

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 58 (2003)  
**Heft:** 2  
  
**Artikel:** Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar  
**Autor:** Callmänder, Martin W. / Wohlhauser, Sébastien / Gautier, Laurent  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-879309>

### **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:** 13.01.2026

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

# Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar

MARTIN W. CALLMANDER,  
SÉBASTIEN WOHLHAUSER  
& LAURENT GAUTIER

## ABSTRACT

CALLMANDER, M. W., S. WOHLHAUSER & L. GAUTIER (2003). Biogeographic notes on the Pandanaceae growing in the north of Madagascar. *Candollea* 58: 351-367. In French, French and English abstracts.

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

## RÉSUMÉ

CALLMANDER, M. W., S. WOHLHAUSER & L. GAUTIER (2003). Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar. *Candollea* 58: 351-367. En français, résumés en français et anglais.

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

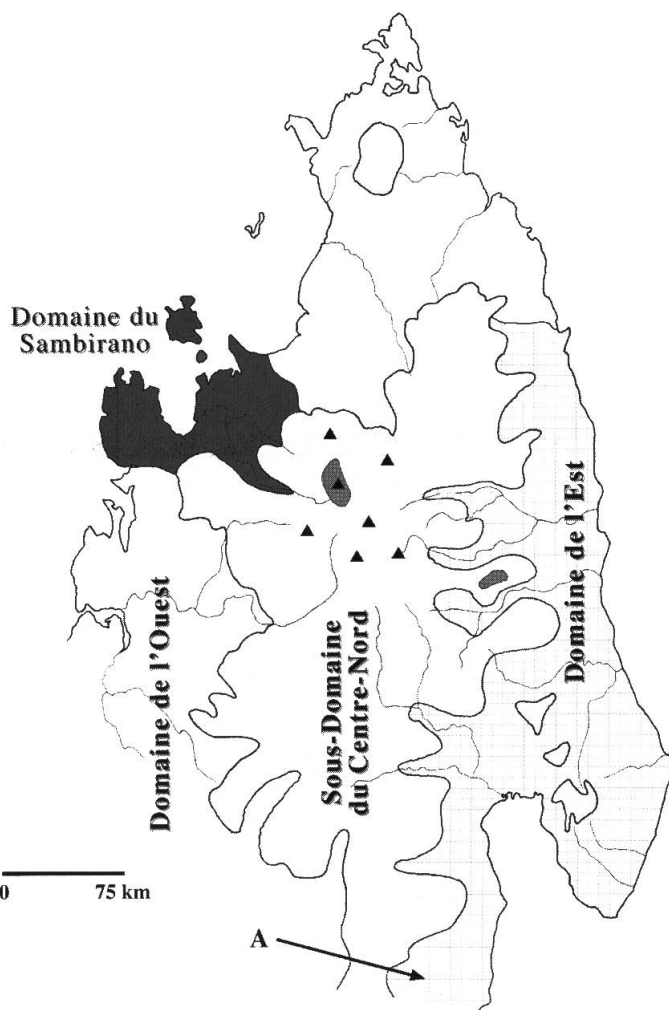
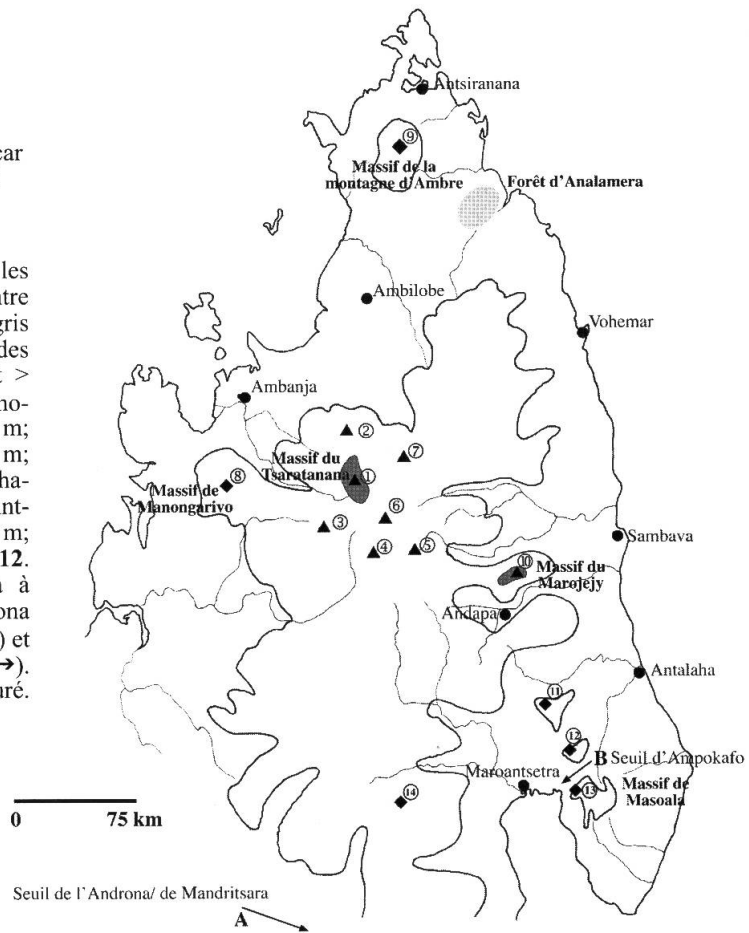
**KEY-WORDS:** *Pandanus* – *Martellidendron* – Madagascar – Tsaratanana – Marojejy – Manongarivo – Montagne d'Ambre – Phytogeography.

## Introduction

La famille des *Pandanaceae* représente un élément physionomique caractéristique des formations forestières dans tous les domaines phytogéographiques de Madagascar. Elle y compte deux genres d'importance inégale. Le genre *Pandanus* comprend aujourd'hui quelque 90 espèces dans l'île réparties dans 16 sections. Sept de ces sections possèdent des espèces poussant dans les forêts humides du nord de Madagascar: ce sont les sections *Acanthostyla*, *Dauphinensia*,

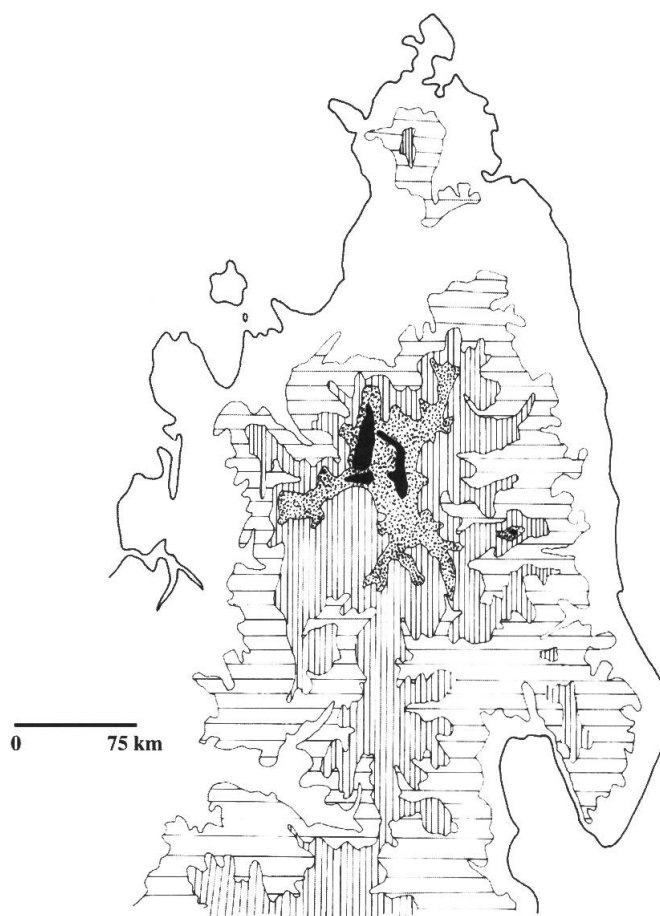
Fig. 1. – Carte régionale du nord de Madagascar adaptée d'HUMBERT (1951) et BESAIKIE (1965).

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



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

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



*Foullioya*, *Mammillarisia*, *Souleyetia*, *Stephanostigma* et *Tridentistigma*. Le genre *Martellidendron* ne compte que sept espèces dont six sont endémiques de Madagascar, et quatre représentées dans le nord de l'île.

PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) a proposé une première esquisse phytogéographique de Madagascar. Il englobe les territoires de montagne du nord dans sa Région Centrale. Les basses altitudes (< 800 m) du nord-ouest constituent la Région du Sambirano; à l'est, elles sont en continuité avec la vaste Région Orientale (Fig. 1C). En 1951, HUMBERT attribue les régions montagneuses du nord à son Domaine du Centre en excluant cependant la partie supérieure (> 2000 m) des plus hauts sommets (Tsaratanana et Marojejy) qu'il rattache au Domaine des Hautes-Montagnes (Fig. 1A, 1B). Plus tard, HUMBERT (1955a) a affiné sa position pour considérer la végétation des montagnes du nord comme une entité biogéographique propre, limitée dans sa partie inférieure par l'isohypse de 900 m, et au sud par le seuil de l'Androna (ou seuil de Mandritsara). Il la nomma le "Sous-Domaine du Centre-Nord". Des travaux basés sur la composition faunistique tendent à confirmer l'originalité biologique des régions d'altitude du nord de Madagascar par rapport à celles du centre et du sud (CARLETON & GOODMAN, 1998; FISHER & GIRMAN, 2000; GOODMAN & al., 2000). Dans une récente publication basée sur une étude d'un groupe de rongeurs (*Muridae*), CARLETON & GOODMAN (1998) ont nommé implicitement *Northern Highlands*, l'ensemble des régions d'altitude du nord, comprenant le Sous-Domaine du Centre-Nord et les éléments septentrionaux du Domaine des Hautes-Montagnes d'HUMBERT (1955a). La validité d'une séparation biogéographique en Sous-Domaine du Centre-Nord et



Domaine des Hautes-Montagnes avait déjà été critiquée par CORNET & GUILLAUMET (1976), qui faisaient remarquer en faisant référence aux travaux d'EMBERGER (1971) que cette séparation reflète davantage un fait écologique (et donc lié à la végétation) qu'un fait historique (et donc lié à la flore). D'un point de vue biogéographique, KOEHLIN & al. (1974) préconisent plutôt de considérer chaque massif montagneux comme une unité phytogéographique à part entière.

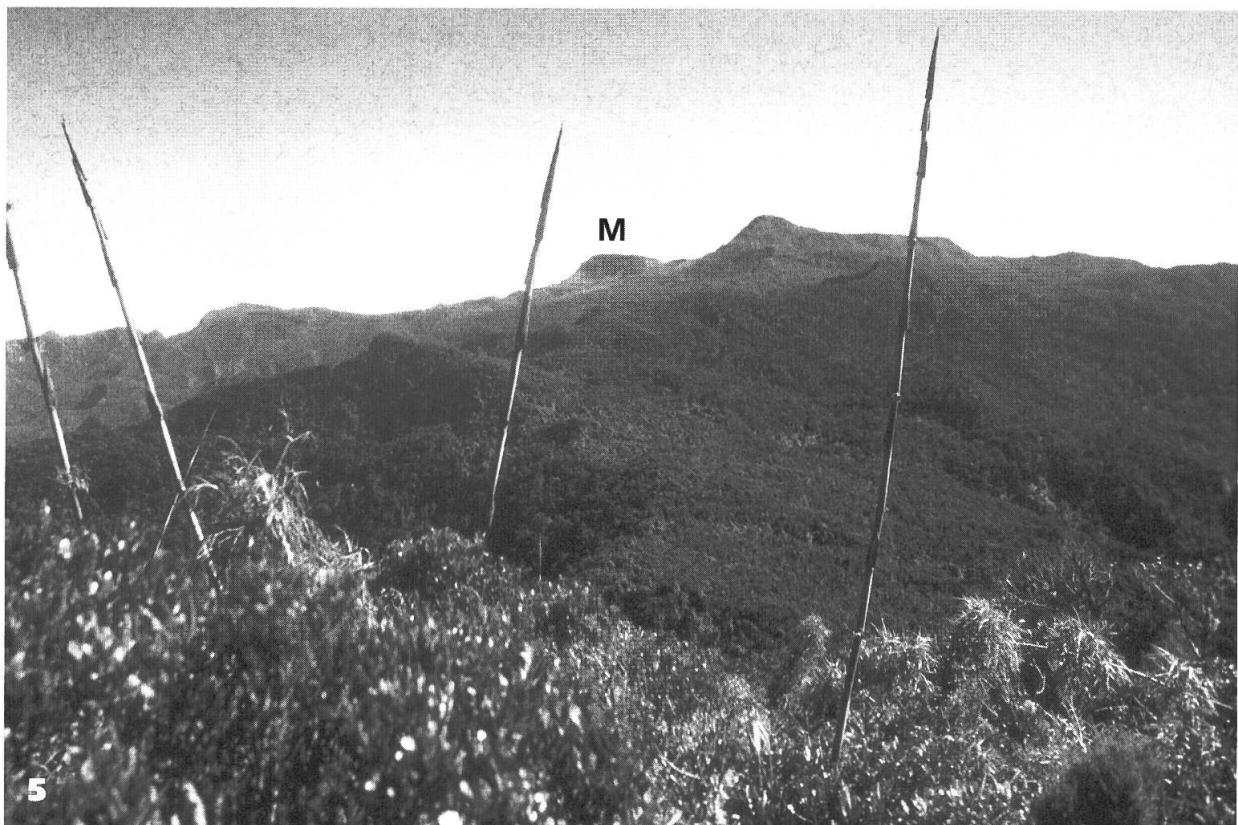
Cette classification biogéographique de HUMBERT (1951, 1955a, 1965), basée sur des données botaniques, a été remise en question par des botanistes (LOWRY & al., 1997) et des zoologistes (RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1996). En dehors des points évoqués ci-dessus, ces travaux remettent en question, entre autres,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

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

- Le **Domaine de l'Est** est caractérisé par une température constante et élevée et des précipitations importantes réparties tout au long de l'année. La végétation climacique y est la *Forêt orientale* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921) aussi appelée *Forêt dense ombrophile* – série à *Myristicaceae* et *Anthostema* (HUMBERT, 1965), *Forêt dense humide sempervirente de*



Figs. 2-5. – Végétation d'altitude. 2: Sylve à lichens sur les crêtes exposées dans le massif de Manongarivo, Haut-Ambahatra, altitude 1700 m. 3: Végétation buissonnante dont la composante principale sont les Ericaceae, massif du Tsaratanana, versant est du Maromokotro, vers 2300 m. 4: *Pandanus pluriaculaetus*, émergent de la végétation sclérophylle du sommet du massif de Manongarivo, Antsatrotro, 1870 m. 5: Vue des crêtes du massif du Tsaratanana; M: Maromokotra (2876 m).



basse altitude à *Myristicaceae* et *Anthostema* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), *Forêt dense humide sempervirente* (FARAMALALA, 1995), ou *Evergreen, humid forest: low altitude* (0-800 m) (DU PUY & MOAT, 1996). Le long des sables de la côte, on trouve les *Bois et bosquets littoraux* (PERRIER DE LA BATHIE, 1921), aussi appelés *Forêt dense humide sempervirente littorale* ou *Fourré littoral* (CORNET & GUILLAUMET, 1976), *Forêt littorale* (FARAMALALA, 1995) ou *Coastal forest (eastern)* (DU PUY & MOAT, 1996).

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

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

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

Les massifs forestiers importants du nord-est représentent le dernier endroit de Madagascar où les zones biogéographique et les types de végétation tels qu'ils ont été décrits par Humbert et Perrier peuvent encore être observés sur le terrain. Le changement de physionomie de la végétation, déterminé par des facteurs climatiques et topographiques, constitue un fait écologique



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

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

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

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

En nous basant sur la répartition connue des espèces complétée par des récoltes récentes, nous discuterons la distribution biogéographie des espèces des genres *Pandanus* et *Martellidendron* selon la systématique actuelle, en fonction des faits biogéographiques ("Domaines

Floristiques”) et bioclimatiques (“ceinture de végétation” *sensu* CORNET & GUILLAUMET, 1976).

### Méthodologie

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

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

### Résultats

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

#### *Distribution des espèces sur l’ensemble de Madagascar*

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

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

La section *Acanthostyla* a fait l’objet d’une publication récente (CALLMANDER & al., 2003). C’est la section la mieux représentée dans le nord de Madagascar avec 9 espèces actuellement connues. A part *Pandanus pluriloculatus* qui est une espèce des forêts côtières dont la distribution s’étend plus au sud, les 8 autres espèces de la section sont endémiques au nord de l’île. *Pandanus alveolatus* et *P. tabellarius* sont des espèces croissant en basse à moyenne altitude. Les autres espèces sont toutes inféodées aux forêts de montagne, et une d’elles, *P. pseudobathiei* se trouve aussi bien au NW de la dition (Manongarivo et Tsaratanana) qu’au SE (Marojejy). Les

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

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

espèces des hautes altitudes sont en général propres à un massif: *P. pluriaculeatus* au Manongarivo (Fig. 4); *P. sparganioides* au Tsaratanana; *P. marojejicus* au Marojejy). Ces trois espèces sont liées à la végétation éricoïde des sommets à des altitudes différentes mais dans des conditions topographiques et climatiques proches. On trouve également au-dessus de 1800 m au Tsaratanana deux espèces présentes au Manongarivo à des altitudes inférieures (*P. alpestris* et *P. pseudobathiei*). Ces deux espèces sont connues des forêts sclérophylles de moyenne altitude (*sensu* CORNET & GUILLAUMET, 1976, = sylvie à lichens de Perrier de la Bâthie et Humbert): *P. pseudobathiei* croît sur les sommets arrondis, alors qu'en contrebas de ces cimes c'est *P. alpestris* qui se développe.

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

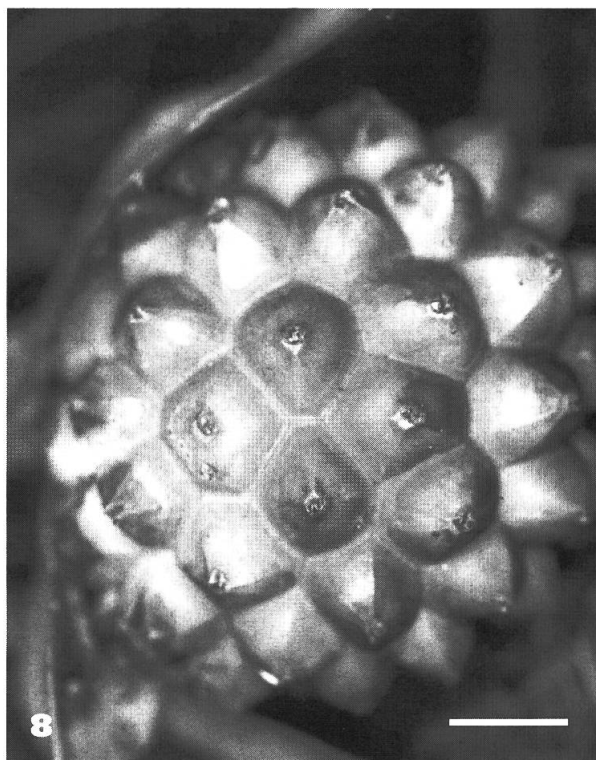
La section *Foullioya* comporte trois espèces de basse altitude dont deux ont une distribution qui s'étend le long des forêts littorales de toute la côte est. On les rencontre également en forêt de versant et le long des cours d'eau au Marojejy. La troisième espèce (encore à décrire) semble endémique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

Au sein de la section *Mammillarisia*, plusieurs espèces sont connues du nord, en basse et moyenne altitude. *Pandanus connatus* est endémique de la montagne d'Ambre (Fig. 8). A moyenne altitude, *P. mammillaris*, *P. saxatilis* et *P. sambiranensis* sont endémiques du complexe





Fig. 6-9. – *Pandanus* des forêts humides au nord de Madagascar. **6:** *Pandanus linguiformis* dans la forêt de Montagne, massif de Manongarivo, bassin supérieur de l'Ambahatra, vers 1700 m. *Callmander & al. M161* (SW 367); échelle = 40 cm. **7:** Détail de l'infrutescence de *Pandanus tsaratananensis*, bord de rivière, versant sud du Maromokotro, vers 700 m, *Callmander & Wohlhauser M147*; échelle = 2 cm. **8:** Détail de l'infrutescence de *Pandanus connatus*, endémique de la montagne d'Ambre, vers 1000 m, *Callmander M046*; échelle = 4 cm. **9:** Détail de l'infrutescence monosyncarpique de *Pandanus longipes*, crête d'Andetryfotsy, bassin supérieur de l'Ambahatra, vers 1000 m, *Callmander & al. M155* (SW361); échelle = 3 cm.





Tsaratanana-Manongarivo, de même que *P. vandamii* à basse altitude. À l'est on ne trouve que des espèces de basse altitude dont une seule (*P. pervilleanus*) a une aire qui s'étend plus au sud, dans la forêt littorale.

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

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

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

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

### Discussion

D'une manière générale, les *Pandanaceae* du nord de Madagascar montrent un taux élevé d'endémisme. Au-dessus de 800 m d'altitude, dans le Domaine du Centre, ce taux est de 95%. Seule une espèce (*P. kimlangii*) possède une distribution de part et d'autre du seuil de l'Androna. Ce chiffre démontre un clivage net entre les régions montagneuses du nord de l'île et le reste du Domaine du Centre. Sur des relevés de végétation effectués au Manongarivo en altitude, on constate que 25% des espèces du Centre sont propres à la partie septentrionale du domaine (MESSMER & al., 2002). Des résultats similaires ont été avancés par les zoologues (CARLETON & GOODMAN, 1998; FISHER & GIRMAN, 2000; GOODMAN & al., 2000). Ces données plaident en faveur de la considération de cette région (le Sous-Domaine du Centre-Nord de HUMBERT 1955a) comme une unité biogéographique à part entière, comme préconisé par CARLETON & GOODMAN (1998). À basse altitude, les espèces des massifs du Marojejy et de Masoala ont principalement une distribution partagée avec le Domaine de l'Est. Ce sont avant tout des espèces des forêts littorales, qu'on trouve plus au sud le long de la côte orientale (p. ex. *P. longecuspatus*), et quelques espèces de la forêt de basse altitude (p. ex. *P. bipyramidatus*). Ce type de distribution est commun à de nombreux groupes d'organismes (voir p. ex. pour les micromammifères GOODMAN & al., 1999, 2000). Les forêts en dessous de 800 m ("evergreen humid forest: low altitude" de DU PUY & MOAT, 1996) représentent un écosystème relativement constant le long des différents massifs de la côte est, entre le Marojejy et le dernier massif au sud, l'Andohahela. Quant aux *Pandanaceae* de basse altitude du nord-ouest (Région du Sambirano: Nosy Be et piedmonts des massifs du Tsaratanana et de Manongarivo), il est remarquable de constater qu'une seule espèce sur quatre (*Martellidendron cruciatum*) est commune avec le Domaine de l'Est.

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

En suivant un axe nord-ouest (complexe des massifs Tsaratanana-Manongarivo) et sud-est massif du Marojejy), plusieurs types de distributions des *Pandanaceae* caractérisent la partie septentrionale de l'île. A haute altitude, la végétation éricoïde des sommets apparaît vers 1800 m au Marojejy et à Manongarivo (sur la pointe exposée de l'Antsatrotro), et en-dessus de 2000 m au Tsaratanana. À propos de ces cimes élevées, HUMBERT (1955b) écrivait: "L'isolement très marqué des sommets du Marojejy, s'élevant comme ceux d'une île rocheuse au-dessus du manteau de la forêt dense, a particulièrement favorisé la ségrégation génératrice d'espèces endémiques strictement localisées." Plus tard, le même auteur a défini un Domaine des Hautes-Montagnes pour caractériser une composition floristique orophile commune aux hauts massifs de Madagascar au-dessus de 2000 m (HUMBERT, 1965).

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

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

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

A moyenne altitude, plusieurs espèces de *Pandanaceae* sont également endémiques d'un seul massif. C'est le cas des *Pandanus* de la section *Tridentistigma* ainsi que de *P. kuepferi* (sect. *Acanthostyla*) au Tsaratanana où les conditions édaphiques et climatiques permettent la formation d'une forêt à sous-bois herbacé. Au Marojejy, dans le même type de forêts, on retrouve d'autres espèces endémiques de la section *Acanthostyla*: *P. alveolatus* et *P. tabellarius*. Trois espèces des sections *Souleyetia* et *Mammillarisia*, absentes dans les altitudes moyennes du massif du Marojejy, sont communes aux massifs du Tsaratanana et de Manongarivo: *P. mammillaris*,

*P. longipes* et *P. saxatilis*. Les récents inventaires dans le massif de Manongarivo (GAUTIER, 2002) ont permis de trouver d'autres espèces des forêts de montagne qu'on pensait endémiques du Tsaratanana (p. ex. *Gravesia* spp., *Impatiens* spp.). Il existe un cortège floristique commun entre ces deux massifs, qui s'explique compte tenu de leur proximité.

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

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

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

## Conclusions

La chorologie des espèces de *Pandanaceae* inféodés aux massifs du nord de Madagascar le long des gradients altitudinaux semble donc être le résultat combiné de son histoire phylogénétique et paléoclimatique; les travaux réalisés sur la famille des *Pandanaceae* montrent clairement que le centre de diversité des sections à Madagascar se trouve le long de la côte est (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI, 1951; STONE, 1970a, 1970b; CALLMANDER & LAIVAO, 2003, sous-*presse*). Dans ce sens, le nombre de sections présentes dans les forêts denses humides de basse altitude dans le massif du Marojejy n'est pas étonnant. Les *Pandanus* communs aux massifs de l'est et de l'ouest dans la ceinture de végétation de moyenne altitude pourraient témoigner des liens paléoclimatiques du Quaternaire. Le réchauffement aurait alors permis à des espèces vicariantes de se développer dans les ceintures de plus haute altitude (> 1800 m). D'autres travaux zoologiques semblent aussi montrer cette vicariance induite par les paléoclimats qu'a subi le nord de Madagascar (RAXWORTHY & NUSSBAUM, 1996; FISHER & GIRMAN, 2000).

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

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

## REMERCIEMENTS

Les auteurs souhaitent remercier les Prof. Philippe Küpfer et Rodolphe Spichiger pour leur avoir permis de réaliser ces missions à Madagascar. Ils souhaitent aussi exprimer leur gratitude au Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza à travers Elysette Rahelivololona et Michel Omer Laivao ainsi que l'Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées (ANGAP) pour les autorisations de recherche et de récolte. Nous remercions aussi le personnel des Herbiers de Paris, Florence, Genève et Antananarivo pour le prêt du matériel et l'accueil qui nous a été réservé lors de nos séjours dans ces herbiers. Nous sommes reconnaissants à Jean-Louis Guillaumet et à Nathalie Messmer d'avoir attentivement relu le manuscrit et d'y avoir suggéré des améliorations substantielles. Ce travail est réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique (subside n° 31-45707.95).

## BIBLIOGRAPHIE

ANGAP (2000). *Plan de gestion du réseau national des aires protégées de Madagascar 2000-2005*. Antananarivo: Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées, Ministère de l'Environnement.



- BATTISTINI, R. (1965). Problèmes géomorphologiques de l'extrême nord de Madagascar. *Rev. Géol. (Madagascar)* 7: 1-60.
- BATTISTINI, R. (1996). Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude de biogéographie de la "région malgache". In: LOURENÇO, W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*: 1-17. ORSTOM, Paris.
- BESAIRIE, E. H. (1965). *La géologie de la province de Diego-Suarez*. Documentation du Bureau Géologique. Service Géologique. Antananarivo: Assistance Technique Française Madagascar.
- BURNEY, D. A. (1997). Theories and facts regarding Holocene environmental change and after human colonization. In: GOODMAN, S. M. & B. D. PATTERSON (eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*: 75-91. Smithsonian Institution Press, Washington.
- CALLMANDER, M. W. (2001). Pandanus subg. Martellidendron (Pandanaceae) part II: revision of sect. Martellidendron Pic. Serm. in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 353-374.
- CALLMANDER, M. W. & M. O. LAIVAO (2002). Le genre Pandanus (Pandanaceae) à Madagascar: révision de la section Dauphinensia St John. *Bot. Helv.* 112: 47-67.
- CALLMANDER, M. W. & M. O. LAIVAO (2003). New findings on Pandanus sect. Imerinenses and sect. Rykiella (Pandanaceae) from Madagascar. *Adansonia* 25: 53-63.
- CALLMANDER, M. W. & M. O. LAIVAO (sous presse). Biogeography and systematics of the Madagascan Pandanus (Pandanaceae). In: GOODMAN, S. M. & J. P. BENSTEAD (eds.), *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CALLMANDER, M. W., M. O. LAIVAO & S. WOHLHAUSER (2003). Les Pandanus sect. Acanthostyla Martelli (Pandanaceae) d'altitude du Nord de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces. *Candollea* 58: 63-74.
- CALLMANDER, M. W., S. WOHLHAUSER & M. O. LAIVAO (2001). Une nouvelle section du genre Pandanus (Pandanaceae) à Madagascar: Pandanus sect. Tridentistigma. *Adansonia* 23: 49-57.
- CALLMANDER, M. W., P. CHASSOT, P. KUEPFER & P. P. LOWRY II (2003, sous presse). Recognition of Martellidendron, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications. *Taxon* 52(4).
- CARLETON, M. D. & S. M. GOODMAN (1998). New taxa of Nesomyinae rodents (Muroidea: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms: 163-200. *Fieldiana: Zoology* ser. 2, 90: 1-246.
- CORNET, A. & J.-L. GUILLAUMET (1976). Divisions floristiques et étages de végétation de Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* 11: 35-40.
- COX, P. A. (1985). Islands and dioecism: Insights from the reproductive ecology of Pandanus tectorius in Polynesia. In: HARPER, J. L. (ed.), *Studies in plant demography*: 359-371.
- DU PUY, D. & J. MOAT (1996). A redefined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. In: LOURENÇO, W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*: 205-218. ORSTOM, Paris.
- EMBERGER, L. (1971). Considérations complémentaires au sujet des recherches bioclimatologiques et phytogéographiques-écologiques. In: EMBERGER, L., *Travaux de Botanique et d'Ecologie*: 291-301. Masson & Cie. Paris.
- FARAMALALA, M. H. (1995). *Formations végétales et Domaine Forestier National de Madagascar*. Antananarivo: CI, DEF, CNRE, FTM.
- FISHER, B. L. & D. J. GIRMAN (2000). Biogeography of ants in eastern Madagascar. In: LOURENÇO, W. R. & S. M. GOODMAN (eds.), *Diversité et endémisme à Madagascar*: 331-344. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- GAUTIER, L. (2002). Liste commentée des phanérogames de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: GAUTIER, L. & S. GOODMAN (eds.), *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar)*. *Boissiera* 59: 105-239.
- GOODMAN, S. M., M. D. CARLETON & M. PIDGEON (1999). Rodents of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: 217-249. In: GOODMAN, S. M. (ed.), *A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela: with reference to elevational variation*. *Fieldiana: Zoology* ser. 2, 94: 1-297.
- GOODMAN, S. M., P. D. JENKINS & D. RAKOTONDRAVONY (2000). The biogeography of rodents (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) and tenrecids (Lipotyphly: Tenrecidae) in the eastern forests of Madagascar: an assessment of altitudinal zonation along a latitudinal gradient. In: LOURENÇO, W. R. & S. M. GOODMAN (eds.), *Diversité et endémisme à Madagascar*: 127-138. Mémoires de la Société de Biogéographie, Paris.
- GOODMAN, S. M. & V. SOARIMALALA (2002). Les petits mammifères de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: GAUTIER, L. & S. GOODMAN (eds.), *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar)*. *Boissiera* 59: 383-401.
- HEDBERG, O. (1951). Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk. Bot. Tidskrift* 45: 140-202.
- HUMBERT, H. (1928). Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.* 2: 195-220.

- HUMBERT, H. (1951). Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar. *C. R. Somm. Séances Soc. Biogéogr.* 246: 176-184.
- HUMBERT, H. (1955a). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *Année Biol.* ser. 3, 31: 195-204 + carte.
- HUMBERT, H. (1955b). Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration botanique des massifs du Marojejy et de ces satellites. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B 6: 1-210.
- HUMBERT, H. (1965). Description des types de végétation. In: HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., Notice de la carte, Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry* 6: 46-78.
- KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT (1974). *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- LOWRY II, P. P., G. E. SCHATZ & P. B. PHILLIPSON (1997). The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. In: GOODMAN, S. M. & B. D. PATTERSON (eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*: 93-123. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MARTELLI, U. & R. PICHI-SERMOLLI (1951). Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, B 3: 1-175.
- MESSMER, N., P. J. RAKOTOMALAZA & L. GAUTIER (2000). Structure and floristic composition of the vegetation in the Parc National de Marojejy, Madagascar. *Fieldiana: Zoology* ser. 2, 97: 41-104.
- MESSMER, N., L. GAUTIER & C. CHATELAIN (2002). Etude de la structure et de la composition floristique de la végétation de la Réserve Spéciale de Manongarivo, Madagascar. In: GAUTIER, L. & S. GOODMAN (eds.), *Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo (NW Madagascar)*. *Boissiera* 59: 241-309.
- OLSON, D. M., E. C. DINERSTEIN, E. D. WIKRAMANAYAKE, N. D. BURGESS, G. V. N. POWELL, E. G. UNDERWOOD, J. A. D'AMICO, H. E. STRAND, J. C. MORRISON, C. J. LOUCKS, T. F. ALLNUTT, J. F. LAMOREUX, T. H. RICKETTS, I. ITOUA, W. W. WETTENGEL, Y. KURA, P. HEDAO & K. KASSEM (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. (1921). La végétation malgache. *Ann. Mus. Col. Marseille*, ser. 3, 9.
- RAXWORTHY, C. J. & R. A. NUSSBAUM (1996). Patterns of endemism of terrestrial vertebrates in eastern Madagascar. In: LOURENÇO, W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*: 369-383. ORSTOM, Paris.
- SCHATZ, G., P. P. LOWRY II & A. RAMISAMIHANTANIRINA (1998). *Takhtajania perrieri* rediscovered. *Nature* 391: 133-134.
- SCHATZ, G. (2000). The rediscovery of the malagasy endemic: *Takhtajania perrieri* (Winteraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 297-302.
- STONE, B. C. (1970a). New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE, B. C. (1970b). Observations on the genus *Pandanus* in Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 97-131.

---

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

SW & LG: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy-GE, e-mail: smartseb@wanadoo.mg; laurent.gautier@cjb.ville-ge.ch

