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: 1

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

Autor: Callmander, Martin W. / Wohlhauser, Sébastien / Omer Laivao, Michel

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879290

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: 13.07.2025

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

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

MARTIN W. CALLMANDER
SÉBASTIEN WOHLHAUSER
&
MICHEL OMER LAIVAO

RÉSUMÉ

CALLMANDER, M. W., S. WOHLHAUSER & M. O. LAIVAO (2003). Les Pandanus sect. Acanthostyla Martelli (Pandanaceae) d'altitude du nord de Madagascar, avec description de deux nouvelles espèces. *Candollea* 58: 63-74. En français, résumés français et anglais.

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

ABSTRACT

CALLMANDER, M. W., S. WOHLHAUSER & M. O. LAIVAO (2003). Pandanus sect. Acanthostyla Martelli (Pandanaceae) from high elevation in northern Madagascar, with the description of two new species. *Candollea* 58: 63-74. In French, French and English abstract.

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

KEY-WORDS: Pandanus – Sect. *Acanthostyla* – Madagascar – Phytogeography – Taxonomy.

Introduction

La famille des *Pandanaceae* représente un élément 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 réparties dans 16 sections alors que le genre *Martellidendron* ne compte que 7 espèces réunies dans trois sections dont 6 espèces sont endémiques de Madagascar. Grâce aux récoltes de H. Perrier de La Bâthie décrites par MARTELLI & PICHI-SERMOLLI en 1951, les *Pandanaceae* orophiles malgaches sont déjà bien connues. Seules quelques espèces par section poussent au-dessus de 1000 m dans les montagnes malgaches. La section *Acanthostyla* dont deux

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
58(1) 63 (2003)
© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 2003

nouvelles espèces sont décrites du Tsaratanana et de Manongarivo (Fig. 1) est la section la mieux représentée en altitude.

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

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

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

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

Pandanus alpestris est un grand arbre (10-14 m) à port coniféral, pourvu de branches horizontales peu ramifiées, terminées par un bouquet de longues feuilles (Fig. 12); l'infrutescence terminale possède 5 à 8 syncarpes tous réunis à l'apex d'un long pédoncule courbé; chaque syncarpe possède un axe conique-trigone (MARTELLI & PICHI-SERMOLLI, 1951: Fig. 25e) supportant des drupes composées surmontées d'un pileus pyramidal. Au niveau du pileus, la coalescence des drupes simples a laissé des sillons entre les différents stigmates permettant de

Tableau 1. – Tableau synoptique montrant la distribution, l'altitude et les caractéristiques morphologiques des huit espèces connues du genre *Pandanus* sect. *Acanthostyla* des hautes montagnes du nord de Madagascar.

	Syncarpe	***Drupe***	***Feuille***	***Distribution***	***Altitude***
Pandanus alpestris Martelli	polysyncarpique (5-8); syncarpe à axe conique-trigone	Drupe 20 x 11 x 8 mm; pileus pyramidal; 2-3 stigmates spiniformes.	Feuilles 175 cm x 4 cm, ensiforme, progressivement rétrécies à l'apex.	Tsaratanana, Manongarivo	1600-2200 m
Pandanus alveolatus Huynh	polysyncarpique (3-4); syncarpe subgloboïde-ovoïde	Drupe 17 x 10-12 x 7-9 mm; pileus pyramidal à faces convexes; 1-2-(3) stigmates spiniformes.	Feuille 95 cm x 9 cm, brutalement rétrécies à l'apex; gaine et limbe possédant des alvéoles.	Marojejy	700-900 m
Pandanus kuepferi Callmander, Wohlhauser & Laivao	polysyncarpique (6); syncarpe obovoïde	Drupe 25 x 19 x 14 mm; pileus pyramidal à côtes arrondies; stigmate spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 180 cm x 4 cm, rétrécie progressivement dans le tiers supérieur, terminée par une courte queue armée, légèrement alvéolée dans la partie basales.	Tsaratanana	1750 m
Pandanus marojejicus Callmander & Laivao	polysyncarpique (5); syncarpe obovoïde	Drupe 16-17 x 7-11 x 6-8 mm; pileus pyramidal à côtes saillantes; stigmate spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 60-66 cm x 3 cm, rétrécie progressivement à partir de l'apex de la gaine jusqu'au sommet, terminée de façon abrupte.	Marojejy	1750-2100 m
Pandanus pluriaculeatus Huynh	monosyncarpique, syncarpes ovoïdes	Drupe 17.5-20 x 13-15 x 9-10 mm; pileus pyramidal, à angles saillants; (2)-3-4-5-(6) stigmates spiniformes.	Feuille 57-80 cm x 1 cm, progressivement rétrécie à l'apex.	Manongarivo	1100-1800 m
Pandanus pseudobathiei Martelli & Pic. Serm.	polysyncarpique (2, rarement 4); syncarpe subglobose à globose	Drupe 21 x 16 x 10 mm; pileus plat; 1-(2-3) stigmates spiniformes.	Feuille 67 cm x 1.2 cm, progressivement rétrécie à l'apex.	Tsaratanana, Manongarivo, Marojejy	1700-2000 m
Pandanus sparganioides Baker	polysyncarpique (5-8); syncarpe à axe conique-trigone	Drupe 23-25 x 16-18 x 10-12 mm; pileus pyramidal; 1-(2-3) stigmates spiniformes.	Feuille 109 cm x 2 cm, terminée par une courte queue, progressivement rétrécie à l'apex.	Tsaratanana	2200 m
Pandanus tabellarius Huynh	polysyncarpique (3-5); syncarpe subovoïde	Drupe obpyramidale, 18 x 15 x 11 mm; pileus tabulaire; stigmate spiniforme unique (rarement 2).	Feuille 110 cm x 1.8 cm, rétrécie progessivement de la gaine jusqu'à l'apex.	Marojejy	600-800 m

reconnaître le nombre de carpelles associés. Les syncarpes des deux autres espèces de la section sont constitués de drupes simples, uniloculaires, portant un style unique. L'habitus de *P. pseudobathiei* est plus frêle (Fig. 10); son infrutescence réunit deux syncarpes (rarement 3-4) subsphériques voire sphériques; ses drupes mûres portent un pileus plat, terminé par un (rarement deux) stigmates; le syncarpe apical est plus gros et arrondi (Fig. 13). Enfin, *P. sparganioides*, récolté dans le nord-ouest de Madagascar, possède une feuille et une infrutescence proches de celles de *P. bathiei*. STONE (1970) écrivait à ce propos: "More important is the number of shared characters: spicately disposed cephalia, somewhat stocky styles, paucilocular or simple drupes, similar leaf dimensions and shapes, and peduncle length". Les caractères partagés lui paraissaient suffisamment fort pour justifier de mettre les deux espèces en synonymie sous le binôme de *P. sparganioides*. Le type de *P. sparganioides* possède des feuilles plus longues que celles de *P. bathiei*. En revanche, tous les autres caractères sont effectivement semblables. La synonymie nous paraît justifiée.

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

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

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

Description de deux nouvelles espèces de la section *Acanthostyla*

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

Holotypus: Madagascar, Réserve Intégrale n° IV du Tsaratanana, 14°03'09"S, 48°56'23"E, alt. 1750 m, 6.XII.1999, *Callmander & Wohlhauser M144* (NEU; iso-: TAN, G).

Arbor usque ad 8 m alta, trunco c. 10 cm diam., radicibus gralliformibus destituto. Folia infra infructescentiam c. 177-180 cm longa, 40 mm lata in medio, 45 mm prope vaginam. Infructescentia polysyncarpica, terminalis, 6 syncarpiis praedita, 70-90 mm longis, 50-60 mm latis, obovoideis, c. 60-80 drupis compositis. Drupae connatae in syncarpio, 25 mm longae (stylis exclusis), 19 mm latae, 14 mm crassae; pileo c. 6-8 mm alto, rotundato pyramidali;

stigmatibus 1, raro 2, spiniformibus; endocarpio 14 mm longo in axe, 12 mm lato in tertia supera ibi latissimo, apice 6 mm a basi stigmatum distanti; loculis seminalibus obovoideis, 8 mm altis, 3 mm latis; mesocarpio infero fibroso.

Arbre de 8 m de hauteur, à tige épineuse de 10 cm de diamètre. Feuilles atteignant 180 cm de longueur, 40 mm de largeur au milieu, 45 mm près de la gaine, rétrécies progressivement dans le tiers supérieur, terminées par une courte queue armée, à limbe coriace, à section médiane formant un "M" étalé, à veines longitudinales visibles sur les deux faces, à veines transversales visibles sur les deux faces près de la gaine, à plis latéraux inermes; épines brunes, antrorses; les marginales présentes au-delà des 16 premiers centimètres jusqu'à l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 3 mm de longueur avec un espacement de 4-13 mm; dans la partie médiane jusqu'à 2 mm de longueur et 2-6 mm d'espacement; dans la partie apicale jusqu'à 1mm de longueur et 0.5-2 mm d'espacement; les costales présentes à partir de 60 cm au-dessus de la base et jusqu'à l'apex, plus courtes que les marginales au même niveau; gaine de 13 cm de longueur, large de 45 mm au sommet et de 55 mm à la base, à veines longitudinales sur les deux faces, légèrement alvéolées à la face adaxiale. Infrutescence polysyncarpique (6 syncarpes); syncarpes obovoïdes, sessiles, longs de 70-90 mm, larges de 50-60 mm et 40-50 mm d'épaisseur, circulaires en coupe transversale, composés de 60-80 drupes; pédoncule long de 27 cm, large de 2 cm à l'apex et de 1.5 cm à la base. Drupes bipyramidales, atteignant 25 mm × 19 mm × 14 mm, libres dans leur tiers supérieur; pileus pyramidal à côtes arrondies, haut de 6-8 mm; stigmate spiniforme unique (rarement 2), long de 5-6 mm, dirigé horizontalement; endocarpe de 14 mm de longueur et 12 mm de largeur, à apex distant de 6 mm de la base de stigmate, distant de 8 mm de la base de drupe; loge séminale obovoïde, 7-8 mm × 3 mm, à centre inframédian; mésocarpe supérieur fibreux, très étroit latéralement; mésocarpe inférieur fibreux.

Cette nouvelle espèce est dédiée à notre professeur, Monsieur Philippe Küpfer, qui nous a permis de réaliser nos missions à Madagascar et nous a toujours soutenu dans nos démarches.

Les autres espèces plurisyncarpiques à drupe monoloculaire de la section *Acanthostyla* ne possèdent que peu d'affinité morphologique avec la nouvelle espèce. En effet, *P. kuepferi* se distingue facilement des autres espèces à style unique de la section *Acanthostyla*. Ses feuilles, larges (4 cm) (Fig. 9), légèrement alvéolées dans la partie basale et terminée par une petite queue armée (Fig. 8) sont uniques. *Pandanus sparganioides* et *P. pseudobathiei* possèdent des feuilles ensiformes ou légèrement acuminées. La morphologie de sa drupe est aussi discriminante: elle a 2.5 cm de hauteur et posséde un pileus arrondi terminé par un style unique courbé, horizontal (Fig. 4); son endocarpe ne se prolonge pas jusqu'à la partie apicale (Fig. 5). Son architecture (Fig. 11) est caractérisée par l'absence de racines échasses et la présence de branches ascendantes. Cette disposition des branches est bien différente de celles plagiotropes connues chez *P. pseudobathiei* (Fig. 10) ou celles horizontales caractérisant *P. alpestris* (Fig. 12).

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

Holotypus: Madagascar, Réserve du Marojejy, 14°26'51"S, 49°44'34"E, forêt basse du sommet de Marojejy, alt. 2100 m, 8.XI.1998, *Laivao & Callmander MO59* (NEU; iso-: G, P, TAN).

Arbor 3-4 m. alta, trunco 14-17 cm diam., radicibus gralliformibus usque ad 50 cm longis suffulto. Folia infra infructescentiam c. 60-66 cm longa, 28-30 mm lata in medio 40 mm prope vaginam. Infructescentia polysyncarpica, terminalis, 5 syncarpiis praedita, 75-85 mm longis, 55-60 mm latis, ovoideis, c. 120-140 drupis compositis. Drupae connatae in syncarpio, 16-19 mm longae (stylis exclusis), 7-11 mm latae, 6-8 mm crassae; pileo c. 5-6 mm alto, pyramidali; stigmatibus 1 raro 2, spiniformibus; endocarpio 15 mm longo in axe, 9 mm lato in tertia supera ibi latissimo, apice 1 mm a basi stigmatum distanti; mesocarpio inferior fibroso; mesocarpio supero subnullo in apice, medulloso, parce fibroso.

Arbre 3-4 m de hauteur à tige épineuse de 14-17 cm de diamètre, à racines adventives de 50 cm de hauteur et 2.5 cm de diamètre. Feuilles de la touffe apicale aussi longues que celles des

rameaux latéraux, 60-66 cm de longueur, 28-30 mm de largeur au milieu, 4 cm près de la gaine, rétrécie progressivement à partir de l'apex de la gaine jusqu'au sommet, terminée de façon abrupte, à limbe coriace faisant un "M" étalé au milieu; à veines longitudinales visibles sur les deux faces, à veines transversales visibles sur les deux faces près de la gaine; à plis latéraux armés d'épines à l'extrémité apicale; épines brunes, antrorses; épines marginales présentes de 9 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 2 mm de longueur et 3-5 mm d'espacement; dans la partie médiane jusqu'à 1mm de longueur et 3-4 mm d'espacement; dans la partie apicale jusqu'à 1 mm de longueur et 1 mm d'espacement; épines costales présentes à partir de 20 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, plus court que les épines marginales de mêmes niveaux; gaine 9.5 cm de longueur, 4 cm de largeur apicale et 5.5 cm à la base, à veines longitudinales aux deux faces. Infrutescence polysyncarpique (5 syncarpes); syncarpes ovoïdes, aplatis sur le côté adaxial, sessiles, 75-85 mm de longueur, 55-60 de largeur et 40-50 mm d'épaisseur, triangulaire obtus en coupe transversale, composés de 120-140 drupes; trognon ovale de 5 cm de longueur, 1.7 cm de largeur et 1.2 cm d'épaisseur, triangulaires en coupe transversale; pédoncule trigone. Drupes bipyramidales, 16-19 mm de hauteur, 7-11 mm de largeur, et 6-8 mm d'épaisseur, possédant un 1/3 supérieur libre; pileus pyramidal à côtes saillantes, 5-6 mm de hauteur; stigmate spiniforme unique (rarement 2), 6-7 mm de longueur, dirigé vers l'apex du syncarpe; endocarpe de 15 mm de longueur axiale et 9 mm de largeur, à apex distant de 1 mm de la base de stigmate, à base distant de 3 mm de la base de drupe; loge séminale obovoïde, 6 × 2 mm, à centre médian, à apex distant de 5 mm de la base de stigmate; mésocarpe supérieur étroit, medulleux-fibreux, très étroit latéralement; mésocarpe inférieur fibreux.

Autres échantillons. – Réserve du Marojejy, alt. 2100 m, 27.XI.1972, *Guillaumet 4061* (KLU, P, TAN). Aux abords du sommet oriental du massif, transition entre la sylve à lichens et la végétation éricoïde, arbre 2-3 m, alt. 1750-1850 m, 17-20.XII.1948, *Humbert 22678* (P).

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

Pandanus marojejicus ne possède pas une architecture coniférale typique de la sect. *Acanthostyla*. Son port est lâche; seuls les jeunes individus montrent un dimorphisme foliaire encore visible (Fig. 15); ils sont alors difficiles à différencier de *P. pseudobathiei* (comparer Fig. 14 et 15). Le dimorphisme foliaire, même juvénile, de *P. marojejicus* suffit à justifier sa subordination à la sect. *Acanthostyla* qui est la seule section à posséder un dimorphisme architectural entre individus jeunes et adultes à ces altitudes. A maturité, *P. marojejicus* est aussi caractérisé par des feuilles plus petites (60 cm) et plus larges (2.8 cm). Leur apex est terminé de façon abrupte (Fig. 7) et leur gaine est droite (Fig. 6). Les syncarpes au nombre de 5 (Fig. 16, 17) possèdent des drupes fines et larges (Fig. 2), l'endocarpe s'étend jusqu'à la partie apicale de la drupe (Fig. 3). *Pandanus pseudobathiei* est aussi facilement reconnaissable à ses deux syncarpes dont le terminal est nettement plus grand (Fig. 13). *Pandanus sparganioides* (= *P. bathiei*), et *P. marojejicus* sont des espèces proches par leur morphologie et leur écologie, mais plusieurs caractères permettent de les distinguer sans ambiguïté. *Pandanus sparganioides* possède des feuilles d'environ 90 cm de longueur et larges de 1.9 cm au milieu, progressivement atténuées au sommet et une infrutescence portant des syncarpes plus nombreux (6-8). De plus, ces deux espèces sont allopatriques dans leur distribution. En effet, dans le massif du Tsaratanana, *P. marojejicus* n'est pas présent, mais il est remplacé aux mêmes altitudes par *P. sparganioides*. La comparaison est difficile, la flore sommitale du Tsaratanana ayant été décimée suite aux nombreux incendies qu'a subi ce sommet et aujourd'hui ces zones brûlées sont recouvertes d'une brousse éricoïde appauvrie et homogène à *Erica* ou d'une prairie altimontaine à *Poaceae* sclérophylles (cariçaie basse marécageuse, prairie sur tourbières ou steppe à faible recouvrement). La végétation du sommet

du Marojejy est vraisemblablement le dernier vestige de ce que devait être une flore sommitale à Madagascar.

Répartition des espèces de la section *Acanthostyla* dans le Nord de Madagascar

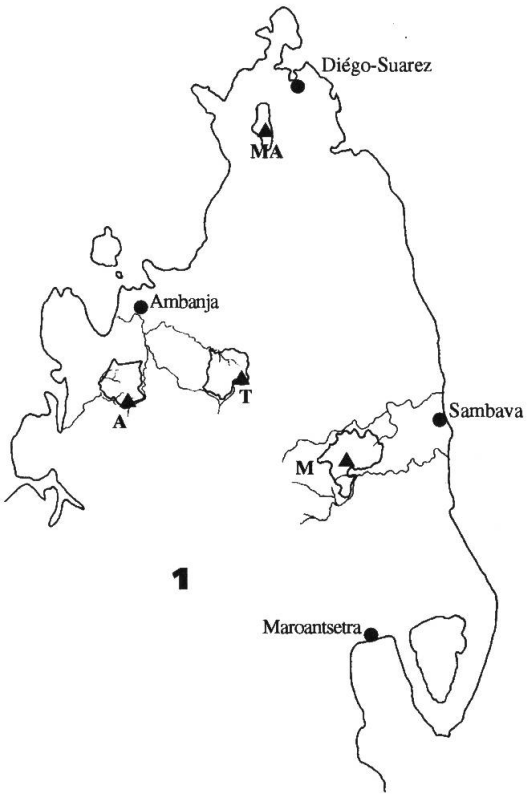
Les espèces connues des forêts de montagnes à moyenne-haute altitude (> 1300 m) appartiennent pour la plupart à la section *Acanthostyla*. Elles sont presque toutes propres à chaque massif. A Manongarivo, *P. pluriaculeatus* habite les crêtes sommitales de l'Antsatrotro (1876 m) et du Bekolosy (affleurements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

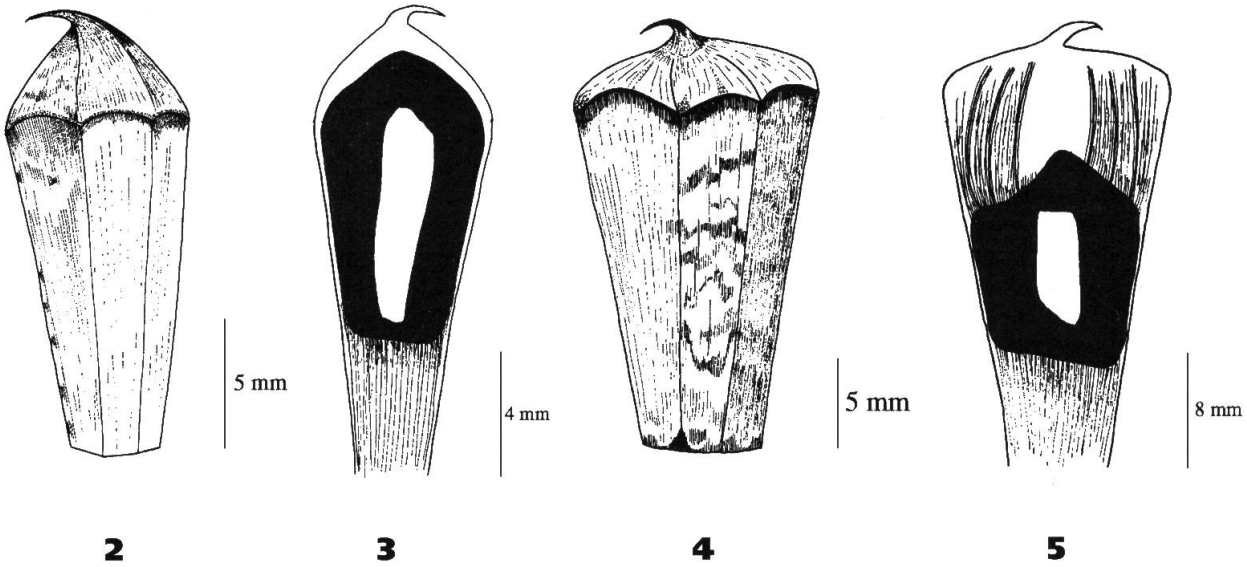
Les *Pandanus* croissant dans la végétation d'altitude dans le nord de la Grande Ile sont tous rattachés à la section *Acanthostyla*. Les phénomènes de spéciation, en fonction des facteurs topographiques (altitude) et paléoécologiques (fragmentation historique des massifs forestiers) permettrait d'expliquer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

Le fait que les *Pandanus* de la section *Acanthostyla* des montagnes du Nord de Madagascar soient tous endémiques à cette région plaide en faveur d'une région phytogéographique propre aux altitudes moyennes et hautes de Madagascar, les Hautes Terres du Nord correspondant au Sous-Domaine du Centre Nord (englobant les hauts sommets du Domaine des Hautes Montagnes) de HUMBERT (1965). La particularité des altitudes moyennes du Nord a été récemment réaffirmé implicitement par le travail de CARLETON & GOODMAN (1998) pour les rongeurs *Muridae* où le terme "northern highland" a été utilisé pour cette tranche altitudinale. La répartition des *Pandanus* des montagnes du Nord de Madagascar correspond relativement bien à la classification d'HUMBERT (1955), avec un fonds commun pour les altitudes moyennes (Sous-Domaine du Centre Nord) (e.g. *P. pseudobathiei*) et des espèces endémiques sur les divers sommets.

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

Fig. 1. – Carte régionale du nord de Madagascar montrant les quatre réserves actuelles. ***Au nord:*** la Montagne d'Ambre (MA: 1475 m) (au sud de Diégo-Suarez); ***à l'ouest:*** le massif de Manongarivo (A: Ansatrotro 1876 m) et le massif du Tsraratanana (T: Maromokotra: 2886 m); ***à l'est:*** le Marojejy (M: 2137 m); ***au sud-est:*** le massif de la péninsule de Masoala (à l'est de Maroantsetra dont le plus haut sommet est le Mont Ambohitsitondroina à 1224 m).





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

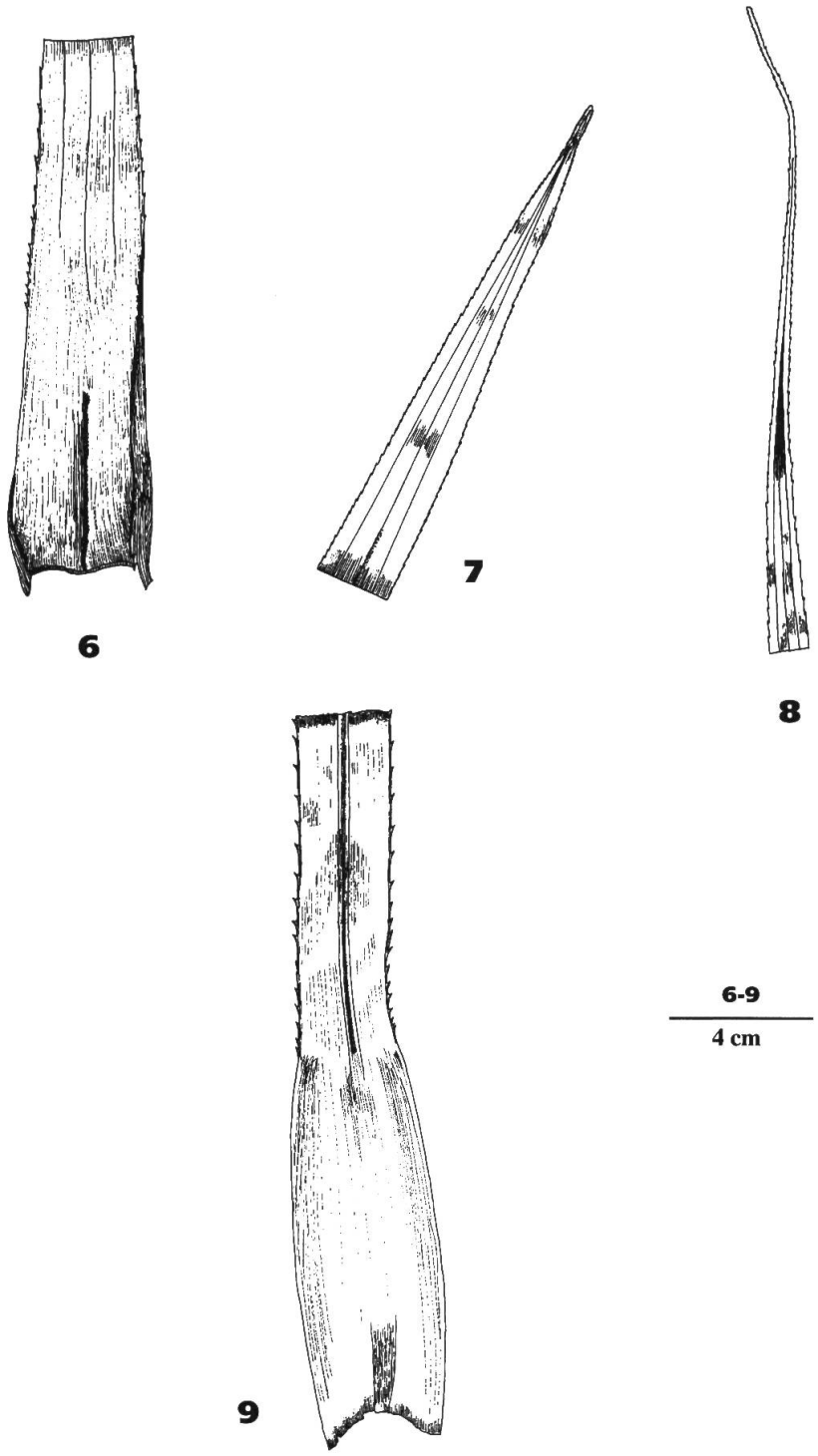


Fig. 6-9. – *Pandanus marojejicus* (**6-7**) et *P. kuepferi* (**8-9**). **6:** partie basale d'une feuille. **7:** partie apicale d'une feuille montrant son rétrécissement brusque. **8:** partie apicale d'une feuille montrant sa queue armée. **9:** partie basale d'une feuille.

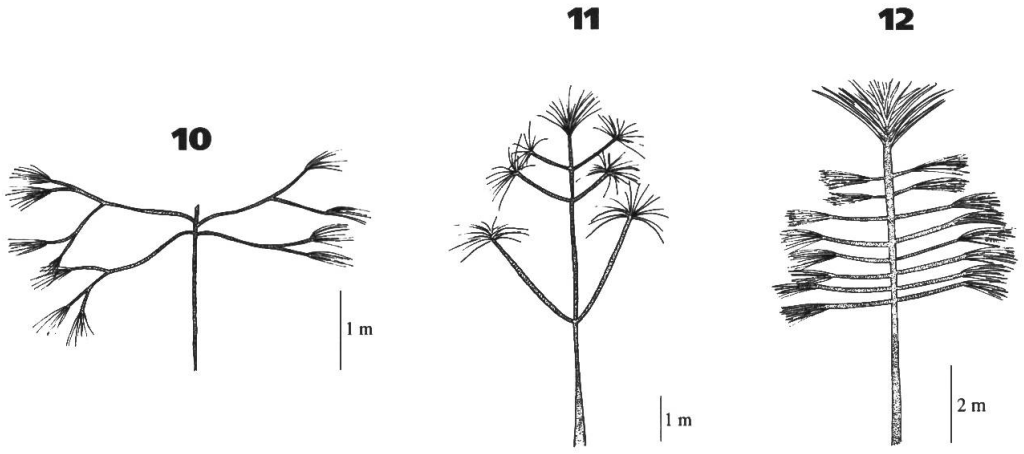


Fig. 10-12. – Architecture de trois espèces orophiles. **10:** *Pandanus pseudobathiei*. **11:** *P. kuepferi*. **12:** *P. alpestris*.

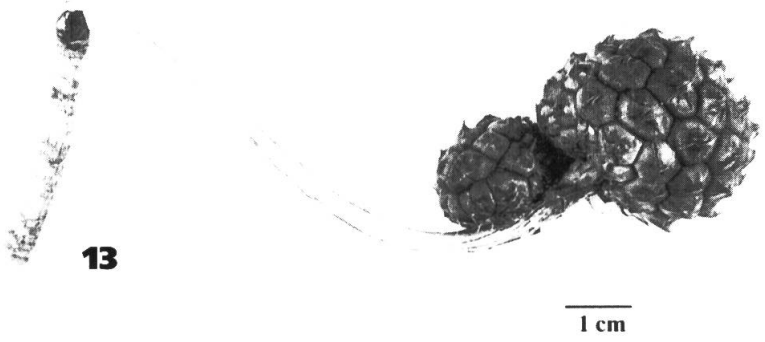


Fig. 13. – Infrutescence d'une espèce orophile. *Pandanus pseudobathiei* montrant son syncarpe terminal plus gros.

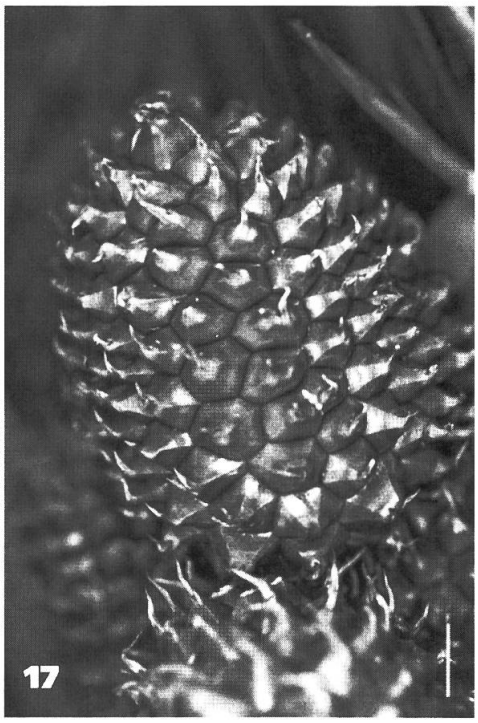


Fig. 14-17. – Architecture de deux jeunes arbres de la sect. *Acanthostyla* (**14-15**) et *P. marojejicus* (**16-17**). **14:** jeune *P. pseudobathiei* dans le massif du Tsaratanana [échelle = 30 cm]. **15:** jeune *P. marojejicus* montrant son dimorphisme folaire peu marqué [échelle = 50 cm]. **16:** infrutescence de *P. marojejicus*, montrant son pédoncule droit et ses syncarpes [échelle = 3 cm]. **17:** détail d'un syncarpe de *P. marojejicus* montrant ses stigmates spiniformes [échelle = 1 cm].

REMERCIEMENTS

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

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G. (1890). Further Contributions to the Flora of Madagascar. *J. Linn. Soc. Bot.* 25: 294-350.

CALLMANDER, M. W. & M. O. LAIVAO (sous presse). Biogeography and systematics of the Madagascan Pandanus (Pandanacaeae). *In:* GOODMAN, S. M. & J. P. BENSTEAD (eds.), *The natural history of Madagascar*.The University of Chicago Press,Chicago.

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.

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. *In:* GOODMAN, S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldenia : Zoology* ser. 2, 90: 163-200.

CORNET, A. & J.-L. GUILLAUMET (1976). Divisions floristiques et étages de végétation de Madagascar. *Cahiers ORSTOM, sér. Biol.* 11: 35-40.

HUMBERT, H. (1955). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *Ann. Biol.* ser. 3, 31: 195-204 + carte.

HUMBERT, H. (1965). Description des types de végétation. *In:* HUMBERT, H. & G. COURS DARNE, Notice de la carte, Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry* 6: 46-78.

HUYNH, K.-L. (1999). The genus Pandanus (Pandanaceae) in Madagascar part 4. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 122: 35-43.

HUYNH, K.-L. (2000). The genus Pandanus (Pandanaceae) in Madagascar part 5. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 123: 27-35.

JACQUES-FÉLIX, H. (1970). Contribution à l'étude des Umbellifloreae du Cameroun. *Adansonia* ser. 2, 10: 35-94.

KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & P. MORAT (1974). *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.

MARTELLI, U. (1933). Notizie sul sottogenere Vinsonia e la posizione sistematica del Pandanus spinifer. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Pisa Processi Verbali* 12: 55-57.

MARTELLI, U. & R. PICHI-SERMOLLI (1951). Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, B* 3: 1-175.

STONE, B. C. (1970). New and critical species of Pandanus from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.

WARBURG, O. (1900). Pandanaceae. *In:* ENGLER, A., *Pflanzenr.* 3: 1-99.

M. W. C. & M. O. L.: Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive, Case postale 2, CH-2007 Neuchâtel-7, e-mail: martin.callmander@unine.ch

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