Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 38 (1983)

Heft: 1

Artikel: Pandanus borbonicus (Pandanaceae) : une espèce nouvelle de l'île de la Réunion

Autor: Huynh, Kim-Lang

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879853

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: 15.07.2025

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

Pandanus borbonicus (Pandanaceae), une espèce nouvelle de l'île de la Réunion

KIM-LANG HUYNH

RÉSUMÉ

HUYNH, K.-L. (1983). Pandanus borbonicus (Pandanaceae), une espèce nouvelle de l'île de la Réunion. *Candollea* 38: 81-103. En français, résumé anglais.

Une espèce de *Pandanus* nouvelle de l'île de la Réunion *(P. borbonicus)* est décrite. Elle appartient à la section *Vinsonia* et a une fleur mâle portant souvent des carpellodes, lesquels peuvent avoir une ou deux loges polliniques à leur partie apicale. Une discussion est faite afin d'établir des caractères distinctifs entre carpellodes et staminodes dans ce genre. Des caractères distinctifs sont établis entre la feuille du *P. montanus* et celle du *P. sylvestris,* deux autres espèces de la Réunion. Chez le *P. montanus,* la spirale foliaire peut être dextrorse ou sinistrorse selon les individus.

ABSTRACT

HUYNH, K.-L. (1983). Pandanus borbonicus (Pandanaceae), a new species from the Réunion Island. *Candollea* 38: 81-103. In French, English abstract.

A new *Pandanus*-species from the Réunion Island *(P. borbonicus)* is described. It belongs to Section *Vinsonia* and has a male flower often with carpellodes, which may bear one or two anther loculi on their apical part. A discussion is done to deduce distinctive characters between carpellodes and staminodes in this genus. Some distinctive characters are established between the leaves of *P. montanus* and those of *P. sylvestris,* two other species from the Réunion Island. In *P. montanus* the leaf genetic spiral may be dextrorse or sinistrorse depending on individuals.

Introduction

On ne connaît jusqu'à présent que quatre espèces de *Pandanus* à l'île de la Réunion: *P. utilis* Bory, *P. montanus* Bory, *P. sylvestris* Bory et *P. purpuras-*

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
38(1) 81 (1983)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1983

cens Thouars (VAUGHAN & WIEHE, 1953). Toutes ont une feuille à épines rouges (CORDEMOY, 1895) et appartiennent à la section *Vinsonia* (subg. *Vinsonia*) au sens de STONE (1974) emend. HUYNH & STONE (*in* HUYNH, 1979a), qui rassemble la plupart des espèces différenciées dans les Mascareignes. La première est largement cultivée dans ces îles mais semble n'avoir pas encore été observée à l'état spontané. "On dit cette espèce importée de Madagascar; elle possède cependant toutes les allures d'une plante indigène..." (CORDEMOY, 1895: 140). L'anatomie indique qu'elle est d'origine mascarénienne, et non malgache (HUYNH, 1979b: 498). Les trois autres sont endémiques de la Réunion. Une cinquième, le *P. spathulatus* Martelli, connu seulement par des drupes, est supposée présente aussi à la Réunion par MARTELLI (1905); cependant, d'après VAUGHAN & WIEHE (1953), sa répartition se limite à Maurice. Les espèces de la Réunion peuvent être séparées en deux groupes suivant que leur feuille a une largeur de 1.5-3 cm *(P. montanus* et *P. sylvestris)* ou beaucoup plus grande (6-10 cm pour le *P. utilis;* 7-8 cm pour le *P. purpurascens*).

De ses deux voyages d'étude en Océan Indien, en 1973 et en 1975, le Dr Luciano Bernardi, des Conservatoire & Jardin botaniques de Genève, a rapporté de la Réunion quatre échantillons de *Pandanus (Bernardi 14 555, 14 582, 15 000* et *15 096)* qui ont des feuilles larges de 1.5-3 cm. Le premier se rapporte au *P. montanus,* le deuxième et le troisième au *P. sylvestris.* Ces deux espèces ayant chacune une drupe caractéristique, l'identification de ces trois échantillons n'a posé aucun problème. Le quatrième représente une espèce encore inconnue de la Réunion et de ce genre.

Matériel et méthodes

1. Voici quelques détails importants de ces échantillons, lesquels sont montés chacun sur une ou plusieurs planches, chacune d'elles étant pourvue, outre les feuilles, d'une infrutescence monosyncarpique ou de plusieurs drupes séparées, ou d'une inflorescence mâle, suivant le sexe de l'individu qu'elle porte:

- *P. borbonicus:* région de St Philippe, Mare Longue, 14-15 Jan. 1975, *Bernardi 15 096* (G! holotype) (une planche d'individu mâle).
- *P. montanus:* plaine des Palmistes, versus St. Benoît, 21 Oct. 1973, *Bernardi 14 555* (G! Z!) (deux planches d'individus femelles).
- *P. sylvestris:* montagne de St. Denis, La Grande Chaloupe, 23 Oct. 1973, *Bernardi 14 582* (Z!) (une planche d'individu femelle); 11 Jan. 1975, *Bernardi 15 000* (G!) (deux planches d'individus femelles et une planche d'individu mâle).

2. Pour l'étude en MP (= microscopie photonique) de l'anatomie de l'étamine et des carpellodes, le matériel a été ramolli dans l'eau bouillante pendant

5 minutes, ensuite placé dans l'eau à 60°C pendant une nuit pour parfaire sa réhydratation, puis déshydraté dans l'éthanol, etc., inclus dans la paraffine, coupé au microtome, etc. Après déparaffinage, les préparations obtenues ont été immergées dans une solution aqueuse d'acide acétique à 45% pendant env. 5 minutes, puis éclaircies dans l'eau de Javel à 12% de chlore actif pendant 15-90 secondes (suivant qu'elle est utilisée pour la première fois, ou déjà un certain nombre de fois), lavées dans l'eau, repassées dans la solution d'acide acétique, de nouveau lavées dans l'eau, déshydratées, colorées rapidement dans une solution éthylique de violet cristal à 1%, repassées rapidement dans l'éthanol absolu pour enlever l'excès de colorant, puis passées dans le toluol et montées dans du Permount.

Des coupes faites à la main après un traitement du matériel par l'eau bouillante ont été colorées dans la phloroglucine-chlorhydrique pour la mise en évidence des éléments lignifiés (fibres; éléments vasculaires).

Pour l'observation en particulier des faisceaux conducteurs et des cristaux d'oxalate de Ca sur des organes entiers (étamines; carpellodes), le matériel a été éclairci dans l'eau de Javel après un traitement par l'eau bouillante suivi d'une immersion dans la solution d'acide acétique, ensuite lavé dans l'eau, repassé dans la solution d'acide acétique, de nouveau lavé dans l'eau, déshydraté, coloré rapidement dans la solution de violet cristal, etc., puis monté dans du Permount. Pour la mise en évidence des éléments lignifiés, le matériel a été écrasé dans la phloroglucine-chlorhydrique entre porte-objet et couvre-objet, après le traitement par l'eau bouillante.

Pour l'étude en MEB (= microscopie électronique à balayage), le pollen (préalablement acétolysé et soumis à un traitement au point critique du dioxyde de carbone) et le matériel foliaire (des feuilles d'inflorescence mâle ou/et d'infrutescence ont été seules utilisées, aussi pour observation macroscopique et en MP) ou carpellodial ont été recouverts d'une couche d'or d'environ 350 Å par la méthode de la pulvérisation cathodique, puis observés dans un Philips PSEM 500.

Observation et discussion

1. Description de la nouvelle espèce

Pandanus borbonicus K.-L. Huynh, **spec. nova** (sect. **Vinsonia**)

"Arbuscula gracilis". Folia (inflorescentiae masculae) flexibilia, dentibus rubris armata, 35 cm (probabiliter ad 50 cm) longa, in medio 1.6 cm (probabiliter ad 3 cm) lata, basi 3 cm (probabiliter ad 5 cm) lata, prope costam mediam proxime super vaginam 0.64 mm crassa, in parte apicali leviter biplicata (plicis inermibus), a basi usque ad apicem sensim attenuata; marginibus sub angulo 8° (si lamina applanata) infra caudam 12 mm longam convergentibus; basi

foveolis stomatiferis ellipticis vix perceptibilibus (ut maximum 0.12 mm longis, 0.08 mm latis, 9 µm profundis) in ambabus paginis praedita; venis longitudinalibus 45-47 in parte basali, a basi usque ad apicem in ambabus paginis visibilibus; venis transversalibus invisibilibus, sed in vagina vix perceptibilibus in ambabus paginis. Margines dentibus antrorsis armati; in parte basali dentibus ad 0.72 mm longis, 1.7-8 mm (saepe ad 42 mm) inter se separatis; in parte media dentibus ad 0.64 mm longis, 1.7-4.2 mm inter se separatis; in parte apicali dentibus ad 0.54 mm longis, 1.3-3.2 mm inter se separatis; in dimidio infero caudae dentibus ad 0.38 mm longis, 0.6-1.3 mm inter se separatis, in supero dentibus minutis densisque. Costa media in parte basali inermis, in superis armata, dentibus antrorsis illis marginum generaliter sparsioribus brevioribusque. In microscopio: superficies abaxialis (= dorsalis) zonis stomatiferis et zonis non-stomatiferis formata, cellulis polaribus stomatum ramosis papillis (ramis simplicibus) praeditis, cellulis non-stomaticis omnibus papilliferis; chlorenchymata in venis longitudinalibus interrupta; fibrae texturarum spongiosarum in venis longitudinalibus aggregatae.

Inflorescentia mascula terminalis, cernua, 19 cm longa (pedunculo includenti, 4.5 cm longo, basi 7 mm crasso), in vivo 4-5 cm crassa, circiter 15 spicis a medio usque ad apicem sensim attenuatis 7-9 cm longis (in medio inflorescentiae) 2-2.3 cm latis praedita; columnis staminiferis in rhachidi spicae dense dispositis, in parte apicali (1-3-)4-6(-10) stamina et saepe 1-3 carpellodia vel "pollinifera carpellodia" (= carpellodia apice dimidio antherae praedita) ferentibus; antheris oblongis, 3.2(-3.8) mm longis, 0.7-0.8 mm latis, mucronatis, mucrone conico, 0.26 mm longo; filamentis in sicco a basi usque ad basim connectivi atrobrunneis, ad 4 mm longis, 0.5 mm latis, in dimidio supero infra superficies dorsalem ventralemque connectivi persaepe profunde canaliculatis. In microscopio: in staminibus fasciculus vasorum basi filamenti unicus, deinde persaepe ramificans, ramis 2-3, in connectivo connatis; connectivum in superficiebus dorsali ventralique endothecialiter sclerifactum; mucro a basi usque ad apicem endothecialiter sclerifactus; pollen spinulosum, plus minusve sphaericum, tecto completo (= non perforato). Bracteae virides, obtusae cum acumine-cauda, marginibus fere usque ad basim armatis. A basi ad apicem 14 bracteae praesentes: primum bractea 28 cm longa, latitudine non mensa, cauda 21 cm longa; deinde bractea incompleta; deinde bractea 23 cm longa, cauda 16 cm longa; deinde bractea 18 cm longa, cauda 12 cm longa; deinde bractea 17 cm longa, 2 × 2.25 cm lata (2.25 cm = latitudo dimidii), cauda 10.5 cm longa; deinde bractea 16 cm longa, 2 × 2.2 cm lata, cauda 8 cm longa; deinde bractea 11.5 cm longa, 2 × 1.8 cm lata, cauda 5 cm longa; deinde bractea 7.5 cm longa, cauda 2 cm longa; deinde bractea 6 cm longa, cauda 0.5 cm longa; deinde bractea 5 cm longa, 2 × 1.5 cm lata, sine cauda; deinde bractea 4 cm longa, 2 × 1 cm lata; deinde bractea 3 cm longa; deinde bractea 2.25 cm longa, 2 × 0.9 cm lata; postremo bractea 1.5 cm longa, 2 × 0.6 cm lata. Caetera ignota.

Type: *Bernardi 15 096* (inflorescence mâle; feuilles), île de la Réunion, région de St Philippe, Mare Longue, 400-780 m d'alt., 14-15 Jan. 1975 (G! holotype).

Note de Bernardi: "Arbuscula gracilis; folia 2-2.5 cm ut summum lata. Inflorescentiae masculae bracteatae, bracteis longe-viride-acuminatis. Frequens."

L'épithète de la nouvelle espèce fait allusion à sa répartition, qui se limite à la Réunion.

Arbuste gracile. Feuilles (de l'inflorescence mâle) souples, armées d'épines rouges, longues de 35 cm (probablement jusqu'à 50 cm), larges de 1.6 cm au milieu (probablement jusqu'à 3 cm), 3 cm à la base (probablement jusqu'à 5 cm), épaisse de 0.64 mm au voisinage de la nervure médiane juste au-dessus de la gaine, pourvues à la partie apicale de deux plis inermes peu prononcés, insensiblement rétrécies de la base au sommet; bords formant un angle de 8° (limbe supposé aplati) sous la queue longue de 12 mm; base pourvue aux deux faces de fossettes stomatifères elliptiques, à peine perceptibles (tout au plus longues de 0.12 mm, larges de 0.08 mm, profondes de 9 μm); 45-47 nervures longitudinales à la partie basale, visibles aux deux faces de la base à l'apex; nervures transversales invisibles, cependant sur la gaine perceptibles à peine aux deux faces. Bords armés d'épines antrorses; dans la partie basale épines jusqu'à 0.72 mm de longueur, 1.7-8 mm (souvent jusqu'à 42 mm) d'espacement; dans la partie moyenne épines jusqu'à 0.64 mm de longueur, 1.7-4.2 mm d'espacement; dans la partie apicale épines jusqu'à 0.54 mm de longueur, 1.3-3.2 mm d'espacement; dans la moitié inférieure de la queue épines jusqu'à 0.38 mm de longueur, 0.6-1.3 mm d'espacement, dans la moitié supérieure épines minuscules et denses. Nervure médiane inerme dans la partie basale, dans les parties supérieures armée d'épines antrorses, généralement plus espacées et plus courtes que celles aux bords. Au microscope: face abaxiale (= dorsale) divisée en zones stomatifères et en zones non-stomatifères, cellules polaires des stomates pourvues de papilles ramifiées à branches simples, cellules non-stomatiques toutes papillifères; chlorenchymes discontinus aux veines longitudinales; fibres des tissus spongieux rassemblées aux veines longitudinales.

Inflorescence mâle terminale, penchée, longue de 19 cm (y compris le pédoncule long de 4.5 cm, épais de 7 mm à la base), épaisse de 4-5 cm à l'état vivant, pourvue de quelque 15 épis insensiblement rétrécis du milieu à l'apex, longs de 7-9 cm (ceux du milieu), larges de 2-2.3 cm; colonnes staminifères insérées de façon dense sur l'axe de l'épi, portant à la partie apicale (1-3-)4-6(-10) étamines et souvent 1-3 carpellodes ou "carpellodes pollinifères" (= carpellodes pourvus d'une moitié d'anthère à l'apex); anthères oblongues, longues de 3.2(-3.8) mm, larges de 0.7-0.8 mm, à mucron conique, long de 0.26 mm; filets à l'état sec brun foncé de la base à la base du connectif, jusqu'à 4 mm de longueur, 0.5 mm de largeur, très souvent profondément canaliculés dans la moitié supérieure sous les faces dorsale et ventrale du connectif. Au microscope: dans l'étamine, faisceau conducteur unique à la base, plus haut très souvent divisé en 2-3 branches, fusionnées dans le connectif; connectif sclérifié endothécialement aux faces dorsale et ventrale; mucron sclérifié endothécialement de la base à l'apex; pollen échinulé, plus ou moins sphérique, à tectum complet (= non

perforé). Bractées vertes, obtuses avec une queue courte ou longue, à bords armés jusque presque à la base. De la base au sommet 14 bractées observées: d'abord une bractée longue de 28 cm, à largeur non mesurée, à queue longue de 21 cm; puis une bractée incomplète; puis une bractée longue de 23 cm, à queue longue de 16 cm; puis une bractée longue de 18 cm, à queue longue de 12 cm; puis une bractée longue de 17 cm, large de 2 × 2.25 cm (2.25 cm = largeur d'une moitié), à queue longue de 10.5 cm; puis une bractée longue de 16 cm, large de 2 × 2.2 cm, à queue longue de 8 cm; puis une bractée longue de 11.5 cm, large de 2 × 1.8 cm, à queue longue de 5 cm; puis une bractée longue de 7.5 cm, à queue longue de 2 cm; puis une bractée longue de 6 cm, à queue longue de 0.5 cm; puis une bractée longue de 5 cm, large de 2 × 1.5 cm, sans queue; puis une bractée longue de 4 cm, large de 2 × 1 cm; puis une bractée longue de 3 cm; puis une bractée longue de 2.25 cm, large de 2 × 0.9 cm; enfin une bractée longue de 1.5 cm, large de 2 × 0.6 cm. Le reste est inconnu.

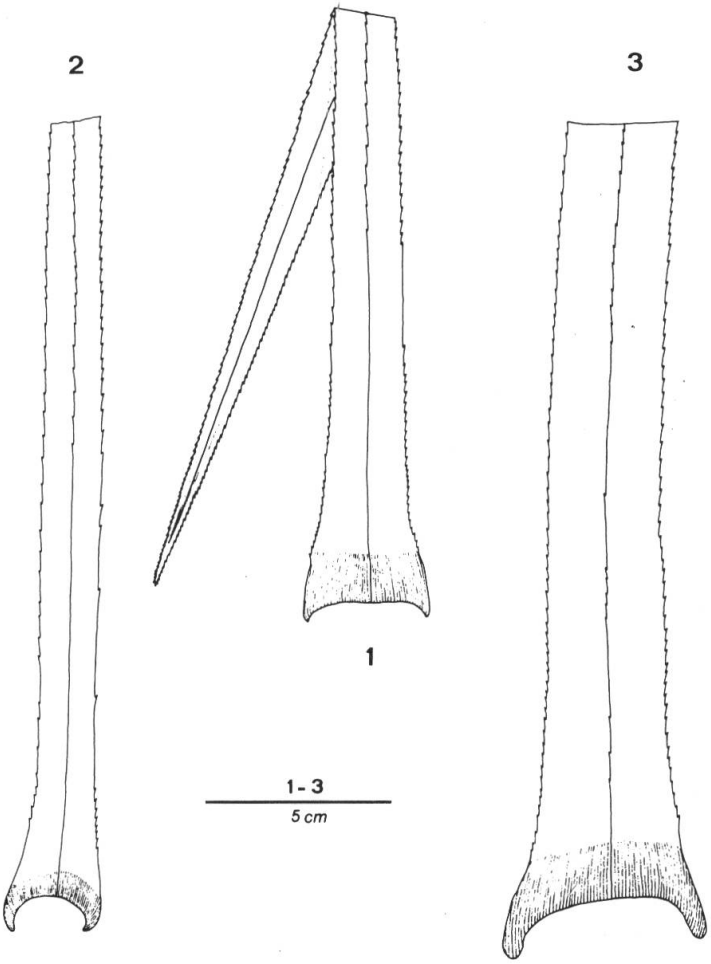
Remarque. – *a)* Certaines bractées n'ont pas la mesure de leur largeur parce que, à cause de leur position sur l'inflorescence, leur partie inférieure où doit être mesurée cette largeur n'est pas accessible à la mensuration. *b)* Dans l'anthère, les cellules raphidophores sont réparties, de façon excentrique, à une face du connectif, identifiée comme étant sa face dorsale dans ce travail – sa face ventrale est donc dépourvue de telles cellules – par analogie avec certaines espèces telles que le *P. hystrix* Martelli (subg. *Lophostigma* sect. *Liniobtutus*) et le *P. furcatus* Roxb. (subg. *Rykia* sect. *Rykia*), où la fleur mâle est une colonne pourvue à son apex d'une dépression sur le bord circulaire de laquelle sont insérées les étamines. Chez de telles espèces, en effet, les cellules raphidophores de l'anthère sont réparties en totalité à la face du connectif qui est orientée vers l'extérieur de cette dépression, et qui est sa face dorsale en raison de cette orientation (HUYNH, 1982).

2. Identité de la nouvelle espèce

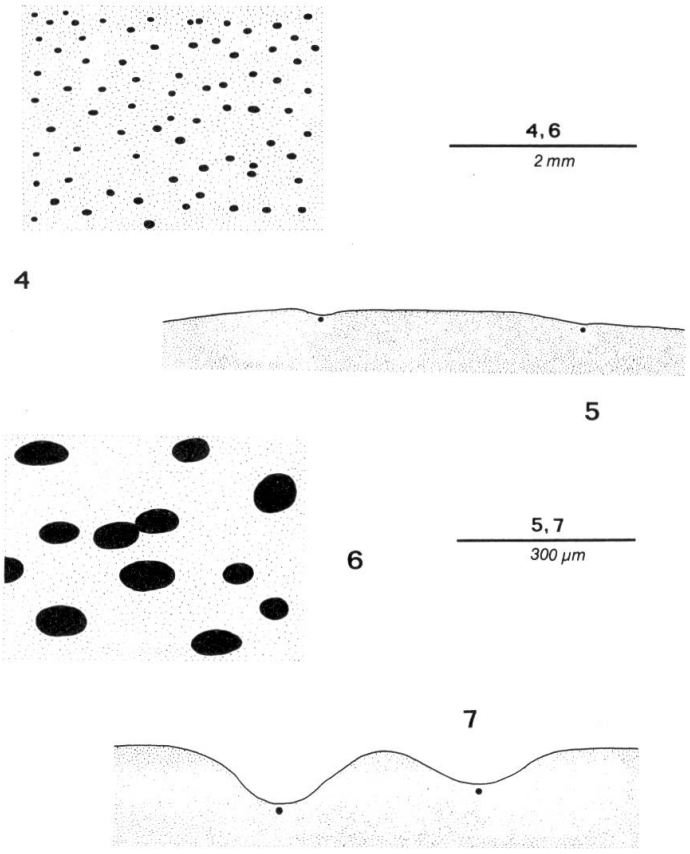
Etant donné l'endémisme des *Pandanus* des Mascareignes en général et de la Réunion en particulier, *Bernardi 15 096* représente sans doute une espèce endémique de cette île. La feuille large de 1.5-2.5 cm de cet échantillon indique que son identité doit être déduite d'une comparaison avec le *P. montanus* et le *P. sylvestris*. Cette comparaison permet aussi de mieux connaître ces deux espèces en établissant, de façon indirecte, des caractères foliaires distinctifs entre elles afin de pouvoir les distinguer l'une de l'autre sur les échantillons sans drupes provenant de la Réunion et identifier la plante mâle du *P. montanus,* qui demeure inconnue et qu'il est important de connaître. Cette espèce, en effet, a une position isolée dans la section *Vinsonia* (subsect. *Montani:* HUYNH, 1979a); et il est possible qu'elle ait une fleur mâle propre à elle.

a) *Différence avec le Pandanus montanus.* – Du *P. montanus* le *P. borbonicus* se distingue clairement par sa feuille. D'abord, ses épines à l'état sec sont d'un brun foncé (et non: presque noires). Ensuite, sur la fraction foliaire juste au-

dessus de la gaine, toutes ses fossettes stomatifères sont minuscules, et à la face dorsale et à la face ventrale (figs. 4, 5 et 28), ne dépassant pas 0.12 mm de diamètre et 9 µm de profondeur (et non: minuscules à la face dorsale mais énormes à la face ventrale, atteignant même 1.5 mm de diamètre et 80 µm de profondeur, à peu près comme sur les figs. 6, 7 et 33). (Malgré cette différence de mesure, ces fossettes stomatifères ne portent chacune qu'un stomate, dont les dimensions varient peu de l'une à l'autre de ces trois espèces: figs. 29 et 34.) Sur cette fraction foliaire également, ses nervures longitudinales sont visibles (et non: invisibles) dans la zone médiane de la face dorsale. Il en résulte que cette zone y est rugueuse et mate (et non: lisse et plus ou moins brillante). En quatrième lieu, dans la partie inférieure de la feuille, ses épines marginales ont à certains niveaux un espacement beaucoup plus grand qu'aux autres niveaux (fig. 1) (et non: à tous les niveaux plus ou moins régulièrement espacées: fig. 3). Enfin, sa feuille à l'état sec est souple (et non: plus ou moins coriace), et plus mince



Figs. 1-3. – Feuilles respectives du *Pandanus borbonicus,* du *P. sylvestris* (*Bernardi 15 000:* individu femelle à infrutescence mûre) et du *P. montanus* (G!).



Figs. 4-7. – Partie juste au-dessus de la gaine de la feuille du *Pandanus borbonicus* (4, 5) et du *P. sylvestris* (*Bernardi 15 000:* individu mâle) (6, 7). – 4, 6: faces adaxiales (chaque ellipse noire représente une fossette stomatifère; l'axe de la feuille orienté verticalement) (cf. figs. 28 et 33). – 5, 7: représentation schématique de coupes transversales, chacune passant par deux fossettes stomatifères de la face adaxiale (chaque gros point noir marque l'emplacement d'une chambre sous-stomatique).

(elle ne mesure qu'environ 0.64 mm – et non: jusqu'à 1.49 mm – au voisinage de la nervure médiane juste au-dessus de la gaine, cette zone étant prise pour comparaison parce que, à part cette nervure, la feuille y a l'épaisseur la plus grande).

La micromorphologie foliaire ne permet pas une distinction sûre entre le *P. borbonicus,* le *P. montanus* et le *P. sylvestris.* Les deux dernières espèces ont été étudiées à ce point de vue dans un travail précédent (HUYNH, 1979a).

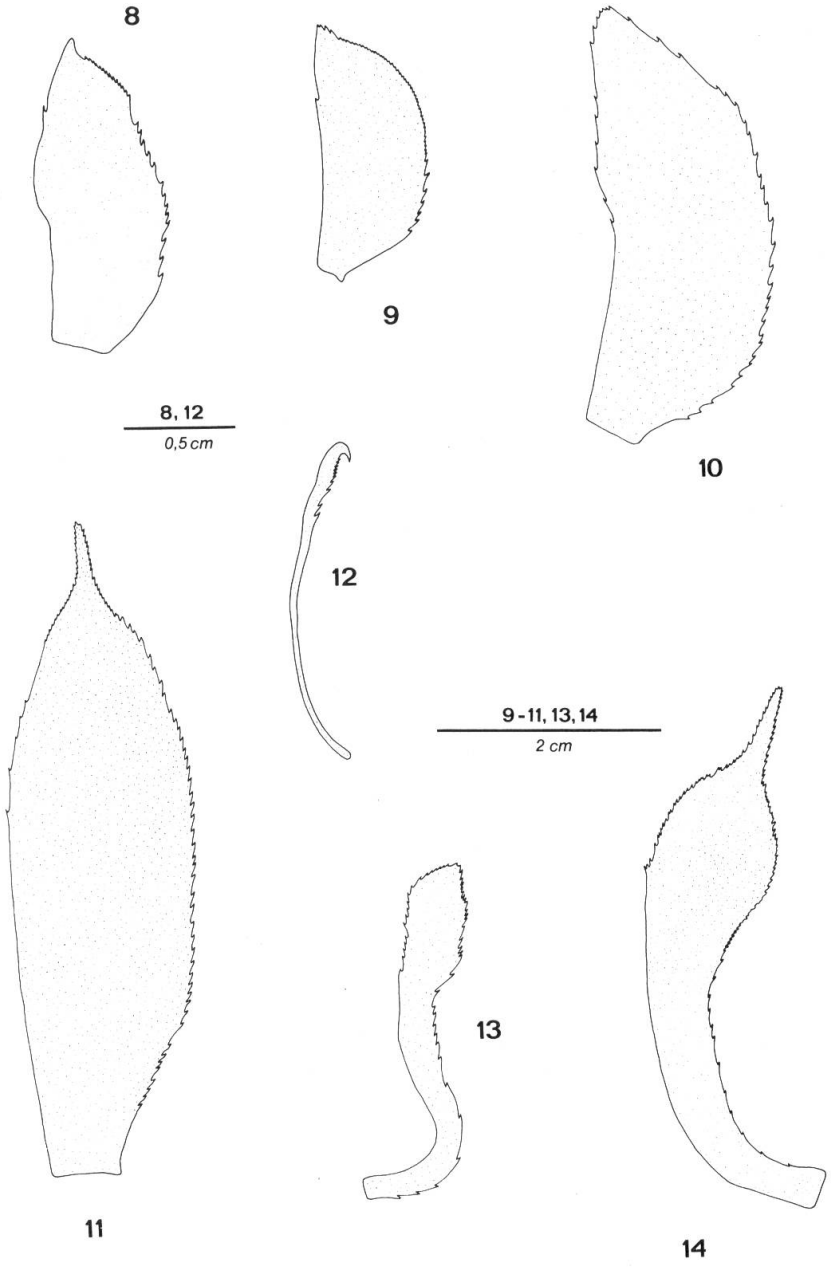
Sur un autre plan, l'observation de CORDEMOY (1895: 138) selon laquelle, la nervure médiane de la feuille du *P. montanus* "n'est épineuse que dans son tiers supérieur", est à revoir. Il en est de même pour celle de VAUGHAN & WIEHE (1953: 17), qui notent que le pédoncule de son infrutescence ne mesure que 8-10 cm. En effet, sur *Bernardi 14 555,* la denticulation de cette nervure s'étend bien au-dessous de la partie moyenne de la feuille (fig. 3), et la longueur de ce pédoncule atteint 21 cm.

Remarque. – La comparaison foliaire entre les trois espèces est basée sur les feuilles soutenant le pédoncule de l'infrutescence ou/et de l'inflorescence mâle.

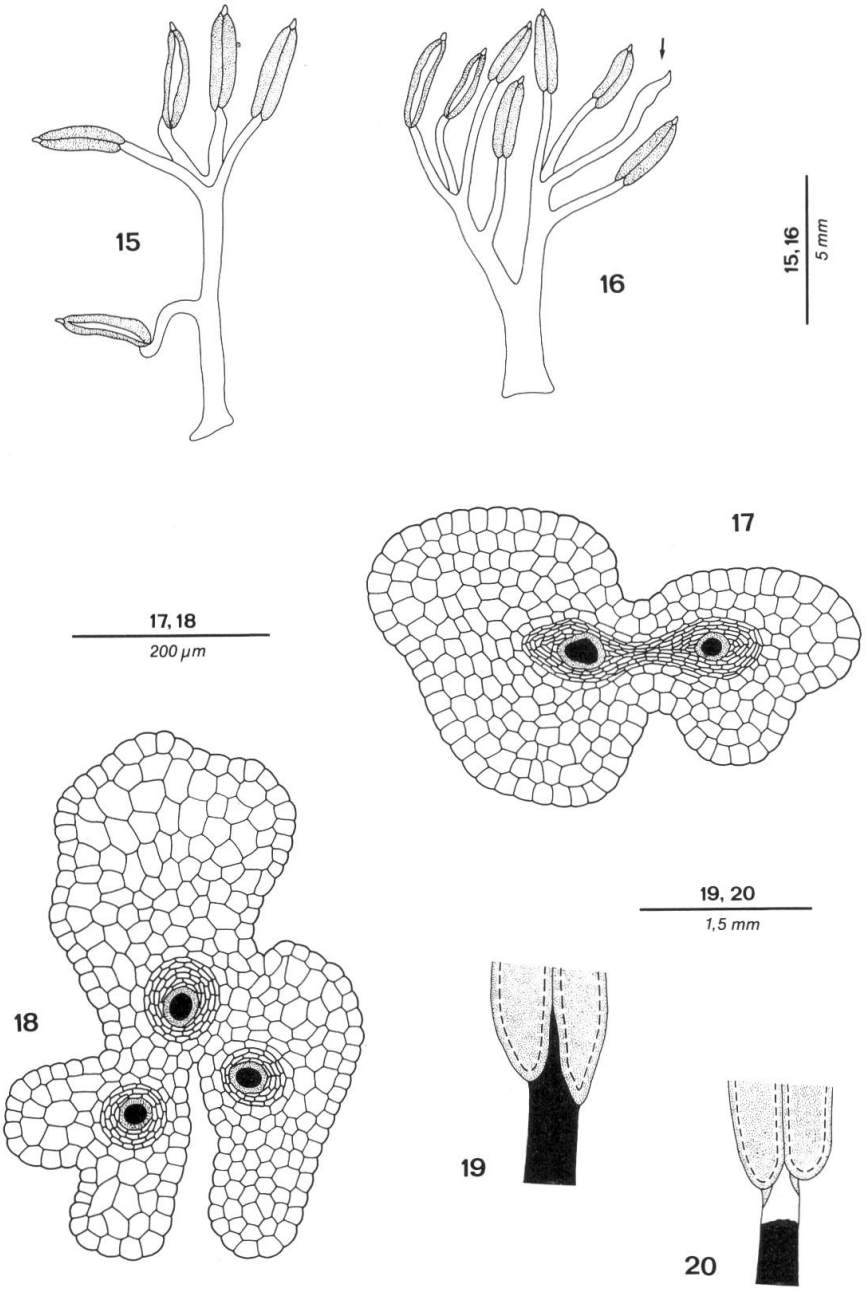
b) *Différence avec le Pandanus sylvestris.* – La feuille du *P. borbonicus,* par contre, ressemble à celle du *P. sylvestris.* En effet, tous les caractères distinctifs du *P. borbonicus* à l'égard du *P. montanus* indiqués ci-dessus sont aussi des caractères distinctifs du *P. sylvestris* vis-à-vis du *P. montanus,* à l'exception du deuxième caractère (fossettes stomatifères), qui permet de distinguer le *P. borbonicus* du *P. sylvestris* (comparer figs. 4, 5 et 28 avec figs. 6, 7 et 33).

Les bractées de l'inflorescence mâle permettent de distinguer encore plus facilement le *P. borbonicus* du *P. sylvestris.* Elles sont vertes et de consistance solide chez lui (presque toutes les bractées sont encore en place sur l'inflorescence mâle de *Bernardi 15 096*), mais blanches et de consistance fragile dans leur partie basale chez le *P. sylvestris* (''Materia valde fragilis... Flores mares et feminei bracteis candidis suffulti'': note de Bernardi sur *Bernardi 15 000;* sur l'inflorescence mâle de cet échantillon, il n'est resté des bractées que la terminale et la basale, la première parce qu'étant très courte, elle était coincée sur toute sa longueur entre les épis apicaux, la seconde parce qu'elle était appliquée fortement contre l'inflorescence par les feuilles, très serrées, de celle-ci qui, ainsi, la retenaient). De plus, la forme des bractées supérieures semble très différente (les bractées inférieures sont à exclure de cette comparaison, étant donné qu'elles ont tendance à ressembler aux feuilles de l'inflorescence chez le genre *Pandanus* et, par conséquent, à se ressembler entre les deux espèces). Sur ces bractées, en effet, le ''manche'' est visiblement plus long que la partie élargie au-dessus de lui chez le *P. sylvestris* (figs. 12-14: à supposer que les bractées mâles ont plus ou moins la même forme que les femelles chez cette espèce), mais nul ou beaucoup plus court qu'elle chez lui (figs. 8-11). De plus, elles semblent beaucoup plus larges chez lui, à en juger par la bractée terminale (comparer fig. 8 avec fig. 12), qui était la seule bractée mâle supérieure disponible pour cette comparaison.

Le filet permet aussi de distinguer sans problème le *P. borbonicus* du *P. sylvestris* sur le matériel sec. Chez le premier (figs. 19 et 30), il est d'un brun foncé de la base à l'apex, et aussi sur son prolongement entre les loges polliniques sous le connectif; de plus, il est dépourvu de sclérification endothéciale (= formation de bandes de lignine en U: caractéristique de l'endothécium). Chez le second (figs. 20 et 32), sa partie apicale et ce prolongement sont d'un brun clair, contrastant visiblement avec sa partie inférieure, d'un brun foncé; ce contraste augmente sur le matériel ramolli au préalable et observé dans l'eau; en outre, la partie apicale dont il est question est pourvue d'une courte, mais visible, sclérification endothéciale, qui prolonge ainsi en quelque sorte l'endothécium. Cette différence de couleur sur le filet du *P. sylvestris* est due au fait qu'un faible pourcentage seulement de cellules de sa partie apicale et de son prolongement entre les loges polliniques contiennent des grains d'amidon, alors que toutes (ou presque) les cellules de sa partie inférieure en sont abondamment



Figs. 8-14. – Bractées du *Pandanus borbonicus* (8-11) et du *P. sylvestris (Bernardi 15 000)* (12-14), chacune ayant seulement la face abaxiale de sa moitié droite représentée, la nervure médiane étant à gauche. – 8-11: respectivement, la 14e (terminale), la 13e, la 11e et la 9e bractée, décrites dans la diagnose. – 12: bractée terminale de l'inflorescence mâle. – 13, 14: deux bractées de la partie moyenne du pédoncule de l'infrutescence jeune.



Figs. 15-20. – *Pandanus borbonicus* (15-19) et *P. sylvestris* (20). – 15, 16: fleurs mâles (la flèche indique un carpellode). – 17, 18: coupes transversales, de bas en haut, d'un filet staminal (sur chaque coupe, les deux faces dans le prolongement des faces dorsale et ventrale du connectif sont respectivement en haut et en bas; en noir, faisceaux conducteurs; en pointillé, emplacement des couches de cellules très petites, à peine perceptibles en MP, autour des faisceaux conducteurs). – 19, 20: parties moyennes d'étamine (en noir, filet ou partie du filet de couleur brun foncé; en clair, partie du filet de couleur brun clair; en pointillé, étendue de la sclérification endothéciale; en lignes discontinues, faces internes des loges polliniques) (cf. figs. 30 et 32).

pourvues, ces grains prenant avec le temps une couleur brun foncé sur le matériel sec. Par ailleurs, le prolongement du filet entre les loges polliniques mesure presque deux fois plus chez le *P. borbonicus* (comparer fig. 19 avec fig. 20).

La vascularisation du filet permet aussi de distinguer rapidement ces deux espèces l'une de l'autre. Chez le *P. sylvestris,* il n'a toujours qu'un faisceau conducteur: c'est d'ailleurs un caractère général de ce genre. Chez le *P. borbonicus,* par contre, ce faisceau conducteur se divise très souvent en 2-3 petits faisceaux (figs. 17 et 18), lesquels toutefois se réunissent à leur entrée dans le connectif. Cette étonnante ramification du faisceau conducteur s'observe sur la plupart des filets épais. Elle semble faire défaut sur les filets minces.

En outre, bien que des pièces florales stériles s'observent souvent sur la fleur mâle du *P. sylvestris* comme sur celle du *P. borbonicus* (fig. 16), une différence fondamentale les sépare l'un de l'autre. Chez le premier, elles sont des staminodes, étant toujours entièrement dépourvues de fibres. (Notons, à titre d'information, que ces staminodes ont un seul faisceau conducteur comme les étamines de cette espèce, parfois observé seulement à la base, et prennent généralement une forme de longs filaments à trois parties distinctes: une partie basale, pauvre en cellules raphidophores comme le filet staminal; une partie moyenne, sans pollen, mais riche en cellules raphidophores comme le connectif, et présentant souvent un endothécium; et une partie apicale, terminée en pointe et pourvue de quelques cellules raphidophores comme le mucron de l'anthère, mais dépourvue de sclérification endothéciale, à la différence de ce dernier, qui est sclérifié endothécialement jusqu'à son apex.) Chez le second, elles sont des carpellodes par le fait d'une présence constante de faisceaux de fibres (*vide infra:* sous 3, b). A part ce caractère distinctif et ceux établis dans les deux alinéas précédents, il ne semble y avoir aucun autre caractère – y compris le pollen en MP et en MEB, la structure de l'endothécium, la forme des cellules épidermiques des loges polliniques, l'étendue de la sclérification endothéciale du mucron de l'anthère, etc., qui ont été étudiés dans le présent travail et qui sont autant de caractères distinctifs de fleur mâle entre espèces dans ce genre (HUYNH, 1982) – qui permette de distinguer avec certitude entre la fleur mâle du *P. borbonicus* et celle du *P. sylvestris.*

Encore une différence: l'inflorescence mâle a une longueur d'environ 19 cm chez le *P. borbonicus,* mais d'environ 32 cm chez le *P. sylvestris.*

c) *Reconnaissance de la plante femelle du Pandanus borbonicus.* – Il ressort de certaines différences du *P. borbonicus* vis-à-vis du *P. montanus* et du *P. sylvestris* dégagées ci-dessus que les caractères suivants paraissent essentiels pour reconnaître sa plante femelle. Elle doit avoir une feuille mince, souple à l'état sec, et qui a une longueur de l'ordre de 50 cm, une largeur de 1.5-3 cm dans la partie moyenne, des épines rouges qui prennent une couleur brun foncé à l'état sec, des nervures longitudinales visibles de la base à l'apex aux deux faces, et des fossettes stomatifères minuscules à la base aux deux faces. Ses bractées, dont la plupart sont sans doute pourvues d'une queue à la base de laquelle le limbe est rétréci brusquement (figs. 11 et 38), doivent être de couleur verte

et de consistance solide dans leur partie basale. Les supérieures doivent être sans "manche", ou pourvues d'un "manche" beaucoup plus court que la partie élargie au-dessus de lui.

Concernant les drupes de cette plante femelle, le fait que la fleur mâle du *P. borbonicus* porte souvent 1-3 carpellodes semble indiquer qu'elles sont à prédominance pluriloculaires (= pluricarpellées). Chez le *P. barklyi* Balf. f. (sect. *Barklya*), une espèce mauricienne appartenant aussi au sous-genre *Vinsonia,* la fleur mâle porte souvent aussi 1-3 carpellodes (VAUGHAN & WIEHE, 1953; Huynh, travail non publié); et les drupes y sont 2-5-loculaires.

d) *Position taxonomique du Pandanus borbonicus.* – Le *P. borbonicus* est une espèce du subg. *Vinsonia* sect. *Vinsonia.*

Sa place dans le sous-genre *Vinsonia* est indiquée par ses bractées, sa fleur mâle et l'anatomie de sa feuille. En effet, la plupart des bractées de son inflorescence mâle sont pourvues d'une queue à la base de laquelle le limbe est rétréci brusquement (figs. 11 et 38). De telles bractées ne s'observent que dans ce sous-genre, auquel, d'ailleurs, presque toutes les espèces africaines (insulaires; continentales) appartiennent. Il est peut-être utile de noter que la forme des bractées semble d'une grande utilité taxonomique dans ce genre en raison de son pouvoir fédérateur de sections taxonomiques, mais qu'elle ne semble pas encore à ce jour utilisée. Un exemple illustrant cette utilité est le *P. biceps* Stone & Guillaumet (sect. *Bicipites*). Cette espèce malgache a une drupe caractéristique de la section *Pandanus* (subg. *Pandanus*), étant formée de carpelles libres dans leur partie apicale. Cependant ses bractées indiquent sa place dans le sous-genre *Vinsonia* par le fait que certaines d'entre elles sont pourvues d'une longue queue à la base de laquelle le limbe est rétréci brusquement (STONE & GUILLAUMET, 1970: pl. 2, fig. 3). Le bien-fondé de cette position taxonomique est corroboré par la fleur mâle de cette espèce et par certains de ses caractères anatomiques (HUYNH, 1979b: 500).

La fleur mâle du *P. borbonicus* est formée d'une colonne à la partie apicale de laquelle sont insérées les étamines (fig. 15). C'est une insertion staminale qu'on peut caractériser de "subombellée" (ce terme ne semble pas très judicieux; il est toutefois ainsi utilisé dans ce genre pour décrire l'insertion staminale de telles fleurs). Des fleurs mâles semblables s'observent dans la plupart des sections du sous-genre *Vinsonia* dans lesquelles la fleur mâle est connue (HUYNH, 1978 et 1979b: 476).

Le trait anatomique de la feuille du *P. borbonicus* qui indique sa place dans le sous-genre *Vinsonia* consiste en ce que les fibres des tissus spongieux adaxial et abaxial dans la partie moyenne de cette feuille sont rassemblées aux veines longitudinales (HUYNH, 1979a: fig. 14, qui représente une coupe transversale de la feuille du *P. montanus*). Une telle répartition de ces fibres ne s'observe que parmi les espèces du sous-genre *Vinsonia:* chez toutes les espèces de la section *Vinsonia* excepté celles de la sous-section *Thomenses* (*P. thomensis* Henriq. et *P. mayotteensis* St. John); chez certaines espèces de la section *Heterostigma* et de la section *Mammillares* (HUYNH, 1979a: 330).

Quant à la section taxonomique à laquelle appartient le *P. borbonicus,* les épines rouges de sa feuille indiquent que ce doit être la section *Vinsonia* au sens de STONE (1974) emend. Huynh & Stone (*in* HUYNH, 1979a). De telles épines foliaires, en effet, ne s'observent que dans cette section, semble-t-il. Un problème toutefois reste posé tant que la drupe de cette espèce demeure inconnue: c'est sa position à l'intérieur de cette section. Celle-ci a été divisée par Huynh & Stone (*in* HUYNH, 1979a) en six sous-sections: les sous-sections *Vinsonia, Drupacei, Thomenses* (drupes à prédominance pluriloculaires), *Vaughania, Montani* et *Rigidifolii* (drupes à prédominance uniloculaires). Deux d'entre elles sont présentes à la Réunion – la sous-section *Vinsonia (P. utilis, P. sylvestris, P. purpurascens)* et la sous-section *Montani (P. montanus)* - et il est possible que le *P. borbonicus* fasse partie de l'une d'elles. En l'état actuel de nos connaissances, la feuille de cette espèce constitue presque le seul élément disponible pour la recherche de ses affinités à l'intérieur de cette section. Cette feuille, comme il est dit ci-dessus, est semblable à celle du *P. sylvestris,* mais très différente de celle du *P. montanus.* Il est donc possible que le *P. borbonicus* soit une espèce de la sous-section *Vinsonia.* La présence fréquente de plus d'un carpellode sur sa fleur mâle, par ailleurs, semble indiquer que ses drupes sont à prédominance pluriloculaires (*vide supra:* sous c), et confirmer ainsi cette hypothèse.

3. Notes diverses

a) *Un autre caractère foliaire distinctif entre le Pandanus sylvestris et le Pandanus montanus.* – Aux caractères foliaires distinctifs entre ces deux espèces indiqués ci-dessus (sous 2, b) on peut ajouter le suivant, qui concerne les épines marginales de la partie inférieure de la feuille. Chez le *P. montanus* (fig. 3), elles sont denses (leur espacement ne dépasse pas 6 mm) et réparties de façon plus ou moins régulière. Chez le *P. sylvestris* (fig. 2), elles sont beaucoup moins denses et réparties souvent d'une façon très irrégulière (leur espacement atteint ou dépasse 12 mm à plusieurs niveaux sur n'importe quelle feuille, et peut même dépasser 30 mm à certains autres niveaux).

b) *Pièces florales anormales de l'épi mâle du Pandanus borbonicus.* – Deux types de pièces florales anormales ont été observés sur l'épi mâle du *P. borbonicus:* stériles et semi-stériles. Elles y sont fréquentes, soit solitaires, soit insérées à la partie apicale de la colonne staminifère comme les étamines (fig. 16). Cette insertion, de même que la forme de bâtonnet de ces pièces florales, leur longueur à peu près égale à celle des étamines, et le fait qu'elles portent souvent une ou deux loges polliniques (figs. 26, 27 et 35), font prendre, à première vue, celles qui sont stériles pour des staminodes. Cependant, leur anatomie, décrite ci-dessous, indique qu'elles sont des carpellodes (il n'y a pas d'autre alternative, la fleur du genre *Pandanus* étant sans périanthe). Mais d'abord, il faut établir les caractères distinctifs entre carpellodes et staminodes chez ce genre.

α) *Essai d'établir des caractères distinctifs entre carpellodes et staminodes chez le genre Pandanus.* – Etant donné qu'ils tirent leur origine de carpelles et d'étamines respectivement, carpellodes et staminodes dans le genre *Pandanus* doivent être séparés par certains de ces caractères-là même qui différencient fondamentalement carpelles et étamines dans ce genre. Le plus important des caractères distinctifs entre le carpelle et l'étamine de ce genre – en dehors de ceux déjà connus (présence ou absence d'un endothécium; production, ou non, de pollen, etc.) – est vraisemblablement la présence/absence de fibres: absence invariable de fibres dans les étamines; présence jamais démentie de fibres, en faisceaux, dans les carpelles, chaque faisceau couplé avec un faisceau conducteur. Un autre caractère distinctif est le nombre de faisceaux conducteurs: un seul faisceau dans les étamines; plusieurs dans les carpelles. Le seul cas connu où ce caractère distinctif peut, à la rigueur, être considéré comme en défaut est le *P. borbonicus:* dans son étamine, le faisceau conducteur, tout en étant unique à la base, peut se ramifier en 2-3 branches distinctes, lesquelles, toutefois, se réunissent à leur entrée dans le connectif.

Un autre caractère distinctif qu'on peut concevoir *a priori* entre le carpelle et l'étamine de ce genre, mais qui paraît pour le moment inopérant, réside dans le tapis de papilles que le premier porte (stigmate), et que la seconde peut porter, à son apex. Chez les Angiospermes, les papilles du stigmate peuvent être unicellulaires (p. ex. le genre *Papaver*), ou unisériées-pluricellulaires (p. ex. le genre *Lilium*). Pour ce qui est du genre *Pandanus,* l'épiderme de son stigmate étudié dans les sections *Acrostigma* (subg. *Acrostigma*), *Solmsia* (subg. *Rykia*) et *Pandanus* (subg. *Pandanus*) par CHEAH & STONE (1975: 237) est formé "of epithelial cells which may be interpreted as glandular hairs". Les papilles stigmatiques du carpelle dans ces sections semblent donc unicellulaires. Toutefois, sur tous les carpellodes étudiés par le présent auteur, dans d'autres sections *(vide infra),* les papilles correspondant aux papilles stigmatiques du carpelle sont au moins en partie unisériées-pluricellulaires. Les papilles stigmatiques du genre *Pandanus* seraient-elles donc unicellulaires ou unisériées-pluricellulaires, ou en partie unicellulaires en partie unisériées-pluricellulaires, selon les sections taxonomiques? Ou bien, varieraient-elles ainsi du carpelle au carpellode? Ce sont là autant de problèmes à élucider dans l'avenir. Mais, concernant le caractère distinctif dont il est question, il y a lieu de noter que dans certaines sections telles que les sections *Barrotia, Karuka* et *Lophostigma* (subg. *Lophostigma*), le tapis papillaire porté par le mucron de l'anthère à son apex ne comprend que des papilles unicellulaires (HUYNH, 1982).

Un cas typique pour tester le bien-fondé de ces caractères distinctifs – en particulier, les deux premiers – supposés valables aussi pour la distinction entre carpellodes et staminodes est la section *Martellidendron* (subg. *Martellidendron*). Cette section, à pistil 2-carpellé, a une fleur mâle pourvue normalement d'un pistillode à 2 carpellodes au centre, et d'un verticille souvent incomplet de staminodes à la périphérie, autour des verticilles d'étamines (HUYNH, 1981). Ces carpellodes sont seuls sur la fleur mâle à avoir des fibres, qui les par-

courent sur presque toute leur longueur (depuis la base de la partie inférieure, qui correspond à la loge ovarienne des carpelles, jusque sous le stigmate) et sont rassemblées en faisceaux, chacun couplé avec un faisceau conducteur; leurs papilles forment un tapis d'un seul tenant à leur apex et sont pour la plupart, sinon toutes, digitiformes et unisériées-pluricellulaires. Par contre, les staminodes sont dépourvus de fibres et n'ont qu'un faisceau conducteur (vestigial), tandis que leurs papilles sont des stomates papilliformes (à chambre sous-stomatique surélevée par rapport à la surface de l'épiderme) et ne s'observent pas seulement à leur apex. Chez le *P. barklyi,* dont il est question ci-dessus, la fleur mâle porte souvent 1-3 carpellodes. Ces pièces florales femelles stériles, elles aussi, sont seules sur la fleur mâle à avoir des fibres, lesquelles sont rassemblées aussi en faisceaux, chacun couplé aussi avec un faisceau conducteur; leurs papilles forment aussi un tapis d'un seul tenant à leur apex et la plupart d'entre elles, sinon toutes, sont aussi digitiformes et unisériées-pluricellulaires (Huynh, travail non publié). Un autre cas de carpellodes sur fleur mâle est le *P. fischerianus* Martelli (subg. *Pandanus* sect. *Pandanus*), étudié par STONE (1968): ils ont aussi des fibres. Un autre cas de staminodes sur fleur mâle est le *P. brosimos* Merr. & Perry (subg. *Lophostigma* sect. *Karuka*) (HUYNH, 1982): ces staminodes sont sans fibres, n'ont qu'un faisceau conducteur, et portent à leur apex un tapis de papilles unicellulaires (le mucron de l'anthère porte aussi un tel tapis à son apex). Un autre cas de staminodes sur fleur mâle est le *P. sylvestris (vide supra).* D'autres cas de staminodes sur fleur mâle ou accolés à des drupes, ou de carpellodes sur fleur mâle, ont été signalés dans ce genre; cependant leur anatomie demeure inconnue.

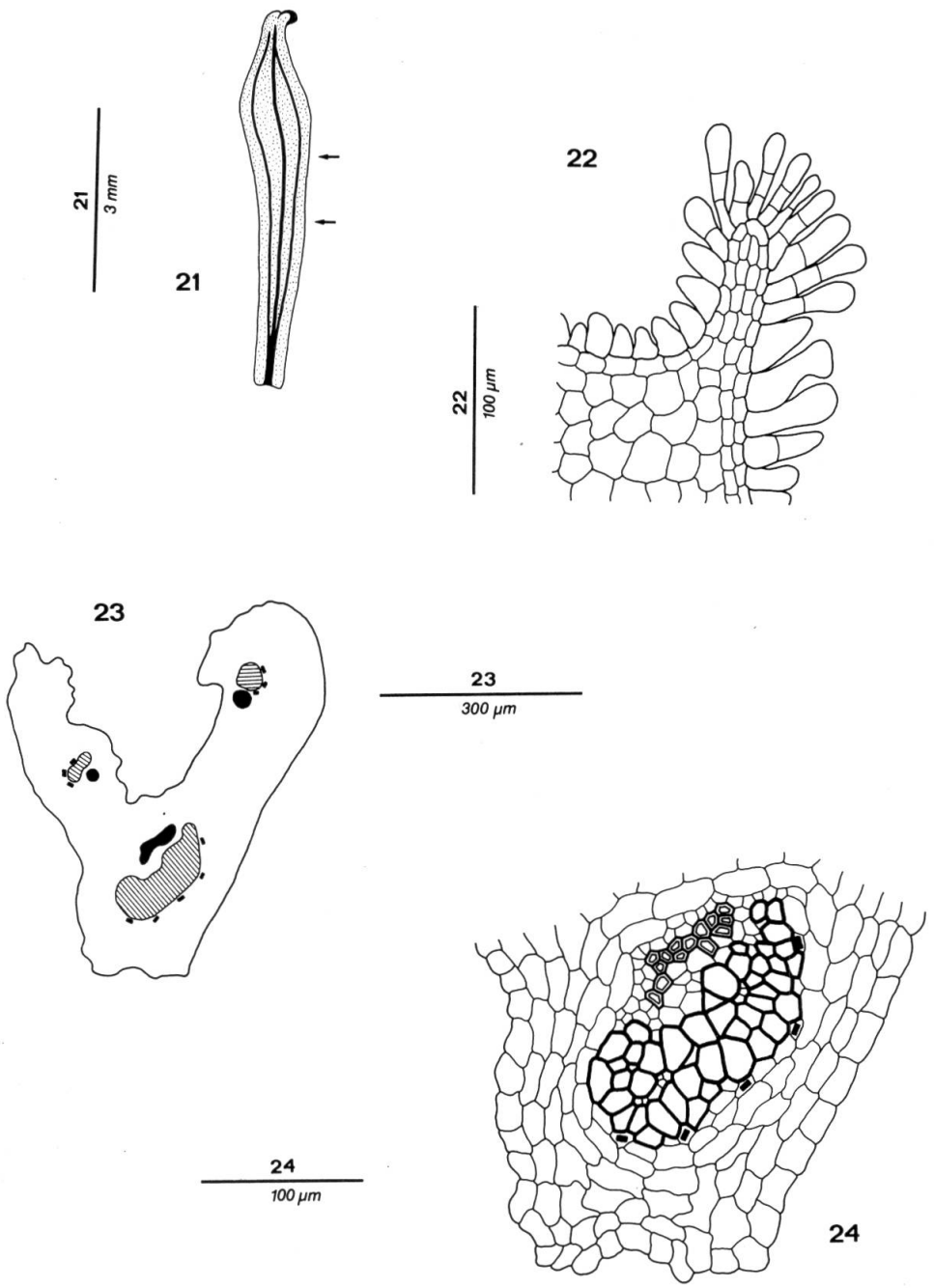
Ajoutons que nos connaissances dans ce genre sur le plan carpellodes/staminodes sont encore très fragmentaires. En effet, les espèces où ces pièces florales stériles ont été observées sont en nombre très faible, surtout pour ce qui est des carpellodes. De plus, malgré cette très faible fréquence, ces pièces florales varient beaucoup en morphologie externe et interne d'une section taxonomique à l'autre, parfois même dans une seule et même espèce, ce qui est effectivement le cas du *P. borbonicus (vide infra).* Tout cela ne facilite pas une déduction de leurs caractères généraux.

β) *Pièces florales stériles de l'épi mâle du Pandanus borbonicus.* – Comme il est dit ci-dessus, les pièces florales stériles de l'épi mâle du *P. borbonicus* sont des carpellodes. Elles ressemblent aux étamines par certains caractères anatomiques: abondance de cellules raphidophores dans leur partie supérieure (comme dans le connectif); présence rare de telles cellules dans leur partie inférieure (comme dans le filet); ramification du faisceau conducteur en 2-3 petits faisceaux (comme dans certaines étamines: figs. 17 et 18). Cependant, d'autres caractères anatomiques permettent de les en distinguer facilement.

Considérons d'abord les carpellodes étudiés entiers en MP. Ils ont été au préalable les uns éclaircis dans l'eau de Javel, les autres écrasés dans la phloroglucine-chlorhydrique entre porte-objets et couvre-objets: les premiers pour observer en particulier les cristaux prismatiques, les seconds les éléments

lignifiés (fibres; éléments vasculaires). Un trait frappant sur ces carpellodes est une présence très abondante, à la face convexe, de cristaux prismatiques. De tels cristaux, en effet, font défaut dans les étamines. Quand on va de la base à l'apex d'un tel carpellode (fig. 21), le faisceau conducteur est d'abord unique, mais très vite se ramifie en 2-3 petits faisceaux, lesquels peuvent se réunir sous l'apex du carpellode. Quant aux cristaux, ils sont d'abord absents (ou très peu abondants), puis apparaissent très abondants et en plusieurs files le long des petits faisceaux conducteurs, et presque jusqu'à l'apex du carpellode. A partir d'un niveau un peu au-dessous de la limite entre ces deux parties, qui diffèrent l'une de l'autre par la densité faible/nulle ou grande de leurs cristaux, on observe 2-3 faisceaux de fibres, chacun associé à un de ces petits faisceaux conducteurs. A l'apex du carpellode, se présente un tapis de papilles d'un seul tenant, lesquelles sont soit unicellulaires soit unisériées-pluricellulaires (fig. 22) et peuvent être appelées "papilles stigmatiques". Ce tapis couvre toute la face concave de la partie apicale du carpellode et s'étend sur le bord de sa face convexe, comme le fait le tapis de papilles stigmatiques d'une pièce florale semi-stérile (figs. 36 et 37) *(vide infra)*. Sous ce rapport, il y a lieu de noter que dans la section *Martellidendron* (HUYNH, 1981) et la section *Barklya* (Huynh, travail non publié), c'est aussi au centre de la face concave de la partie apicale des carpellodes qu'est situé le centre du tapis de leurs papilles stigmatiques. Par ses faisceaux de fibres, la partie fibrifère du carpellode du *P. borbonicus* correspond à l'ensemble formé par l'ovaire et le style (généralement vestigial) du carpelle dans ce genre. On peut donc se demander à quelle partie du carpelle correspond la partie non-fibrifère, inférieure, de ce carpellode. Une réponse pourrait être trouvée à cette question en supposant que le carpelle de ce genre aurait eu à l'origine une sorte de manche analogue au filet pour l'étamine, mais qui aurait disparu sur le carpelle tout en restant encore visible sur le carpellode chez certaines espèces, telles que le *P. borbonicus*. Une telle hypothèse n'est pas invraisemblable. En effet, dans ce genre, certaines parties déjà disparues du carpelle peuvent être encore visibles sur le carpellode. Ainsi, dans la section *Martellidendron,* les carpelles sont dépourvus de styles alors qu'un style dans toute sa netteté s'observe encore sur chaque carpellode de la fleur mâle (HUYNH, 1981).

Sur les coupes transversales de carpellodes colorées au violet cristal, les fibres apparaissent très différentes des éléments vasculaires, qu'elles accompagnent, parfois étroitement. Elles ont, en effet, une section en général beaucoup plus grande qu'eux mais une paroi plus mince (fig. 24) et de coloration plus foncée. C'est dire que leur reconnaissance n'a posé aucun problème. Les cristaux sont logés chacun dans une petite cellule. Les faisceaux conducteurs comptent chacun un grand nombre d'éléments vasculaires, lesquels sont 2-5 fois (peut-être plus) aussi nombreux que ceux qui constituent un faisceau conducteur dans les étamines. L'un d'eux a toujours beaucoup plus d'éléments constituants que l'autre (ou que les deux autres); il en est de même pour le faisceau de fibres associé à lui (fig. 23). Sur une entité ainsi formée d'éléments vasculaires, de fibres et de cellules cristallifères, ces cellules sont toujours du côté de la face convexe du carpellode tandis que les éléments vasculaires, du côté de la face concave.

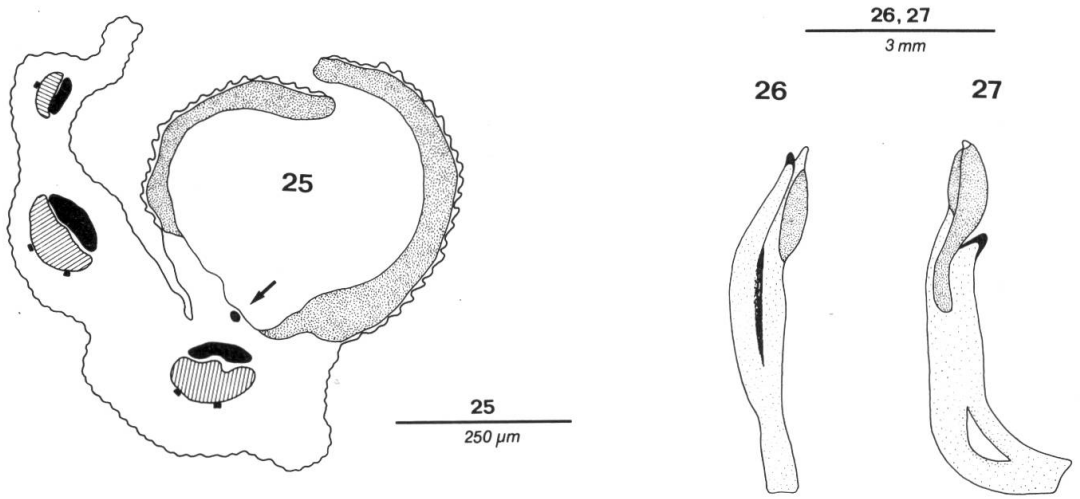


Figs. 21-24. – *Pandanus borbonicus.* – 21: carpellode présentant sa face convexe (chaque ligne noire épaisse représente un faisceau conducteur; à l'apex, la zone noire représente le tapis des papilles stigmatiques visibles; au-dessus de la flèche inférieure, présence de fibres; au-dessous, absence de fibres; au-dessus de la flèche supérieure, présence très abondante de cristaux prismatiques; au-dessous, présence très peu abondante de cristaux prismatiques). – 22: coupe transversale de l'apex d'un carpellode. – 23: coupe transversale de la partie supérieure d'un carpellode (en hachures, faisceaux de fibres; en noir, faisceaux conducteurs; en petits rectangles noirs, cristaux prismatiques). – 24: détail de la partie inférieure de la fig. 23 (éléments vasculaires, en parois doubles; fibres, en parois simples mais très épaisses).

Les coupes longitudinales d'autres carpellodes ont révélé que ces fibres étaient du type libriforme.

γ) *Pièces florales semi-stériles de l'épi mâle du Pandanus borbonicus.* – Les pièces florales semi-stériles de l'épi mâle du *P. borbonicus* sont un peu plus fréquentes que ses pièces florales stériles (carpellodes). Elles leur ressemblent d'aspect, sauf qu'elles portent à la partie supérieure une loge pollinique (fig. 35), rarement deux mais alors très inégales en longueur (fig. 27), pourvue(s) de pollen et vers laquelle (lesquelles) est orienté le centre du tapis des papilles stigmatiques (figs. 36 et 37). On peut donc les appeler "carpellodes pollinifères". Leurs éléments vasculaires, fibres, cellules cristallifères et papilles stigmatiques sont les mêmes que ceux qui leur correspondent sur les pièces florales stériles (figs. 22-24). Une différence est qu'au voisinage de la loge pollinique s'observe un petit faisceau conducteur (indiqué sur la fig. 25 par la flèche), qui ressemble en tous points au faisceau conducteur dans le connectif d'une anthère normale (absence de fibres et de cellules cristallifères accompagnantes, etc.). La loge pollinique a une paroi pourvue d'un endothécium caractéristique (présence de bandes de lignine en U sur les cellules endothéciales). Cet endothécium, toutefois, est interrompu au côté opposé à la ligne de déhiscence de la loge pollinique (fig. 25), et est donc un peu différent de l'endothécium d'une loge pollinique sur une anthère normale, lequel n'étant pas interrompu ainsi.

C'est la première fois, semble-t-il, que s'observent ainsi des pièces florales mi-mâles mi-femelles dans ce genre. Elles semblent tirer leur origine de la sou-



Figs. 25-27. – *Pandanus borbonicus.* – 25: coupe transversale de la partie supérieure d'un "carpellode pollinifère" (en pointillé, endothécium; en hachures, faisceaux de fibres; en noir, faisceaux conducteurs; en petits rectangles noirs, cristaux prismatiques; la flèche indique le faisceau conducteur non accompagné de fibres et de cristaux prismatiques, supposé être le faisceau conducteur de l'anthère). – 26, 27: "carpellodes pollinifères" anormaux (en pointillé dense, loges polliniques; en noir, tapis des papilles stigmatiques visibles; sur 26, la partie en gris dans le deuxième tiers de la figure représente la membrane dont il est question dans le texte).

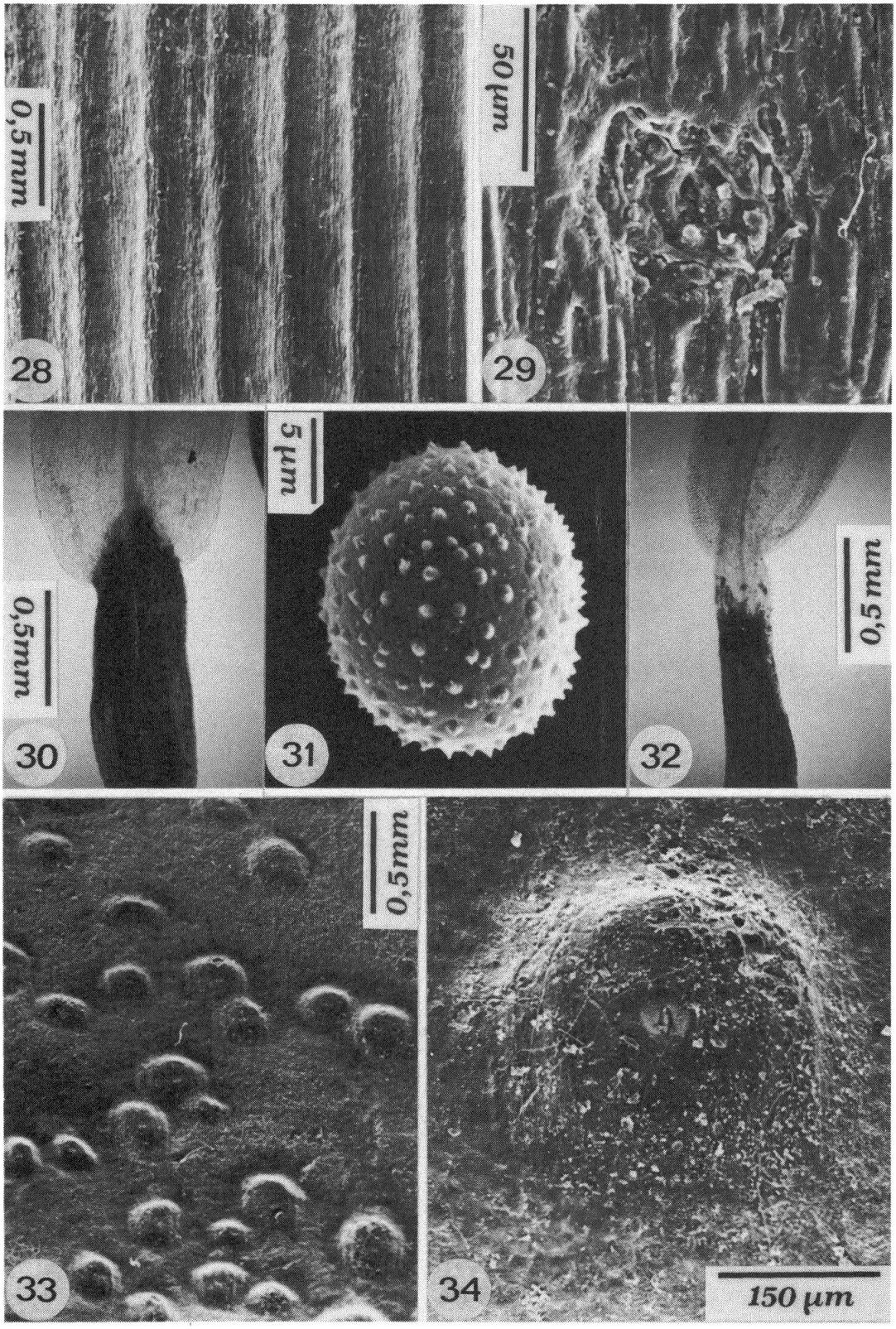
dure d'un carpellode à une étamine au cours de l'ontogenèse de la fleur mâle. En effet, sur certaines d'entre elles, cette soudure est révélée accidentellement par une "membrane" mince reliant le carpellode au filet staminal (fig. 26), ou par une disjonction les séparant complètement l'un de l'autre dans leur partie basale (fig. 27).

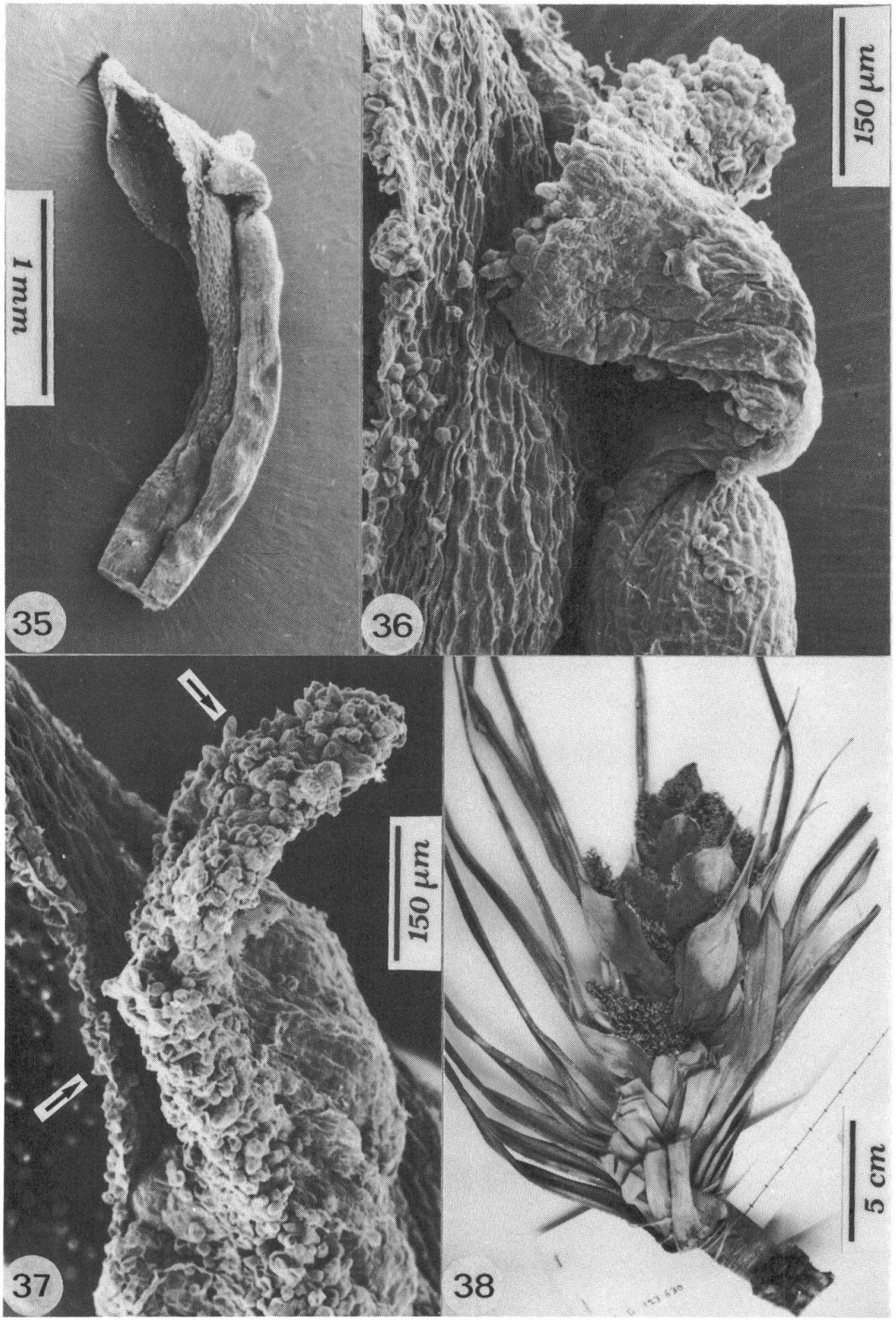
c) *Spirale foliaire*. – Il est bien connu que le genre *Pandanus* a une phyllotaxie de 1/3: les feuilles sont disposées en 3 rangées verticales sur l'axe de la tige ou du rameau. La gaine, en outre, embrassant cet axe sur plus des deux tiers de son pourtour, chaque feuille a donc un niveau d'insertion différent sur cet axe (à considérer le point d'insertion de sa nervure médiane). Cette phyllotaxie est de règle aussi pour les bractées. Ainsi, sur le pédoncule triquètre de l'infrutescence mûre de *Bernardi 15 000 (P. sylvestris),* les points médians des cicatrices laissées par les bractées sont chacun sur une des trois lignes saillantes du pédoncule et de telle manière qu'une telle ligne ne porte, de façon périodique, qu'une cicatrice bractéale sur trois.

Chez le *P. montanus,* la spirale foliaire (qui relie les points d'insertion des nervures médianes de toutes les feuilles successives de l'axe, bractées comprises) est dextrorse sur *Bernardi 14 555-G!,* mais sinistrorse sur *Bernardi 14 555-Z!* (ces deux termes s'entendent de la même manière que pour la tige des plantes volubiles). Chez le *P. sylvestris,* elle est sinistrorse sur tous les échantillons étudiés. Chez le *P. borbonicus,* elle est dextrorse. C'est étonnant le fait que cette spirale foliaire peut ainsi varier d'un individu à l'autre dans une même espèce, qui est le *P. montanus* (les deux planches de *Bernardi 14 555* semblent provenir de deux individus différents). Il reste à savoir si cette variation est possible aussi chez les deux autres espèces.

Il faut toutefois distinguer cette spirale foliaire de celle entendue par CORDEMOY (1895: 138), qui note que "les feuilles des *Pandanus* paraissent rangées en spirales qui, chose remarquable, tournent indifféremment de gauche à droite ou de droite à gauche quelquefois sur le même arbre...", et qui résultent d'un "mouvement de torsion de la tige et des rameaux sur leur axe..." La spirale de Cordemoy, qui est d'ailleurs visible sur tous les échantillons étudiés dans le présent travail, est formée par les feuilles d'une même rangée verticale, et ne concerne donc qu'une feuille sur trois de l'axe. Par contre, la spirale dont il est question dans l'alinéa précédent comprend toutes les feuilles de celui-ci, et n'est due à, ni affectée par, aucun "mouvement de torsion de la tige et des rameaux sur leur axe".

Figs. 28-34. – *Pandanus borbonicus* (28-31) et *P. sylvestris (Bernardi 15 000:* individu mâle) (32-34). – 28, 29, 33, 34 (MEB): faces adaxiales de fraction foliaire juste au-dessus de la gaine, et leur fossette stomatifère respective (l'axe de la feuille orienté verticalement; sur 28, une fossette stomatifère, presque imperceptible, pourtant parmi les plus grandes, est exactement au centre; sur 33 et 34, les fossettes stomatifères ressemblent, par illusion optique, à des mamelons). – 30, 32 (MP): parties moyennes d'étamine (montées dans l'eau, sans autre traitement préalable que celui par l'eau bouillante). – 31 (MEB): pollen.


28
0,5 mm
29
50 µm
30
0,5mm
31
5 µm
32
0,5 mm
33
0,5mm
34
150 µm


35
1 mm
36
150 µm
37
150 µm
38
5 cm

Figs. 35-38. – *Pandanus borbonicus.* – 35 (MEB): "carpellode pollinifère" à loge pollinique unique. – 36 (MEB): détail de la partie supérieure droite de la fig. 35. – 37 (MEB): détail de la partie supérieure d'un "carpellode pollinifère" à loge pollinique unique (la flèche supérieure montre une papille stigmatique; la flèche inférieure, le bord droit de la loge pollinique, celle-ci étant ouverte et à gauche du stigmate comme sur la fig. 35). – 38: inflorescence mâle.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas été possible sans les échantillons prêtés par le Conservatoire botanique de la Ville de Genève (professeur G. Bocquet) et par l'Institut de botanique systématique de l'Université de Zurich (Dr I. Mendoza-Heuer), et sans le microscope électronique à balayage de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel (professeur A. Aeschlimann).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHEAH, C. H. & B. C. STONE (1975). Embryo sac and microsporangium development in Pandanus (Pandanaceae). *Phytomorphology* 25: 228-238.

CORDEMOY, E. J. (1895). *Flore de l'île de la Réunion.* Paris (Klincksieck).

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.

– (1981). Pandanus kariangensis (sect. Martellidendron), une espèce nouvelle de Madagascar. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* sér. 4, 3, B, Adansonia 1: 37-55.

– (1982). La fleur mâle de quelques espèces de Pandanus subg. Lophostigma (Pandanaceae) et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. *Beitr. Biol. Pflanzen* 57: 15-83.

MARTELLI, U. (1905). Pandanus, nuove specie descritte. *Webbia* 1: 361-371.

STONE, B. C. (1968). Morphological studies in Pandanaceae I. Staminodia and pistillodia of Pandanus and their hypothetical significance. *Phytomorphology* 18: 498-509.

– (1974). Towards an improved infrageneric classification in Pandanus (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459-540.

– & J.-L. GUILLAUMET (1970). Une nouvelle et remarquable espèce de Pandanus de Madagascar. *Adansonia* sér. 2, 10: 127-134.

VAUGHAN, R. E. & P. O. WIEHE (1953). The genus Pandanus in the Mascarene Islands. *J. Linn. Soc. Bot.* 55: 1-32.

Adresse de l'auteur: Institut de botanique de l'Université, CH-2000 Neuchâtel 7.