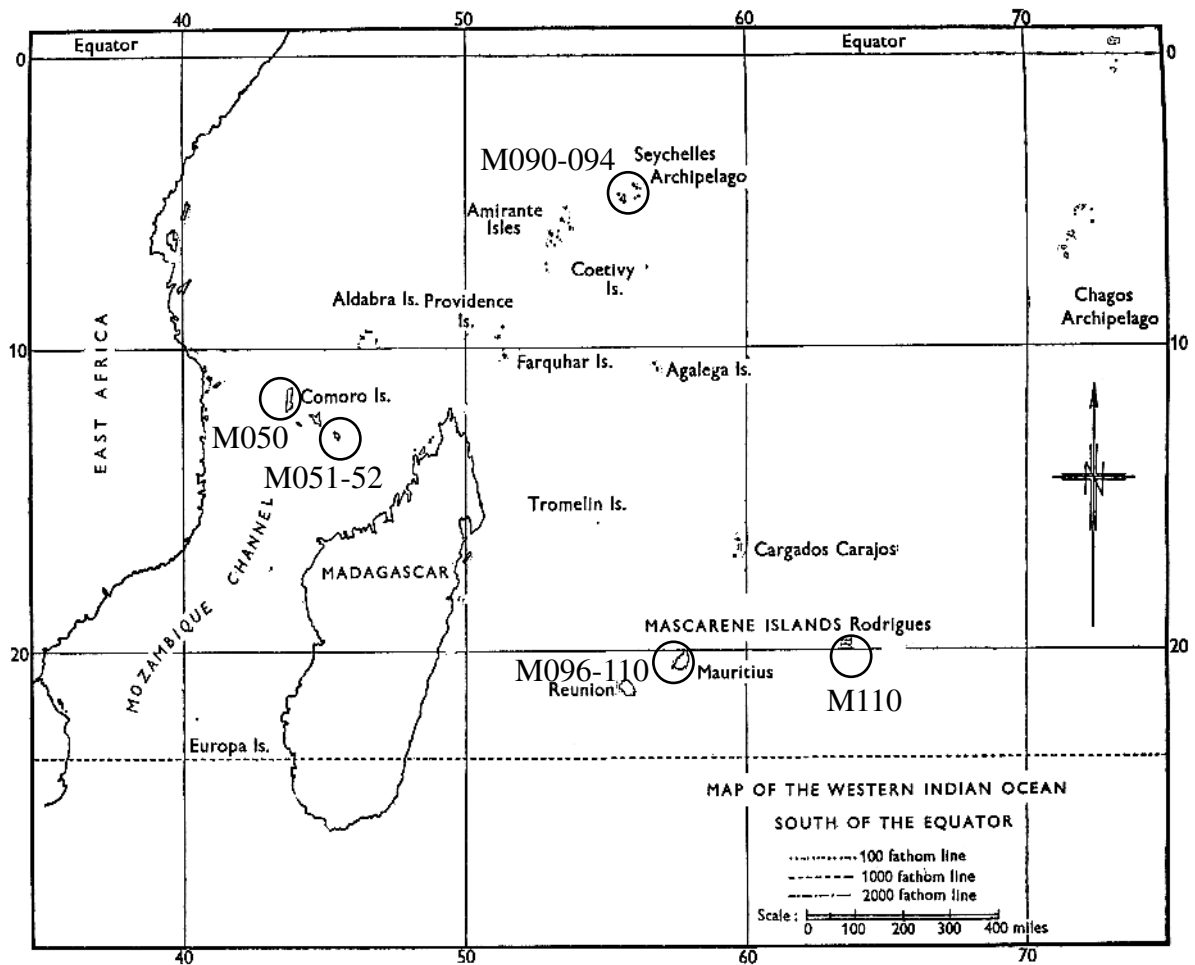


Fig. 100 Lieux de récoltes sur les îles de l'océan Indien occidental (carte de Vaughan & Wiehe (1952) modifiée).

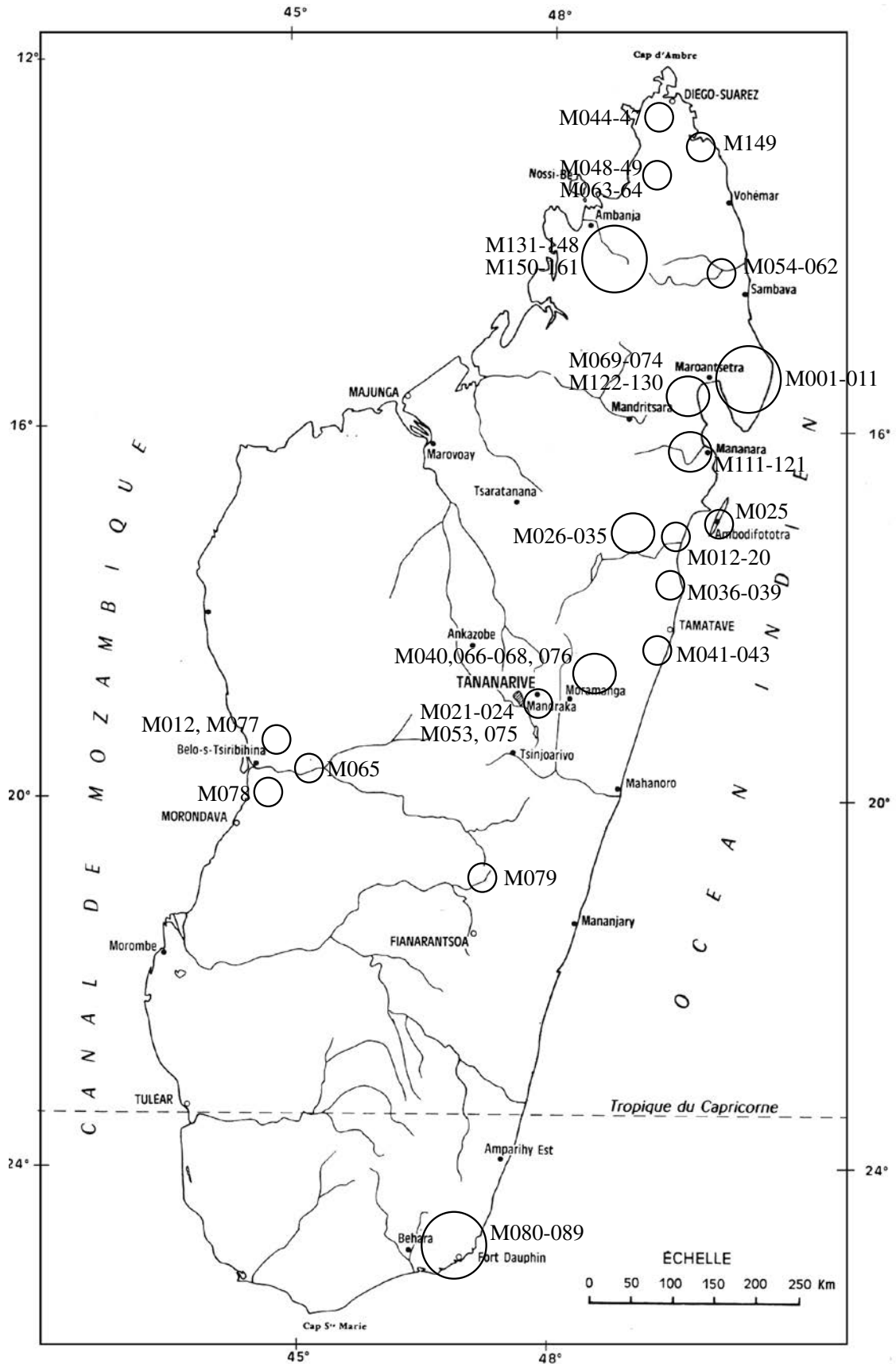


Fig. 101 Lieux de récoltes des Pandanaceae à Madagascar lors de nos missions entre 1996 et 2001 (carte d'après Koechlin et al., 1972).

Liste des récoltes de Pandanaceae (1996-2001).

-
- M001** *Pandanus pervilleanus* Solms
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 259 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 19.9.1996 **Coord:** S 15°26'032" / 49°50'056" E Chemin menant au poste forestier de Farankaraina
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M002** *Pandanus sp. nov.*
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 21.9.1996 **Coord:** S 15°25'956" / 49°57'563" E camp 2 bord de rivière en FDH
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M003** *Pandanus sp. nov.*
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1224 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.9.1997 **Coord:** S 15°26'218" / 49°57'415" E Sommet du mont Ambohitsitondroina
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M004** *Pandanus leptopodus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.9.1996 **Coord:** S 15°25'815" / 50°00'111" E Descente sur Ilampy au bord de la rivière
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale Antsahariradimy
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M005** *Pandanus oligocephalus* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.9.1996 **Coord:** S 15°25'706" / 50°00'111" E Descente sur Ilampy au bord de la rivière
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale Antsahariradimy
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M006** *Pandanus oligocephalus* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.9.1996 **Coord:** S 15°25'597" / 50°00'227" E Descente sur Ilampy au bord de la rivière
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale Antsahariradimy
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M007** *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 600 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 25.9.1996 **Coord:** S 15°25'597" / 50°00'227" E Bord du chemin menant à Maroangady
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M008** *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 430 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.9.1996 **Coord:** S 15°18'378" / 50°04'166" E
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M009** *Pandanus guillaumetii* Stone
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 360 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.9.1996 **Coord:** S 15°18'162" / 50°04'555" E côte est de la péninsule
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-

- M010** *Pandanus columnaris*[*plurilocolatus*] St. John
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 340 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.9.1996 **Coord:** S 15°18'162" / 50°04'944" E côte est de la péninsule
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M011** *Pandanus guillaumetii* Stone
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 300 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 27.9.1996 **Coord:** S 15°16'864" / 50°06'500" E Au bord de la Tsararapaka
Réserve Naturelle: MASOALA Peninsula Réserve Intégrale
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Péninsule de Masoala 1996
-
- M012** *Pandanus stellatus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 25 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 4.9.1996 **Coord:** S / E Forêt de Kirindy
Réserve Naturelle: sur le chemin des Pandanus
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. Callmander **Expedition:** Morondava 1996
-
- M013** *Pandanus sp. (fleur mâle)*
Sect: *Sussea* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 19.3.1997 **Coord:** S / E au bord de la piste vers Analalava
Réserve Naturelle: côte est
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-
- M014** *Pandanus pseudoacanthostylus sp. nov.* Laivao & Callmander
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.3.1997 **Coord:** S / E marécage à Andohanakoho
Réserve Naturelle: Foulpointe Côte Est
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-
- M015** *Pandanus concretus* Baker
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.3.1997 **Coord:** S 17°17'147" / 49°24'373" E Bord de la mer
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-
- M016** *Pandanus pervilleanus* Solms
Sect: *Sussea* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.3.1997 **Coord:** S 17°17'147" / 49°24'373" E Forêt littorale de Tampolo
Réserve Naturelle: jeune fruit
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-
- M017** *Pandanus ceratophorus* Baker
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.3.1997 **Coord:** S / E au bord du marécage de la forêt
Réserve Naturelle: classée
de Sahavolamena-(Soanirano Ivongo)
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-
- M018** *Pandanus soaniranensis sp. nov.* Laivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.3.1997 **Coord:** S / E forêt classée
Réserve Naturelle: de Sahavolamena-(Soanirano Ivongo)
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997
-

M019 *Pandanus callmanderii* sp. nov. Laivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.3.1997 **Coord:** S / E forêt classée
Réserve Naturelle: de Sahavolamena-(Soanirano Ivongo)
Récolteurs: M.O. Laivao **Expedition:** Soanirano-Ivongo 1997

M020 *Pandanus longissimepedunculatus* Martelli
Sect: *Rykiella* **Alti:** m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.3.1997 **Coord:** S / E Le long de la Ranomena
Réserve Naturelle: Ambavaniasy- Beforna
Récolteurs: M.O. Laivao route de Tamatave
Expedition: Soanirano-Ivongo 1997

M021 *Pandanus pervilleanus* Solms
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 14.7.1997 **Coord:** S 18°55'752" / 47°31'551" E Parc Botanique et Zoologique de
Réserve Naturelle: Tzimbazaza
Récolteurs: M. Callmander & M.O. Laivao **Expedition:** P.B.Z.T. 1997

M022 *Pandanus vandamii* Martelli
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 14.7.1997 **Coord:** S 18°55'752" / 47°31'551" E Parc Botanique et Zoologique de
Réserve Naturelle: Tzimbazaza
Récolteurs: M. Callmander & M.O. Laivao **Expedition:** P.B.Z.T. 1997

M023 *Pandanus bakeri* Warb.
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 14.7.1997 **Coord:** S 18°55'752" / 47°31'551" E Parc Botanique et Zoologique de
Réserve Naturelle: Tzimbazaza
Récolteurs: M. Callmander & M.O. Laivao **Expedition:** P.B.Z.T. 1997

M024 *Pandanus bakeri* Warb.
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 14.7.1997 **Coord:** S 18°55'752" / 47°31'551" E Parc Botanique et Zoologique de
Réserve Naturelle: Tzimbazaza
Récolteurs: M. Callmander & M.O. Laivao **Expedition:** P.B.Z.T. 1997

M025 *Pandanus concretus* Baker
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 14.7.1997 **Coord:** S 16°44'60" / 49°58'50" E Ile de Sainte-Marie
Réserve Naturelle: Nord de l'Ile
Récolteurs: M. Callmander S. Wohlhauser piscine naturelle
Expedition: Saint-Marie 1997

M026 *Pandanus* sp. Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 950 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.7.1997 **Coord:** N 17°28'869" / 48°44'524" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997

M027 *Pandanus microcephalus* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 950 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.7.1997 **Coord:** N 17°29'671" / 48°45'582" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997

- M028** *Pandanus microcephalus* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 890 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.7.1997 **Coord:** N 17°29'671" / 48°45'582" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M029** *Pandanus sp.*
Sect: *Sussea* **Alti:** 890 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.7.1997 **Coord:** N 17°30'825" / 48°45'227" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M030** *Pandanus sp. (fleur mâle)*
Sect: *Sussea* **Alti:** 895 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.7.1997 **Coord:** N 17°31'036" / 48°45'249" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve Bord de la Manambato
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M031** *Pandanus dykioides* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 900 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 24.7.1997 **Coord:** N 17°31'261" / 48°45'401" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M032** *Pandanus sp.*
Sect: *Sussea* **Alti:** 950 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 24.7.1997 **Coord:** N 17°31'610" / 48°45'546" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M033** *Pandanus kimlangii sp. nov.* Callmander & Laivao
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 1210 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 24.7.1997 **Coord:** N 17°31'469" / 48°45'486" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve Sommet
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M034** *Pandanus longissimepedunculatus* Martelli
Sect: *Rykiella* **Alti:** 1010 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.7.1997 **Coord:** N 17°28'869" / 48°44'524" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M035** *Pandanus pulcher* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 895 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 27.7.1997 **Coord:** N 17°30'436" / 48°46'455" E Est d'Ambatodrazaka
Réserve Naturelle: ZAHAMENA Integral Reserve près du village d'Antenina
Récolteurs: S. Wohlhauser, M. Callmander & M. O. Laivao marécage **Expedition:** Zahamena 1997
-
- M036** *Pandanus neoleptopus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 4 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.7.1997 **Coord:** S 17°17'147" / 49°24'373" E Forêt classée de Tampolo
Réserve Naturelle: 8 km. de Fenerive-Est (côte Est)
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Tampolo 1997

- M037** *Pandanus soaniranensis* Laivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 5 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.7.1997 **Coord:** S 17°17'147" / 49°24'373" E Forêt classée de Tampolo
Réserve Naturelle: 8 km. de Fenerive-Est (côte Est)
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Tampolo 1997
-
- M038** *Pandanus pseudocollinus* Pic Serm.
Sect: *Foullioya* **Alti:** 5 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.7.1997 **Coord:** S 17°17'300" / 49°25'681" E Forêt classée de Tampolo
Réserve Naturelle: 8 km. de Fenerive-Est (côte Est)
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Tampolo 1997
-
- M039** *Pandanus pervilleanus* Solms
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 5 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.7.1997 **Coord:** S 17°17'147" / 49°24'373" E Forêt classée de Tampolo
Réserve Naturelle: 8 km. de Fenerive-Est (côte Est)
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Tampolo 1997
-
- M040** *Pandanus leptopodus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 865 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 19.8.1997 **Coord:** S 18°56'505" / 49°25'213" E Andasibe
Réserve Naturelle: près du Lac Bleu
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Ambila-Lemaitso 1997
-
- M041** *Pandanus macrophyllus* Martelli
Sect: *Rykiella* **Alti:** 200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.8.1997 **Coord:** S 18° 52' 08" / 48° 59' 42" E Route de Tamatave
Réserve Naturelle: 20 km. de Brickaville
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Ambila-Lemaitso 1997
-
- M042** *Pandanus platyphyllus* Martelli
Sect: *Plathyphylla* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.8.1997 **Coord:** S 18°56'505" / 49°25'213" E Marécage en bord de Mer
Réserve Naturelle: Ambila-Lemaitso
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Ambila-Lemaitso 1997
-
- M043** *Pandanus rollotii* Martelli
Sect: *Lonchostigma* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.8.1997 **Coord:** S 18°56'505" / 49°25'213" E Marécage en bord de Mer
Réserve Naturelle: Ambila-Lemaitso
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & M. O. Laivao **Expedition:** Ambila-Lemaitso 1997
-
- M044** *Pandanus spicatus* St. John
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 990 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.8.1997 **Coord:** S 12°31'914" / 49°10'525" E Montagne d'Ambre
Réserve Naturelle: Montagne d'Ambre Parc National
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Montagne d'Ambre 1997
-
- M045** *Pandanus connatus* St. John
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 940 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.8.1997 **Coord:** S 12°31'219" / 49°10'276" E Montagne d'Ambre
Réserve Naturelle: Montagne d'Ambre Parc National près de la cascade touristique
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Montagne d'Ambre 1997

- M046** *Pandanus connatus* St. John
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1000 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 29.8.1997 **Coord:** S 12°31'016" / 49°10'534" E Montagne d'Ambre
Réserve Naturelle: Montagne d'Ambre Parc National
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Montagne d'Ambre 1997
-
- M047** *Pandanus latistigmaticus* Huynh
Sect: *Sussea* **Alti:** 940 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.8.1997 **Coord:** S 12°39'931" / 49°10'545" E Montagne d'Ambre
Réserve Naturelle: Montagne d'Ambre Parc National Bord de chemin vers la Grande
 Cascade
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Montagne d'Ambre 1997
-
- M048** *Pandanus coriaceus* Huynh
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.8.1997 **Coord:** S / E Ankarana Nord de l'ILE
 massif calcaire
Réserve Naturelle: ANKARANA special reserve
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Nord de l'île 1997
-
- M049** *Pandanus grallatus* B. C. Stone
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.8.1997 **Coord:** S / E Ankarana Nord de l'ILE
 massif calcaire
Réserve Naturelle: ANKARANA special reserve Près des petits Tsyngy
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Nord de l'île 1997
-
- M050** *Pandanus maximus* Martelli
Sect: *Pandanus* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** GRANDE-COMORE
Date: 6.9.1997 **Coord:** S / E très abondant en bord de mer
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Mayotte-Comores 1997
-
- M051** *Pandanus mayottensis* St. John
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 20 m. **Emplac.:** MAYOTTE
Date: 15.9.1997 **Coord:** S / E Ile Mayotte
 Océan Indien
Réserve Naturelle: bord de ruisseau
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mayotte-Comores 1997
-
- M052** *Pandanus associatus* Huynh
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** MAYOTTE
Date: 19.9.1997 **Coord:** S / E Ile Mayotte
 Océan Indien
Réserve Naturelle: Mont Choungui (Ouest de l'île)
Récolteurs: M. Callmander & O. Soumille (DAF) **Expedition:** Mayotte-Comores 1997
-
- M053** *Pandanus dyckioides* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.10.1997 **Coord:** S / E Parc Botanique et Zoologique de
 Tzimbazaza
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** P.B.Z.T. 1997
-
- m054** *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E Marojejy
 en-dessus du camp 2
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-

- m055** *Pandanus bipyramidus* Martelli
Sect: *Stephanostigma* **Alti:** 800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E Marojejy
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale en-dessus du camp 2
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M056** *Pandanus sp. (fleur mâle)*
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 850 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E sur pente en dessus du camp 2
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M057** *Pandanus humbertii sp. nov.* Laivao & Callmander
Sect: *Foullioya* **Alti:** 780 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M058** *Pandanus marojejyi* Callmander & LAivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 2000 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 8.11.1998 **Coord:** N 14°26'900" / 49°43'945" E sommet du Marojejy
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M059** *Pandanus marojejyi* Callmander & LAivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1910 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 8.11.1998 **Coord:** N 14°26'822" / 49°44'034" E sommet du Marojejy
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M060** *Pandanus pseudobatheii* Pic. Serm.
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1700 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 8.11.1998 **Coord:** N 14°26'353" / 49°44'477" E Petite cuvette juste en dessous de l'étage ericoïde
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M061** *Pandanus kimlangii sp. nov.* Callmander & Laivao
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 840 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 9.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E sur pente raide FDH de montagne
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M062** *Pandanus longecuspíatus* Pic. Serm.
Sect: *Foullioya* **Alti:** 100 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 10.11.1998 **Coord:** N 14°25'870" / 49°45'685" E plateau proche de la limite du parc
Réserve Naturelle: MAROJEJY Réserve Intégrale
Récolteurs: M. Callmander & M. O. Laivao **Expedition:** Massif du Marojejy 1998
-
- M063** *Pandanus biceps (mâle)* Stone
Sect: *Bicipites* **Alti:** 192 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 13.11.1997 **Coord:** N 12°57'288" / 49°07'090" E Ankarana sur calcaire
Réserve Naturelle: ANKARANA Special Reserve
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Ankarana 1998

- M064** *Pandanus biceps (femelle)* Stone
Sect: *Bicipites* **Alti:** 192 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 13.11.1997 **Coord:** N 12°57'288" / 49°07'090" E Ankarana sur calcaire
Réserve Naturelle: ANKARANA Special Reserve
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Ankarana 1998
-
- M065** *Pandanus aridus* St. John
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 272 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 18.11.1998 **Coord:** N 19°45'355" / 45°10'994" E Petit affluent de la Tsiribihina
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Centre Ouest 1998
-
- M066** *Pandanus analamazaotrensis* Martelli
Sect: *Stephanostigma* **Alti:** 900 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.11.1998 **Coord:** N 18°56'374" / 48°25'007" E bord de la route grande population
Réserve Naturelle: Mantadia-Parinet National Parc km. 14 de la route de Mantadia
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mantadia-Perinet 1998
-
- M067** *Pandanus fetusus* Huynh
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1012 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.11.1998 **Coord:** N 18°49'460" / 48°26'098" E bord de la route grande population
Réserve Naturelle: Mantadia-Parinet National Parc km. 14 de la route de Mantadia
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mantadia-Perinet 1998
-
- M068** *Pandanus aff. pulcher* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 920 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.11.1998 **Coord:** N 18°52'490" / 48°25'490" E individu isolé à l'entree du parc 7 km. du
Réserve Naturelle: Mantadia-Parinet National Parc village d'Andasibe
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mantadia-Perinet 1998
-
- M069** *Pandanus plurifolucatus* St. John
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 2.12.1998 **Coord:** N 15°28'400" / 49°40'394" E forêt littorale à 5 km. au sud de
Réserve Naturelle: Maroantsetra
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M070** *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 2.12.1998 **Coord:** N 15°28'400" / 49°40'394" E forêt littorale à 5 km. au sud de
Réserve Naturelle: Maroantsetra
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M071** *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 2.12.1998 **Coord:** N 15°28'400" / 49°40'394" E forêt littorale à 5 km. au sud de
Réserve Naturelle: Maroantsetra
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M072** *Pandanus princeps* Stone
Sect: *Phaenops* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.12.1998 **Coord:** N 15°28'813" / 49°39'286" E bord de ruisseau juste apres Nantoroka
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998

- M073** *Pandanus bipyramidus* Martelli
Sect: *Stephanostigma* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.12.1998 **Coord:** N 15°27'873" / 49°40'545" E à l'intérieur des terres
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M074A** *Pandanus erectus* St. John
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.12.1998 **Coord:** N 15°27'873" / 49°40'545" E à l'intérieur des terres
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M074B** *Pandanus concretus subsp. circularis* (St. John) Callmander
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.12.1998 **Coord:** N 15°27'873" / 49°40'545" E à l'intérieur des terres
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1998
-
- M075** *Pandanus variabilis* Martelli
Sect: *Heterostigma* **Alti:** m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 16.2.1999 **Coord:** N / E PBZT
Réserve Naturelle:
Récolteurs: m. O. Laivao **Expedition:** Haut Plateau 1998
-
- M076** *Pandanus freycinetoides* Gaudich.
Sect: *Sussea* **Alti:** 810 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.9.1997 **Coord:** N / E route de Lakato
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Haut Plateau 1998
-
- m077** *Pandanus stellatus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 100 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 31.12.1998 **Coord:** N 20°03'024" / 44°40'949" E forêt de Kirindy
Réserve Naturelle:
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. Callmander **Expedition:** Centre Ouest 1998
-
- m078** *Pandanus ambongensis* Martelli
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 100 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.1.1999 **Coord:** N 20°03'024" / 44°40'949" E R35 à 10 km. de Mahabo
Réserve Naturelle:
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. Callmander **Expedition:** Haut Plateau 1998
-
- m079** *Pandanus cyanoglaucescens* Martelli
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 1400 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.1.1999 **Coord:** N / E Près du col des Tapia
Réserve Naturelle: sur la route Fianarantso-Tananarive
Récolteurs: S. Wohlhauser & M. Callmander **Expedition:** Haut Plateau 1998
-
- m080** *Pandanus aridus* St. John
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 100 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.1.1999 **Coord:** N 24°49'333" / 46°33'814" E Parcelle 3
Réserve Naturelle: Adohahela national Parc
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-

- m081** *Pandanus longistylus* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.2.1999 **Coord:** N24°57'566" / 46°59'576" E Mandena
Réserve Naturelle: station forestière
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m082** *Pandanus rollotii* Martelli
Sect: *Lonchostigma* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.2.1999 **Coord:** N24°57'602" / 46°59'436" E Mandena
Réserve Naturelle: station forestière
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m083** *Pandanus peyrierasii* Stone & Guillaumet
Sect: *Aquatiles* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.2.1999 **Coord:** N24°57'602" / 46°59'436" E Mandena
Réserve Naturelle: station forestière
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m084** *Pandanus pygmaeus* Thouars
Sect: *Foullioya* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.2.1999 **Coord:** N24°57'602" / 46°59'436" E Mandena
Réserve Naturelle: station forestière
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- M085** *Pandanus leptopodus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 350 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 4.2.1999 **Coord:** N / E 30 km. ouest de Fort-Dauphin
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m086** *Pandanus bipyramidus* Martelli
Sect: *Stephanostigma* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.2.1999 **Coord:** N24°46'193" / 47°10'221" E St Luce
Réserve Naturelle: 80 km. est de Fort-Dauphin
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m087** *Pandanus sp.* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.2.1999 **Coord:** N24°46'193" / 47°10'221" E St Luce
Réserve Naturelle: 80 km. est de Fort-Dauphin
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m088** *Pandanus dauphinensis* Martelli
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 4.2.1999 **Coord:** N24°46'995" / 47°11'900" E 80 km. à l'est de Fort-Dauphin
Réserve Naturelle: St Luce
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-
- m089** *Pandanus bipyramidus* Martelli
Sect: *Stephanostigma* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 4.2.1999 **Coord:** N24°57'187" / 47°01'742" E Mandena
Réserve Naturelle: Station forestière
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Région de Fort-Dauphin 1999
-

- m090** *Pandanus balfourii* Martelli
Sect: *Pandanus* **Alti:** 10 m. **Emplac.:** SEYHELLES
Date: 18.2.1999 **Coord:** N4° 33' 748" / 55° 26' bord de mer
Réserve Naturelle: Mahé Island
Récolteurs: M. Callmander & Y. Meystre **Expedition:** Seychelles 1999
-
- M091** *Pandanus multispicatus* Balf. f.
Sect: *Sussea* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** SEYHELLES
Date: 21.2.1999 **Coord:** 4° 38' 282" / 55° 27' chemin des trois frères par Sans-Souci
Réserve Naturelle: Mahé Island
Récolteurs: M. Callmander & Y. Meystre **Expedition:** Seychelles 1999
-
- M092** *Pandanus sechellarum* Balf. f.
Sect: *Balfouria* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** SEYHELLES
Date: 21.2.1999 **Coord:** S4° 38' 282" / 55° 27' chemin des trois frères par Sans-Souci
Réserve Naturelle: Mahé Island
Récolteurs: M. Callmander & Y. Meystre **Expedition:** Seychelles 1999
-
- M093** *Martellidendron hornei (mâle)* (Balf. F.) Callmander
Sect: *Seychellea* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** SEYHELLES
Date: 22.2.1999 **Coord:** S04° 44' 01" / 55° 24' 15" E marre au cochon
Réserve Naturelle: Mahé Island
Récolteurs: M. Callmander & Y. Meystre **Expedition:** Seychelles 1999
-
- M094** *Martellidendron hornei (femelle)* (Balf. F.) Callmander
Sect: *Seychellea* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** SEYHELLES
Date: 22.2.1999 **Coord:** N04° 44' 01" / 55° 24' 15" E marre au cochon
Réserve Naturelle: Mahé Island
Récolteurs: M. Callmander & Y. Meystre **Expedition:** Seychelles 1999
-
- M096** *Pandanus palustris* Thouars
Sect: *Megakeura* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M097** *Pandanus carmichaelli* Vaugan & Wiehe
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M098** *Pandanus sphaeroides* Thouars
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M099** *Pandanus barklyi* Balf. f.
Sect: *Barklya* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-

- M100** *Pandanus aff. rigidifolius* Vaughan & Wiehe
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M101** *Pandanus rigidifolius* Vaughan & Wiehe
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 550 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 5.10.1999 **Coord:** S 20°24'360" / 57°28'367" E Le Pétrin-Les marres
Réserve Naturelle: Le Pétrin devant la station
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M102** *Pandanus eydouxia* Balf. f.
Sect: *Eydouxia* **Alti:** 500 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 6.10.1999 **Coord:** S 20°21'006" / 57°29'527" E Perrier (forêt classée)
Réserve Naturelle: Perrier route pour Georges B. R. National Park
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M103** *Pandanus sphaeroideus* Thouars
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 500 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 6.10.1999 **Coord:** S 20°21'006" / 57°29'527" E Perrier (forêt classée)
Réserve Naturelle: Perrier route pour Georges B. R. National Park
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M104** *Pandanus prostratus* Vaughan & Wiehe
Sect: *Barklya* **Alti:** 500 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 6.10.1999 **Coord:** S 20°21'006" / 57°29'527" E Perrier (forêt classée)
Réserve Naturelle: Perrier route pour Georges B. R. National Park
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M105** *Pandanus microcarpus* Balf. f.
Sect: *Souleyetia* **Alti:** 700 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 6.10.1999 **Coord:** S 20°25'181' / 57°26'837" E bord de rivière (forêt d'Eucalyptus)
Réserve Naturelle: proche de Perrier
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M106** *Pandanus sphaeroideus* Thouars
Sect: *Heterostigma* **Alti:** 700 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 6.10.1999 **Coord:** S 20°25'181' / 57°26'837" E Plaine Champagne
Réserve Naturelle: Perrier en dessous des antennes
Récolteurs: M. Callmander & M. Allet **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M107** *Pandanus vandermeeschii* Balf. f.
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 50 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 7.10.1999 **Coord:** S 20°31'400" / 57°32'029" E Gris-Gris près de Souillac
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M108** *Pandanus incertus* Vaughan & Wiehe
Sect: *Barklya* **Alti:** 500 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 8.10.1999 **Coord:** S 20°25'047' / 57°28'396" E proche de la station 1 km après
Réserve Naturelle: sur la droite de la route
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mauritius 1999
-

- M109** *Pandanus glaucocephalus* Vaughan & Wiehe
Sect: *Barklya* **Alti:** 650 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 8.10.1999 **Coord:** S 20°24'608" / 57°28'853" E
Réserve Naturelle: marais proche de la station
 en direction de culture de thé
 avant le pont à gauche
Récolteurs: M. Callmander **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M110** *Pandanus heterocarpus* St. John
Sect: *Vinsonia* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MAURITIUS
Date: 10.10.1999 **Coord:** S / E
Réserve Naturelle: Ile Rodrigues
Récolteurs: M. Sooben **Expedition:** Mauritius 1999
-
- M111** *Martellidendron kariangensis* (Huynh) Callmander
Sect: *Retusiflora* **Alti:** 240 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'639" / 49°39'572" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M112** *Pandanus pichi-sermollii* Stone
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 240 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M113** *Martellidendron cruciatum* (Pic. Serm.) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 300 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 13°22'846" / 49°40'274" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 Réserve de la Biosphère de
 Mananara-Nord
 Proche de Vavary
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M114** *Martellidendron gallinarum* (Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 300 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'846" / 49°40'274" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 RN de Mananara Nord
 5 km de Vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M115** *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 350 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'846" / 49°40'274" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M116** *Pandanus leptopodus* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M117** *Pandanus longecuspiscatus* Martelli
Sect: *Foullioya* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord
 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-

- M118** *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E Mananara-Nord
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M119** *Pandanus oligocephalus* Baker
Sect: *Sussea* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E Mananara-Nord
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M120** *Martellidendron masoalense* (Laivao & Callmander) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°22'736" / 49°39'671" E Mananara-Nord
Réserve Naturelle: BIOSPHERE Mananara-Nord 5 km de vavary direction est
 Beketra
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M121** *Pandanus diffusus* Martelli
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 270 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 3.11.1999 **Coord:** S 16°21'907" / 49°38'524" E Mananara-Nord
Réserve Naturelle: Mananara-Nord 2 km de vavary direction est
 le long de la Mangahokoro
Récolteurs: M. Callmander & E. Raveloson **Expedition:** Mananara 1999
-
- M122** *Pandanus imerinensis (femelle)* Martelli
Sect: *Imerinenses* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°27'956" / 49°40'456" E route de Nantoroka
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M123** *Pandanus imerinensis (male)* Martelli
Sect: *Imerinenses* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°27'956" / 49°40'456" E bord de route vers Nantoroka
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M124** *Pandanus pervilleanus* Solms
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°27'956" / 49°40'456" E forêt secondaire route vers Nantoroka
 après la colline de Vanringotra
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & M. Bemandiny **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M125** *Martellidendron karaka* (martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 0 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°27'956" / 49°40'456" E forêt secondaire route vers Nantoroka
 après la colline de Vanringotra
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M126** *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 180 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°30'335" / 49°45'631" E Nosy Mangabe
Réserve Naturelle: Nosy Mangabe
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999

- M127** *Pandanus guillaumetti* B. C. Stone
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 180 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.11.1999 **Coord:** S 15°30'335" / 49°45'631" E Nosy Mangabe
Réserve Naturelle: Nosy Mangabe
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M128** *Pandanus longecuspiscatus* Pic. Serm.
Sect: *Foullioya* **Alti:** 180 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.11.1999 **Coord:** S / E Nosy Mangabe
Réserve Naturelle: Nosy Mangabe
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M129** *Pandanus longecuspiscatus* Pic. Serm.
Sect: *Foullioya* **Alti:** 180 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.11.1999 **Coord:** S / E Nosy Mangabe
Réserve Naturelle: Nosy Mangabe
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M130** *Martellidendron karaka* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 180 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 5.11.1999 **Coord:** S 15°30'335" / 49°45'631" E Nosy Mangabe
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & S. Safianinasiezy **Expedition:** Maroantsetra 1999
-
- M131** *Martellidendron androcephalanthos* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 150 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: **Coord:** / E route Antsohy-Ambanja
Réserve Naturelle: 60 km Ambanja
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999
-
- M132** *Pandanus saxatilis* Martelli
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'338" / 48°47'163" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999
-
- M133** *Pandanus saxatilis* Martelli
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'338" / 48°47'163" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999
-
- M134** *Pandanus mamillaris* Martelli
Sect: *Mamilliarisa* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'338" / 48°47'163" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999
-
- M135** *Pandanus longipes* Perrier ex. Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'338" / 48°47'163" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M135bi *Pandanus longipes* Perrier ex. Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'338" / 48°47'163" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M136 *Pandanus mamillaris* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'337" / 48°46'984" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M137 *Pandanus saxatilis* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'337" / 48°46'984" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M139 *Pandanus tsaratananensis* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1100 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.1999 **Coord:** 14°02'460" / 48°47'687" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M140 *Pandanus tsaratananensis* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1300 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.11.1999 **Coord:** 14°02'226" / 48°47'687" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M141 *Pandanus tazoani sp. nov.* Callmander & Wohlhauser
Sect: *Tridentistigma* **Alti:** 1600 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 29.11.1999 **Coord:** 14°02'151" / 48°50'930" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M142 *Pandanus pseudobatheii* Pic. Serm.
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1900 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.11.1999 **Coord:** 14°01'000" / 48°52'155" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M143 *Pandanus alpestris* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1900 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 1.12.1999 **Coord:** 14°00'577" / 48°52'929" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M144 *Pandanus kuepferii sp. nov.* Callmander, Wohlhauser, & Laivao
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1900 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.12.1999 **Coord:** 14°03'148" / 48°56'389" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M145 *Pandanus maromokotraensis* sp. nov. Callmander & Wohlhauser
Sect: *Tridentistigma* **Alti:** 1800 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 6.12.1999 **Coord:** 14°03'148" / 48°56'389" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M146 *Pandanus tsaratananensis* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1200 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.12.1999 **Coord:** 14°04'375" / 48°54'506" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Tsaratanana 1999

M147 *Pandanus tsaratananensis* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1073 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.12.1999 **Coord:** 14°04'375" / 48°54'506" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Madagascar

M148 *Pandanus tsaratananensis* Martelli
Sect: *Sussea* **Alti:** 1000 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 7.12.1999 **Coord:** 14°04'366" / 48°54'357" E Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Réserve Naturelle: Reserve Intergrale IV Tsaratanana
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** TSARATANANA 99

M149 *Pandanus aff. coriaceus* Huynh
Sect: *Sussea* **Alti:** m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 15.11.2000 **Coord:** / E Forêt d'Analabe (Ambolobozobe)
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander & S. Wohlhauser **Expedition:** Madagascar 2000

M150 *Martellidendron androcephalanthos (mâle)* (Martelli) Callmander
Sect: *Martellidendron* **Alti:** 50 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 18.11.2000 **Coord:** / E Beavona, route de Bemanefeky
Réserve Naturelle:
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000

M151a *Pandanus manongarivensis* Huynh
Sect: *Souleyetia* **Alti:** 640 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.11.2000 **Coord:** S 13°58'284" / 48°25'794" E à côté du tavy de Tsarazara
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000

M151b *Pandanus manongarivensis* Huynh
Sect: *Souleyetia* **Alti:** 640 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 20.11.2000 **Coord:** S 13°58'284" / 48°25'794" E à côté du tavy de Tsarazara
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000

M152 *Pandanus saxatilis* Martelli
Sect: *Mammillarisia* **Alti:** 1315 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.11.2000 **Coord:** S 14°00'033" / 48°25'847" E crête d'Andetryfotsy bassin sup. de l'Ambahatra
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000

- M153** *Pandanus saxatilis* Martelli
Sect: *Mammillarisia* **Alti:** 1315 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.11.2000 **Coord:** S 14°00'033" / 48°25'847" E crête d'Andetryfotsy bassin sup. de l'Ambahatra
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M154** *Pandanus mammillaris* Martelli
Sect: *Mammillarisia* **Alti:** 1330 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.11.2000 **Coord:** S 14°00'033" / 48°25'847" E crête d'Andetryfotsy bassin sup. de l'Ambahatra
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M155** *Pandanus longipes* Perrier ex Martelli
Sect: *Souleyetia* **Alti:** 1315 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.11.2000 **Coord:** S 14°00'033" / 48°25'847" E crête d'Andetryfotsy bassin sup. de l'Ambahatra
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M156** *Pandanus linguiformis* B. C. Stone
Sect: *Dauphinensia* **Alti:** 1660 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 22.11.2000 **Coord:** S 14°01'224" / 48°25'631" E crête d'Andetryfotsy bassin sup. de l'Ambahatra
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M157** *Pandanus alpestris* Martelli
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1620 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 23.11.2000 **Coord:** S 14°01'335" / 48°25'252" E en dessus du camp 3 vallée sup. du bassin de l'Andranomalaza
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M158** *Pandanus pseudobatheï* Pic. Serm.
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1909 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 24.11.2000 **Coord:** S 14°02'803" / 48°23'975" E à côté du sommet 1869 m crête limitant le bassin sup. de l'Antsahakolana
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser, T. Rakotomamojy & M. Andrianjaka **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M159** *Pandanus pluriaculeatus* Huynh
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1750 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 26.11.2000 **Coord:** S 14°03'911" / 48°24'281" E bassin sup. de la Maitsamalaza
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & T. Rakotomamojy **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M160** *Pandanus pluriaculeatus* Huynh
Sect: *Acanthostyla* **Alti:** 1750 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 28.11.2000 **Coord:** S 14°03'911" / 48°24'281" E en contre bas du sommet de l'Antsatrotro
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & T. Rakotomamojy **Expedition:** Manongarivo 2000
-
- M161** *Pandanus sambiranensis* Pic. Serm.
Sect: *Mammillarisia* **Alti:** 960 m. **Emplac.:** MADAGASCAR
Date: 30.11.2000 **Coord:** S 14°04'984" / 48°23'278" E descente versant nord-ouest bassin de l'Antasahabe
Réserve Naturelle: MANONGARIVO Réserve Spéciale 5
Récolteurs: M. Callmander, S. Wohlhauser & T. Rakotomamojy **Expedition:** Manongarivo 2000

M162 *Pandanus sylvicola* HuynhSect: *Foullioya*

Alti: 0 m.

Emplac.: MADAGASCAR

Date: 1.4.2001 Coord: S / E bord de mer, Foulepointe

Réserve Naturelle:

Récolteurs: M. O. Laivao

Expedition: Madagascar 2001

M163 *Pandanus pervilleanus (mâle)* SolmsSect: *Mamilliarisa*

Alti: 0 m.

Emplac.: MADAGASCAR

Date: 1.4.2001 Coord: S / E bord de mer, Foulepointe

Réserve Naturelle:

Récolteurs: M. O. Laivao

Expedition: Madagascar 2001

M164 *Pandanus thomensis* HenriquesSect: *Vinsonia*

Alti: 0 m.

Emplac.: SAO THOMÉ

Date: Coord: S / E bord de mer, falaise basaltique

Réserve Naturelle:

Récolteurs: M. Callmander & O. de Oliveira

Expedition: Sao Thomé 2001