

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 35 (1980)
Heft: 2

Artikel: Quelques espèces de Pandanus (Pandanaceae) peu connues des archipels des Philippines, de Palaos et de Salomon
Autor: Huynh, Kim-Lang
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880096>

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: 12.01.2026

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

Quelques espèces de *Pandanus* (Pandanaceae) peu connues des archipels des Philippines, de Palaos et de Salomon

KIM-LANG HUYNH

RÉSUMÉ

HUYNH, K.-L. (1980). Quelques espèces de *Pandanus* (Pandanaceae) peu connues des archipels des Philippines, de Palaos et de Salomon. *Candollea* 35: 385-419. En français, résumé anglais.

Une sous-section nouvelle dans *Pandanus* subg. *Coronati*, et quatre sections nouvelles et trois sous-sections nouvelles dans *P.* subg. *Pandanus* sont décrites. Des données nouvelles sont obtenues en ce qui concerne les drupes et/ou les stigmates du *P. luzonensis* Merr., du *P. umbonatus* Quis. & Merr., du *P. biliranensis* Merr. et du *P. kanehirae* Martelli d'une part, et les feuilles du *P. caudatus* Merr. et du *P. kajewskii* Merr. & Perry d'autre part. En conséquence, le *P. caudatus* Merr., généralement confondu avec le *P. exaltatus* Blanco jusqu'à présent, est une espèce distincte. L'auteur discute sur les raisons de la subdivision taxonomique apparemment excessive dans ce genre à l'heure actuelle.

ABSTRACT

HUYNH, K.-L. (1980). Some little known *Pandanus* (Pandanaceae) species from the archipelagoes of Philippines, Palaos and Solomon. *Candollea* 35: 385-419. In French, English abstract.

A new subsection in *Pandanus* subg. *Coronati* and four new sections and three new subsections in *P.* subg. *Pandanus* are described. New data concerning the drupes and/or the stigmata of *P. luzonensis* Merr., *P. umbonatus* Quis. & Merr., *P. biliranensis* Merr. and *P. kanehirae* Martelli on one hand, and the leaves of both *P. caudatus* Merr. and *P. kajewskii* Merr. & Perry on the other hand, are obtained. As a result, *P. caudatus* Merr., generally confused with *P. exaltatus* Blanco until now, is a distinct species. The author discusses the reasons of the nowadays apparently excessive taxonomic subdivision in the genus.

INTRODUCTION

Le genre *Pandanus*, formé de quelque 700 espèces, possède une morphologie très diversifiée à plusieurs points de vue (appareil femelle, appareil mâle, feuille, habitus, etc.) mais très souvent mal connue. De plus, la plante mâle n'a été découverte que chez environ $\frac{1}{8}$ de ses espèces. Aussi est-il bien connu que la taxonomie y est très "difficile".

Les caractères microscopiques (palynologiques, anatomiques, cytologiques, etc.) étant très souvent utiles et efficaces dans la taxonomie des plantes supérieures, l'auteur a étudié depuis une dizaine d'années la micromorphologie foliaire de ce genre dans le but d'améliorer son état taxonomique, plus précisément: pour tester et, si possible, améliorer le système que Stone a élaboré et publié en 1974. Ce système, en effet, apparaît comme étant de loin le plus satisfaisant parmi ceux (STONE, 1974: 460-463) qui ont été mis au point dans ce genre, à en juger surtout par ses groupes infragénériques dont la plupart apparaissent bien délimités. La feuille a été choisie dans ce genre pour les deux raisons suivantes, qui sont parmi les conditions primordiales d'un caractère morphologique pour une contribution efficace à la taxonomie. D'abord, elle y est le seul matériel qu'on puisse se procurer sans trop de difficulté pour presque toutes les espèces. Ensuite, à l'encontre des nombres chromosomiques (STONE, 1974: 460) et du pollen (ERDTMAN, 1952) — le pollen est toutefois plus utile à la taxonomie dans ce genre que les nombres chromosomiques, étant plus variable et cette variation étant visiblement en relation avec la morphologie macroscopique (HUYNH, 1980) — elle a une morphologie (microscopique) qui varie beaucoup (TOMLINSON, 1965; HUYNH, 1974), d'un groupe taxonomique à l'autre (HUYNH, 1975; 1976; 1977; 1979a): ce qui confirme et amplifie la valeur taxonomique de la micromorphologie foliaire dans ce genre, déjà mise en évidence par KAM (1971) et par KAM & STONE (1970).

Les recherches du présent auteur (non publiées) sur la micromorphologie foliaire dans le sous-genre *Pandanus* et dans le sous-genre *Coronati*, deux des huit sous-genres de ce genre selon le système de STONE (1974) et objet du présent travail, ont mis en évidence de profondes discordances entre des espèces dans certaines sections. En cherchant à les comprendre par une étude critique de la morphologie macroscopique, des données nouvelles ou peu connues ont été obtenues dans cette morphologie: ce qui explique la présente publication. Le sous-genre *Pandanus* est formé de quelque 170 espèces (dont un grand nombre sont soit des micro-espèces, soit des espèces inédites du Dr Harold St. John), réparties pour la plupart dans les principales îles du Pacifique (y compris l'Australie et les deux archipels philippin et indonésien) et regroupées dans 15 sections selon la révision faite par le présent auteur (non publiée) dans ce sous-genre. Sa drupe est pluriloculaire, excepté la section *Semikeura*. Quant au sous-genre *Coronati*, il est monotypique et compte quelque 3 espèces: l'une en Océanie (*P. whitmeeanus* Martelli: archipels de

Cook, de Tonga, de Samoa, de Fidji et des Nouvelles-Hébrides), les deux autres aux Philippines (*P. esculentus* Martelli et *P. cubicus* St. John). Sa drupe est pluriloculaire aussi.

Pour une compréhension judicieuse des arguments micromorphologiques tirés de la feuille à l'appui des faits macromorphologiques dans le présent travail, une connaissance préalable des caractères généraux de la micromorphologie foliaire du genre *Pandanus* (HUYNH, 1974), de même qu'une considération attentive des modalités d'application taxonomique de cette micromorphologie, établies dans deux travaux précédents (HUYNH, 1975: 107-115; 1977: 211-218), sont indispensables.

OBSERVATION ET DISCUSSION

1. *Pandanus* sect. *Fagerlindia* B. C. Stone

Type: *P. kaernbachii* Warb.

Cette section, décrite par STONE en 1974, diffère de la section *Pandanus* par une feuille pourvue de plis latéraux bien définis et denticulés, au moins potentiellement, dans la partie apicale de la face adaxiale. Ce caractère foliaire montre une portée taxonomique évidente dans le sous-genre *Pandanus*, étant donné son concours efficace à y délimiter des groupes naturels: p. ex., à séparer la section *Fagerlindia* et la section *Gaudichaudia* de la section *Pandanus*. Cette valeur taxonomique, entre autres, donne donc raison à STONE (p. ex. 1974), qui a le premier utilisé d'une manière systématique ce caractère dans la délimitation de groupes infragénériques dans ce genre.

a) Subdivision possible de la section *Fagerlindia*

Dans la conception de STONE (1974: 518), cette section rassemble les espèces asiatiques ou océaniques qui ont une feuille à plis latéraux denticulés ou potentiellement denticulés dans la partie apicale de la face adaxiale et une drupe à stigmates petits, horizontaux ou parfois obliques, plus ou moins distants les uns des autres, et portés par des parties libres de carpelles séparées par des sillons apicaux plus ou moins larges et profonds. Ce sont: *P. kaernbachii* Warb. (Nouvelle-Guinée, New Ireland), *P. scabribracteatus* Martelli (Nouvelle-Guinée), *P. pleiocephalus* Martelli (Java), *P. acladus* Merr. (Philippines), *P. mindanaensis* Martelli (Philippines), *P. exaltatus* Blanco (y compris *P. arayataensis* Merr. et *P. banahaensis* Elmer) (Philippines), *P. caudatus* Merr. (Philippines), *P. vidalii* Martelli (Philippines), *P. occultus* Merr. (Philippines),

P. subacaulis Merr. (Philippines), *P. philippinensis* Merr. (Philippines), *P. decipiens* Martelli (Philippines) et *P. basilocularis* Martelli (Bornéo).

La micromorphologie foliaire les sépare en deux sous-groupes nettement distincts. Le premier, qui correspond aux cinq premières espèces, montre un appareil stomatique abaxial simple (classe III ou II). Le second, où figurent les huit autres espèces, possède par contre un appareil stomatique abaxial complexe (classe VI ou VII).

La morphologie de la drupe permet aussi de distinguer deux sous-groupes dans cette section. Dans le premier, qui correspond tout à fait au premier sous-groupe micromorphologique indiqué dans l'alinéa précédent, les sillons apicaux sont étroits et peu profonds. En conséquence, les stigmates sont voisins les uns des autres de telle manière que, si on les regarde d'en haut, ceux qui sont externes figurent à l'intérieur du cercle marqué par les points médians des rayons de la plus grande section optique transversale de la drupe, ou coïncident virtuellement avec lui; de plus, la drupe a plus ou moins une forme urcéolée. Dans le second, par contre, les sillons apicaux sont larges et profonds. Il en résulte que les stigmates sont clairement distants les uns des autres en sorte que, si on les regarde de dessus, ceux qui sont externes figurent entre l'ambitus de la drupe et le cercle marqué par les points médians des rayons de sa plus grande section optique transversale; en outre, la drupe prend généralement une forme d'entonnoir.

Il semble donc judicieux de séparer ces deux sous-groupes clairement l'un de l'autre:

Pandanus sect. **Fagerlindia** B. C. Stone subsect. **Divaricativistigma** K.-L. Huynh & B. C. Stone, **subsect. nova**

Differt a subsectione typica hujus sectionis sulcis intercarpellaribus apicalibus latis et profundis, stigmatibus dispersis quorum extrema si superne visa inter medium radii maximae sectionis opticae transversalis phalangis et ambitus dispositis. Flores masculini ignoti. — L'appellation "Divaricativistigma", donnée à cette sous-section, fait allusion à la dispersion des stigmates sur la face apicale de la drupe.

Type: *P. exaltatus* Blanco, Fl. Philipp.: 778. 1837. — Merrill, Philipp. Gov. Lab. Bur. Bull. 17: 7. 1904 (*P. arayatensis* Merr.). — Elmer, Leaflet Philipp. Bot. 1: 79. 1906 (*P. banahaensis* Elmer). — Martelli, Philipp. J. Sci. 3: 64. 1908. — Martelli, Webbia 4(1): 94 et pl. 10, figs. 1-3. 1913. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 518. 1974.

Autres espèces: *P. caudatus* Merr., *P. vidalii* Martelli, *P. occultus* Merr., *P. subacaulis* Merr., *P. philippinensis* Merr., *P. decipiens* Martelli et *P. basilocularis* Martelli.

b) *Pandanus caudatus* Merr. et *P. exaltatus* Blanco

La véritable identité du *P. caudatus* Merr. n'a pas encore été clairement établie. MARTELLI (1908: 64), en raison de "deficient specimens", n'était pas sûr s'il était une variété ou une forme du *P. exaltatus* Blanco, ou une espèce distincte. Dans les herbiers, ces deux espèces sont généralement confondues l'une avec l'autre. Il est difficile d'expliquer comment une telle confusion a été possible. En effet, malgré une drupe en tous points semblable à celle du *P. exaltatus* Blanco, le *P. caudatus* Merr. se sépare clairement de lui par certains caractères de sa feuille.

D'abord, sans compter ses épines très visiblement plus petites, le *P. caudatus* Merr. a une queue longue, selon MERRILL (1905), d'environ 6 cm (fig. 1). Par contre, la "queue" — si l'on peut appeler ainsi la partie entre l'apex de la feuille et le point de rencontre des plis latéraux — du *P. exaltatus* Blanco n'excède pas 11 mm quand elle est entière (fig. 2). Il est vrai que dans le genre *Pandanus*, la queue de la feuille peut varier quand elle est longue. Cependant, une variation de 60 mm à 11 mm est impossible.

Ensuite, l'angle apical foliaire — défini par les deux bords de la feuille dans la partie immédiatement au-dessous de celle où ils changent brusquement de direction, en courant plus ou moins parallèlement à la nervure médiane tout en se rapprochant d'elle — mesure environ 30° chez le *P. exaltatus* Blanco, mais seulement environ 15°30' dans le *P. caudatus* Merr. Chez le genre *Pandanus*, cet angle peut sans doute varier dans une même espèce; l'amplitude de variation est toutefois faible.

Le troisième caractère distinctif de la feuille du *P. caudatus* Merr. consiste dans le fait que, en allant vers l'apex, à partir d'une distance d'environ 25 cm, les plis latéraux ne sont plus virtuellement équidistants entre la nervure médiane et les bords comme chez le *P. exaltatus* Blanco, mais se rapprochent très visiblement de ceux-ci, de telle manière que le rapport entre les deux distances qui séparent l'une, chaque pli latéral du bord qui lui correspond, l'autre, ce même pli de la nervure médiane, descend progressivement de 1 à $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{3}$. Ce rapprochement spectaculaire des plis latéraux, en direction des bords de la feuille, est très peu fréquent dans le genre *Pandanus*.

La conjonction de ces trois caractères, en particulier du troisième, sur la feuille du *P. caudatus* Merr. indique sans équivoque qu'il n'est ni une variété ni une forme du *P. exaltatus* Blanco, mais bien une espèce distincte.

La micromorphologie foliaire, de son côté, indique aussi et sans ambiguïté que le *P. caudatus* Merr. est une espèce bien distincte du *P. exaltatus* Blanco. Le premier, en effet, possède un appareil stomatique abaxial de la classe VII, et une face adaxiale où les cellules non-stomatiques relèvent de la sous-classe Ib. Chez le second, l'appareil stomatique abaxial est de la classe VI et les cellules non-stomatiques de la face adaxiale appartiennent à la sous-classe Ia.

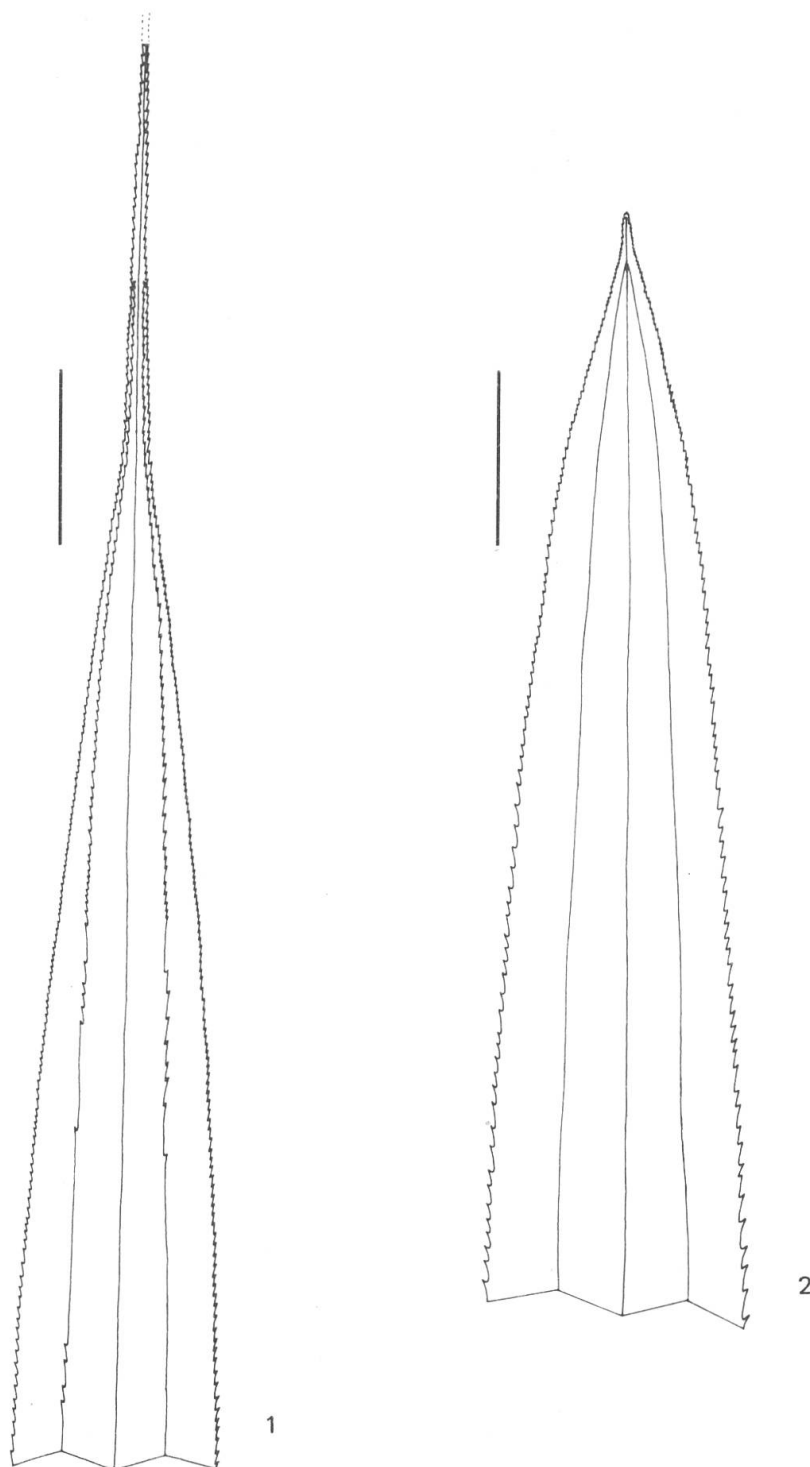


Fig. 1. — *Pandanus caudatus* Merr. (Elmer 6143): face adaxiale de feuille (l'étalon correspond à 40 mm).

Fig. 2. — *Pandanus exaltatus* Blanco (Elmer 7574): face adaxiale de feuille (l'étalon correspond à 40 mm).

c) Cas du *Pandanus kajewskii* Merr. & Perry

Le *P. kajewskii* Merr. & Perry, une espèce croissant dans l'île de Bougainville (archipel de Salomon), a été classé dans la section *Keura* (= sect. *Pandanus* s.l.) lors de sa description par MERRILL & PERRY (1939). STONE (1972, 1974) l'a placé dans la section *Intraobtutus* (dérivée de la section *Pandanus* s.l.), dont il l'a exclus par la suite (STONE, 1976a). Ce faisant, Stone avait sans doute raison. En effet, sans compter l'orientation différente de ses stigmates, la drupe de cette espèce contraste avec celle de la section *Intraobtutus* par les parties libres de ses carpelles, qui sont longues et à aire apicale étroite (et non: courtes et à aire apicale large).

La feuille de cette espèce élargit encore cette distance. Car, comme il est dit dans l'alinéa suivant, ses plis latéraux sont bien définis et clairement denticulés dans la partie apicale de la face adaxiale. Elle a été décrite par MERRILL & PERRY (1939), mais d'une manière incomplète à cause d'un matériel déficient. Ce matériel, en effet, semble avoir été amputé de toute sa partie apicale puisqu'il est "6 cm broad at the broken end", ce qui n'a pas permis, à ces deux auteurs, d'y observer ces plis et d'y relever leur caractère denticulé.

Le présent auteur a eu plus de chance avec l'isotype à Paris: la partie supérieure de la feuille y est entière. On y voit clairement les deux plis latéraux qui portent des épines dans la partie apicale de la face adaxiale (fig. 3). Ces épines sont faibles comme les épines marginales. A partir du niveau où la largeur de la feuille se réduit à environ 5.5 cm, ces plis ne sont plus équidistants entre la nervure médiane et les deux bords de la feuille, mais tendent à se rapprocher de ceux-ci de telle manière qu'au niveau où la feuille mesure environ 3.2 cm de large, la distance entre chacun de ces deux plis et le bord qui lui correspond, soit environ la moitié de celle qui le sépare de la nervure médiane. Bien que ce rapprochement des plis latéraux en direction des bords de la feuille ne soit pas aussi prononcé que dans le cas du *P. caudatus* Merr. (vide supra), il est visible et, par conséquent, caractérise assez bien le *P. kajewskii* Merr. & Perry. La feuille sur l'isotype à Genève, bien qu'un peu tronquée dans la partie apicale (l'extrémité coupée y mesure environ 2.8 cm de large), laisse voir clairement aussi les deux plis latéraux qui sont denticulés à la face adaxiale.

La feuille du *P. kajewskii* Merr. & Perry indique donc qu'il est dans le groupe des sections à feuilles pourvues de plis latéraux, denticulés à la face adaxiale du sous-genre *Pandanus* (sect. *Fagerlindia*, sect. *Athrostigma*, sect. *Umbonati*, sect. *Corythocarpus*, sect. *Palauenses*, sect. *Gaudichaudia* et sect. *Elmeria*). Parmi ces sections, sa drupe formée de carpelles à parties libres prononcées, dispersées et séparées par des sillons apicaux larges et profonds, de même que ses stigmates souvent obliques, le rapprochent des espèces de *P. sect. Fagerlindia* subsect. *Divaricatistigma*, dans lequel on peut raisonnablement le placer. Toutefois, étant donné sa répartition géographique clairement distincte (archipel de Salomon, à l'encontre de l'archipel malais), et sa micromorphologie foliaire très différente (appareil stomatique abaxial simple de la classe I, et non: complexe de la classe VI ou VII), il est indiqué qu'il faut

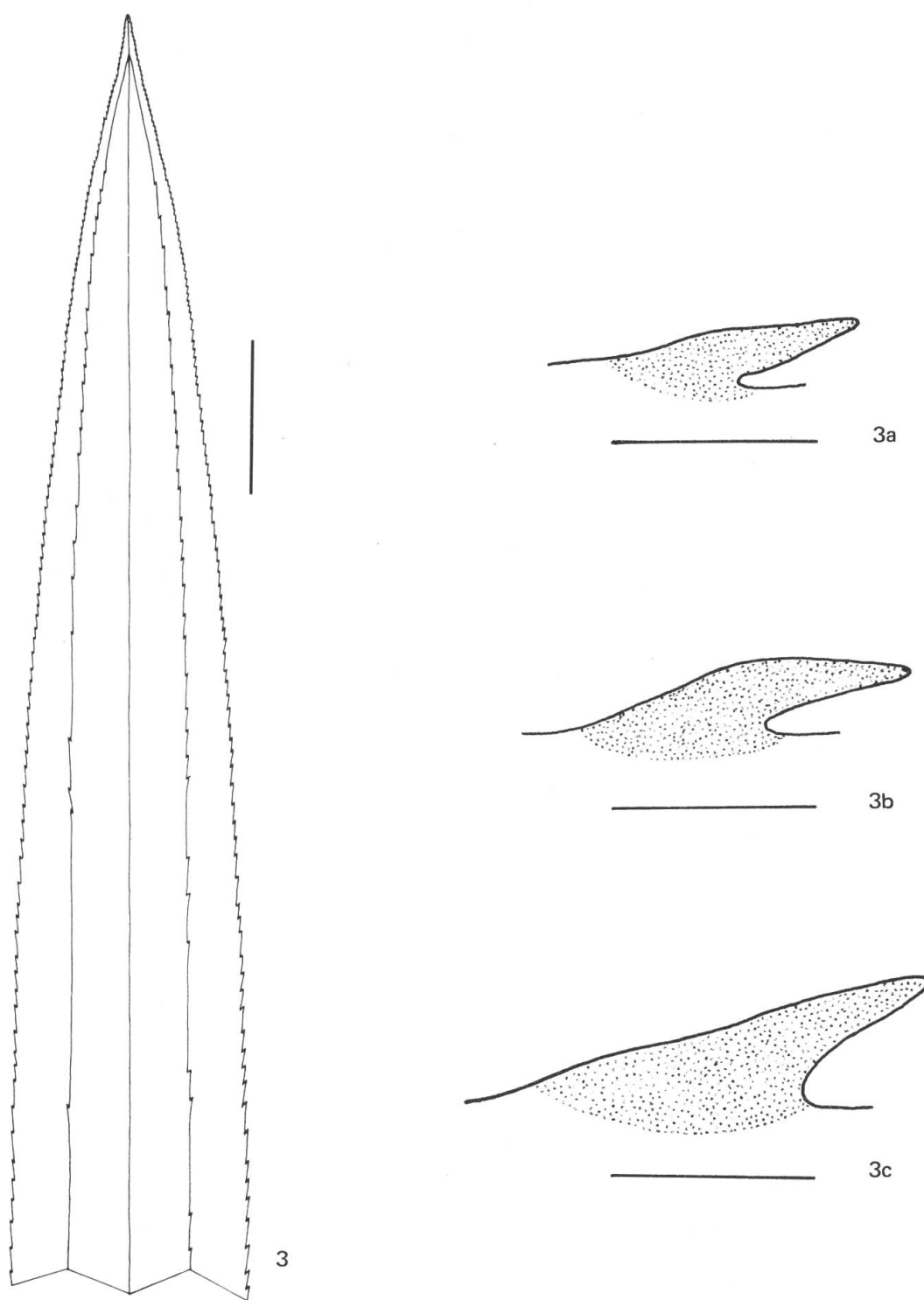


Fig. 3. — *Pandanus kajewskii* Merr. & Perry (*Kajewski 1757*): face adaxiale de feuille (l'étalon correspond à 40 mm). — a-c: épines marginales (chacune parmi les plus grandes dans sa zone) de la même feuille, qui mesure environ 196 cm dans sa totalité, situées respectivement à 7.5 cm de l'apex, au niveau moyen, et à 24 cm de la base (les étalons correspondent à 1 mm).

chercher à le séparer de cette sous-section pour une taxonomie plus judicieuse dans le genre *Pandanus*. Une telle séparation est possible, et paraît même bien fondée. En effet, la drupe de cette espèce laisse voir une différence certaine avec celle des espèces authentiques de la sous-section *Divaricatistigma*. D'abord, elle est deux à trois fois aussi grande, étant donné qu'elle mesure jusqu'à 10 cm (et non: généralement 3-6 cm). Ensuite, ses stigmates sont trois à cinq fois aussi grands, et subverticaux ou obliques (et non: généralement horizontaux). MERRILL & PERRY (1939), qui ont pu utiliser un nombre de drupes plus grand que le présent auteur n'en a eues à sa disposition, décrivaient les stigmates de cette espèce comme étant subverticaux: il serait donc à les considérer comme étant généralement subverticaux. Enfin, et surtout, les parties libres des carpelles y prennent une forme de pyramide élancée, étant généralement plus hautes que larges, alors qu'elles ont une forme de pyramide étalée, étant généralement plus larges que hautes, chez les espèces authentiques de cette sous-section. En conséquence, la position taxonomique isolée du *P. kajewskii* Merr. & Perry semble évidente:

Pandanus sect. **Fagerlindia** B. C. Stone subsect. **Oceanothauma** K.-L. Huynh & B. C. Stone, **subsect. nova**

Differt a subsectione typica hujus sectionis isdem characteribus ac subsect. *Divaricatistigma*; a subsect. *Divaricatistigma* phalangibus circiter 2-3-plo majoribus, partibus liberis carpellorum haud depresse pyramidalibus sed prominenter pyramidalibus; stigmatibus 3-5-plo majoribus, haud generaliter horizontalibus sed subverticalibus vel obliquis. Flores masculi ignoti. — L'appellation "Oceanothauma", donnée à ce groupe unispécifique, fait allusion au fait que, par certains caractères particuliers, son type apparaît comme une curiosité de l'Océan Pacifique.

Type: *P. kajewskii* Merr. & Perry, J. Arn. Arb. 20: 166 et pl. 2, fig. 3. 1939. — Stone, Malaysian J. Sci. 1(A): 128. 1972. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 519. 1974. — Stone, Compt. Rend. Soc. Biogéogr. (Paris), 1975, Séance 458: 83. 1976.

La micromorphologie foliaire de cette espèce indique aussi sa position taxonomique isolée. En effet, parmi les espèces à drupes pluriloculaires de ce genre, elle est la seule à avoir conjointement un appareil stomatique abaxial de la classe I, des chlorenchymes continus, et une face abaxiale clairement zonée. A l'intérieur du sous-genre *Pandanus*, sa possession conjointe des deux premiers caractères le sépare clairement des autres espèces. Il est donc à prévoir que son appareil mâle, qui demeure inconnu, permette un jour de l'élever au rang d'une section. Mais d'ores et déjà, on peut pour cela mettre dans la balance un caractère assez particulier de sa feuille: les épines marginales n'y augmentent presque pas de dimensions, en allant de l'apex à la base (fig. 3a-c). Il en résulte que dans la partie basale, ces épines n'ont qu'une taille modeste.

Pandanus sect. **Athrostigma** B. C. Stone

“Stigmata conferta in apex phalangii, sulci intercarpellari nulli vel obscuri, apicibus carpellorum indistinctis. Plicae laterales foliorum ventraliter, apicem versus, spinulosae” (STONE, 1974: 518).

Type: *P. luzonensis* Merr.

En dehors de cette espèce philippine, STONE (1974) inclut aussi dans cette section le *P. biliranensis* Merr. (Philippines), le *P. umbonatus* Quis. & Merr. (Philippines), le *P. panayensis* Merr. (Philippines), le *P. nobilis* Quis. & Merr. (Philippines), le *P. kanehirae* Martelli (Palaos) et le *P. calathiphorus* (Gaudich.) Balf. f. (syn.: *P. capitellatus* Merr. & Perry) (Salomon). (Le *P. nobilis* Quis. & Merr. a été reclassé dans la section *Fagerlindia* par STONE, 1976b; c'est une espèce très peu connue, dont la morphologie macroscopique est inconnue du présent auteur.) Certaines de ces espèces sont particulières (vide infra) et, en conséquence, ne semblent pas pouvoir former, avec les autres, une section compacte bien que la présence commune d'une sorte d'umbo apical sur la drupe du *P. biliranensis* Merr., du *P. umbonatus* Quis. & Merr. et du *P. panayensis* Merr. et souvent aussi sur celle du *P. luzonensis* Merr. ne soit pas sans évoquer une certaine affinité entre eux et puisse, de ce fait, constituer un appui à leur rassemblement en une seule section par STONE (1974).

La micromorphologie foliaire aussi, révèle de profondes différences entre ces espèces. En effet, le tableau 1, où sont concrétisées ces différences, permet de prévoir que le *P. luzonensis* Merr., le *P. biliranensis* Merr., le *P. kanehirae* Martelli et le *P. capitellatus* Merr. & Perry forment chacun une section, tandis que le *P. umbonatus* Quis. & Merr. peut faire une cinquième avec le *P. panayensis* Merr.

Espèces	Tissu spongieux adaxial	Appareil stomatique abaxial	Zonation de la face abaxiale	Cellules non- stomatiques adaxiales
<i>P. luzonensis</i>	peu différencié	classe VI	claire	sous-classe la
<i>P. umbonatus</i>	peu différencié	classe III	claire	sous-classe la
<i>P. panayensis</i>	peu différencié	classe III	claire	sous-classe la
<i>P. capitellatus</i> . . .	peu différencié	classe III	claire	sous-classe lb
<i>P. biliranensis</i> . . .	peu différencié	classe VII	nulle	sous-classe la
<i>P. kanehirae</i>	bien différencié	classe V/VI	claire	sous-classe la

Tableau 1. — Caractères anatomiques de la feuille dans la section *Athrostigma* au sens de Stone (1974).

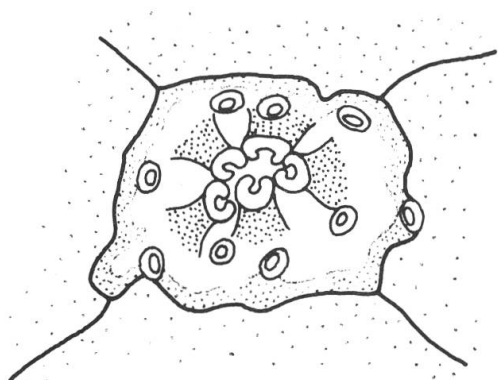
***Pandanus luzonensis* Merr.**

Cette espèce possède une drupe très caractéristique, mais dont l'appareil stigmatique en particulier n'a pas été bien étudié. MERRILL (1904: 6) signale, entre autres caractères, qu'elle a 6-10 graines et des "stigmas flattened, often obscure". Très peu de temps après, MARTELLI (1905: 365), en décrivant son *P. calicarpus*, qu'il identifie par la suite à cette espèce (MARTELLI, 1908: 67), apporte quelques autres détails: "Drupae ..., superne pyramidatae et in superficiem stigmatosam planam crispam 5-6 mill. latam rostratim attenuatae; stigmatibus numerosis confertis planis 2½ mill. latis reniformibus."

En réalité, la drupe du *P. luzonensis* Merr. a deux types de stigmates différents (fig. 4): les uns stériles, les autres fertiles, en général beaucoup moins nombreux et visiblement plus larges. Les stigmates fertiles sont clairement stipités et toujours visibles (ayant une largeur qui atteint 2.5 mm), papilleux, introrses et rassemblés de façon compacte au centre. Vus de profil, les styles qui les portent donnent l'impression qu'ils convergent vers un point au-dessus de la drupe (fig. 5).

Les stigmates stériles sont répartis à la périphérie. Ils sont sessiles, non-papilleux, et présentent rarement, de façon distincte, l'aspect réniforme ou hippocrépiforme des stigmates fertiles. Ils semblent en partie correspondre aux stigmates caractérisés par Merrill de "often obscure" (voir deux alinéas plus haut). Quand la drupe est vue par une face latérale, ils sont à un niveau inférieur à celui des stigmates fertiles (fig. 5). La drupe étant regardée par la face apicale, ils apparaissent généralement sous la forme de faibles éminences circulaires ou elliptiques, qui peuvent ressembler à d'autres éminences, dépourvues de nature stigmatique, de cette face. Tout cela explique probablement pourquoi ces stigmates ont aussi longtemps échappé à l'observation. Une comparaison attentive de ces deux formes d'éminences apicales de la drupe permet de discerner les stigmates stériles, au moins un certain nombre d'entre eux. En effet, la forme d'éminence apicale correspondant aux stigmates stériles est une ligne courbe fermée qui borde une étroite aire centrale profonde, en entonnoir, dont on ne voit pas le fond. Seul le premier caractère (= ligne courbe fermée qui borde une étroite aire centrale) peut s'observer sur les éminences apicales de nature non-stigmatique.

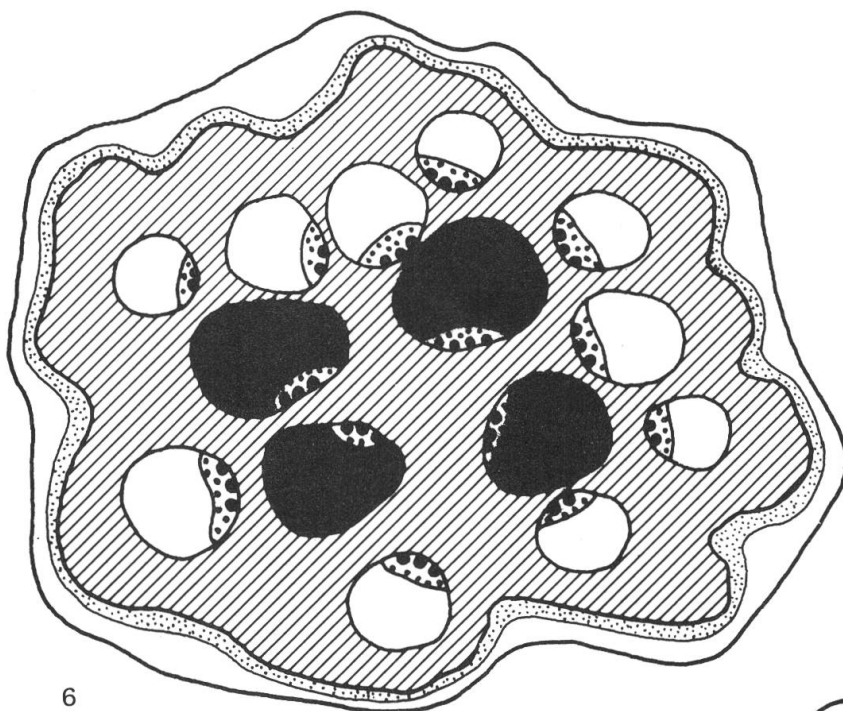
Sur les onze échantillons étudiés à ce point de vue (voir p. 416), les stigmates stériles sont invariablement présents, mais d'une façon nette (cas général) ou peu nette (*Otanes BS. 18 279*) suivant que leur nombre est grand ou petit. Sur cet échantillon, exceptionnellement, les stigmates stériles peuvent en outre être aussi larges et à un même niveau que les stigmates fertiles; cependant, ils ne sont pas papilleux. Une présence conjointe et constante de stigmates fertiles et de stigmates stériles n'a été observée ailleurs dans ce genre que chez les deux espèces malgaches *P. analamazaotrensis* Martelli et *P. bipyramidatus* Martelli (subg. *Vinsonia* sect. *Stephanostigma*), dont l'appareil stigmatique diffère de celui de l'espèce philippine, entre autres caractères distinctifs, par la spinescence de leurs stigmates stériles. Aussi est-il certain que l'appareil stigmatique particulier du *P. luzonensis* Merr. non seulement



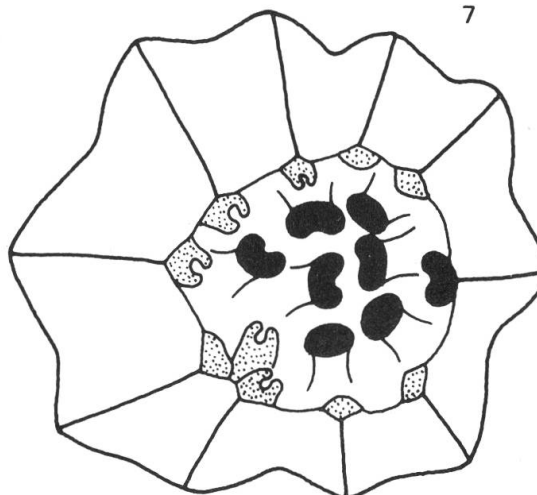
4



5



6



7

permet de le reconnaître facilement, mais aussi l'isole dans ce genre sur le plan taxonomique. En conséquence, la section *Athrostigma* est propre à lui. Il faut donc en modifier la diagnose:

Pandanus sect. **Athrostigma** B. C. Stone emend. K.-L. Huynh & B. C. Stone

Phalanges speciebus duabus carpellorum, omnibus usque ad apicem conjunctis: fertilibus generaliter in parte centrali dispositis, stigmata horizontalia, papillosa, introrsa, stipitata, valde aggregata ferentibus; sterilibus stigmata rudimentaria vel perrudimentaria, horizontalia, introrsa, non-papillosa, sessilia ferentibus. Plicae laterales foliorum apicem versus ventraliter spinulosae. Syncarpia solitaria.

Sur une coupe transversale de la drupe du *P. luzonensis* Merr. (fig. 6), le nombre des loges pourvues d'une graine correspond généralement à celui des stigmates fertiles. Elles sont entourées d'autres loges, plus nombreuses, sans graines, et pourvues toutes d'un funicule fibreux, auquel restent souvent attachés 3-4 lambeaux de tissu d'aspect membraneux, qui sont probablement les deux téguments déchirés de l'ovule stérile — déchirure causée sans doute par la scie (rappelons que l'ovule des *Pandanaceae* est bitégumenté: voir DAVIS, 1966). Dans chaque loge, stérile ou fertile, le funicule proéminent est invariablement du côté vers le centre de la coupe, et formé de fibres dont les plus épaisses sont toujours plus près de ce centre que les autres. Pour les loges fertiles en particulier, dont la cavité est occupée entièrement par la graine, on peut réaliser la position exacte du funicule sur une coupe transversale de la drupe, en sondant le pourtour de la loge avec une aiguille à dissection: le funicule, qui est essentiellement fibreux, lui oppose une résistance beaucoup plus grande que celle de la graine. Les stigmates de la drupe de cette espèce étant tous introrses, qu'ils soient fertiles ou stériles, on peut donc en déduire que: chez les espèces de *Pandanus* à drupes pluriloculaires, le funicule dans une loge carpellaire est du côté du centre de la drupe si le stigmate qui lui correspond est introrse (c'est, entre autres, le cas de cette espèce); il est par contre du côté opposé au centre de la drupe si le stigmate correspondant est extrorse (c'est le cas, p. ex., du *P. esculentus* Martelli, où les stigmates sont pour la plupart extrorses: vide infra). Ces corrélations entre stigmates et funicules peuvent permettre de détecter l'orientation de la surface stigmatique chez les espèces où les stigmates peuvent être obscurs (le cas, p. ex., des espèces de la sous-section *Methoriostigma*: comparer fig. 27 avec fig. 24).

Quand elle est mûre, la drupe du *P. luzonensis* Merr. présente peu de sillons latéraux (fig. 6). A l'état jeune (*McGregor BS. 12 497*: endocarpes et loges indifférenciés), par contre, elle en a autant ou presque autant qu'elle a de stigmates périphériques (fig. 7).

Figs. 4-7. — *Pandanus luzonensis* Merr. (les étalons correspondent à 10 mm). — 4-5: drupe vue par la face apicale et par une face latérale (sur fig. 4, stigmates fertiles 5, stigmates stériles 9) (*McGregor BS. 759*). — 6: coupe transversale de drupe (*McGregor BS. 759*). — 7: drupe jeune (stigmates fertiles en noir, stigmates stériles en pointillé) (*McGregor BS. 12 497*).

3. *Pandanus* sect. *Umbonati* K.-L. Huynh & B. C. Stone, *sect. nova*

Phalanges clavatae, sine sulcis lateralibus, carpellis usque ad apicem conjunctis; stigmatibus horizontalibus, introrsis, in umbone dorsaliter (?) aggregatis. Plicae laterales foliorum apicem versus ventraliter spinulosae. Syncarpia racemosa. Flores masculi ignoti.

Type: *P. umbonatus* Quis. & Merr., Philipp. J. Sci. 37: 134. 1928. — St. John, Pacific Sci. 14: 229. 1960. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 518. 1974.

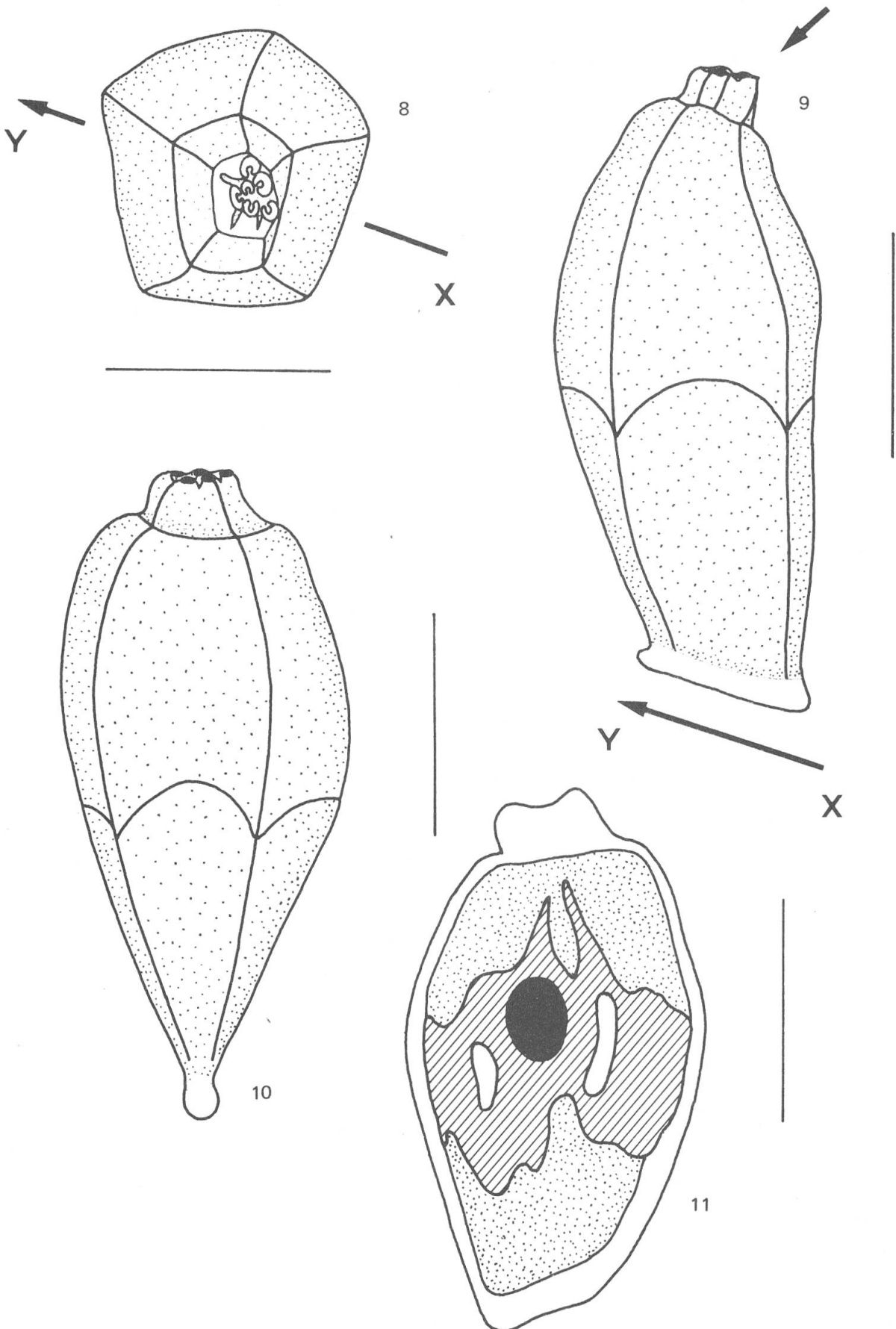
Autre espèce: *P. panayensis* Merr.

a) *Pandanus umbonatus* Quis. & Merr.

La drupe du *P. umbonatus* Quis. & Merr. a deux caractères particuliers. Le premier consiste dans le fait que les parties apicales des carpelles fusionnent en un umbo sur lequel sont situés les stigmates, horizontaux et réniformes. Cet umbo est très net sur le type (*Ramos & Edaño BS. 46 967*), car un rétrécissement brusque de la drupe à son niveau le sépare très distinctement de la partie inférieure des carpelles périphériques (figs. 9-10). Il l'est moins, cependant visible, sur le forma *vinaceicarpus* (*Ramos & Edaño BS. 46 998*) (fig. 12).

Le deuxième caractère consiste dans le fait que les stigmates ne sont pas répartis de façon plus ou moins régulière sur la face apicale de l'umbo, mais sont rassemblés à un seul côté (fig. 8). Cette excentricité est visible sur toutes les drupes étudiées. De plus, il semble que la partie de l'umbo, où sont rassemblés les stigmates, est distale par rapport à l'axe du syncarpe ("semble", parce que le présent auteur n'a pas pu étudier des syncarpes entiers, mais seulement des drupes isolées). En effet, considérons par exemple la drupe sur la figure 9. Elle présente au lecteur une de ses deux grandes faces latérales, tandis que ses deux petites faces latérales sont respectivement à droite et à gauche. Les deux petites faces latérales sont de longueur inégale: celle qui est courte est à gauche. Ainsi, l'extrémité basale de cette drupe, qui ressemble à un segment de droite (comparer fig. 9 et fig. 10), n'est pas horizontale mais oblique (sa direction ascendante est indiquée par la flèche XY). Quand une telle drupe était encore dans le syncarpe, le rachis de celui-ci devait coïncider avec la ligne XY, et la direction base → apex du syncarpe devait être celle de la flèche XY. Or, sur de telles drupes, la partie de l'umbo, où sont rassemblés les

Figs. 8-11. — *Pandanus umbonatus* Quis. & Merr. forma *umbonatus* (*Ramos & Edaño BS. 46 967*) (les étalons correspondent à 15 mm). — 8-10: drupe vue par trois faces différentes (sur fig. 9, la flèche supérieure indique le côté de l'umbo apical où sont rassemblés les stigmates). — 11: coupe longitudinale de drupe.



stigmates, était invariablement identifiée ainsi comme étant du côté de la base du syncarpe: elle est donc distale par rapport à l'axe de celui-ci.

La section *Umbonati* comprend aussi le *P. panayensis* Merr., qui a la même feuille, la même infrutescence et aussi la même drupe en ce sens que l'umbo apical y est net aussi et que la partie libre y est aussi presque égale à la partie connée. Quant à la répartition des stigmates sur l'umbo apical, elle est excentrique sur plusieurs drupes de *Martellino & Edaño BS. 35 740*; toutefois, elle n'a pas pu être étudiée sur le type (*Ramos & Edaño BS. 30 796*).

b) *Pandanus umbonatus* Quis. & Merr.

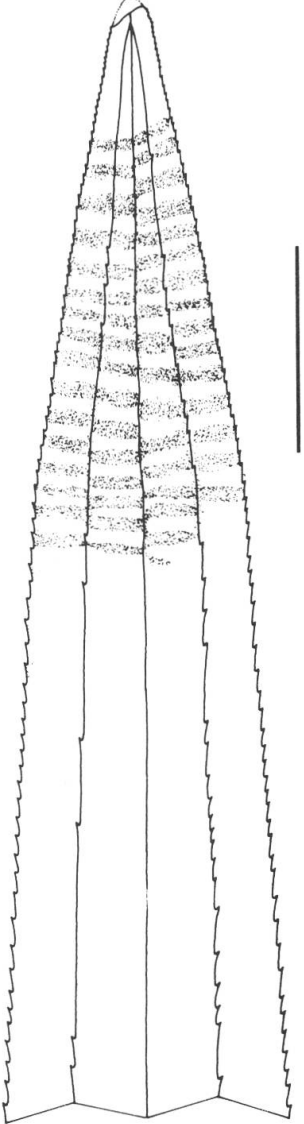
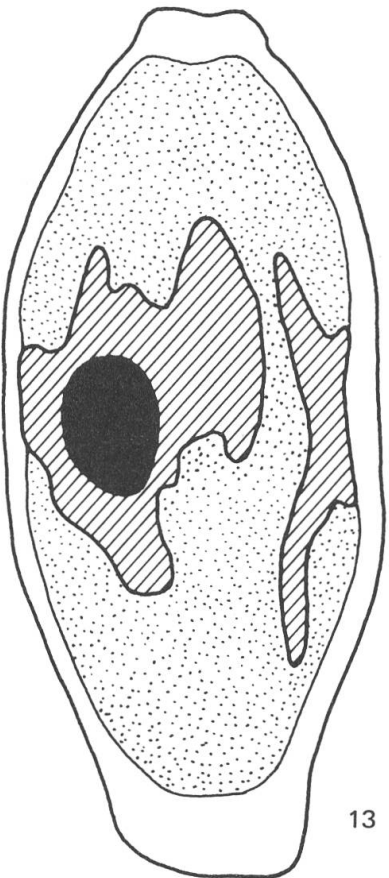
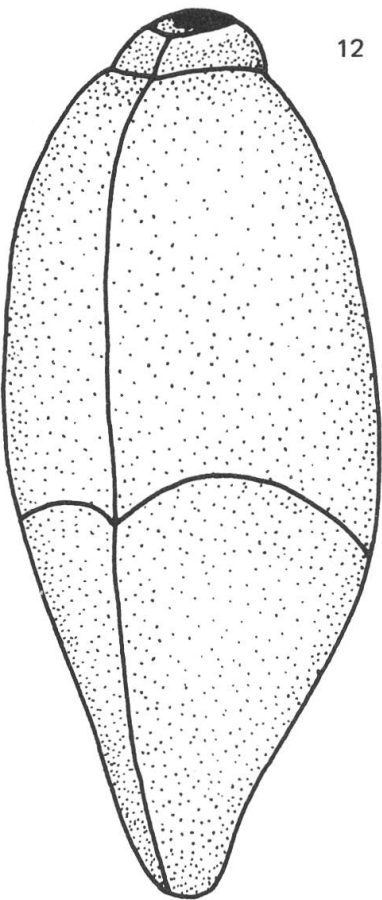
forma *vinaceicarpus* K.-L. Huynh, **forma nova**

A forma typica recedit phalangibus pericarpio vinaceo, endocarpio nigro; foliis parte apicali transverse undulata, marginibus sub angulo 20° convergentibus, dentibus 2-plo brevioribus.

Type: Luzon, Isabela province, San Mariano, 22.II.1926, *Ramos & Edaño BS. 46 998* (A!).

Le type du forma *vinaceicarpus* et celui du forma *umbonatus* ont été récoltés dans la même localité et à la même date. *QUISUMBING & MERRILL* (l.c.) n'ont pas précisé la couleur de leur péricarpe. Cependant, à l'heure actuelle, les drupes du premier montrent un péricarpe rose foncé alors que celles du second permettent de penser que leur péricarpe aurait eu une couleur plutôt verdâtre à l'état frais. D'autres caractères contribuent à les différencier l'un de l'autre. Ainsi le forma *umbonatus* possède un endocarpe brun foncé dans la partie supérieure, et brun clair dans la partie inférieure; de plus, les "cornes" apicales de cet endocarpe pénètrent beaucoup plus profondément dans le mésocarpe supérieur (comparer fig. 11 avec fig. 13). Les bords de sa feuille forment un angle d'environ 30° dans la partie apicale, et le limbe n'y est pas ondulé transversalement. Il est possible et même probable que la présence d'ondulations transversales sur la feuille du forma *vinaceicarpus* (fig. 14) soit accidentelle, cependant son angle apical d'environ un tiers moins grand paraît constituer un caractère distinctif valable. Tous ces caractères distinctifs semblent suffisants pour faire de *Ramos & Edaño BS. 46 998* le type d'un forma nouveau du *P. umbonatus* Quis. & Merr.

Figs. 12-14. — *Pandanus umbonatus* Quis. & Merr. forma *vinaceicarpus* K.-L. Huynh (*Ramos & Edaño BS. 46 998*). — 12: drupe (l'étalon correspond à 15 mm). — 13: coupe longitudinale de drupe (l'étalon correspond à 15 mm). — 14: face adaxiale de feuille (l'étalon correspond à 20 mm).



4. *Pandanus* sect. *Corythocarpus* K.-L. Huynh & B. C. Stone, sect. nova

Phalanges clavatae, sine sulcis lateralibus, carpellis usque ad apicem conjunctis; stigmatibus horizontalibus, introrsis, in centripetis superficiebus papillas longas ferentibus (?), circulatim et dense dispositis in apice rostri hebetati et persubtiliter pulverulenti, quod phalangem parietibus nitidis laevibusque coronat. Plicae laterales foliorum apicem versus ventraliter spinulosae. Syncarpia solitaria. Flores masculi ignoti. — L'appellation "Corythocarpus", donnée à cette section unispécifique, fait allusion au bec de la drupe, qui ressemble à un chapeau.

Type: *P. biliranensis* Merr., Philipp. J. Sci. 13(5): 266. 1918. — St. John, Pacific Sci. 14: 229. 1960. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 518. 1974. — Stone, Kalikasan Philipp. J. Biol. 5: 33. 1976.

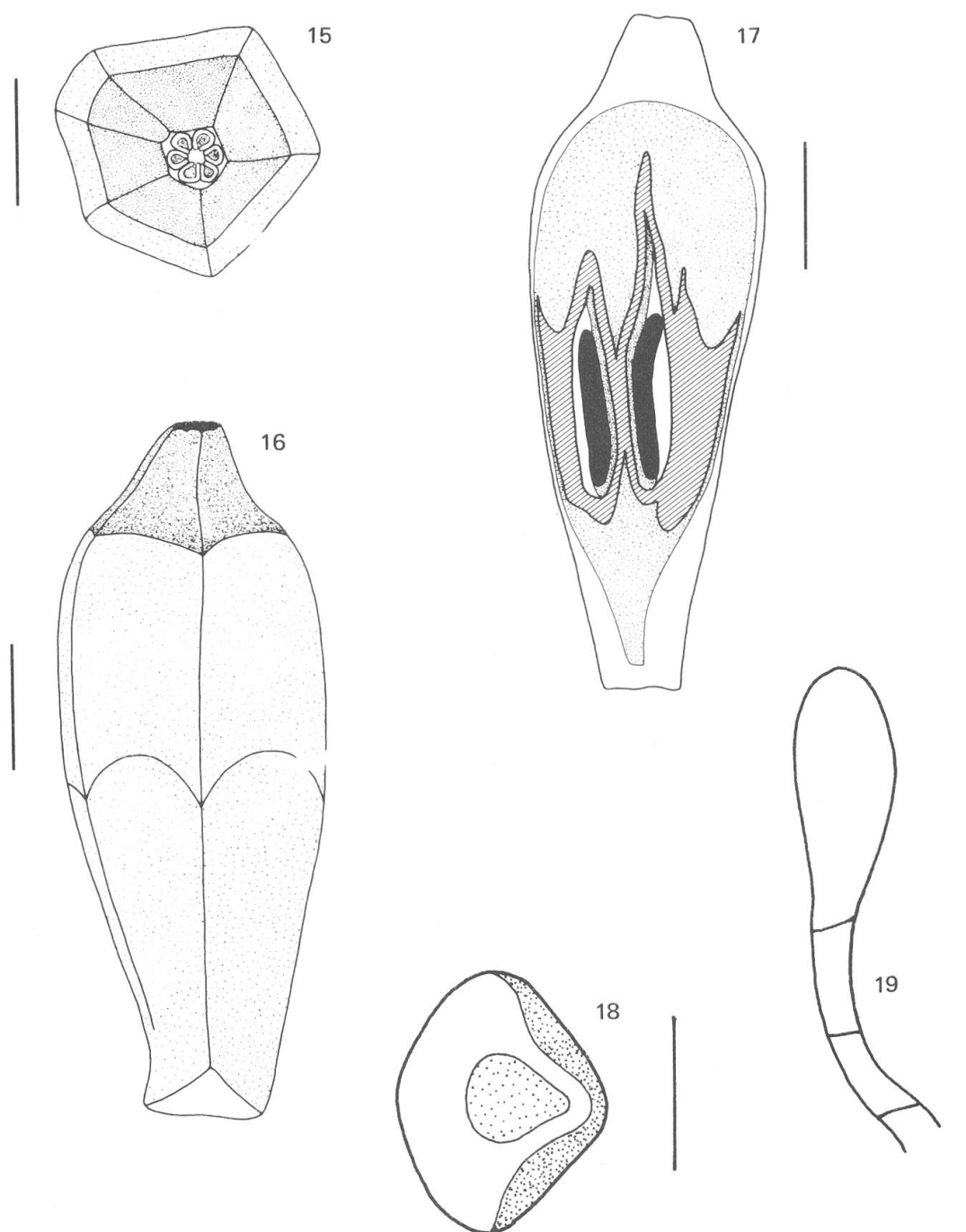
Pandanus biliranensis Merr.

Le *P. biliranensis* Merr. possède une drupe très caractéristique qui permet de le reconnaître immédiatement. En premier lieu, elle est coiffée d'un bec pyramidal, unique en son genre, parmi les espèces de *Pandanus*. Ce bec, en effet, contraste visiblement par son aspect terne et finement pulvérulent avec la partie inférieure lisse et assez brillante de la drupe (fig. 16). Il est donc différent de l'umbo apical observé sur la drupe du *P. umbonatus* Quis. & Merr. et du *P. panayensis* Merr., et parfois sur celle du *P. luzonensis* Merr., car cet umbo est lisse et brillant comme la partie inférieure de la drupe, ce qui est facile à comprendre étant donné qu'il est la partie apicale des carpelles. Par contre, la différence ainsi décrite entre le bec et la partie inférieure de la drupe du *P. biliranensis* Merr. — différence invariablement observée sur toutes les drupes étudiées, qui sont nombreuses — demeure pour le moment inexpiquée.

Une autre particularité, saillante aussi, consiste dans le fait que les stigmates sont vraisemblablement bordés de longues papilles (fig. 19) à la face externe du côté de leur ouverture (fig. 18). Or, cette face, qui est centripète dans le cas de cette espèce, est d'ordinaire lisse dans le genre *Pandanus*. Cette particularité a été observée sur quelques drupes de *Edaño BS. 41 826*. Cependant, vu son caractère exceptionnel, elle doit encore être vérifiée sur un grand nombre d'autres drupes pour pouvoir être considérée comme certaine.

Une troisième particularité sépare encore plus le *P. biliranensis* Merr. des autres espèces du sous-genre *Pandanus*. Ses stigmates, en effet, au nombre de 4-6, sont invariablement disposés en un seul cercle (fig. 15). Cet arrangement stigmatique est remarquable, car chez les espèces à drupes pluriloculaires de ce sous-genre, les stigmates sont rarement disposés ainsi.

La drupe unique du *P. biliranensis* Merr. l'isole donc dans le genre *Pandanus*. MERRILL (1918: 267) aussi, signale qu'il "does not appear to be closely allied to any previously described species".



Figs. 15-19. — *Pandanus biliranensis* Merr. (*Edaño BS. 41 826*). — 15-16: drupe vue par une face apicale et par une face latérale (les étalons correspondent à 15 mm). — 17: coupe longitudinale de drupe (l'étalon correspond à 15 mm). — 18: stigmate (zone papillifère de la face centripète en pointillé fort) (l'étalon correspond à 2 mm). — 19: papille de la face centripète du stigmate (l'étalon correspond à 50 μ m).

La micromorphologie foliaire, de son côté, permet aussi de reconnaître facilement cette espèce. En effet, aucune autre espèce de *Pandanus* ne possède conjointement les caractères suivants: appareil stomatique abaxial de la classe VII; face abaxiale non zonée; chlorenchymes continus; nombre maximal de fibres d'un faisceau (de fibres) du chlorenchyme adaxial 3-4 fois aussi grand que celui d'un faisceau (de fibres) du chlorenchyme abaxial. Cette identification sans problème contribue aussi à indiquer le bien-fondé de la section *Corythocarpus*.

5. *Pandanus* sect. *Palauenses* K.-L. Huynh & B. C. Stone, sect. *nova*

Phalanges cuneatae, carpellis generaliter usque ad apicem conjunctis; sulcis intercarpellaribus lateralibus saepe perprofundis; stigmatibus conglomeratis, lateralibus, verticalibus, ad unam superficiem lateralem grandem phalangis dirigitis; mesocarpio supero compacto. Plicae laterales foliorum apicem versus ventraliter spinulosae. Syncarpia racemosa. Flores masculi ignoti.

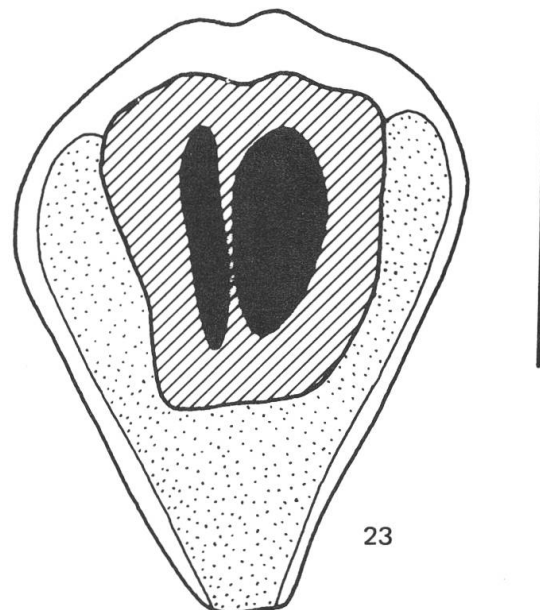
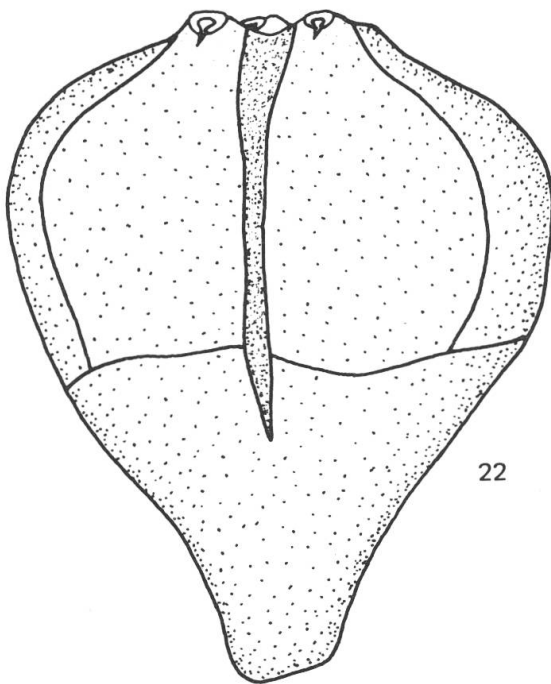
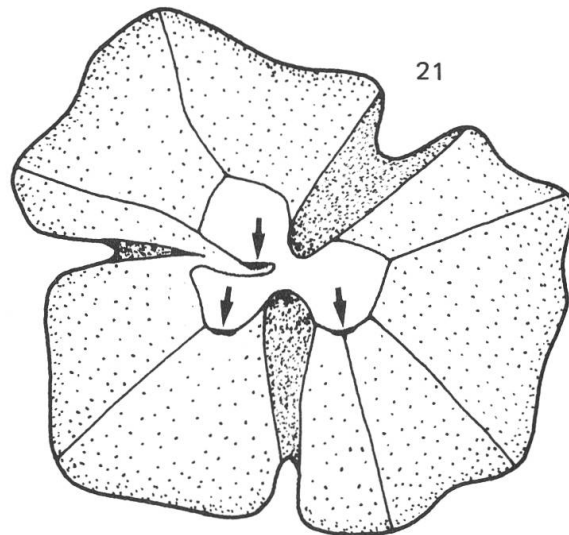
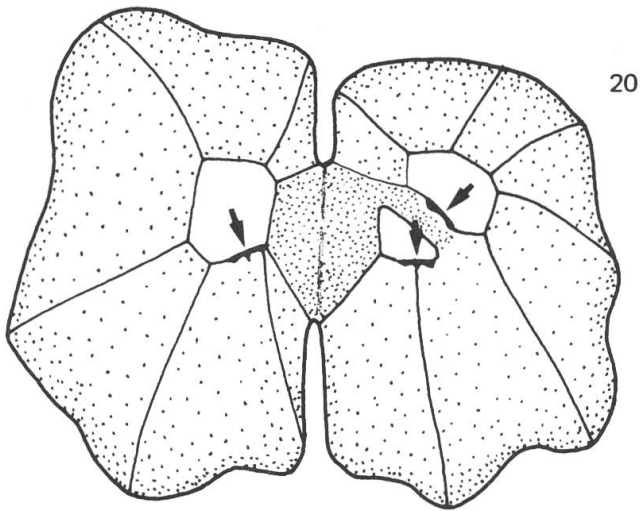
Type: *P. kanehirae* Martelli, Bot. Mag. Tokyo 48: 119 et fig. 3. 1934. — Kanehira, Fl. Micron.: 65. 1933 (non vidi). — Merrill & Perry, J. Arn. Arb. 20: 161. 1939. — St. John, Pacific Sci. 14: 229. 1960. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 518. 1974.

Pandanus kanehirae Martelli

Depuis la description, assez sommaire, de cette espèce par MARTELLI (1934), aucun détail nouveau important n'y semble avoir été signalé, excepté la position excentrique des stigmates, mise en évidence par MERRILL & PERRY (1939). Sa drupe est pourtant très caractéristique.

Un trait particulier de cette drupe consiste dans le fait, déjà signalé par MARTELLI (1934) et par MERRILL & PERRY (1939), que les sillons intercarpellaires latéraux sont très profonds (figs. 20-21) et que, en conséquence, l'endocarpe est stellaire. Les apex carpellaires forment chacun une aire assez large (d'environ 4-6 mm de diamètre), lisse et brillante, légèrement concave et oblique, parfois horizontale, sur le bord de laquelle est situé le stigmate, vertical. Souvent les aires apicales des carpelles forment ensemble une sorte de cratère elliptique aux bords presque continus et dont le diamètre peut atteindre 9 mm (même plus); chacune d'elles est une pente douce, allant vers le

Figs. 20-23. — *Pandanus kanehirae* Martelli (Stone 4611) (les étalons correspondent à 15 mm). — 20-21: drupes vues par la face apicale (stigmates marqués par les flèches, qui indiquent aussi l'orientation de leur face). — 22: drupe sur fig. 21, vue par une face latérale. — 23: coupe longitudinale de drupe.



fond du cratère. Que ces aires apicales soient ainsi fusionnées ou demeurent distinctes, leurs stigmates, 2-4, sont invariablement orientés vers une même grande face latérale de la drupe (figs. 20-22). En effet, quand la drupe n'a que deux stigmates, ceux-ci sont orientés vers la grande face latérale (de la drupe) qui leur est voisine, et leur surface est parallèle à cette face. Dans le cas où ils sont trois ou quatre, les stigmates sont orientés aussi vers une même grande face latérale de la drupe; cependant, tandis que la surface des deux stigmates voisins de cette face lui est parallèle, celle de l'autre ou des deux autres qui se trouve(nt) derrière peut être légèrement oblique. Avec une telle orientation des surfaces stigmatiques, qui constitue sa deuxième caractéristique, la drupe du *P. kanehirae* Martelli semble unique dans le genre *Pandanus*. Elle rappelle, mais de façon vague seulement, la section *Intraobtus* (subg. *Pandanus*), où, par contre, les stigmates sont dispersés (et non: rassemblés de manière plus ou moins compacte) et où l'un d'entre eux sert de point de focalisation pour les autres (et non: tous orientés vers une même grande face latérale de la drupe). Plus loin encore, elle évoque certaines autres sections, telles que les deux sections néo-calédoniennes *Barrotia* et *Brongniartia* (subg. *Lophostigma*), où, à l'encontre de cette espèce, les stigmates ont une disposition serrée en une ou deux rangées (et non: plus ou moins lâche en un cercle). Une troisième caractéristique de cette espèce réside dans son mésocarpe supérieur (fig. 23): seule y est présente la partie fibreuse, tandis que la partie fibroso-médulleuse, qui est la partie principale de ce mésocarpe dans le cas général du genre *Pandanus* (voir p. ex. fig. 17), fait défaut. La première et la troisième caractéristiques s'observent aussi chez le *P. capitellatus* Merr. & Perry, où les stigmates sont toutefois différents (vide infra).

Ajoutons encore que l'infructescence du *P. kanehirae* Martelli est polysyncarpique (*Stone 4611*), ce dont MARTELLI (1934) n'était pas sûr.

6. *Pandanus* sect. *Gaudichaudia* K.-L. Huynh & B. C. Stone, sect. nova

Phalanges cuneatae, carpellis apice liberis, sulcis intercarpellaribus lateralibus saepe perprofundis; stigmatibus horizontalibus, introrsis, dispersis; mesocarpio supero compacto. Plicae laterales foliorum apicem versus ventraliter spinulosae. Syncarpia solitaria. Flores masculi ignoti. — Cette section unispécifique est dédiée à la mémoire de C. Gaudichaud, auteur de plusieurs espèces de *Pandanus*, dont le *P. calathiphorus* (Gaudich.) Balf. f. (= *Hombronia calathiphora* Gaudich.), le type de cette section.

Type: *P. calathiphorus* (Gaudich.) Balf. f. in Balfour, J. Linn. Soc. 17: 40. 1878. — Warburg in Engler, Pflanzenreich 3 (= IV.9): 85. 1900. — Martelli, Webbia 4(1): 94. 1913. — Merrill & Perry, J. Arn. Arb. 20: 160 et pl. 2, fig. 7. 1939 (*P. capitellatus* Merr. & Perry). — Stone, Malaysian J. Sci. 1(A): 127. 1972. — Stone, Malaysian J. Sci. 2(A): 75. 1973. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 518. 1974. — **Basionyme:** *Hombronia calathiphora* Gaudich. ex Hombron in

Dumont d'Urville, Voy. Pôle Sud et Océan sur Astrolabe et Zélée, Atlas Bot., Monocot. t. 2. 1852; descr. tabul. in Bot. 2: 83. 1853 (non vidi).

Cette espèce — à en juger par *Brass* 3414 et par *Hunt R.S.S.* 2628, les deux seuls échantillons récoltés à ce jour dans le *P. capitellatus* Merr. & Perry, considéré par STONE (1972, 1973, 1974) comme conspécifique — montre très visiblement une position taxonomique isolée dans le genre *Pandanus*. MERRILL & PERRY (1939) comparent leur *P. capitellatus* avec le *P. kanehirae* Martelli, mettant avec raison l'accent sur la présence commune de sillons intercellulaires latéraux profonds et, en conséquence, d'un endocarpe stellaire, tout en soulignant certaines différences fondamentales entre leurs drupes et leurs stigmates. On peut ajouter un autre caractère commun, qui consiste dans leur mésocarpe supérieur compact: caractère vraisemblablement très peu fréquent dans le sous-genre *Pandanus*. Cette double affinité semble toutefois superficielle. En effet, chez le *P. kanehirae* Martelli, les stigmates sont verticaux, latéraux et tous orientés vers une même grande face latérale de la drupe. Dans le *P. capitellatus* Merr. & Perry, par contre, ils sont horizontaux, centriques et centroscopiques. Cette différence est fondamentale dans la taxonomie du genre *Pandanus*, et indique, en conséquence, la position taxonomique isolée de chacune de ces deux espèces.

L'isolement taxonomique du *P. capitellatus* Merr. & Perry est corroboré par sa micromorphologie foliaire. En effet, aucune autre espèce de ce genre ne possède, comme lui, un appareil stomatique abaxial appartenant à la sous-classe IIIb et une face adaxiale à cellules non-stomatiques relevant de la sous-classe Ib.

7. *Pandanus* sect. *Elmeria* B. C. Stone

Type: *P. botryoides* Martelli.

Quand il décrit cette section, STONE (1974: 518) y inclut, à part le *P. botryoides* Martelli, deux autres espèces: le *P. martellii* Elmer et le *P. radicans* Blanco. A ces trois espèces philippines, STONE (1976b: 33) joint une autre, philippine également: le *P. sibuyanensis* Martelli. Une autre espèce philippine, le *P. pyricus* St. John, est classée aussi par Stone dans cette section (comm. pers. de Stone; ce classement est d'ailleurs indiqué par Stone sur l'holotype de cette espèce).

La micromorphologie foliaire de ces cinq espèces relève de deux types très distincts. Le premier (appareil stomatique abaxial complexe de la classe VI; chlorenchymes continus) caractérise le *P. pyricus* St. John; le second (appareil stomatique abaxial simple de la classe II ou de la classe III; chlorenchymes discontinus), les autres espèces.

Cette séparation est conforme à la morphologie macroscopique de la feuille. D'un côté, on trouve effectivement aussi le *P. botryoides* Martelli, le *P. radicans* Blanco (y compris le *P. urdanetensis* Elmer, considéré par Stone

comme conspécifique: comm. pers. de Stone), le *P. martellii* Elmer et le *P. sibuyanensis* Martelli. La feuille y montre une partie apicale habituelle, en ce sens qu'elle s'y rétrécit progressivement en allant vers l'apex, et que les épines marginales, très faibles, augmentent progressivement de taille à mesure que l'on se rapproche de la partie moyenne de la feuille. De l'autre, c'est aussi le *P. pyricus* St. John: la feuille y possède une partie apicale entièrement différente. En effet, elle s'y rétrécit brusquement de telle manière que l'angle apical a une valeur voisine de 60° (et non: voisine, ou très au-dessous, de 30° comme chez les autres espèces: cet angle, en effet, mesure environ 11° chez le *P. martellii* Elmer, environ 19° chez le *P. botryoides* Martelli, environ 29° chez le *P. sibuyanensis* Martelli, et environ 30° chez le *P. radicans* Blanco). De plus, et ceci est inhabituel, les épines marginales y sont fortes et ont en général virtuellement la même taille que celles dans la partie moyenne de la feuille. Une telle feuille est rare; elle semble unique parmi les espèces à drupes pluriloculaires formées de carpelles complètement soudés de ce genre, et, en conséquence, permet de reconnaître facilement le *P. pyricus* St. John. L'isolement taxonomique de cette espèce est donc certain:

Pandanus sect. **Elmeria** B. C. Stone subsect. **Pyriformes** K.-L. Huynh & B. C. Stone, **subsect. nova**

Differt a subsectione typica hujus sectionis foliis apicem versus abrupte rotundatis-acuminatis, dentibus validis dentes partis mediae generaliter aequantibus. Flores masculi ignoti. — L'appellation "Pyriformes", donnée à ce groupe unispécifique, fait allusion à la forme de poire qu'a la drupe du type.

Type: *P. pyricus* St. John (en publication).

8. Problème d'une existence éventuelle d'affinité étroite entre les sections **Athrostigma**, **Umbonati**, **Corythocarpus**, **Palauenses** et **Elmeria**, et la section africaine **Mammillares**

La description dans ce travail des nouvelles sections *Umbonati*, *Corythocarpus* et *Palauenses* et de la nouvelle sous-section *Pyriformes*, de même que le maintien de la section *Athrostigma* comme un groupe distinct, nécessitent une discussion sur une existence éventuelle d'affinité étroite entre les espèces qui forment ces sections et la section *Elmeria* (dont fait partie la sous-section *Pyriformes*) d'une part, et celles qui constituent, dans le sous-genre *Vinsonia*, la section africaine *Mammillares* d'autre part. En effet, ces espèces extra-africaines ont une drupe où les stigmates sont groupés de façon plus ou moins compacte. Une telle drupe rappelle inévitablement les espèces malgaches *P. mammillaris* Martelli, *P. diffusus* Martelli, *P. pervilleanus* Solms, *P. sambiranensis* Martelli, *P. saxatilis* Martelli et *P. vandamii* Martelli & Pichi-

Serm.: ce qui explique probablement pourquoi ST. JOHN (1960: 229) a classé ces espèces extra-africaines — à l'exception du *P. pyricus* St. John, alors encore inconnu de lui — dans sa section *Mammillarisia* (dont l'épithète a été rectifiée en "Mammillares" dans HUYNH, 1979a), à côté de ces espèces malgaches, qui étaient, à cette époque, les seuls membres authentiques de cette section. Le bien-fondé de ce classement est toutefois douteux. En effet, étant donné d'une part la grande diversité de la provenance géographique de ces espèces (archipel philippin, Micronésie, Madagascar), et d'autre part le fait que les *Pandanus* de Madagascar forment généralement des groupes taxonomiques propres à cette île (STONE, 1974; HUYNH, 1979a et 1979b), il est d'emblée certain qu'une telle section ne peut pas être naturelle. Il est donc a priori indiqué de chercher à séparer ces espèces selon leur répartition géographique.

Effectivement, même la drupe permet une telle séparation. Ainsi, le *P. biliranensis* Merr. (sect. *Corythocarpus*) se distingue clairement de ces espèces malgaches par le bec de sa drupe, qui est un fait unique dans le genre *Pandanus*: son individualité bien distincte; son aspect terne et finement pulvérulent, contrastant visiblement avec la partie inférieure de la drupe. Aucun de ces deux caractères ne s'observe chez les espèces malgaches. De même, la section *Umbonati* se sépare sans équivoque de la section *Mammillares* par sa drupe à umbo très bien différencié et à stigmates répartis de façon excentrique. Les deux sections *Palauenses* et *Athrostigma* le font également, la première par ses stigmates verticaux et tous orientés vers une même grande face latérale de la drupe (et non: horizontaux et centroscopiques), la seconde par ses stigmates qui sont, les uns fertiles, les autres stériles (et non: tous fertiles). Quant à la section *Elmeria*, elle se distingue assez clairement de la section *Mammillares* par sa drupe en forme de massue, jamais bipyramidale, tandis que la sous-section *Pyriformes* accentue encore son individualité par la partie apicale de sa feuille (vide supra).

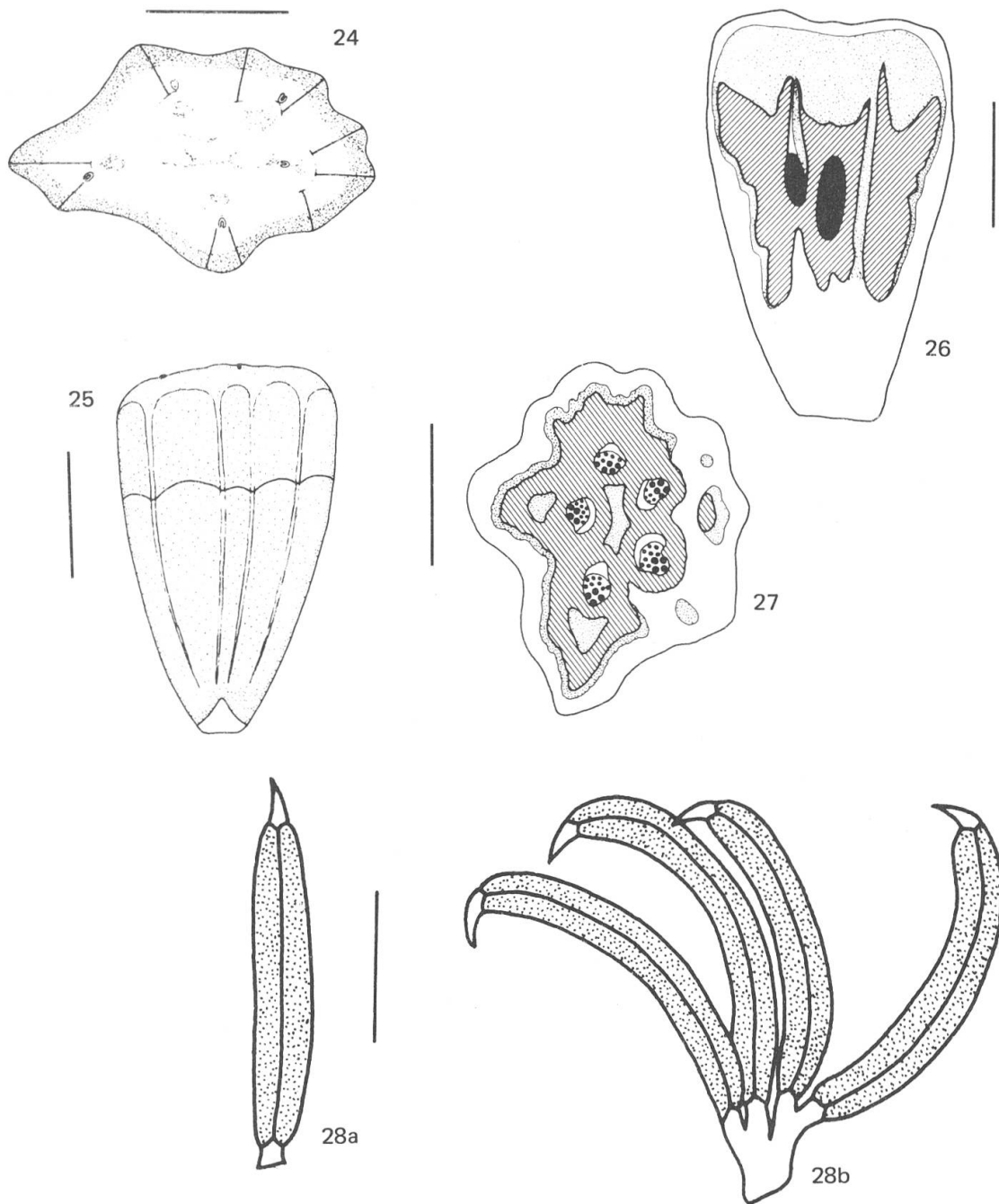
Si l'on considère l'appareil mâle, le *P. luzonensis* Merr. (sect. *Athrostigma*) a une colonne staminifère où les étamines sont insérées de façon racémeuse (MARTELLI, 1913: pl. 15, fig. 8). Dans la section *Mammillares*, par contre, les étamines ont une insertion subombellée sur la colonne (HUYNH, 1978: figs. 7-12).

Il n'y a donc aucun doute quant au bien-fondé de la section *Athrostigma*, de la section *Umbonati*, de la section *Corythocarpus*, de la section *Palauenses*, et de la sous-section *Pyriformes*.

9. *Pandanus* sect. *Coronati* Martelli

Type: *P. whitmeeanus* Martelli.

Quand il décrit cette section, MARTELLI (1930b) y inclut le *P. whitmeeanus* Martelli et son nouveau *P. corallinus*, deux espèces polynésiennes. La nouvelle



Figs. 24-28. — *Pandanus esculentus* Martelli. — 24: drupe vue par la face apicale (*Ramos & Edaño B.S. 34 089*) (l'étalon correspond à 10 mm). — 25: drupe sur fig. 24, vue par une face latérale (l'étalon correspond à 15 mm). — 26: coupe longitudinale de drupe (*Elmer 16 019*) (l'étalon correspond à 15 mm). — 27: coupe transversale (vue sur la moitié inférieure) de la drupe représentée sur fig. 24, à un niveau légèrement au-dessus des graines: noter la loge supérieure, qui correspond au stigmate situé à l'intérieur de la bordure de l'aire apicale de la drupe (l'étalon correspond à 10 mm). — 28: étamine "solitaire" et colonne staminifère (*Elmer 9074*) (l'étalon correspond à 3 mm).

espèce, connue jusqu'à présent grâce seulement à neuf phalanges, a été réduite au rang de synonyme du *P. whitmeeanus* Martelli (ST. JOHN, 1975: 59).

Dans sa révision taxonomique du genre *Pandanus*, ST. JOHN (1960: 228-229) ajoute une espèce philippine, le *P. esculentus* Martelli, à la section *Coronati*, mais en même temps classe le *P. camarinensis* Merr. — qui peut être considéré comme conspécifique (STONE, 1978: 6) — dans la section africaine *Mammillares*. Par la suite, ST. JOHN (1969) transfère, dans la section africaine *Dauphinenses*, le *P. camarinensis* Merr., qu'il attribue comme "closest relative" à son *P. cubicus*, une espèce philippine décrite à cette occasion, et qu'il classe également dans cette section. STONE (1974, 1976b, 1978) a reclassé toutes ces espèces dans la section *Coronati*.

a) Position taxonomique du **P. esculentus** Martelli et du **P. cubicus** St. John

La micromorphologie foliaire, mais surtout la morphologie de l'appareil femelle, indiquent qu'il faut séparer les espèces de la section *Coronati* en deux groupes distincts, suivant que leur répartition est polynésienne ou philippine.

En effet, les deux espèces philippines (*P. esculentus* Martelli, y compris *P. camarinensis* Merr. et *P. paracalensis* Merr.; *P. cubicus* St. John) possèdent une feuille où le tissu de dépliement est dépourvu de plages de fibres dans la partie limitrophe de l'hypoderme adaxial (l'étude de ce tissu, qui n'est pas toujours possible en raison de la difficulté à obtenir des échantillons foliaires comprenant aussi la nervure médiane, où est ce tissu, n'a pu être faite que sur *Elmer 16 019* et sur *Ramos BS. 42 192*, représentant respectivement le *P. esculentus* Martelli et le *P. cubicus* St. John). Quant à leur drupe, elle a une pure forme de coin (fig. 25 pour le *P. esculentus* Martelli; fig. 297a in ST. JOHN, 1969, pour le *P. cubicus* St. John), et porte des stigmates largement elliptiques, petits (ne dépassant pas 1 mm de diamètre), toujours en partie obscurs, la plupart répartis à l'extérieur de la bordure de l'aire apicale de la drupe, mais toujours un ou deux situés sur cette bordure ou à l'intérieur d'elle (en conséquence, la plupart obliques mais toujours un ou deux clairement horizontaux), la plupart centrifuges (= extrorses), mais toujours un ou deux clairement centripètes ou orientés dans d'autres directions (ces stigmates minoritaires semblent correspondre, du moins les centripètes, à ceux qui sont situés à l'intérieur de la bordure de l'aire apicale de la drupe). Ces affirmations peuvent paraître excessives (à cause du caractère absolu de cet adjectif "toujours" répété à plusieurs reprises); cependant, telle est la réalité sur toutes les drupes qui ont pu être étudiées dans ces deux espèces; peut-être faudrait-il remplacer "toujours" par "presque toujours" quand on aura étudié un grand nombre d'autres drupes. Ajoutons encore que le syncarpe est ovoïde ou oblong.

Chez l'espèce polynésienne (*P. whitmeeanus* Martelli), par contre, tout est différent. Le tissu de dépliement de la feuille est pourvu de plages de fibres dans la partie limitrophe de l'hypoderme adaxial (il n'a pu être étudié que sur *Smith 9436*). Cette différence dans la micromorphologie foliaire sem-

ble avoir une portée taxonomique importante dans le genre *Pandanus* (HUYNH, 1977: 213-216). Quant à sa drupe, elle a une pure forme de massue (MARTELLI, 1913: pl. 22, fig. 4; 1930b: pl. 45, figs. 8-10; STONE, 1974: fig. 13; ST. JOHN, 1975: fig. 337a) et porte des stigmates certes répartis en auréole à la périphérie de l'aire apicale de la drupe comme chez les deux espèces philippines, mais étroitement elliptiques, et beaucoup plus grands (mesurant jusqu'à 5 mm de long), toujours clairement visibles, toujours situés en dehors et au-dessous de la bordure de l'aire apicale de la drupe (en conséquence, toujours subverticaux), toujours clairement centrifuges. Ces affirmations peuvent paraître excessives (à cause de cet adverbe "toujours" répété à plusieurs reprises); elles sont cependant conformes à la réalité sur toutes les drupes qui ont pu être étudiées chez cette espèce; peut-être faudrait-il remplacer "toujours" par "presque toujours" quand un grand nombre d'autres drupes auront été étudiées. Le syncarpe, de son côté, est globoïde. Certains de ces caractères sont vraisemblablement uniques dans le genre *Pandanus* et, en conséquence, contribuent à indiquer la position taxonomique isolée de cette espèce. Ainsi, elle est vraisemblablement la seule espèce, dans ce genre, à avoir des stigmates aussi étroitement elliptiques. C'est aussi la seule qui ait une drupe pluriloculaire où les stigmates sont tous centrifuges. Par contre, des stigmates à répartition et à orientation analogues à celles des stigmates des deux espèces philippines, s'observent aussi dans la section africaine *Dauphinenses*. Cette coïncidence, jointe au fait que dans la section *Dauphinenses*, les stigmates ont aussi une forme plus ou moins largement elliptique, n'est pas sans conférer un certain appui au classement, fait par ST. JOHN (1969), du *P. camarinensis* Merr. et du *P. cubicus* St. John dans cette section: "un certain appui" seulement, parce que la section *Dauphinenses* possède une feuille particulière qui permet de la reconnaître facilement (STONE, 1970: 112; 1974: 506), et, en plus, un appareil mâle totalement différent. Il consiste, en effet, en une longue colonne staminifère à l'apex de laquelle sont insérées 13-18 étamines (HUYNH, 1978: 452; 1979b: 477-478). Chez le *P. esculentus* Martelli, par contre, l'appareil mâle est formé essentiellement d'étamines "solitaires" (vide infra), celui du *P. cubicus* St. John demeurant inconnu.

Que le *P. esculentus* Martelli et le *P. cubicus* St. John forment un groupe taxonomique distinct, dans le genre *Pandanus*, est donc hors de doute:

Pandanus* sect. *Coronati* Martelli subsect. *Methoristigma* K.-L. Huynh & B. C. Stone, subsect. *nova

Differt a subsectione typica hujus sectionis phalangibus cuneatis, apicali areola lata; stigmatibus late ellipticis, horizontalibus vel obliquis, nunquam omnibus subverticalibus, nunquam omnibus centrifugis, nunquam omnibus extra marginem areolae apicalis sitis; syncarpio ovoideo vel oblongo. Filamenta staminum perbrevia, solitaria, interdum in columna brevi 2-4-staminata aggregata. — L'appellation "Methoristigma", donnée à ce groupe, fait allusion à la répartition des stigmates sur les frontières de l'aire apicale de la drupe.

Type: *P. esculentus* Martelli, Webbia 4(2): 403. 1914. — Martelli, Webbia 4(1): pl. 25, figs. 1-3. 1913. — Merrill, Philipp. J. Sci. 14: 367. 1919 (*P. camarinensis* Merr.). — Merrill, Philipp. J. Sci. 26: 450. 1925 (*P. paracalensis* Merr.). — St. John, Pacific Sci. 14: 228. 1960. — Stone, Bot. Jahrb. Syst. 94: 521. 1974. — Stone, Kalikasan Philipp. J. Biol. 5: 33. 1976. — Stone, Fed. Mus. J. 23: 6. 1978.

Autre espèce: *P. cubicus* St. John.

b) Appareil mâle du *Pandanus esculentus* Martelli

La plante mâle du *P. esculentus* Martelli n'est représentée, à l'heure actuelle, que par *Elmer 9074*, qui a été identifié ainsi par STONE (1978: 5). Comme la micromorphologie foliaire de cette espèce pouvait être confondue avec celle d'autres espèces philippines, le présent auteur a dit à Stone que l'anatomie ne fournissait pas un appui décisif à cette identification (STONE, 1978: 6). Toutefois, après avoir comparé aussi la morphologie macroscopique de la feuille de cette espèce avec celle de plusieurs autres philippines, et en tenant compte des données de la micromorphologie foliaire, le présent auteur est arrivé aussi à la conclusion que cet échantillon est bien une plante de cette espèce.

Le matériel mâle de cet échantillon se compose essentiellement d'étamines "solitaires", fixées directement sur le rachis de l'épi mâle; on y trouve aussi des colonnes staminifères très courtes, qui portent 2-4 étamines (peut-être plus) à leur apex (fig. 28): le mot "solitaires" est mis entre guillemets parce que dans des groupes tels que la section *Acrostigma* (subg. *Acrostigma*) ou la section *Maysops* (subg. *Lophostigma*) où l'appareil mâle a été décrit jusqu'à présent comme étant formé essentiellement d'étamines "libres" ou "solitaires", ces étamines sont en réalité soutenues par une colonne vestigiale, ou nulle (dans ce cas, la position des étamines, les unes par rapport aux autres sur le rachis de l'épi mâle, révèle l'existence potentielle d'une colonne qui leur est sous-jacente: les anthères, en effet, sont toujours introrsées dans ce genre quand les étamines sont portées par une colonne visible) (Huynh, non publié). Les colonnes très courtes et les étamines à anthères longues et à filets presque nuls de *Elmer 9074*, rappellent celles qui leur correspondent dans le sous-genre *Acrostigma*. Cette ressemblance, toutefois, ne semble pas permettre de douter de l'identité de cet échantillon comme étant une plante du *P. esculentus* Martelli (il peut aussi être regardé comme étant une plante du *P. cubicus* St. John, une espèce très voisine, et qu'il semble impossible de distinguer du *P. esculentus* Martelli par la morphologie aussi bien macroscopique que microscopique de la feuille). En effet, les deux espèces philippines du sous-genre *Acrostigma* — à savoir le *P. copelandii* Merr. et le *P. merrillii* Warb. — ont une feuille tout à fait différente tant au point de vue de la morphologie macroscopique (STONE, 1978: 6) que sur le plan de la morphologie microscopique (appareil stomatique abaxial de la classe VII, cellules non-stomatiques adaxiales de la sous-classe Ib; et non: respectivement de la classe

VI et de la sous-classe Ia, comme c'est le cas de cet échantillon et du *P. esculentus* Martelli).

Epilogue

En lisant les lignes ci-dessus, un lecteur non averti des problèmes taxonomiques du genre *Pandanus* pourrait s'étonner qu'il y ait "trop" de sections et de sections unispécifiques dans ce genre. Son étonnement serait encore plus grand s'il réalisait que le nombre des sections n'y était que de 10 dans la révision de WARBURG (1900), mais atteignit 62 dans celle de STONE (1974), pour monter à 77 à l'heure actuelle, sans compter d'autres en élaboration.

On demeurerait perplexe devant une telle "prolifération" de sections. Il ne faut toutefois pas perdre de vue la morphologie extrêmement — c'est bien le mot! — diversifiée de ce genre en ce qui concerne aussi bien l'inflorescence (inflorescence terminale ou axillaire; l'inflorescence mâle du *P. halleorum* B. C. Stone semble unique dans le genre *Pandanus* par sa structure paniculée: voir STONE, 1976c: 53) que l'appareil femelle (drupes, stigmates, syncarpes) et l'appareil mâle (étamines "libres" ou rassemblées de diverses manières en colonnes), de même que la feuille (morphologie macroscopique et microscopique), l'habitus (tige ramifiée ou non ramifiée; port arborescent, frutescent, acaulescent, coniféroïde; une espèce, le *P. scandens* St. John, semble même lianescente) (STONE, 1978: 59; GUILLAUMET, 1973), et l'habitat (plantes aquatiques, épiphytes, etc.).

De plus, un grand nombre de ses espèces sont particulières et, en conséquence, ne peuvent pas être classées avec d'autres dans un même groupe taxonomique restreint (section, sous-section). Une drupe comme celle du *P. platyphyllus* Martelli (sect. *Platyphylli*), du *P. drupaceus* Thouars (sect. *Vinsonia* subsect. *Drupacei*), du *P. bernardii* St. John (sect. *Bernardia*), du *P. luzonensis* Merr. (sect. *Athrostigma*), du *P. biliranensis* Merr. (sect. *Corythocarpus*), du *P. kanehirae* Martelli (sect. *Palauenses*), ou du *P. whitmeeanus* Martelli (sect. *Coronati* subsect. *Coronati*), peut facilement être reconnue parmi les 700 espèces (peut-être plus) que compte, à l'heure actuelle, ce genre. On peut dire que plus est rapide l'identification d'une espèce de *Pandanus* par une considération exclusive de sa drupe, plus est grande la certitude d'avoir affaire à une espèce isolée, c'est-à-dire à une section ou à une sous-section unispécifique. De même, le syncarpe pourvu seulement de deux drupes du *P. biceps* B. C. Stone & Guillaumet (sect. *Bicipites*) peut aussi permettre de le reconnaître facilement: une telle réduction, en effet, semble unique dans le genre *Pandanus*.

Un autre facteur qui augmente le nombre de sections dans ce genre est le fait qu'un grand nombre de sections n'y comptent que deux ou trois espèces. C'est le cas notamment de la section *Radiatistigma*, dont la drupe semble la plus particulière dans ce genre en raison de son stigmate curieusement ramifié.

C'est aussi celui, p. ex., de la section *Stephanostigma*, dont la drupe est particulière aussi, par le fait d'une présence constante de deux types de stigmates différents.

Cependant, une cause majeure, sinon la cause majeure, de cette augmentation rapide du nombre de sections dans le genre *Pandanus* réside dans le fait qu'un grand nombre d'espèces particulières de ce genre, pourtant décrites il y a déjà longtemps, ont été mal connues — pour ne pas dire: mal étudiées — et/ou que leur particularité, si jamais elle a pu être remarquée, n'a été estimée à sa juste valeur que bien plus tard. Le cas le plus typique, sous ce rapport, est vraisemblablement celui des deux espèces polynésiennes *P. vitiensis* Martelli et *P. levuensis* Martelli (sect. *Radiatistigma*), dont le monde botaniste a eu connaissance en 1930 déjà, grâce à leur description par MARTELLI (1930a). Toutefois, la nature véritable de leur stigmate et son caractère hautement particulier (voir l'alinéa précédent) n'ont été mis en évidence qu'en 1975(!) par St. John. Pourtant, la particularité de ce stigmate est très visible.

De même, la découverte de l'appareil mâle d'une espèce classée jusqu'alors dans telle ou telle section en raison de sa drupe, peut en faire le type d'une nouvelle section. C'est le cas, p. ex., du *P. stelliger* Martelli, qui a été classé par MARTELLI (1914: 428) dans la section *Asterostigma* (étamines "libres") et dont STONE (1969) a fait le type de sa section *Asterodontia* (étamines rassemblées à l'apex d'une colonne); et il s'est a posteriori avéré que la distinction ainsi faite entre les deux sections était vigoureusement appuyée par la micromorphologie foliaire (HUYNH, 1975: 123; 1976: 95), et aussi par la morphologie du pollen (pollen lisse dans la première section, échinulé dans la seconde: Huynh, non publié). Il n'y a aucun doute qu'un grand nombre de cas analogues se présenteront dans l'avenir, car la plante mâle de ce genre n'est connue que chez environ $\frac{1}{8}$ de ses espèces.

On voit donc qu'en fin de compte, cette "prolifération" de sections dans le genre *Pandanus* n'a rien d'étonnant. Certes, avec un peu d'acrobatie taxonomique, on pourrait sans trop de difficulté arriver à rassembler, dans une même section, des espèces même totalement dépourvues d'affinité réelle entre elles. C'est ce que l'on a fait, avant la révision de Stone, avec la section *Hombronia*, qui était ainsi devenue typiquement une sorte de fourre-tout. Toutefois, avec notre connaissance de plus en plus approfondie de la morphologie de ce genre, il devient de plus en plus évident qu'un tel procédé taxonomique doit être définitivement abandonné. En effet, de tout temps, un objectif essentiel de la science taxonomique est d'arriver à des groupes compacts.

A ce point de vue, il y a lieu de dire que la micromorphologie foliaire est un auxiliaire réellement indispensable de la taxonomie dans le genre *Pandanus*. Elle est en effet très variable, mais demeure généralement la même quant à ses principaux caractères dans une même section ou dans une même sous-section naturelle. Ainsi, chaque fois qu'une sérieuse discordance se faisait jour dans la micromorphologie foliaire entre les espèces d'une même section (le cas, p. ex., de la section *Athrostigma* au sens de Stone, 1974, dont il est question ci-dessus: pp. 394-407), une confrontation critique de cette micromorphologie avec la morphologie macroscopique aboutissait presque inmanquablement à

l'évidence d'une discordance correspondante dans leur morphologie macroscopique. En d'autres termes, une telle section n'était pas compacte, et une division s'imposait ou un transfert de certaines de ses espèces dans une autre section ou dans d'autres sections s'avérait bien fondé (STONE, 1977: 138-139). Venue d'une partie anatomique dont la valeur taxonomique est généralement faible parmi les Angiospermes, une telle efficacité peut, en fait, étonner. Cette efficacité est cependant une réalité dans le genre *Pandanus*, et ceux qui ont peu ou prou étudié la micromorphologie foliaire de ce genre dans un but taxonomique l'ont constatée: les preuves, abondantes, peuvent en être trouvées dans KAM (1971), dans KAM & STONE (1970) et dans HUYNH (1974, 1975, 1976, 1977, 1979a, 1979b).

EXSICCATA ÉTUDIÉS

- P. biliranensis** Merr.: Leyte, *McGregor BS. 18 895* (K! isotype) et *Edaño BS. 41 826* (K! L! P!).
- P. botryoides** Martelli: Mindanao, *Merrill 5442* (K! isotype) et *Weber 1212* (G! Z!).
- P. capitellatus** Merr. & Perry: Santa Ysabel, *Brass 3414* (L! isotype) et *Hunt R.S.S. 2628* (L!).
- P. caudatus** Merr.: Luzon, *Elmer 6143* (G! P! isotypes).
- P. cubicus** St. John: Luzon, *Ramos & Edaño BS. 44 786* (A! isotype).
- P. decipiens** Martelli: Palawan, *Elmer 12 593* (G! L! isotypes) et *Merrill 9246* (L!).
- P. esculentus** Martelli: Luzon, *Curran BS. 17 817* (K! isotype); *Alcasid & Edaño PNH. 5351* (A!); *Edaño PNH. 18 126* (L!); *Elmer 9074* (G! L! Z!) (♂) et *16 019* (G!); *Ramos BS. 22 298* (K!); *Ramos & Edaño BS. 33 635* (K!) (isotype du *P. camarinensis* Merr.), *BS. 33 687* (A! K!) (isotypes du *P. paracalensis* Merr.) et *BS. 34 089* (A! K!).
- P. exaltatus** Blanco: Luzon, *Elmer 7378* (L!) (isotype du *P. banahaensis* Elmer), *7574* (L!) et *8887* (L!).
- P. kaernbachii** Warb.: Halmahera, *Beguín 1962* (L!).
- P. kajewskii** Merr. & Perry: Bougainville, *Kajewski 1757* (G! P! isotypes).
- P. kanehirae** Martelli: Babelthuap island, *Stone 4611* (L!).
- P. luzonensis** Merr.: Luzon, *Edaño 92 = PNH. 4070* (A!); *Elmer 8311* (A!) et *17 500* (A!); *Hernaez 3991* (L!); *McGregor BS. 759* (NEU!), *BS. 12 497* (L!) et *BS. 42 093* (A!); *Otanes BS. 18 279* (A!); *Ramos BS. 1931* (A! L!) et *BS. 21 754* (L!); *Ramos & Edaño BS. 34 151* (A!).
- P. martellii** Elmer: Luzon, *Elmer 9083* (G! L! isotypes) et *9082* (L!).
- P. panayensis** Merr.: Panay, *Martellino & Edaño BS. 35 740* (A!).
- P. philippinensis** Merr.: Luzon, *Ramos & Edaño BS. 37 495* (A! K!).
- P. pyricus** St. John: Leyte, Mt. Janagdan, Ormoc, IV.1950, *Edaño PNH. 12 082 = Field no. 2480* (L! holotype).
- P. radicans** Blanco: Mindanao, *Elmer 13 816* (L!) (isotype du *P. urdanetensis* Elmer); Luzon, *Elmer 14 892* (L!).
- P. sibuyanensis** Martelli: Sibuyan, *Elmer 12 146* (G! L! isotypes); Luzon, *Ramos & Edaño BS. 33 684* (A!).

- P. umbonatus** Quis. & Merr.: Luzon, *Ramos & Edaño BS. 46 967* (A! P!) (isotypes du forma *umbonatus*) et *BS. 46 998* (A!) (holotype du forma *vinaceicarpus* K.-L. Huynh).
- P. whitmeeanus** Martelli: Viti Levu, *Smith 9436* (L!); Tongatabu, *Setchell & Parks 15 650* (K!); Aitutaki, VI.1966, *Clay s.n.* (K!); Tutuila, *Christophersen 3580* (K!).

REMERCIEMENTS

L'auteur désire exprimer aux herbiers du Conservatoire botanique de Genève (professeur G. Bocquet), de l'Arnold Arboretum (professeur R. A. Howard), du Rijksherbarium de Leiden (professeur C. Kalkman), des Royal Botanic Gardens de Kew (M. P. S. Green), du Laboratoire de phanérogamie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (D^r N. Hallé) et de l'Institut de botanique systématique de l'Université de Zurich (D^r I. Mendoza-Heuer) sa profonde gratitude pour le prêt des échantillons. Il remercie en particulier M. Paul Cox, Harvard University, d'avoir bien voulu persuader, en sa faveur, l'Arnold Arboretum d'offrir en don un échantillon de fruits du type du *P. kajewskii* Merr. & Perry au Conservatoire botanique de Genève, afin que cette espèce, connue à l'heure actuelle par une seule collection, soit représentée carpologiquement aussi en Europe, mais aussi pour que l'étude de ces fruits par l'auteur pût être faite dans les meilleures conditions; en outre, des drupes jeunes de *P. tectorius* Park. s.l. ont été fixées sur le terrain, et envoyées par M. Cox au cours de son voyage d'étude en Polynésie en 1979 pour une étude anatomique de la paroi carpellaire: une telle générosité de cœur et une telle efficacité sont à souligner, et à souhaiter dans n'importe quelle forme de collaboration scientifique. Des informations supplémentaires sur la feuille du type du *P. botryoides* Martelli, ainsi qu'un croquis de la partie apicale, ont été obligeamment fournis par le D^r J. Dransfield, des Royal Botanic Gardens de Kew. L'auteur n'oublie pas non plus d'exprimer à la Bibliothèque du Conservatoire botanique de Genève (responsable: M. H. M. Burdet) sa plus haute appréciation pour la rapidité avec laquelle elle a invariablement répondu de façon favorable à ses multiples emprunts: c'est en partie grâce à ce service inestimable que le présent travail, entre autres, a pu être mené rapidement à bien.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DAVIS, G. L. (1966). *Systematic embryology of the Angiosperms*. New York, London & Sydney (Wiley & Sons).
- ERDTMAN, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm (Almqvist & Wiksell).
- GUILLAUMET, J.-L. (1973). Formes et développement des "Pandanus" malgaches. *Webbia* 28: 495-519.
- HUYNH, K.-L. (1974). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* I. Aperçu général sur les caractères micromorphologiques de la feuille du genre *Pandanus* et leur valeur taxonomique. *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 190-256.
- (1975). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* II. Le sous-genre *Rykia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 95: 106-148.
- (1976). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* III. Le sous-genre *Lophostigma*. *Bot. Jahrb. Syst.* 97: 72-119.
- (1977). La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus* IV. Le sous-genre *Kurzia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 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. *Beitr. Biol. Pflanzen* 53: 447-471.
- (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.
 - (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*. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 473-517.
 - (1980). La morphologie du pollen de *Pandanus subg. Vinsonia* (Pandanaceae) et sa signification taxonomique. *Pollen & Spores* 22: 173-189.
- KAM, Y. K. (1971). Morphological studies in Pandanaceae III. Comparative systematic foliar anatomy of Malayan *Pandanus*. *Bot. J. Linn. Soc.* 64: 315-351.
- & 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: 219-246.
- MARTELLI, U. (1905). *Pandanus*, nuove specie descritte. *Webbia* 1: 361-371.
- (1908). The Philippine species of *Pandanus*. *Philipp. J. Sci.* 3: 59-72.
 - (1913). Enumerazione delle "Pandanaceae" II. *Pandanus*. *Webbia* 4(1): 5-105.
 - (1914). Le specie e varietà nuove di "Pandanus" menzionate nelle Enumerazione delle Pandanaceae. *Webbia* 4(2): 399-435.
 - (1930a). Fiji Pandanaceae. *Univ. California Publ. Bot.* 12: 325-350.
 - (1930b). Pandanaceae of Tonga. *Univ. California Publ. Bot.* 12: 351-362.
 - (1934). Pandanaceae. *Bot. Mag. Tokyo* 48: 116-130.
- MERRILL, E. D. (1904). New or noteworthy Philippine plants II. *Philipp. Gov. Lab. Bur. Bull.* 17: 5-47.
- (1905). New or noteworthy Philippine plants III. *Philipp. Gov. Lab. Bur. Bull.* 29: 5-50.
 - (1918). New or noteworthy Philippine plants XIV. *Philipp. J. Sci.* 13: 263-333.
 - & L. M. PERRY (1939). On the Brass collections of Pandanaceae from New Guinea. *J. Arnold Arbor.* 20: 139-186.
- ST. JOHN, H. (1960). Revision of the genus *Pandanus* Stickman I. Key to the sections. *Pacific Sci.* 14: 224-241.
- (1969). Revision of the genus *Pandanus* Stickman XXXIV. Four species from the Philippines. *Pacific Sci.* 23: 355-366.
 - (1975). Revision of the genus *Pandanus* Stickman XXXVIII. *Pandanus* in Fiji, first group (except section *Pandanus*). *Pacific Sci.* 29: 55-77.
- STONE, B. C. (1969). Studies in Malesian Pandanaceae IV. A revision of *Asterostigma* and *Asterodontia*, two sections of the genus *Pandanus*. *Fed. Mus. J. N.S.* 12: 111-116.
- (1970). Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 97-131.
 - (1972). The genus *Pandanus* in the Solomon Islands with notes on adjacent regions (part 1). *Malaysian J. Sci.* 1(A): 93-132.
 - (1973). The genus *Pandanus* in the Solomon Islands with notes on adjacent regions (part 2). *Malaysian J. Sci.* 2(A): 59-80.
 - (1974). Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459-540.

- STONE, B. C. (1976a). On the biogeography of Pandanus (Pandanaceae). *Compt. Rend. Soc. Biogéogr. (Paris)*, 1975. Séance 458: 69-90.
- (1976b). Studies in the Malesian Pandanaceae XVI. Notes on Philippine taxa. *Kalikasan Philipp. J. Biol.* 5: 19-36.
 - (1976c). The Pandanaceae of the New Hebrides, with an essay on infraspecific variation in *Pandanus tectorius*. *Kew Bull.* 31: 47-70.
 - (1977). The morphology and systematics of Pandanus today (Pandanaceae). *Gard. Bull. Straits Settle.* 29: 137-142.
 - (1978). Revisio Pandanacearum I. Pandanus subgenera Coronata Martelli and Acrostigma (Kurz) Stone. Flora Malesiana, Precursores. *Fed. Mus. J. N.S.* 23: 1-73.
- TOMLINSON, P. B. (1965). A study of stomatal structure in Pandanaceae. *Pacific Sci.* 19: 38-54.
- WARBURG, O. (1900). Pandanaceae. In: A. ENGLER. *Das Pflanzenreich*, 3 (= IV.9). Leipzig (Engelmann).

