Une nouvelle section du genre Pandanus (Pandanaceae) à Madagascar : Pandanus sect. Tridentistigma

Martin W. CALLMANDER, Sébastien WOHLHAUSER & Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive, Case Postale 2, 2007 Neuchâtel 7, Suisse. martin.callmander@unine.ch sebastien.wohlhauser@cjb.ville-ge.ch

RÉSUMÉ

MOTS-CLÉS

Pandanus,
Pandanaceae,
Tsaratanana,
systématique,
biogéographie,
Madagascar.

Une récente expédition dans le massif peu connu du Tsaratanana au nordouest de Madagascar a permis de décrire une nouvelle section (sect. *Tridentistigma*), taxonomiquement et biogéographiquement isolée au sein des *Pandanus* malgaches. Le stigmate, terminé par trois dents, est un caractère connu seulement du sous-genre indomalaysien *Rykia*. Avec les espèces montagnardes de la sect. *Acanthostyla*, c'est la deuxième section dont des membres se trouvent en haute altitude, dans les massifs du nord de Madagascar. Sa position systématique et biogéographique est discutée.

ABSTRACT

A new section of Pandanus (Pandanaceae) in Madagascar: Pandanus sect. Tridentistigma.

A recent expedition in the north-west Massif of Tsaratanana in Madagascar has allowed us to describe a new section (sect. *Tridentistigma*), taxonomically and biogeographically isolated in the Madagascan *Pandanus*. Its stigma is terminated by three teeth, a feature currently known only in the subgenus *Rykia* from Indomalaysia. This section is the second one growing at high altitude in the northern massif of Madagascar. Its systematic and biogeographic position is discussed.

KEY-WORDS

Pandanus, Pandanaceae, Tsaratanana, systematics, biogeography, Madagascar.

INTRODUCTION

Le massif du Tsaratanana se présente, dans le nord-ouest de Madagascar (Fig. 1), comme le reste d'un vaste ensemble volcanique démantelé par l'érosion (KOECHLIN et al. 1974). Les pentes

sont relativement abruptes dans la partie basse puis se terminent par un système complexe de crêtes pour aboutir en un vaste plateau dont le plus haut sommet, le Maromokotro s'élève au Nord à 2876 m. Le massif est couvert de forêts, exception faite de la haute dorsale qui a été

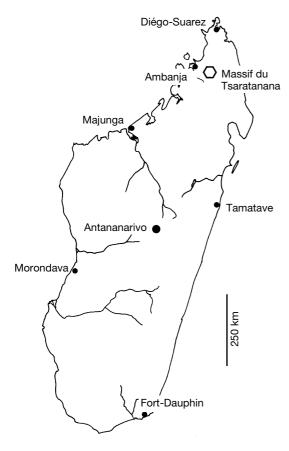


Fig. 1. — Carte de Madagascar montrant l'emplacement du massif du Tsaratanana au nord-ouest.

complètement brûlée lors des premières ascensions. Le pourtour du massif, au-dessous de 1000 m, a aussi été détruit par les tavy (défrichement pour la culture sur brûlis) et les feux de brousse, sauf dans le bassin de la Ramena au nord-ouest. Peu de botanistes ont récolté des plantes dans ce massif, beaucoup moins parcouru que son voisin de l'Est : le Marojejy. Seuls PERRIER DE LA BÂTHIE et HUMBERT ont ramené d'importantes collections au cours de la première moitié du siècle. Les espèces de Pandanus récoltées par Perrier de la Bâthie dans le massif du Tsaratanana et décrites par MARTELLI & PICHI-SERMOLLI (1951) englobent trois sections actuellement connues : sect. Souleyetia (P. tsaratanensis, P. longipes); sect. Mammillarisia (P. sambiranensis, P. mammilaris) jusqu'à la limite de la forêt à mousse; plus haut, jusqu'à 2100 m, les espèces de la sect. Acanthostyla (P. bathei, P. pseudobathei et P. alpestris). La récente mission de l'Université de Neuchâtel, réalisée en collaboration avec le Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, a permis la découverte de plusieurs espèces et la mise en évidence d'une nouvelle section : sect. Tridentistigma Callmander & Wohlhauser, sympatrique de la sect. Acanthostyla. L'identité et les affinités de cette nouvelle section et des deux espèces qui la composent sont discutées ici.

PANDANUS Parkinson sect. TRIDENTI-STIGMA Callmander & Wohlhauser, sect. nov.

Arbor dichotomis ramificationibus; infructescentia terminalis, pluribus syncarpiis preadita, unoquoque lanceolata et usque ad fructus maturitatem persistente bractea tecto; monolocularibus drupis; stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, super pileo positum. Folia parva linearia loriformia, alveolata vaginata.

TYPUS. — Pandanus tazoanii Callmander & Wohlhauser.

Arbre à ramification dichotomique, infrutescence terminale, plurisyncarpique à bractées lancéolées recouvrant les syncarpes, persistantes à maturité; drupes monoloculaires; stigmates à orientation oblique, à surface stigmatique incurvée, terminés par trois (voire deux) dents, surélevés par rapport au pileus, feuille ensiforme à gaine alvéolée — Figs. 2-6.

Pandanus tazoanii Callmander & Wohlhauser, sp. nov.

Arbor 3-4 m alta, dichotomis ramificationibus, 4 cm diametro, radicibus gralliformibus usque ad 10-15 cm super trunci basem nascentibus. Folia parva linearia loriformia c. 122-125 cm longa et 3,5 cm in medio, 3 cm propre vaginam. Infructescentia polysyncarpia terminalia, 5-6 syncarpium, syncarpio 4 cm longo, 4 cm lato, subgloboso, c. 60-70 drupis composito. Drupae maturitae connatae in syncarpio, 15-20 mm longae, 12 mm latae, 8-10 mm crassae; pyramidales, 5-6 mm altae, stigmatibus 1, stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, 2-3 mm super pileo positum; endocarpio 5-8 mm lato in axe, 5-7 mm lato in tertia supera ibi

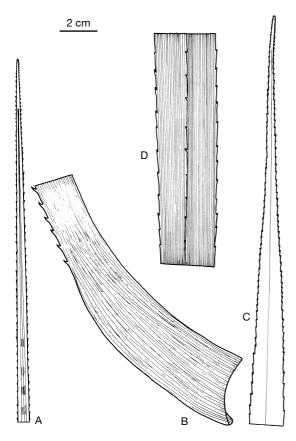


Fig. 2. — *Pandanus maromokotrensis* (A-B) et *P. tazoanii* (C-D): **A**, partie apicale de la feuille montrant la face abaxiale; **B**, moitié de la partie basale d'une feuille pliée le long de la nervure médiane, montrant la face adaxiale; **C**, partie apicale d'une feuille montrant la face abaxiale; **D**, partie médiane d'une feuille montrant la face abaxiale à veines longitudinales visibles.

latissimo, apice 4-6 mm a basi stigmatum distanti; loculis seminalibus ovoideis, 5-8 mm altis, 3-5 mm latis in apice, 1-3 mm in basi, parietibus lateralibus usque ad drupae limitem extendentibus, de loculorum seminalium apice versus basem aeque minuentibus; mesocarpium inferius et superius fibrosum.

TYPUS. — Callmander & Wohlhauser MO145, Madagascar, Réserve Intégrale n° IV, massif du Tsaratanana, sur une crête orientée au sud-ouest, 14°05'48"S, 48°62'00"E, altitude 1800 m, 6 déc. 1999 (holo-, NEU; iso-, G, P, TAN).

Arbre haut de 3-4 m, à tronc ramifié de 4 cm de diamètre possédant des racines échasses partant à 10-15 cm de la base du tronc. Feuilles ensi-

formes de 122-125 cm de longueur, 3,5 cm de largeur au milieu du limbe, 3 cm près de la gaine, abruptement rétrécie dans sa partie apicale; limbe à l'état sec coriace dans les deux-tiers inférieurs, subcoriace dans le tiers terminal, formant un « M » étalé dans la partie médiane jusqu'à 5 cm de l'apex ; à plis latéraux inermes ; à veines longitudinales et tranversales visibles sur les deux faces, saillantes dans le tiers inférieur de la face adaxiale ; épines brunes à l'état sec dans le tiers inférieur, de la même couleur que le limbe dans le reste; épines marginales présentes, de 10-11 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, introrses, se rapprochant du limbe vers l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 2-3 mm de long avec un espacement de 5-15 mm, 1,5-2 mm de long avec un espacement de 8-12 mm dans le tiers moyen, 0,5-1 mm de long avec un espacement de 2-4 mm dans le tiers supérieur ; épines costales présentes à partir de 35 cm jusqu'à l'apex, antrorses, plus courtes que les épines marginales de même niveau mais à espacement égal; gaine 8-8,5 cm de longueur, large de 5-5,5 cm à la base et 3 cm à l'apex, jaunâtre à l'état sec sur les deux faces, à la face adaxiale densément alvéolée dans les deux-tiers inférieurs et aux veines longitudinales visibles et saillantes dans la partie médiane des deux-tiers supérieurs de la face abaxiale; stomates abaxiaux de la classe IIe (selon HUYNH 1974), face abaxiale zonée, chlorenchyme abaxial et adaxial continu, fibres réparties de façon non sélective; infrutescence terminale, plurisyncarpique, 5-6 syncarpes; syncarpe 3 cm de largeur, 4 cm de hauteur, subglobuleux, à section transversale légèrement trigone, le syncarpe terminal 5×5 cm, globuleux, composé de 60-70 drupes environ ; pédoncule de 16-18 cm de longueur, 1,5 cm de largeur à l'apex, 1 cm au milieu, droit et trigone ; neuf bractées lancéolées, les 3 premières depuis la base du pédoncule n'entourent pas de syncarpes et très longuement acuminées, les dernières lancéolées acuminées, première bractée à 4 cm de la base du pédoncule, longue de 75 cm, nervure médiane armée, à partir de 9 cm de la base et jusqu'au sommet, d'épines plus espacées que les épines marginales de même niveau, épines marginales à partir de 9 cm de la base arrangées de façon dense jusqu'à l'apex ; drupes connées à maturité dans le syncarpe; drupe de 15-20 mm de longueur,



Fig. 3. — **Pandanus tazoanii** (A, B) et **P. maromokotrensis** (C) : **A**, partie basale d'une feuille, montrant la gaine abaxiale alvéolée ; **B**, architecture montrant la ramification dichotomique et l'infrutescence cachée par la touffe terminale de feuilles ; **C**, architecture montrant la ramification dichotomique.

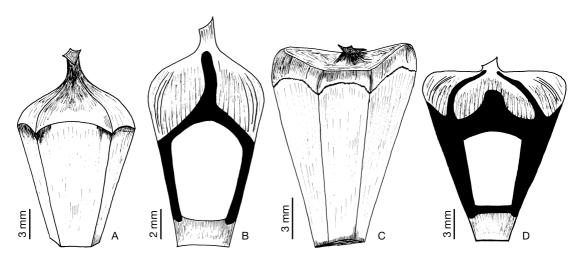


Fig. 4. — *Pandanus tazoanii* (A, B) et *P. maromokotrensis* (C, D) : **A, C**, drupe en vue latérale, montrant la forme du pileus, le stigmate et la surface stigmatique (pointillé) ; **B, D,** coupe longitudinale d'une drupe, passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (noir) et le mésocarpe (hachuré).

12 mm de largeur, 8-10 mm d'épaisseur ; pileus pyramidal, de 5-6 mm de hauteur ; 1 stigmate, à surface stigmatique oblique tridentée, surélevé de 2-3 mm par un prolongement du pileus ; endo-

carpe de 5-8 mm de longueur axiale, 5-7 mm de largeur dans le tiers supérieur où il est le plus large, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, prolongé vers le stigmate dans sa partie

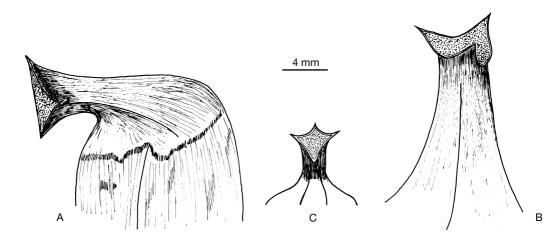


Fig. 5. — A-C, détail de différentes formes de stigmate existant chez Pandanus tazoanii, type de la sect. Tridentistigma.

apicale; loge séminale ovoïde, de 5-8 mm de hauteur et 3-5 mm de largeur dans sa partie apicale, 1-3 mm dans sa partie basale, à apex distant de 4-6 mm de la base des stigmates, à base distante de 2-4 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 1 mm de hauteur, à parois latérales endocarpiques s'étendant jusqu'à la limite de la drupe, rétrécies uniformément de l'apex des loges séminales vers la base; mésocarpe inférieur et supérieur fibreux.

Le nom de cette espèce provient du malgache « tazoa » (crête), en rapport avec l'écologie de cette espèce, poussant essentiellement sur les crêtes. Le nom de l'espèce se prononce littéralement « tazouanii ».

Pandanus maromokotrensis Callmander & Wohlhauser, sp. nov.

Arbor 2-2,5 m alta, dichotomis ramificationibus, 4 cm diametro, radicibus gralliformibus usque ad 10 cm super trunci basem nascentibus. Folia parva linearia loriformia c. 100-105 cm longa et 2,3-2,4 cm in medio, 3 cm propre vaginam. Infructescentia polysyncarpia terminalia, 5 syncarpium, syncarpio 4 cm longo, 3 cm lato, subglobosum, c. 35 drupis composito. Drupae maturitae connatae in syncarpio, 14 mm longae, 12 mm latae, 8 mm crassae; plano pileo, 3 mm alto, stigmatibus 1 raro 2, stigma inclinatum, incurvata, in 3 (2) dentes terminans pagina, 1 mm super pileo positum; endocarpio 8 mm lato in axe, 10 mm lato in tertia supera ibi latissimo, cuspides cingens, apice 2 mm a basi stigmatum dis-

tanti; loculis seminalibus subrectangularis, 5-8 mm alto, 3-5 mm lata in apice, 1-3 mm in basi, parietibus lateralibus usque ad drupae limitem extendentibus, de loculorum seminalium apice versus basem aeque minuentibus; mesocarpium inferius et superius fibrosum.

TYPUS. — Callmander & Wohlhauser M141, Madagascar, Réserve Intégrale n° IV, massif du Tsaratanana, sur pente dans la forêt dense, 14°03'09"S, 48°56'23"E, altitude 1750 m, 29 nov. 1999 (holo-, NEU; iso-, G, P, TAN).

Arbre haut de 2-2,5 m, à tronc ramifié de 4 cm de diamètre possédant des racines échasses partant à 10 cm de la base du tronc ; feuilles ensiformes de 100-105 cm de longueur, 2,3-2,4 cm de largeur au milieu du limbe, 3 cm près de la gaine, progressivement rétrécies du milieu jusqu'à la partie apicale; limbe à l'état sec coriace à la base et dans la partie inférieure, subcoriace dans la partie supérieure, formant un « M » étalé de la partie médiane jusqu'à 8 cm de l'apex ; à plis latéraux inermes; à veines longitudinales visibles sur les deux faces, à veines transversales discernables sur les deux faces ; épines de la même couleur que le limbe à l'état sec ; épines marginales présentes de 10-11 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, antrorses, s'orientant de plus en plus vers le limbe en allant vers l'apex, atteignant dans le tiers inférieur 1 mm de long avec un espacement de 10-15 mm, dans le tiers moyen 0,5-1 mm de long avec un espacement de 3-5 mm, dans le tiers

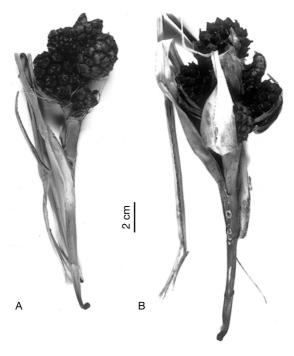


Fig 6. — **Pandanus maromokotrensis** (A) et **P. tazoanii** (B) : infrutescences montrant la macromorphologie et la forme des syncarpes.

supérieur 0,3 mm de long avec un espacement de 1-2 mm; épines costales présentes à partir de 40 cm jusqu'à l'apex, introrses, beaucoup plus courtes, mais à espacement égal, que les épines marginales de même niveau; gaine 9 cm de longueur, large de 4 cm à la base et 3 cm à l'apex, jaunâtre à l'état sec à la face ventrale, plus foncée à la face dorsale, à la face adaxiale faiblement alvéolée et aux veines visibles; à la face abaxiale non-alvéolée, aux veines saillantes dans les deux tiers supérieurs ; stomates abaxiaux de la classe IIe (selon HUYNH 1974), face abaxiale zonée, chlorenchyme abaxial et adaxial continu, fibres réparties de façon non sélective ; infrutescences terminales, plurisyncarpiques; syncarpe 3 cm de largeur, 4 cm de hauteur, subglobuleux, à section tranversale subcirculaire, composé de 35 drupes environ ; pédoncule de 17 cm de longueur, 1,2 cm de largeur à l'apex, 0,8 cm au milieu, droit et trigone. Drupes connées à maturité, de 14 mm de longueur, 11 mm de largeur, 7 mm d'épaisseur ; pileus plat, de 3 mm de hauteur, 1 stigmate, rarement 2, à surface stigmatique légèrement incurvée (bi-) tridentée à orientation oblique par rapport à la surface du pileus, surélevé de 1 mm par rapport à celui-ci ; endocarpe de 7-8 mm de longueur axiale, 10 mm de largeur dans le tiers supérieur où il est le plus large, à apex distant de 2 mm de la base des stigmates, prolongé par deux cuspides dans sa partie apicale ; loges séminales subrectangulaires de 4-5 mm de hauteur et 6 mm de largeur dans sa partie apicale, 3-4 mm dans sa partie basale, à apex distant de 5-6 mm de la base des stigmates, à base distante de 4 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 1 mm de hauteur, à parois latérales endocarpiques s'étendant jusqu'à la limite de la drupe rétrécie progressivement de l'apex des loges séminales vers la base ; mésocarpe inférieur et supérieur richement fibreux.

Cette espèce est nommée d'après le plus haut sommet du massif, le Maromokotro qui culmine à 2876 m. Le nom de l'espèce se prononce littéralement « maroumoukoutchensis ».

IDENTITÉ DE LA SECT. TRIDENTISTIGMA

Le stigmate, caractère très important de la systématique des Pandanaceae, distingue tout de suite P. tazoanii et P. maromokotrensis de toutes les autres espèces de Pandanus malgaches à infrutescence plurisyncarpique. Certes, certains caractères (ramification dichotomique, plurisyncarpie) sont propres à certaines sections malgaches mais les stigmates terminés par trois dents, ne se retrouvent pas dans les autres espèces connues de l'île (Fig. 5). Une seule espèce malgache de la sous-section monospécifique Monocarpi (sect. Dauphinensia) possède des stigmates qui pourraient être rapprochés de la nouvelle section. STONE (1974) les décrit comme « often compressedcylindric and (...) oblique forward slant somewhat resemble a tongue ». Mais ses stigmates ne sont jamais terminés par des dents ; de plus, la forme allongée des syncarpes ainsi que leur nombre élevé (jusqu'à 16) sont caractéristiques de cette espèce alors que le sect. *Tridendistigma* possède des syncarpes subglobuleux au nombre maximum de 6 par infrutescence; la dimension (1600 × 14 cm) et la forme de la feuille (auricule très marquée à la

base) de P. linguiformis (sect. Dauphinensia) sont autant de critères qui différencient ces deux sections. En effet, les feuilles de la sect. Tridentistigma sont moins larges (max. 3,5 cm) et surtout ne forment pas une auricule très marquée à leur base (comparer STONE 1974 : 539, fig. 30] et Fig. 3A). De plus, du point de vue micromorphologique, la subsect. Monocarpi possède des tissus très différents de ceux de la nouvelle section. En effet, la zonation nulle de la face abaxiale de sa feuille et de ses cellules non-stomatiques, relevant exclusivement de la sous-classe IIc d'après la classification de HUYNH (1974), sont des caractères qui distinguent nettement la soussect. Monocarpi et la sect. Tridentistigma (HUYNH 1979a,b).

De tels stigmates sont comparables à ceux de certaines espèces du sous-genre Rykia, spécialement celles de la petite section Asterodontia croissant dans la région du Plateau des Sunda (STONE 1975). La drupe uniloculaire de la sect. Asterodontia (St. John 1963: 342, fig. 180-181), possédant un stigmate oblique terminé par plusieurs dents (STONE 1969 : 116, fig. 2), semble comparable à la nouvelle section. Au niveau de la micromorphologie foliaire, la nouvelle section possède une face adaxiale zonée, un chlorenchyme axial et abaxial continu qui sont aussi caractéristiques de la sect. Asterodontia (HUYNH 1975); ses stomates possèdent des papilles simples de la classe I selon la classification de HUYNH (1974). Ceux de la nouvelle section sont de la classe IIe, mais leurs papilles ne sont pas ramifiées et il n'y a donc pas une vraie barrière d'affinité entre ces deux classes (HUYNH 1974). On ne peut donc pas réellement trancher la question de l'appartenance de ces deux espèces aux sous-genres Vinsonia ou Rykia au regard des données micromorphologiques. L'infrutescence de P. stelliger, type de la sect. Asterodontia, possède des stigmates et des drupes caractérisés par une morphologie différente de celle de la sect. Tridentistigma. En effet, les stigmates nettement plus grand n'ont pas la même orientation (comparer St. John 1963: 342, fig. 180 et Fig. 5); ses syncarpes globuleux (ST. JOHN 1963: 343, fig. 181), au sommet d'un court pédoncule, et la feuille distinguent ces deux sections. Malheureusement, la fleur mâle de la sect.



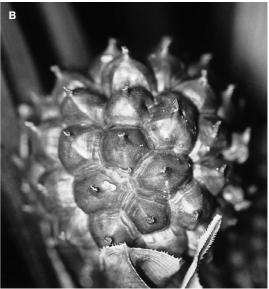


Fig 7. — *Pandanus maromokotrensis* (A) et *P. tazoanii* (B): **A**, infrutescence montrant sa position terminale et les feuilles de la touffe terminale (échelle = 3 cm); **B**, détail du syncarpe terminal montrant sa forme globuleuse et ses stigmates surélevés.

Tridentistigma reste inconnue et d'autres affinités avec cette section malaysienne ne peuvent être vérifiées.

Il faut souligner ici l'endémicité des *Pandanus* malgaches : certaines espèces (*P. platyphyllus*, *P. rollotii*) avaient été placées par STONE (1970) dans le sous-genre *Lophostigma* mais les caractères

micromorphologiques et macromorphologiques de la fleur mâle ont conduit K.-L. HUYNH (1979a) à les remettre dans le sous-genre Vinsonia en créant des sections monospécifiques. *Pandanus* maromokotrensis et P. tazoanii ne trouvent leur place dans aucune section actuellement connue à Madagascar pour les raisons mentionnées plus haut. Leur isolement au sein des Pandanus malgaches justifie la description d'une nouvelle section pour ces deux espèces. Leur place dans le sous-genre Vinsonia n'est pas démontrée ici avec certitude, mais il faut souligner que l'ensemble des caractères de ces deux espèces, ne sont pas étrangers au très polymorphique sous-genre Vinsonia. Des stomates à papilles non-ramifiées, des drupes uniloculaires, une infrutescence polysyncarpique et une ramification dichotomique (Fig. 3B,C) sont, en effet, des caractères présents dans d'autres espèces malgaches appartenant tous au sous-genre Vinsonia. Ils semblent tout de même trouver leur place naturelle dans le sousgenre Vinsonia, même si seule la découverte de la fleur mâle permettrait de le faire avec certitude.

Les deux espèces qui forment la sect. Tridentistigma sont proches d'un point de vue macromorphologique, mais certains caractères permettent de les séparer sans ambiguïté.

— Pandanus tazoanii: possède une drupe à pileus convexe, de forme pyramidale et ses côtés se rejoignent pour former un prolongement de celui-ci, ce qui a pour conséquence un surélèvement net (de 2-3 mm) du stigmate par rapport à sa surface (Fig. 4A); feuille mesurant 125 cm à maturité, fortement alvéolée dans sa partie basale (Fig. 3A), abruptement rétrécie à l'apex (Fig. 2C); syncarpes subglobuleux voire même globuleux (Figs. 6B, 7B) et possédant 70 drupes; endocarpe prolongé vers le stigmate dans la partie apicale; loge séminale ovoïde (Fig. 4B).

— Pandanus maromokotrensis: le pileus est plutôt plat voire même concave (Fig. 4C) et le stigmate n'est surélevé que de 1 mm par rapport à celui-ci; feuille plus petite (105 cm à maturité), nettement moins alvéolée dans sa partie basale (Fig. 2B) et rétrécie de façon uniforme à l'apex (Fig. 2A); syncarpes subglobuleux et drupes moins nombreuses, 35 environ (Fig. 6A); endocarpe non prolongé dans sa partie apicale; loge subrectangulaire (Fig. 4D).

L'ensemble de ces caractères discriminants nous a permis de justifier la séparation de ces deux spécimens en deux espèces distinctes.

DISCUSSION

L'écologie de ces deux espèces est intéressante car elles sont présentes entre 1400-1800 m, une strate où jusqu'à présent nous ne connaissions que des représentants de la sect. Acanthostyla. Pandanus tazoani est lié aux crêtes, en bordure des zones ouvertes où dominent les sphaignes et où la strate arbustive est riche en Erica sp. Pandanus maromokotrensis croît là où la forêt est plus fermée, où le sous-bois est riche en graminées, dans la zone de transition qui mène à la végétation des crêtes riches en bambous (Arundinaria madagascariensis). Les Pandanus de la section Acanthostyla qui poussent aussi à ces altitudes font partie de la strate arborescente (ils dépassent souvent 10-14 m); la forêt est plus dense et la fûtaie est constituée de grands Palmiers: Marojejia spp., Dypsis spp. Ils croissent d'ailleurs bien plus haut que les individus rattachés à la nouvelle section, jusqu'à la limite de la forêt qui borde les plateaux du sommet du Maromokotro.

La nouvelle section est la deuxième section à avoir des représentants au-dessus de 1700 m à Madagascar. Son isolement taxonomique au sein des Pandanus malgaches est intéressant à noter. La surface souvent restreinte des aires de répartition des espèces orophiles ainsi que le morcellement actuel de ces forêts leur confèrent un statut relictuel. De plus, leurs affinités, souvent extramalgaches, leurs donnent un caractère allogène (HUMBERT 1928a). En effet, beaucoup d'orophiles semblent plutôt apparentés aux espèces des montagnes africaines qu'aux espèces malgaches (HUMBERT 1928b). Les Pandanus de la sect. Acanthostyla se rencontrent dans tous les domaines phytogéographiques de l'île et semblent liés à une dérive récente. Le grand nombre d'espèces endémiques de chaque massif le confirme : ces espèces ne semblent s'être différenciées que récemment. Par contre, la sect. Tridentistigma fait sûrement partie de ces espèces que HUMBERT a nommé allogènes (1928a). Cette

section se place près des sections monospécifiques dont les origines restent obscures (sect. Rykiella, Phenops, Platyphylla). La fleur mâle a permis de rattacher ces espèces au sous-genre Vinsonia mais elles restent isolées au sein des Pandanus malgaches. Comme la nouvelle section, ces sections possèdent des drupes uniloculaires. La découverte de la fleur mâle de la sect. *Tridentistigma* permettra de mieux comprendre son isolement taxonomique et biogéographique au sein des *Pandanus* de la Grande Ile. La présence dans le massif du Tsaratanana d'une section probablement relictuelle à affinités indomalaysiennes n'est pas surprenante; c'est dans ces forêts que l'on trouve, par exemple, le genre Ascarina dont Ascarina coursii (Humb. & Cap.) Leroy & Jérémie est la seule espèce de ce genre de Chloranthaceae en dehors du Pacifique Sud (Malaisie, Polynésie, Nouvelle-Calédonie et Nouvelle-Zélande).

Remerciements

Nous tenons à remercier M. le Prof. Philippe KÜPFER grâce auquel les missions à Madagascar ont été possibles; le Dr. Kim-Lang HUYNH qui nous a prodigué ses précieux conseils; Mme Élisette RAHELIVOLOLONA et le Parc Zoologique de Tsimbazaza (Antananarivo) pour leur aide à Madagascar; M. Philippe CHASSOT pour son assistance dans la rédaction des diagnoses latines, ainsi que M. Ernest FORTIS pour son assistance technique. Notre gratitude s'adresse également au personnel des Herbiers de Genève, Paris, Florence et Antananarivo dont l'accueil et la bienveillance ont grandement facilité la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

HUMBERT H. 1928a. — Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéo.* 2 : 195-220.

- HUMBERT H. 1928b. Végétation des hautes montagnes de Madagascar (suite). *C. R. Soc. Biogéo.* 31 : 84-87.
- HUYNH K.-L. 1974. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 190-256.
- HUYNH K.-L. 1975. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. II. Le sous-genre *Rykia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 95 : 106-148.
- HUYNH K.-L. 1979a. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 1. Partie Systématique. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 2. Considérations sur le subg. *Vinsonia*. *Bot. Jahrb. Syst.* 100: 473-517.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT Ph. 1974. Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer, Vaduz.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. Les Pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, *B* 3 : 1-175.
- ST. JOHN H. 1963. Revision of the genus *Pandanus* Stickman, Part 15 Malayan Species Described by H.N. Ridley. *Pacific Sci.* 17: 329-360.
- STONE B.C. 1969. Studies in Malesian Pandanaceae IV. A revision of *Asterostigma* and *Asterodentia*, two sections of the genus *Pandanus*. Fed. Mus. J. 12 (1967): 111-116
- STONE B.C. 1970. New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618
- STONE B.C. 1974. Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 94: 459-540.
- STONE B.C. 1975. On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *C. R. Soc. Biogéo.* 458: 69-90.

Manuscrit reçu le 21 septembre 2000 ; version révisée acceptée le 19 janvier 2001.