Zeitschrift: Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 112 (2002)

Heft: 1

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

Autor: Callmander, Martin W. / Laivao, Michel O.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-74015

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bot. Helv. 112/1 (2002): 47–67
0253-1453/02/010047-21 $ 1.50+0.20/0
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2002

Botanica Helvetica

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

Martin W. Callmander et Michel O. Laivao

Laboratoire de botanique évolutive, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Case Postale 2, CH-2007 Neuchâtel 7, Suisse; e-mail: martin.callmander@unine.ch

Manuscrit accepté 11 mars 2002

Abstract

Callmander M.W. and Laivao M.O. 2002. 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. dauphinensis*, *P. erectus*, *P. karaka*, *P. linguiformis*, et *P. spicatus*) et 2 extra-malgaches (*P. rabaeinsis*, 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 1973). 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

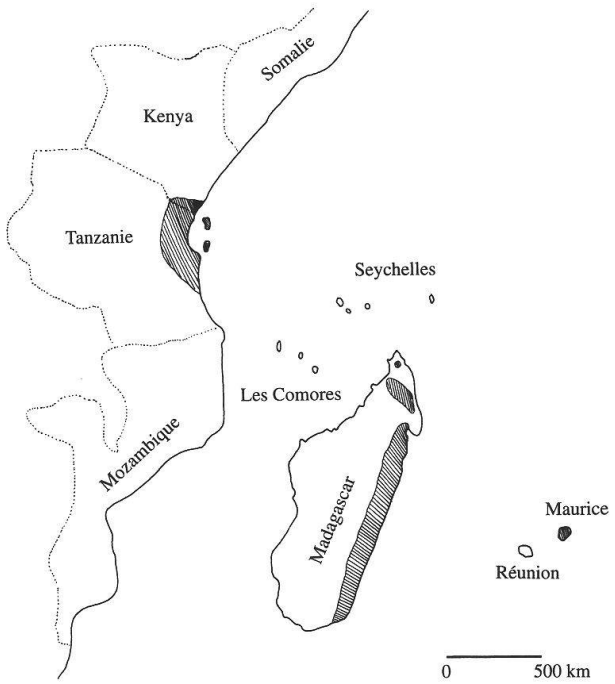

Fig. 1. Carte montrant la distribution de la sect. *Dauphinensia* à Madagascar, en Afrique et à l'île Maurice (hachuré).

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 (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**
5. Drupes 2.2–2.5 cm, pileus bombé en forme de casque; 3–9 stigmates (Région de Fort-Dauphin). ____ ***P. dauphinensis***
5a. Drupes 2.6–3.1 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 (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 (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, pos-

sédant 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 subsessiles, 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 × 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 × 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 et 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 et 20), de dimension réduite (10–13 mm × 4.5–5 mm), à pileus court pyramidal; le syncarpe concave dans sa partie adaxiale (Stone 1974; 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 et 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 (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).

A 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 et 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, hippocrepiformibus vel deltoideis, in margine apicis pilei positis.
Type: *P. kimlangii* Callmander et Laivao.

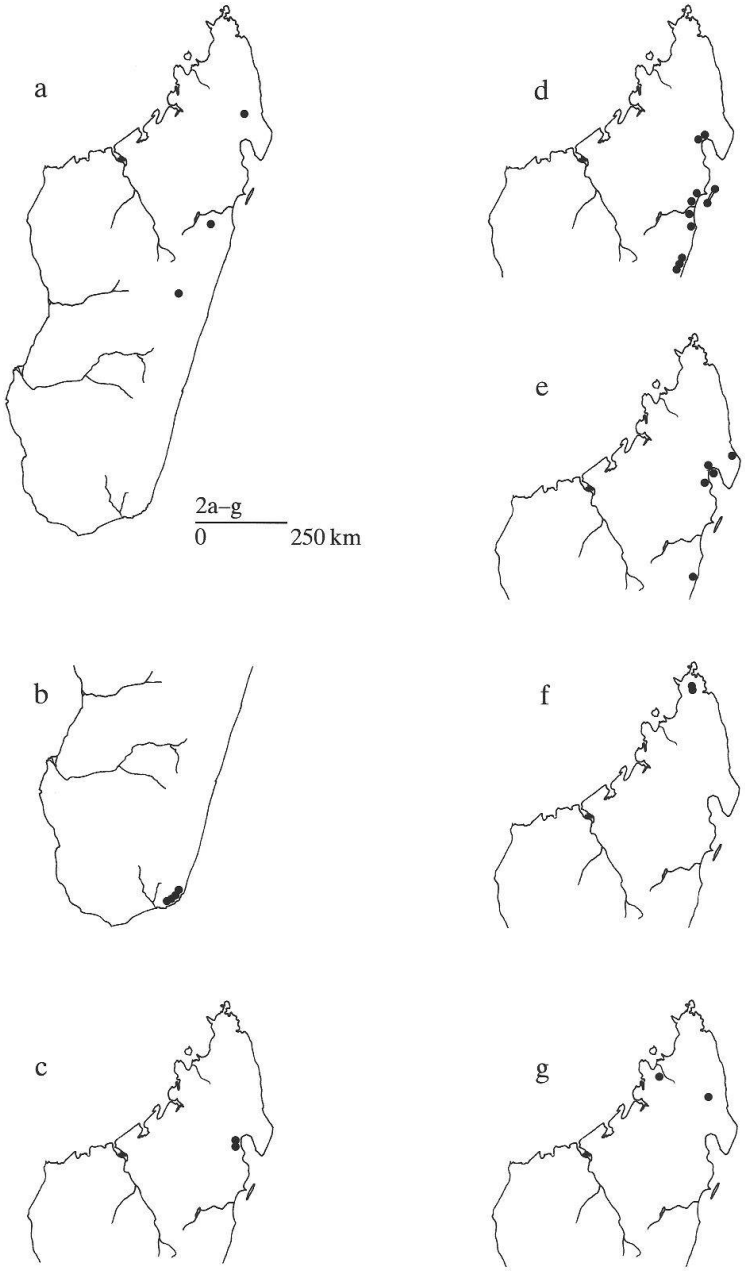

Fig. 2. Carte de Madagascar montrant les lieux de récolte des espèces malgaches de *Pandanus* sect. *Dauphinensia*. 2a: *P. kimlangii*. 2b: *P. dauphinensis*. 2c: *P. erectus*. 2d: *P. concretus*. 2e: *P. concretus* subsp. *circularis*. 2f: *P. spicatus*. 2g: *P. linguiformis*.

Pandanus kimlangii Callmander et Laivao, **sp. nova**
SYN. *P. karaka* sensu Stone (1970b) non Martelli (1913)
Arbor 6–7 m alta, monocaulis, 19–23 cm diametiens, 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

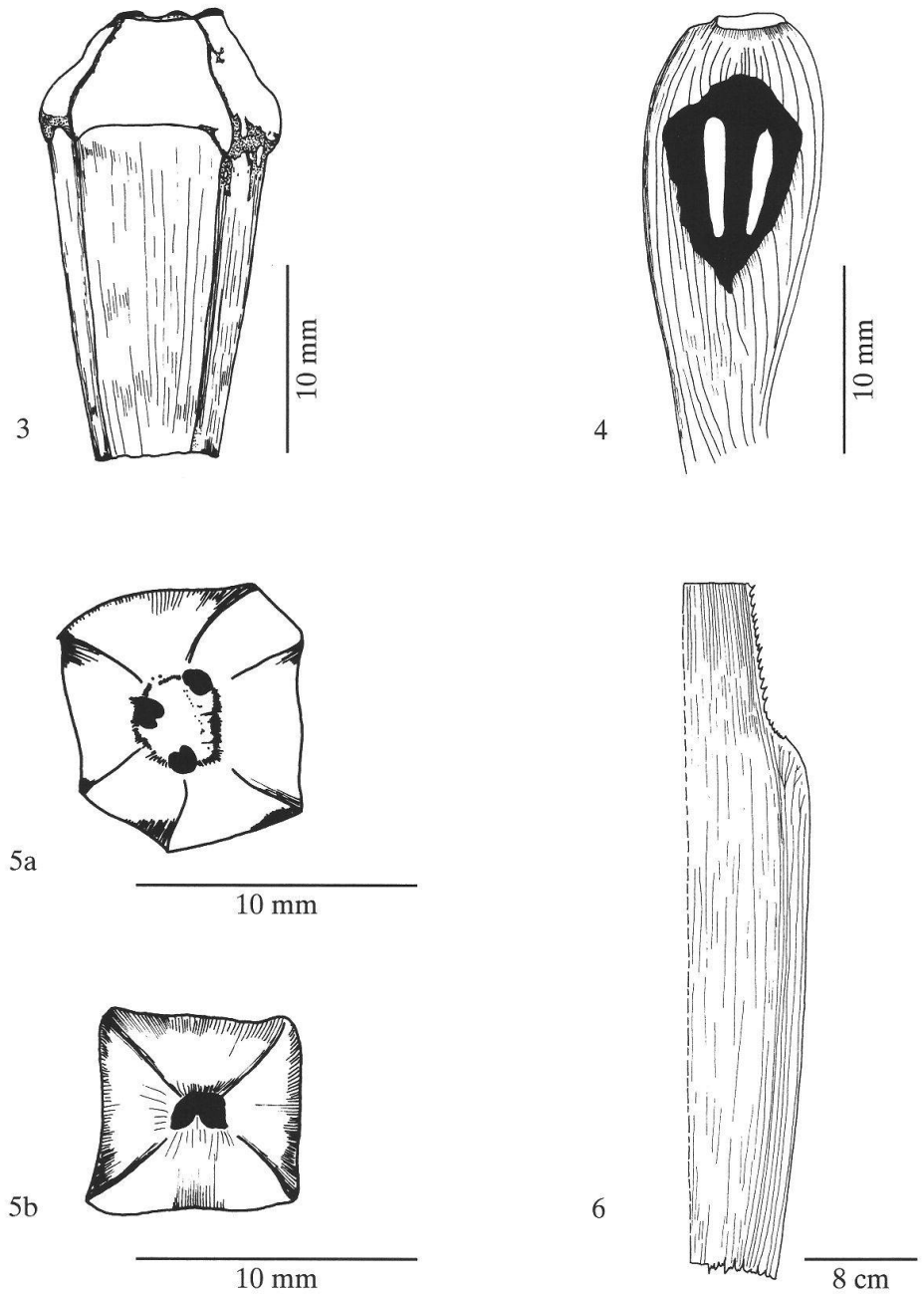

Fig. 3–6. *Pandanus kimlangii* (dessin d'après Stone 1974). 3: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus, les stigmates (noir). 4: Coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir), le mésocarpe (hachuré). 5a, b: vue apicale de deux drupes,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

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;

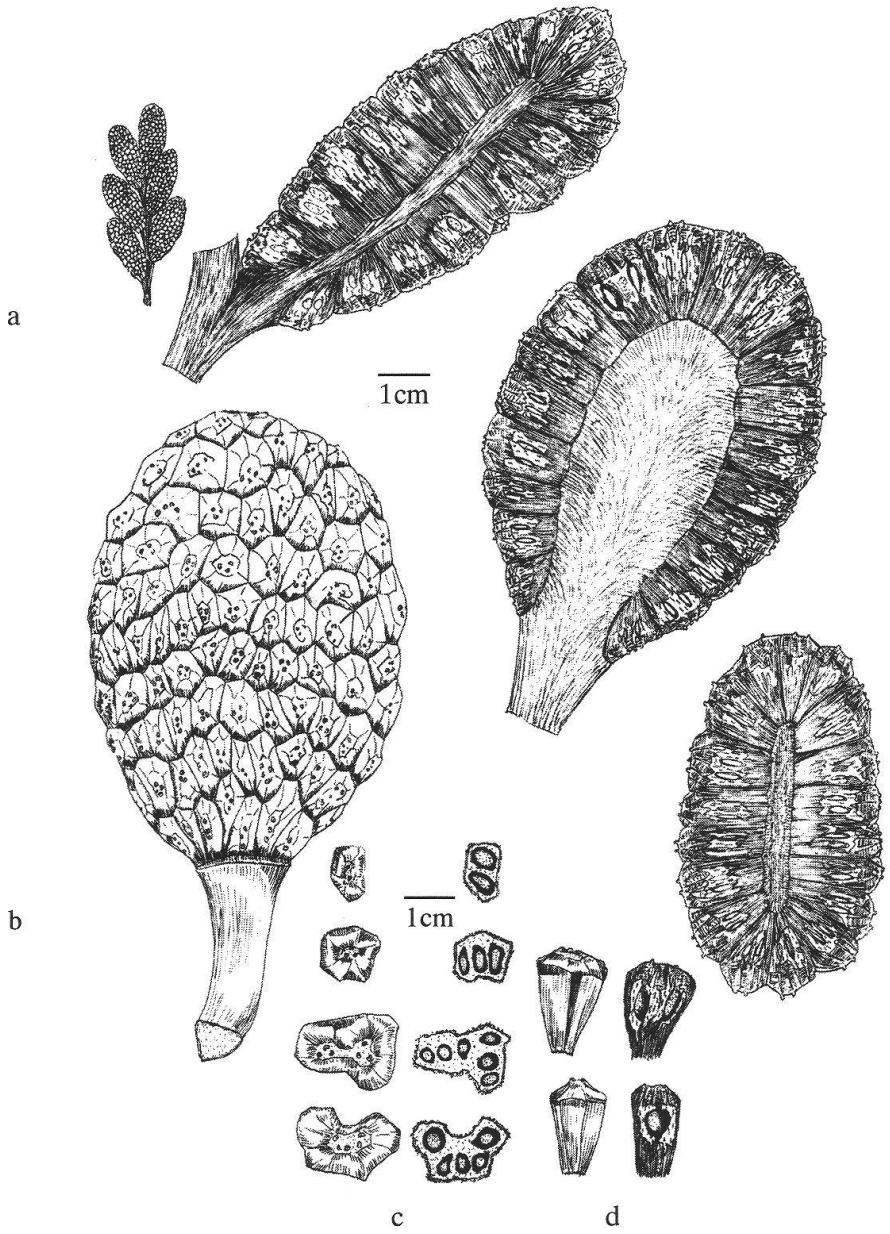

Fig. 7. *Pandanus spicatus* (*Callmander M044*). 7a: Coupes latéro-longitudinale, médio-longitudinale, et médio-transversale d'un syncarpe montrant sa forme aplatie dorso-ventrale. 7b: Vue latérale d'un syncarpe montrant son grand nombre de drupes. 7c: Drupes en vue apicale et en coupe transversale.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

stigmatibus (1–) 2–3, marginalibus, hippocrepiformibus 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'espaçant 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.
Type: *Callmander, Laivao et Wohlhauser M033* (holo-NEU; iso-TAN, G, P), 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 et 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 monospéfique 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 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 identifés par Stone (1970a et b) 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

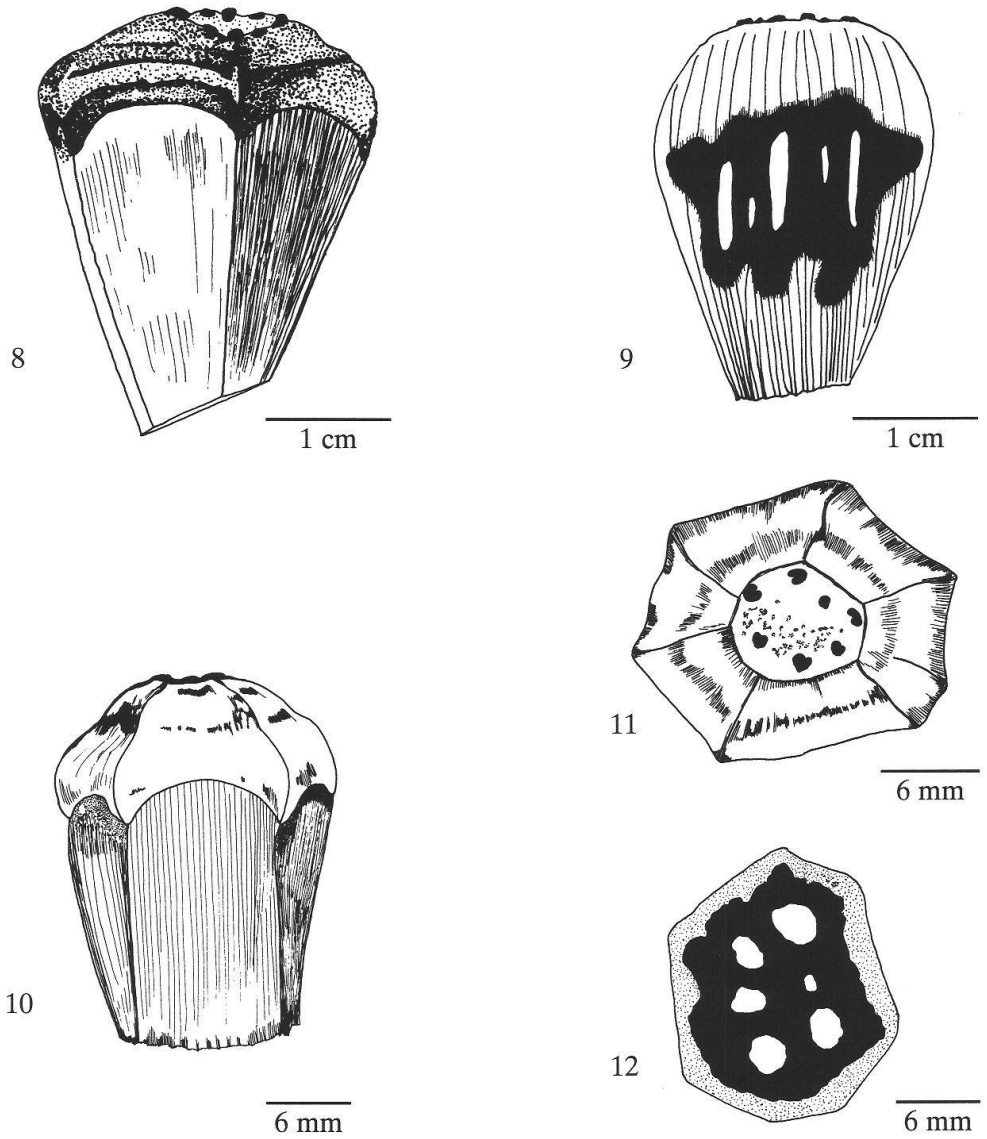

Fig. 8–12. *P. concretus* (8, 9) et *P. dauphinensis* (10–12) (dessin d'après Stone 1974). 8: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). 9: Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré). 10: Drupe 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).

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 × 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, **subsect. nov.**

A subsectione typica foliis et syncarpiis rubentibus; syncarpiis dorso ventraliter complanatis; stigmatibus 3–5, reniformibus vel ellipticis, subsessilibus, horizontalibus, in apice pilei inordinatim positis, 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 (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 × 22–25 cm), à base rougeâtre; épines marginales et dorsales antrorses. 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.

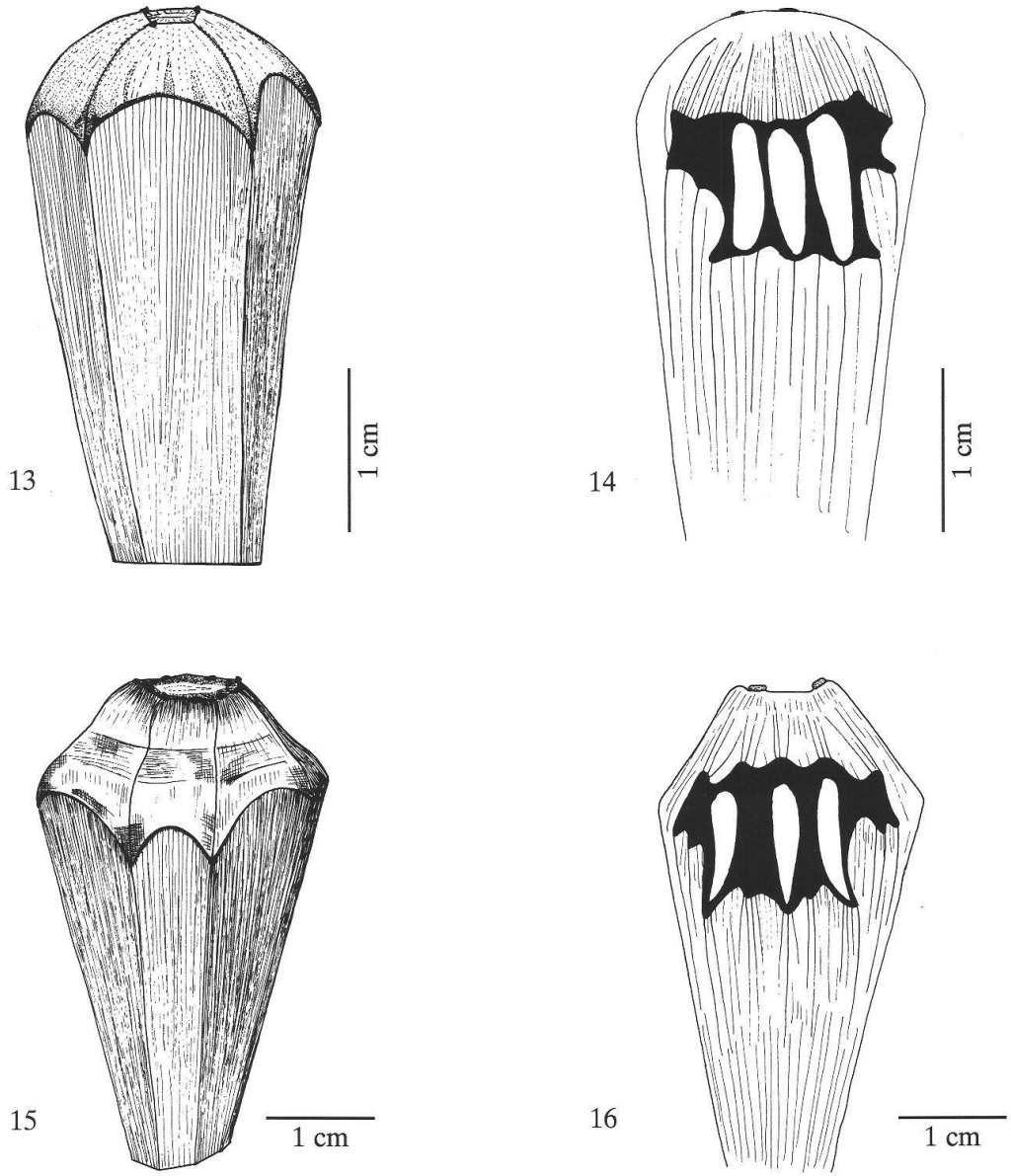

Fig. 13–16. *P. erectus* (*Callmander et Bemandiny M074A*) (13, 14) et *P. concretus* subsp. *circularis* (*Callmander et Safianinasiezy M074B*) (15, 16). 13: Drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus et les stigmates (noir). 14: Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré). 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).

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).

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 (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 polygoneapical; cellules polaires des stomates normalement monocéphales. Fleurs mâles à colonnes staminifères fusionnés soutenant des anthères, mucronées.
Type: *Pandanus dauphinensis* Martelli.

Pandanus dauphinensis Martelli (1951)

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 × 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 × 0.3–0.7 mm, 10–20 anthères mucronées, sessiles par fleur. Pollen échinulé de forme subsphérique, 20–22 × 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 et 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.

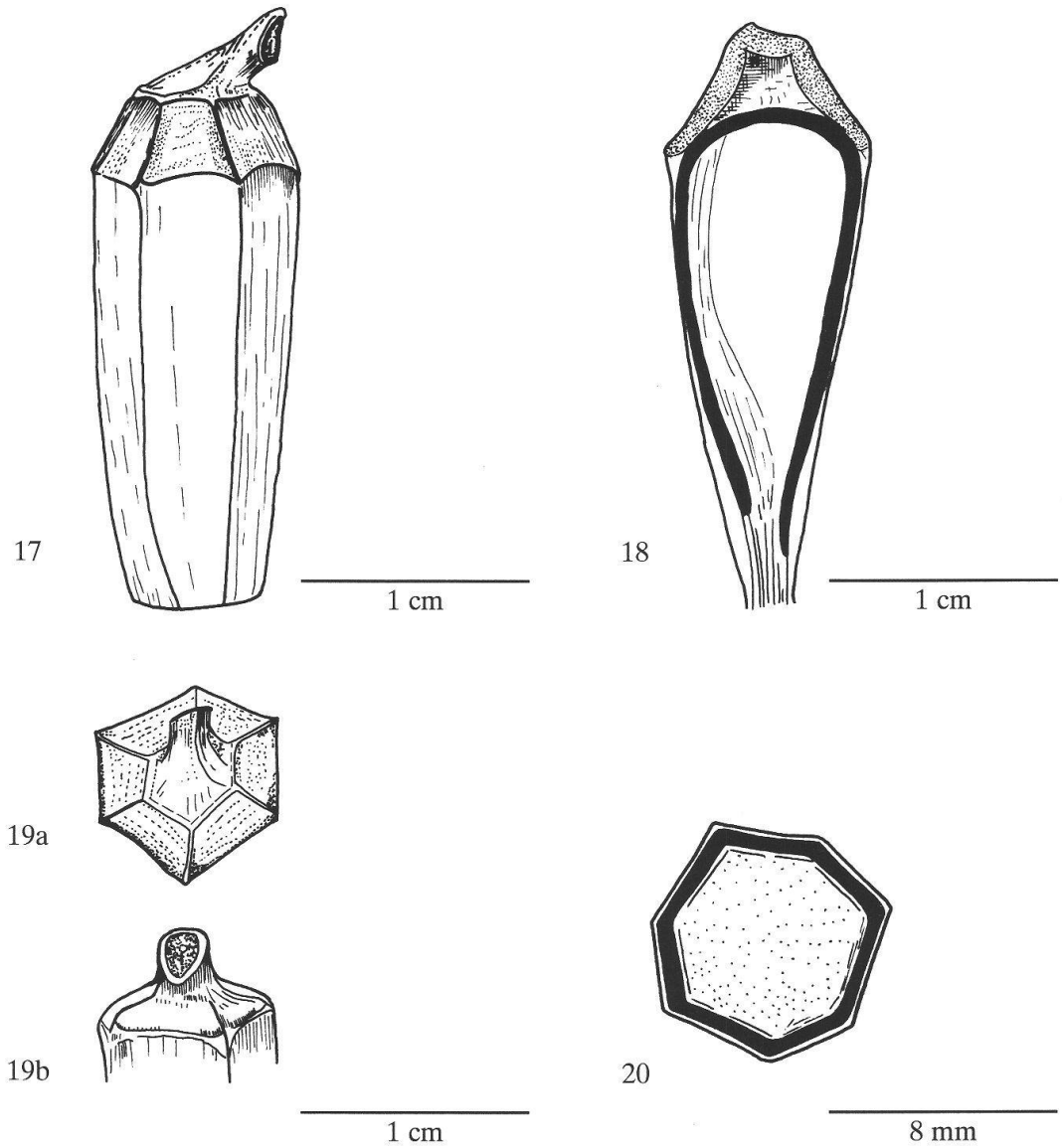

Fig. 17–20. *Pandanus linguiformis* (dessin d'après Stone 1974). 17: Drupe en vue latérale, montrant son stigmates surélévé par rapport au pileus. 18: Coupe longitudinale d'une drupe passant par son centre, montrant l'unique loge entouré par l'endocarpe (noir). 19a b: Détail d'un stigmate en vue apicale et latérale respectivement. 20: Drupe en coupe transversale, montrant l'unique loge.

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 (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 (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 et 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 (1 mm). 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. dauphinensis* et *P. concretus* s. l.

Pandanus concretus Baker (1885)

SYN. *Pandanus centrifugalis* St. John (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; pédon-

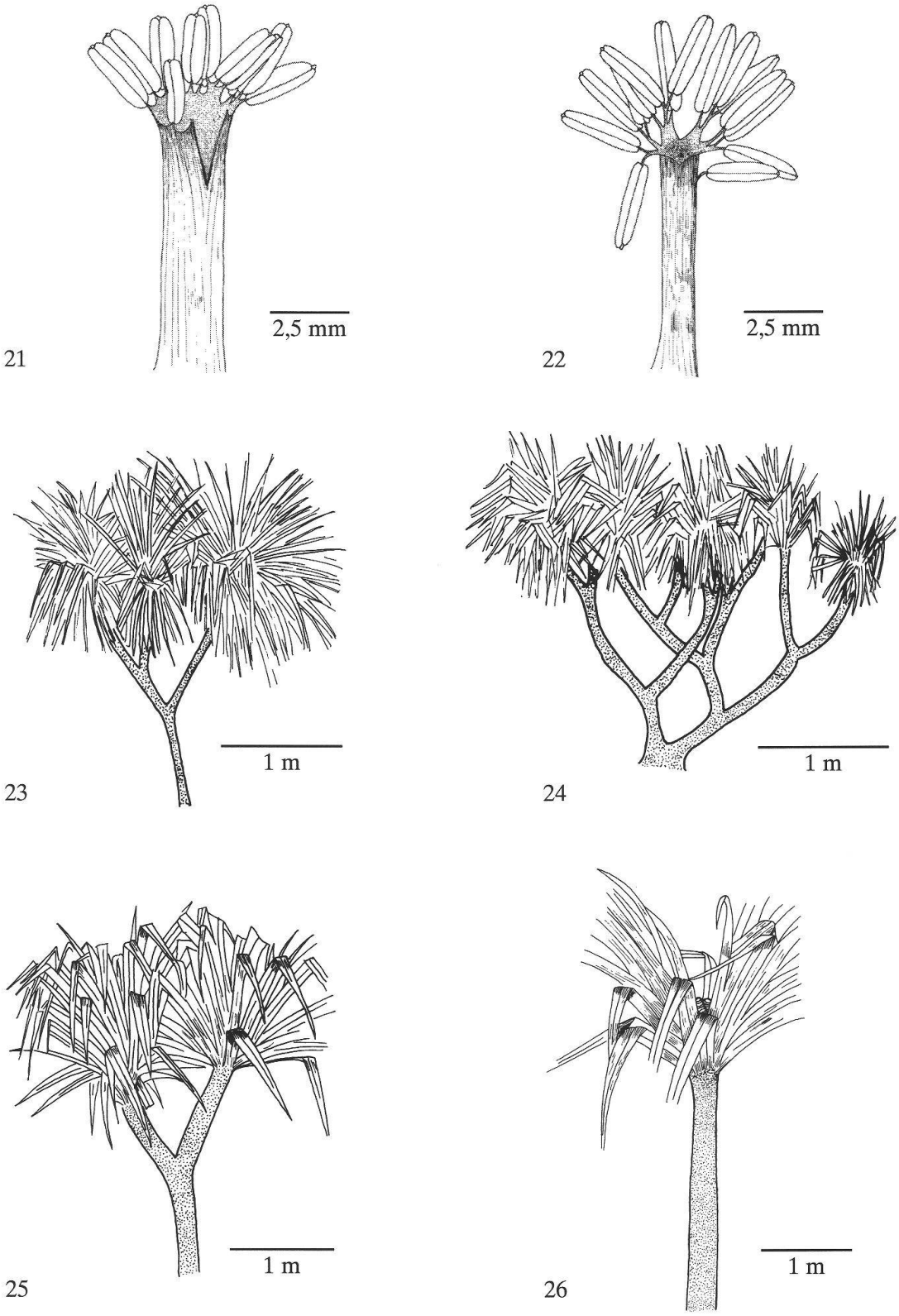

Fig. 21–26. Fleurs mâles (21, 22) et architecture de la section *Dauphinensia*. 21: *Pandanus dauphinensis*. 22: *P. concretus*. 23: *P. concretus* subsp. *circularis*. 24. *P. dauphinensis*. 25: *P. spicatus*. 26: *P. kimlangii* montrant l'infrutescence au centre de la touffe terminale de feuille.

cule 15–20 cm de longueur; très nombreuses fleurs par épis; épis de la base 20 × 4 cm, les terminaux plus petits 8 × 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 × 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-Lemaintso, sur sable, 7.10.1968. *Callmander et 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 et Pichi-Sermolli 1951); de même, ce doute a aussi été formulé par Stone (1970b). 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 19e siècle. Plusieurs populations de *P. centrifugalis* ont été observées entre Tamatave et Maroantsetra. 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.

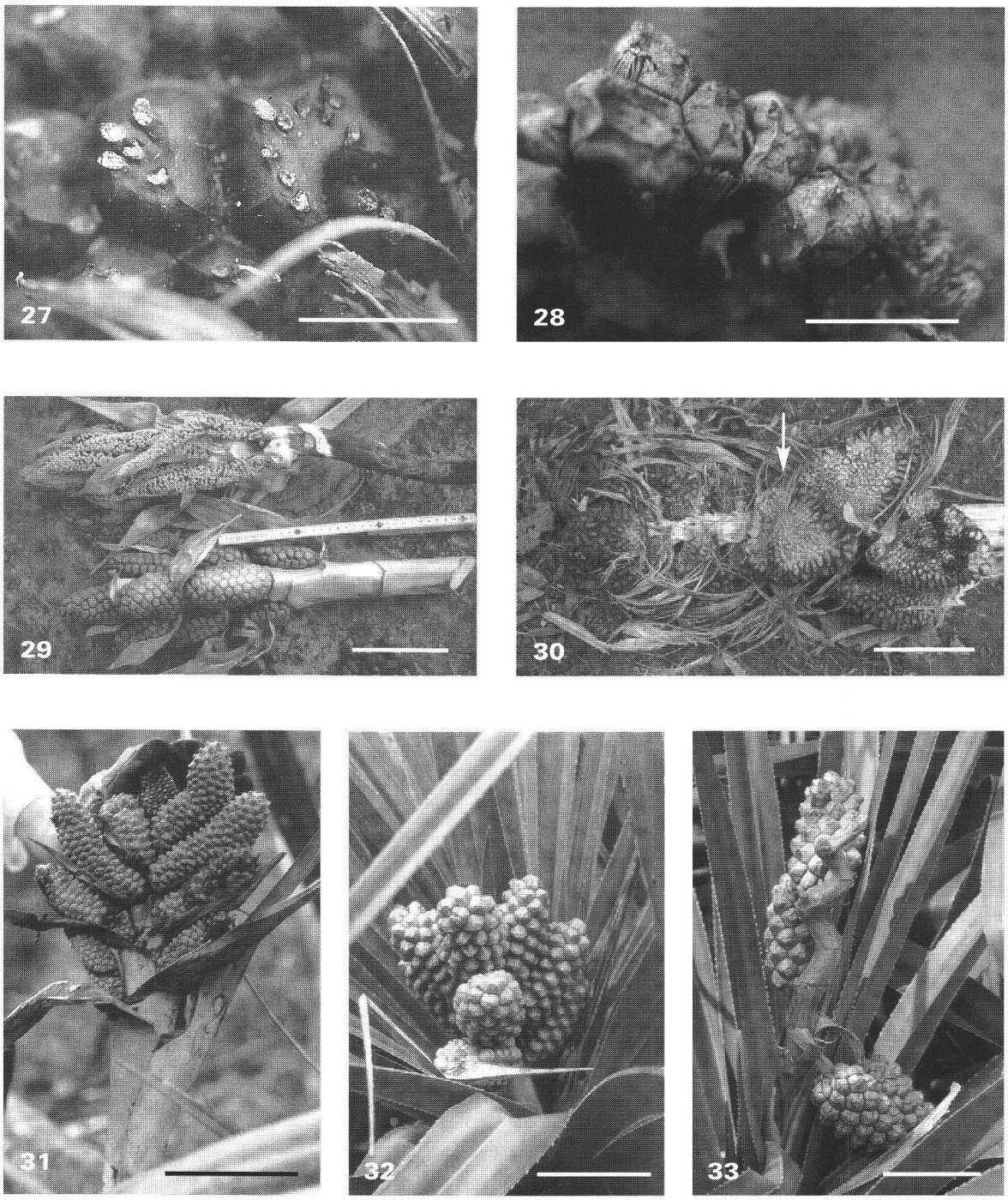

Fig. 27–33. 27: Détail de drupes de *P. spicatus* (*Callmander M044*), montrant son pileus aplati et ses stigmates positionnés de façon anarchique sur l'apex du pileus; étalon = 2 cm. 28: Détail de drupes de *P. linguiformis* (*Callmander et al. M156*), montrant son stigmate surélévé; étalon = 2 cm. 29: *P. dauphinensis* (*Callmander et 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 et al. M033*); étalon = 15 cm. 32: Infrutescence de *P. concretus* (*Callmander et Wohlhauser M025*); étalon=15 cm. 33: *P. concretus* subsp. *circularis* (photo: S. Wohlhauser); étalon=10 cm.

Les populations de *P. concretus* sont souvent sympatriques avec celles de *P. circularis* (Fig. 2d et 2e). La différence se situe au niveau de la grandeur des drupes (Fig. 8 et 15), ce qui a pour conséquence de rendre les syncarpes moins riches en drupes (Fig. 32 et 33). Mais la morphologie de la drupe est identique (position de l'endocarpe, mésocarpe, loges; 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 (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 et 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 × 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-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

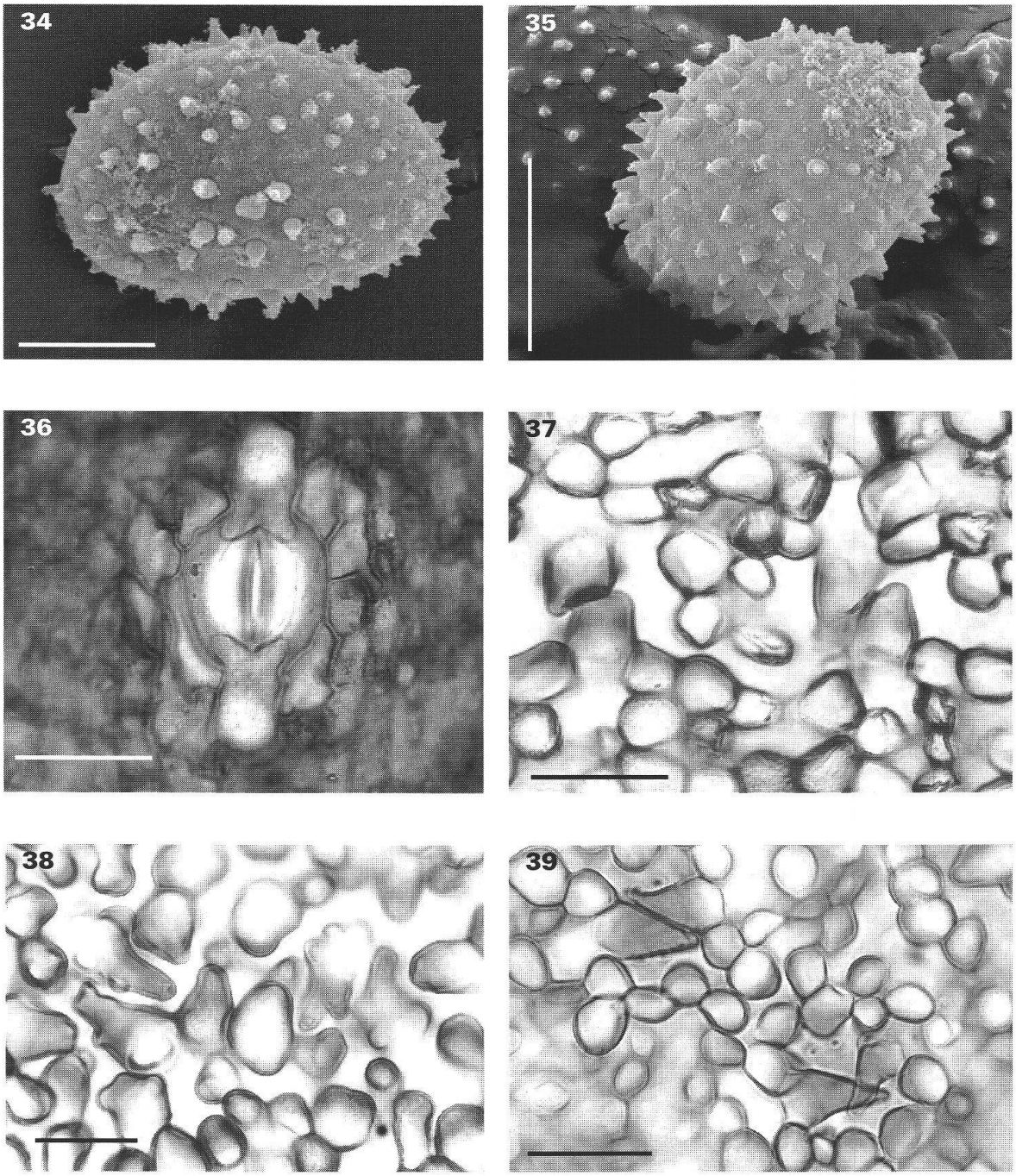

Fig. 34–39. Pollen (34, 35; SEM) et stomates de face abaxiale de feuille. (36–39: étalon= 32 µm). 34: Pollen échinulé de *P. concretus* (*Callmander et Wohlhauser M025*); étalon = 5 µm. 35: Pollen échinulé de *P. dauphinensis* (*Callmander et Randrihasipara M088*); étalon=10 µm. 36: *P. spicatus* (*Callmander M044*). 37: *P. dauphinensis* (*Callmander et Randrihasipara M088*). 38: *P. kimlangii* (*Callmander et al. M033*). 39: *P. erectus* (*Callmander et Bemandiny M074A*).

fleurs mâles lors des récentes missions nous ont permis une meilleur compréhension de ce groupe. *Pandanus 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). 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 et 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 Pempa 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).

Nous tenons à remercier M. le Prof. Philippe Küpfer grâce auxquel 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. rabaïensis*. 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. Bot. J. Linn. Soc. 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 biogéographique de la «région malgache». In: W. R. Lourenço (éd.), Biogéographie de Madagascar, ORSTOM (Paris): 1–17.

Beentje H. 1993. Flora of Tropical East Africa: Pandanaceae. In: R.M. Polhill (ed.), Royal Botanical Gardens, Kew.

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.

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 28 (2): 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 et 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. et Pichi-Sermolli R. 1951. Les Pandanacées récoltées par Perrier de la Bathie à Madagascar. Mém. Inst. Scien. Madagascar, Sér. B, 3 (1): 1–174.

Rossi G. 1976. L'évolution paléoclimatique plio-quaternaire de l'extrême-nord de Madagascar. Rev. Géograhie (Madagascar) 29: 83–115.

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.

Vaughan R. O. and Wiehe P. O. 1953. The genus *Pandanus* in the Mascarene Islands. Bot. J. Linn. Soc. 55: 1–33.