

# Révision du genre *Cyathea* sect. *Gymnosphaera* (Cyatheaceae) à Madagascar et aux Comores

France RAKOTONDRAINIBE

Laboratoire de Biologie et évolution des plantes vasculaires,  
École Pratique des Hautes Etudes,  
Muséum national d'Histoire naturelle,  
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.  
rakotond@mnhn.fr

Danielle LOBREAU-CALLEN

CNRS et EPHE, Laboratoire de Phanérogamie,  
Muséum national d'Histoire naturelle,  
16 rue Buffon, 75005 Paris, France.  
arbor@mnhn.fr

## RÉSUMÉ

L'étude des spécimens de Cyatheaceae récoltés à Madagascar et aux Comores depuis la parution des travaux de TARDIEU-BLOT (1951a) ainsi que l'observation *in situ* de nombreux individus permettent de présenter une révision de la section *Gymnosphaera* du genre *Cyathea* (selon la classification de HOLTUM) pour cette région. Sept taxons (5 espèces et 2 variétés) sont reconnus ; deux combinaisons nouvelles et un statut nouveau sont établis ; une nouvelle variété est décrite sous *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.

## MOTS CLÉS

Cyatheaceae,  
*Cyathea*,  
*Gymnosphaera*,  
Madagascar,  
Comores.

## ABSTRACT

*Revision of the genus Cyathea sect. Gymnosphaera (Cyatheaceae) in Madagascar and the Comoro Islands.*

Based on the study of specimens of Cyatheaceae collected from Madagascar and the Comoro Islands since the publication of the Flore de Madagascar et des Comores (TARDIEU-BLOT 1951a) as well as the observation *in situ* of many individuals, a revision is presented of *Cyathea* sect. *Gymnosphaera* as defined in HOLTUM's classification. Seven taxa (5 species and 2 varieties) are recognized; two new combinations and a new status are established, and a new variety is described under *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.

## KEY WORDS

Cyatheaceae,  
*Cyathea*,  
*Gymnosphaera*,  
Madagascar,  
Comoro Islands.

## INTRODUCTION

La section *Gymnosphaera* Blume du genre *Cyathea* J.E. Smith regroupe les espèces possédant des axes (pétiole, rachis, costac et costulae) brun foncé ou brun violacé, non pubescents à la face inférieure, des frondes fertiles et stériles plus ou moins dimorphes avec les segments fertiles souvent contractés, la présence fréquente à la base des pétioles de pennes réduites à segments plus ou moins filiformes (aphlébies) et des sores exindusiés (HOLTUM 1963, 1981; HOLTUM & EDWARDS 1983). Cette section *Gymnosphaera* est largement représentée dans l'Asie continentale du Sud-Est et dans la Région Malaise d'où est originaire l'espèce-type, *Cyathea glabra* (Blume) Copel. Elle est également présente dans le nord-est de l'Australie, à Fidji et en Nouvelle-Zélande. Trois espèces sont connues en Afrique continentale, six à Madagascar et aux Comores et une au Sri-Lanka (HOLTUM 1963, 1981). La section n'est représentée dans le Nouveau Monde que par une seule espèce connue à ce jour, *Cyathea salvinii* (Hook.) Domin, présente au Mexique et au Guatemala (HOLTUM 1963, 1981; TRYON & TRYON 1982). Tous ces taxons se rencontrent dans les sous-bois ombragés des forêts humides et ne colonisent généralement pas les milieux ouverts (HOLTUM 1963 : 116, et obs. pers.).

## POSITION TAXONOMIQUE DE *GYMNOSPHAERA* BLUME

La délimitation des taxons (familles, genres et divisions infra-génériques) constitue un problème permanent chez les Prétidophytes. La famille des Cyatheaceae ne fait pas exception (Tableau 1).

La division initiale des Cyatheaceae en trois genres *Cyathea* J.E. Smith, *Hemitelia* R. Br. et *Alsophila* R. Br. basée sur la forme de l'indusie (complète, partielle ou absente) (CHRISTENSEN 1905) a été progressivement abandonnée. COPELAND (1947) — en s'appuyant sur la présence ou l'absence de l'indusie, la division du limbe et la couleur des axes — divise la famille en 5 genres. HOLTUM, dans sa révision des Cyatheaceae de la Région Malaise (1963), d'Australie et du Pacifique (1964), de l'Asie (1965), ne retient que le seul genre *Cyathea* qu'il

subdivise — d'après la structure des écailles du pétiole (HOLTUM 1957) et d'autres caractères annexes — en deux sous-genres, *Cyathea* et *Sphaeropteris* (Bernh.) Holttum. Dans le cadre d'une étude centrée sur les espèces américaines, TRYON (1970) remet en question la classification de HOLTUM et propose une division des Cyatheaceae en six genres définis à partir des caractères morphologiques suivants : la structure des écailles de la base du pétiole, la présence ou l'absence d'indusie, le type de nervation du limbe. LELLINGER (1987) regroupe certains genres définis par TRYON et propose une nouvelle division de la famille en quatre genres.

Ainsi, comme le montre le Tableau 1, le taxon « *Gymnosphaera* » est d'abord traité au rang de genre par COPELAND (1947), puis de section du sous-genre *Cyathea* par HOLTUM (1963, 1964, 1965). Plus récemment, il a été inclus dans le genre *Alsophila* défini par TRYON (1970) et LELLINGER (1987) ou dans la sous-section *Alsophila* du genre *Cyathea* délimitée par HOLTUM & EDWARDS (1983).

Quel que soit le type de classification retenu, les espèces appartenant au taxon « *Gymnosphaera* » représentent un groupe morphologiquement cohérent, défini par la combinaison de trois caractères constants : la couleur sombre des axes (brun foncé à brun violacé), l'absence de pubescence à la face inférieure des axes et les sores exindusiés (HOLTUM 1981 : 464). Cet ensemble d'espèces ne peut cependant pas constituer à lui seul un genre. En effet, des cas d'hybridation entre *Cyathea salvinii* (Hook.) Domin qui appartient au groupe *Gymnosphaera* et des espèces de la sous-section *Nephelea* sont signalés par CONANT & COOPER-DRIVER (1980); le genre *Gymnosphaera* défini par COPELAND (1947) a un sens plus large et inclut des espèces du sous-genre *Sphaeropteris* dont le seul caractère commun aux espèces du groupe est d'avoir des sores exindusiés.

L'objet de cette étude est la révision taxonomique des espèces de Madagascar et des Comores appartenant au taxon *Gymnosphaera*. Ainsi, dans ce cadre régional et dans le seul but de bien délimiter le groupe d'espèces auquel nous nous intéressons, nous adoptons la classification de

TABLEAU 1. — Divisions génériques et infra-génériques de la famille des Cyatheaceae [en accord avec KRAMER (1990), les genres *Metaxya* et *Lophosoria* sont exclus de la famille].

CHRISTENSEN (1905)	COPELAND (1947)	HOLTUM (1963, 1964, 1965)	TRYON (1970) TRYON & TRYON (1982)	HOLTUM & EDWARDS (1983)	LELLINGER (1987)
<b>GENRES</b> 1. <i>Cyathea</i> J.E. Smith  2. <i>Hemitelia</i> R. Br.  3. <i>Alsophila</i> R. Br.  ( <i>Gymnosphaera</i> incl.)	<b>GENRES</b> 1. <i>Cyathea</i> J.E. Smith ( <i>Sphaeropteris</i> , <i>Hemitelia</i> p.p., <i>Alsophila</i> incl.)  2. <i>Trichopteris</i> Presl  3. <i>Cnemidaria</i> Presl ( <i>Hemitelia</i> p.p. incl.)  (4. <i>Gymnosphaera</i> Blume ( <i>Sphaeropteris</i> p.p. incl.)  5. <i>Schizocaena</i> J.E. Smith	<b>GENRE</b> 1. <i>Cyathea</i> J.E. Smith  SOUS-GENRES 1'. <i>Cyathea</i> Sect. <i>Cyathea</i>  (Sect. <i>Gymnosphaera</i> )  2'. <i>Sphaeropteris</i> Sect. <i>Sphaeropteris</i> Sect. <i>Shizocaena</i>	<b>GENRES</b> 1. <i>Sphaeropteris</i> Bernh. ( <i>Schizocaena</i> et <i>Cyathea insignis</i> D.C. Eaton incl.)  2. <i>Alsophila</i> R. Br.  ( <i>Gymnosphaera</i> et <i>Cyathea</i> p.p. incl.)  3. <i>Nephelea</i> R.M. Tryon  4. <i>Trichopteris</i> Presl  5. <i>Cyathea</i> J.E. Smith ( <i>Hemitelia</i> incl.)  6. <i>Cnemidaria</i> C. Presl	<b>GENRE</b> 1. <i>Cyathea</i> J.E. Smith  SOUS-GENRES 1'. <i>Cyathea</i> Sect. <i>Cyathea</i> Sect. <i>Alsophila</i> S. Sect. <i>Alsophila</i>  ( <i>Gymnosphaera</i> incl.)  S. Sect. <i>Nephelea</i>  2'. <i>Sphaeropteris</i> Sect. <i>Sphaeropteris</i> Sect. <i>Schizocaena</i>	<b>GENRES</b> 1. <i>Sphaeropteris</i>  2. <i>Alsophila</i> ( <i>Nephelea</i> , <i>Cyathea</i> p.p. et <i>Gymnosphaera</i> incl.)  3. <i>Cyathea</i> ( <i>Trichopteris</i> et <i>Sphaeropteris</i> p.p. incl.)  4. <i>Cnemidaria</i>

HOLTUM (1963-1965) qui reconnaît la section *Gymnosphaera* au sein du sous-genre *Cyathea*.

**LA SECTION GYMNOSPHAERA BLUME À MADAGASCAR ET AUX COMORES**

CHRISTENSEN (1932 : 37) a souligné les difficultés à définir des critères distinctifs entre les espèces malgaches de la section *Gymnosphaera* : « The species are extremely closely related, and I did not succeed to find good discriminating characters for most of them... ». En effet, comme il a été déjà noté dans l'introduction, les caractères morphologiques communs à toutes ces espèces sont nombreux. En outre, certains caractères, tels que le degré de découpeure du limbe ou le degré du dimorphisme des pinnules stériles et fertiles, présentent une variabilité intra-spécifique importante. Enfin, les spécimens conservés dans les collections sont souvent incomplets ; le pétiole — et donc ses écailles dont la morphologie est déterminante — est par exemple souvent absent sur les anciennes récoltes. CHRISTENSEN (1932) reconnaît cependant 4 espèces pour Madagascar : *Alsophila poolii* C. Chr., *A. boivinii* Mett. ex Ettingsh., *A. castanea* Baker et *A. madagascarica* Bonap. À partir des récoltes de HUMBERT, TARDIEU-BLOT (1941, 1951b) décrit quatre nouvelles espèces : *A. andohahelensis* Tardieu, *A. coursii* Tardieu, *A. melanotricha* Tardieu, *Gymnosphaera alticola* Tardieu, et établit la synonymie de *Alsophila castanea* avec *Gymnosphaera boivinii* (TARDIEU-BLOT 1951a). *Alsophila poolii* n'est pas mentionné dans la Flore de Madagascar et des Comores (TARDIEU-BLOT 1951a).

Toutefois, le spécimen *Humbert & Swingle 1870* (P!) cité par CHRISTENSEN (1932) dans le matériel étudié d'*Alsophila poolii* est mentionné par TARDIEU-BLOT sous *Gymnosphaera boivinii*. Cet auteur établit donc implicitement la synonymie de *Alsophila poolii* avec *Gymnosphaera boivinii*, synonymie notée seulement *in schedula*. D'autre part, *Cyathea melleri* (Baker) Domin est placé à tort par TARDIEU-BLOT (1951a) dans la section *Gymnosphaera* définie par HOLTUM. Cette espèce possède en effet des industries réduites, en forme d'écailles, et à ce titre doit être transférée dans la section *Cyathea* du sous-genre *Cyathea* (HOLTUM 1981).

L'examen d'échantillons de Cyatheaceae récoltés postérieurement à la publication de l'étude de TARDIEU-BLOT (1951a) dans la Flore de Madagascar et des Comores, complété par l'observation *in situ* d'un grand nombre de spécimens vivants, nous permet de proposer un nouveau traitement des représentants de la section *Gymnosphaera* présents sur ces territoires. Cette révision s'appuie sur des critères relatifs à la structure des écailles de la base du pétiole, la découpeure du limbe (bi- ou tripenné), la présence presque constante ou l'absence totale de pennes réduites à la base du pétiole et la position des pennes fertiles sur la fronde. Elle amène à distinguer 7 taxons correspondant à 5 espèces et 2 variétés. Nous donnons ci-dessous : une clé d'identification de ces taxons, des descriptions de chacun d'eux incluant la morphologie des spores connue à ce jour pour deux espèces seulement (TARDIEU-BLOT 1966) et des cartes de distribution.

**CLÉ DES ESPÈCES**

- 1. Fronde bipennée-tripinnatifide dans sa partie stérile avec des pinnules de 1,5-4 cm de longueur, lobées sur 1/3 à 2/3 de leur largeur ..... 2
- 1'. Fronde tripennée (ou plus rarement sub-tripennée) dans sa partie stérile avec des pinnules de 6-14 cm de longueur, pennées dans la partie inférieure et lobées dans la partie supérieure ..... 3
- 2. Fronde de 30-80 cm de longueur ; pinnules stériles et fertiles isomorphes ou sub-dimorphes ..... 1. **C. alticola**
- 2'. Fronde de 1,5-2 m de longueur ; pinnules stériles et fertiles très dimorphes ..... 2. **C. andohahelensis**
- 3. Écailles de la base du pétiole densément imbriquées, sub-coriaces à coriaces, étroitement lancéolées, très longuement atténuées au sommet, à marge érodée le plus souvent bien développée, les plus grandes longues de 1-2 cm ..... 4
- 3'. Écailles de la base du pétiole éparses, contiguës ou légèrement imbriquées, très coriaces, triangulaires à deltoïdes, plus ou moins longuement atténuées au sommet, à marge érodée étroite, les plus grandes longues de 0,5-0,9 cm ..... 5. **C. coursii**

4. Absence de pennes aphylléboïdes à la base des pétioles de toutes les frondes du même individu ; fronde entièrement fertile ou entièrement stérile ; pinnules fertiles et stériles isomorphes ou sub-dimorphes ..... 3. *C. poolii*
- 4'. Présence de pennes aphylléboïdes sur toutes ou presque toutes les frondes du même individu ; pennes fertiles situées sur la moitié inférieure de la fronde ; pinnules stériles et fertiles dimorphes ..... 4. *C. bullata*

### 1. *Cyathea alticola* (Tardieu) Tindale

Contr. N.S. Wales Nation. Herb. 2 : 331 (1956).  
*Gymnosphaera alticola* Tardieu, Naturaliste Malgache 3 : 76, t. 2 (1951) ; Fl. Madag., fam. 4 : 34 (1951).  
 — Type : *Humbert 22670*, Madagascar, sommet oriental du massif du Marojejy, déc. 1948 (holo-, P! ; iso-, P!, K!).

Caudex (tronc) de 1-1,5 m de hauteur et 6-7 cm de diamètre, à cicatrices foliaires ovées, de 1,5-2 cm de longueur sur 1,5-2 cm de largeur. Pétiole brun foncé, long de 5-15 cm, couvert sur toute sa longueur d'écailles imbriquées, étroitement lancéolées, coriaces, noires et brillantes au centre, minces, claires et érodées sur les marges. Présence de 1-2 paires de pennes aphylléboïdes à la base du pétiole. Limbe coriace, long de 25-50 cm, bipenné-tripinnatifide portant environ 10 paires de pennes latérales, les moyennes de 10-18 cm de long, à extrémité pinnatifides, les 1-2 paires basales légèrement réduites. Pinnules alternes, courtement pétiolulées ou plus rarement sessiles, longues de 1,8-3,5 cm, à base tronquée et extrémité aiguë ou obtuse, lobées sur 1/3-2/3 de leur largeur ; lobes à marge sinueuse, nervures pennées dans les lobes. Rachis et costae brun vineux portant sur la face supérieure canaliculée un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, et sur la face inférieure, deux types d'écailles, les unes lancéolées, bicolores, les autres, bulleuses, blanchâtres. Pinnules stériles et fertiles isomorphes ; pinnules fertiles localisées dans la partie médiane de la fronde. Sores exinclusifs, situés à la base des lobes, sur le trajet ou au point de bifurcation des nervures ; paraphyses sur le réceptacle rares ou absentes. Spores trilètes, à contour équatorial subtriangulaire et face distale hémisphérique, à périscorpe formant des crêtes espacées, disposées en tous sens, relativement longues (pouvant atteindre la longueur du rayon), épaisses et terminées par des épines régulières. — Fig. 6A-C ; Tableau 2.

Végétation éricoïde sur sol gneissique et granitique, zone sommitale du massif du Marojejy, entre 1900 et 2100 m d'altitude, Madagascar. — Fig. 2.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Cours 3555*, sommet du massif du Marojejy, mars 1949 (P) ; *Guillaumet 4062*, rés. nat. intégrale du Marojejy, nov. 1972 (P) ; *Humbert 22670*, sommet oriental du massif du Marojejy, déc. 1948, type (P, K) ; *Humbert & Saboureau 31856*, partie occidentale du massif du Marojejy, nov. 1959 (P) ; *Rakotondrainibe 3666*, rés. nat. intégrale du Marojejy, nov. 1996 (P, TEF) ; *Rakotondrainibe 3686*, ibid. (P).

### 2. *Cyathea andohahelensis* (Tardieu)

Rakotondr., **comb. nov.**

*Alsophila andohahelensis* Tardieu, Bull. Soc. Bot. France 88 : 683 (1941). — *Gymnosphaera andohahelensis* (Tardieu) Tardieu, Fl. Madag., fam. 4 : 34 (1951). — Type : *Humbert 6094*, Madagascar, massif de l'Andohahela, oct. 1928 (holo-, P! ; iso-, P!).

Caudex (tronc) jusqu'à 8 m de hauteur et 9 cm de diamètre, à cicatrices foliaires elliptiques, de 3-4 × 1,8-2 cm. Pétiole brun foncé vineux, long de 6-25 cm, portant des écailles lancéolées à extrémité longuement atténuée, coriaces, noires et brillantes au centre, minces, claires et érodées sur les marges, denses et imbriquées mais caduques à la base du pétiole, éparses plus haut. Présence de 0-2 paires de pennes aphylléboïdes à la base du pétiole. Limbe coriace, long de 130-180 cm, bipenné dans sa partie stérile et tripenné dans sa partie fertile, portant 20-30 paires de pennes latérales, les moyennes de 30-40 cm de long, à extrémité pinnatifide, les inférieures progressivement réduites. Pinnules stériles alternes, pétiolulées, longues de 3-4 cm, à base tronquée et extrémité aiguë ou acuminée, lobées jusqu'à 1/3-2/3 de leur largeur ; lobes à marge sinueuse ; nervures pennées dans les lobes, proéminentes et

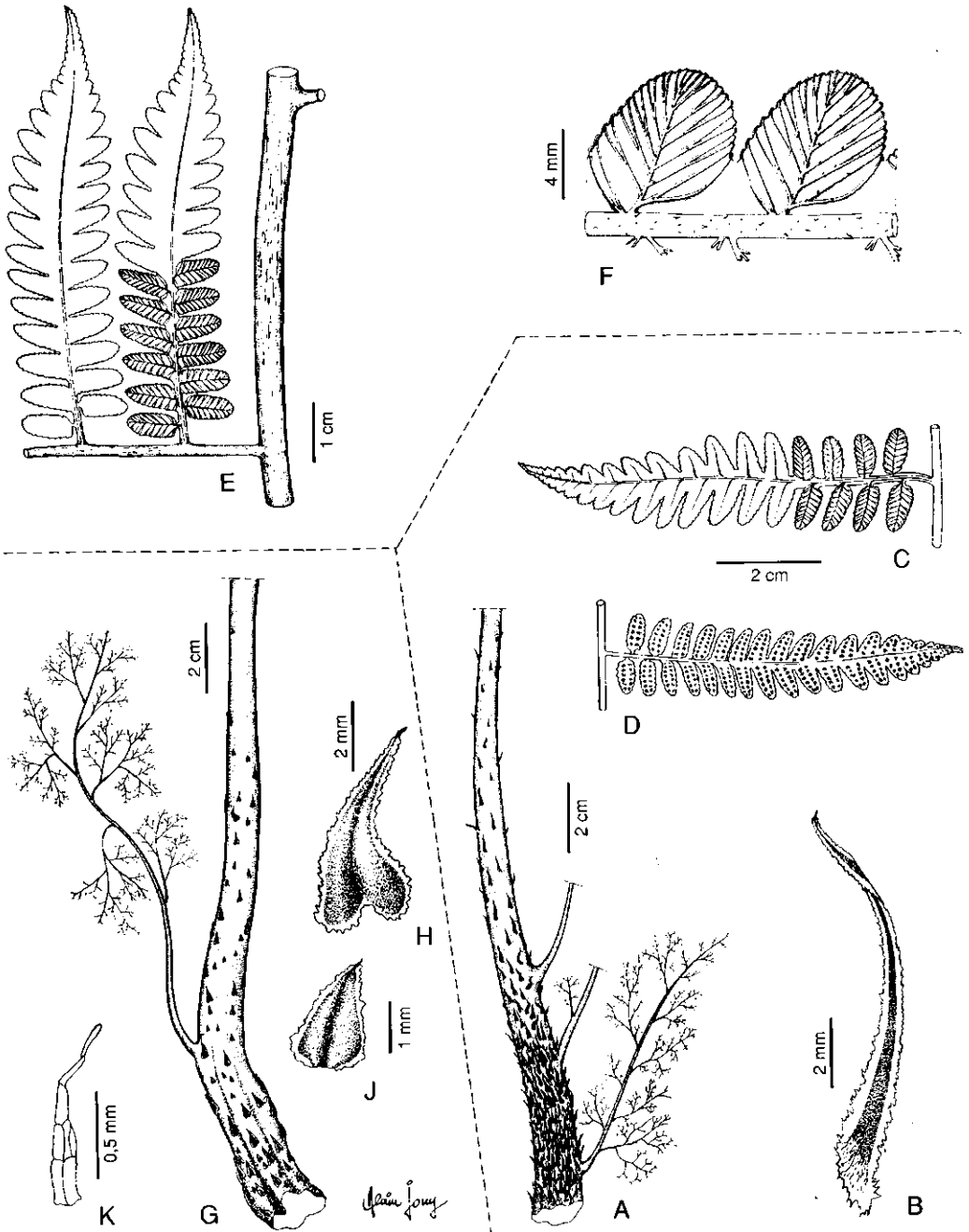


Fig. 1. — A-D. *Cyathea bullata* var. *bullata* (Rakotondrainibe & Raharimalala 2444) : A, base du pétiole ; B, écaille de la base du pétiole ; C, pinnule stérile ; D, pinnule fertile. — E-F. *Cyathea bullata* var. *madagascarica* (Perrier de la Bathie 7640) : E, pinnules stériles ; F, détail de la nervation. — G-K. *Cyathea coursii* (Rakotondrainibe 3562) : G, base du pétiole ; H-J, écailles de la base du pétiole ; K, écaille du réceptacle.

plus pâles que le limbe à la face inférieure. Rachis, costae et costulae brun foncé vineux ; tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, à la face supérieure canaliculée du rachis, des costae et à la base des costulae ; écailles de deux types à la face inférieure de tous les axes, les unes lancéolées, bicolores, nombreuses, mais caduques, les autres bulleuses, blanchâtres, toujours présentes, plus ou moins abondantes. Pinnules fertiles localisées dans la moitié inférieure de la fronde, découpées jusqu'aux costulae

en segments non contigus, contractés, à parenchyme très réduit. Sores nombreux, exinclusés, couvrant toute la surface du segment ; paraphyses sur le réceptacle rares ou absentes. Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes disposées en tous sens, étroites, relativement longues (pouvant atteindre la longueur du rayon), terminées par des microépines irrégulières et aiguës. — Fig. 6D-F ; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, sur latérite de gneiss et de quartz, entre 1200 et 1700 m d'altitude, Madagascar (domaine du Centre, sous-domaine du Centre-Sud et partie méridionale du Centre-Moyen). — Fig. 2.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Humbert 6094*, massif de l'Andohahela, oct. 1928, type (P) ; *Humbert 6292*, massif du Beampingaratra, oct. 1928 (P) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala 2698*, RNI d'Andringitra, versant est, mai 1995 (P, TEF) ; *Rakotondrainibe 3060*, rés. nat. intégrale d'Andohahela, versant est, nov. 1995 (P) ; *Rakotondrainibe 3148*, ibid. (MO, P, TEF) ; *Rakotondrainibe & Randriambololona 4185*, rés. spéciale d'Ivohibe, oct. 1997 (P) ; *Rakotondrainibe & Randriambololona 4295, 4314, 4346*, corridor forestier entre la rés. nat. intégrale d'Andringitra et la rés. spéciale d'Ivohibe, nov. 1997 (P).

**3. *Cyathea poolii* (C. Chr.) Rakotondr., comb. nov.**

*Alsophila poolii* C. Chr., Ind. : 46 (1905) ; Dansk. Bot. Ark. 7 : 38 (1932). — Type : *Pool s.n.*, forest near Tananarive (holo-, K).

*Alsophila vestita* Baker, J. Linn. Soc., Bot. 15 : 412 (1876), non Presl (1849). — Type : *Pool s.n.*, Madagascar, Antananarivo, avr. 1876 (holo-, K!).

Caudex (tronc) atteignant 4-5 m de hauteur et 7-8 cm de diamètre, à cicatrices foliaires elliptiques, de 5 × 3 cm. Pétiole, brun foncé à brun ocre, long de 25-50 cm, portant des écailles nombreuses et densément imbriquées à la base, éparses plus haut, longues de 1-1.3 cm, étroitement lancéolées, à extrémité longuement atténuée, partie centrale coriace, brillante, brun foncé à noir, marge claire et érodée bien développée. Absence de pennes ahléboïdes sur le péti-

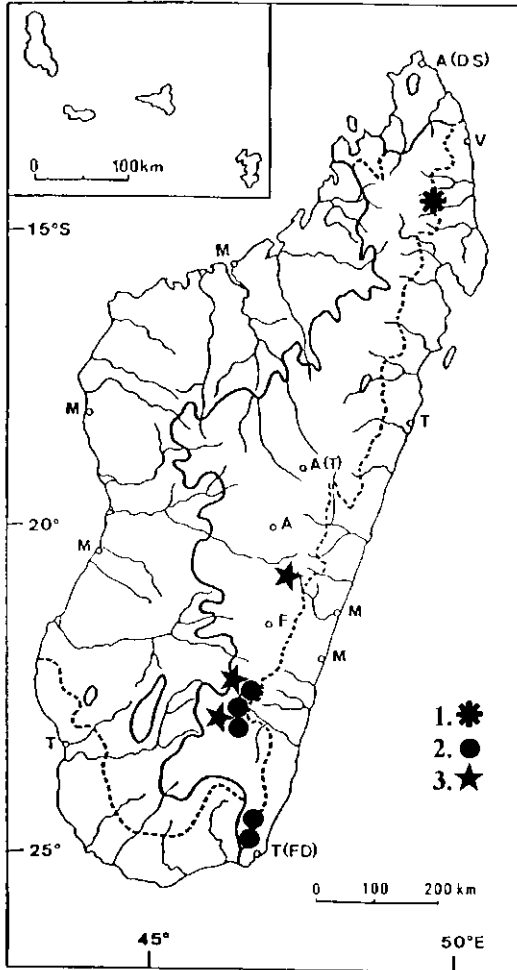


Fig. 2. — Aire de distribution de : 1. *Cyathea alticola* ; 2. *Cyathea andohahelensis* ; 3. *Cyathea poolii*.

le. Limbe membraneux à sub-coriace, long de 160-170 cm, tripenné, portant 10-13 paires de pennes latérales, les moyennes longues de 45-60 cm, à extrémité crénelée-lobée. Pinnules de 2ème ordre elliptiques à marge crénelée, les inférieures libres, pétiolulées ou sessiles, les suivantes adnées puis confluentes. Pinnules fertiles et stériles isomorphes ou sub-dimorphes ; sporanges répartis sur toutes les pennes et non sur les proximales seulement. Rachis, costae et costulae brun ocre. Présence sur la face supérieure des costae et des costulae d'un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, et sur la face inférieure, de deux types d'écaillés, les unes lancéolées, bicolores, les autres bulleuses, blanchâtres. Sores nombreux, médians, exindusiés. Nombreuses paraphyses simples ou ramifiées sur le réceptacle. Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes espacées, parallèles, confluentes çà et là, souvent très longues (pouvant s'étendre sur toute

la longueur d'une face) et terminées par des microépines denses. — Fig. 6G-K ; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, entre 1200 et 1700 m d'altitude, Madagascar (Domaine du Centre, sous-domaine du Centre-Moyen). — Fig. 2.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Humbert & Swingle 4870*, forêt d'Ambatofitorahana, env. d'Ambositra, juil. 1928 (P) ; *Jardin Botanique 4787*, mont Tsitondroina, avr. 1941 (P) ; *Pool s.n.*, Antananarivo, avr. 1876, type (K) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala 2738*, rés. nat. intégrale d'Andringitra, versant est, mai 1995 (P, TEF) ; *Rakotondrainibe & Randriambololona 4316* corridor forestier entre la rés. spéciale d'Ivohibe et la rés. nat. intégrale d'Andringitra, nov. 1997 (P, TEF).

**4. *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.**

Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia 10 : 376 (1988).

**Clé des variétés**

- 1. Pinnules de 2ème ordre à marge sinuée à crénelée ..... 2
- 1'. Pinnules de 2ème ordre lobées sur 1/3-2/3 de leur largeur ..... 4c. var. **lobata**
- 2. Limbe membraneux à sub-coriace ; nervures non proéminentes à la face inférieure, de la même couleur que le limbe ; 2-6 paires de pinnules proximales de 2ème ordre libres, les inférieures courtement pétiolulées ou sessiles, les suivantes adnées ..... 4a. var. **bullata**
- 2'. Limbe sub-coriace à coriace ; nervures proéminentes à la face inférieure, plus pâles que le limbe ; 1-2 paires de pinnules proximales de 2ème ordre sessiles ou adnées, les autres confluentes ..... 4b. var. **madagascarica**

**4a. *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.**  
var. **bullata**

l'Andrangoval, réserve de Zahamena, oct. 1937 (holo-, P!).

*Alsophila bullata* Baker, J. Linn. Soc., Bot. 15 : 412 (1876). — Type : *Pool s.n.*, intérieur de Madagascar, avr. 1876 (holo-, K!).

*Alsophila boivinii* Mett. ex Ettingsh., Farnkr. : 220 (1865), non *Cyathea boivinii* Kuhn ; Fil. Afr. : 161 (1868) ; C. Chr., Dansk. Bot. Ark. 7 : 38 (1932).

— *Gymnosphaera boivinii* (Mett. ex Ettingsh.) Tardieu, Fl. Madag., fam. 4 : 41 (1951). — Type : *Boivin s.n.* ?, îles des Comores, Mayotte (holo-, B?).

*Alsophila castanea* Baker, J. Bot. 29 : 3 (1891). — Type : *Last s.n.*, mont Bekilus, nord-ouest de Madagascar, déc. 1892 (holo-, K!).

*Alsophila melanotricha* Tardieu, Bull. Soc. Bot. France 88 : 684 (1941). — *Gymnosphaera melanotricha* (Tardieu) Tardieu, Fl. Madag., fam. 4 : 36 (1951). — Type : *Humbert & Cours 17822*, massif de

Caudex (tronc) jusqu'à 8 m de hauteur et 10 cm de diamètre, élargi à la base, à cicatrices foliaires elliptiques, de 4,5-8 × 3-3,5 cm. Pétiole brun foncé vineux, long de 40-90 cm, portant des écaillés nombreuses, fortement imbriquées à la base, éparses plus haut, de taille variable, les plus grandes longues de 1-2 cm, étroitement lancéolées, à extrémité longuement atténuée, partie centrale coriace à sub-coriace, brun foncé à noir, marge claire et érodée souvent bien développée. Présence fréquente à la base du pétiole de 2-5 paires de pennes aphléboïdes, à segments capillaires cachant le point végétatif. Limbe membra-



neux à sub-coriace, long de 180-240 cm, tripenné, portant 17-19 paires de pennes latérales, les moyennes longues de 57-66 cm, à extrémité pinatifide. Pinnules alternes, longues de 7-14 cm sur 2-3 cm de large, à extrémité longuement atténuée et crénelée. Pinnules de 2ème ordre elliptiques, à marge sinueuse à crénelée, les 2-6 paires inférieures libres, courtement pétiolulées, les suivantes sessiles, puis adnées, et enfin confluentes; pinnules fertiles le plus souvent plus petites et plus profondément incisées, rarement contractées, parfois identiques aux stériles, situées sur les 2-4 pennes inférieures. Rachis, costae et costulae noir vineux. Présence sur la face supérieure des costae et des costulae d'un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, et sur la face inférieure, de deux types d'écaillés, les unes lancéolées, bicolores, les autres bulleuses, blanchâtres. Sores nombreux, médians, exinclusés; réceptacle portant des paraphyses courtes (ne dépassant pas la longueur des sporanges), non ramifiées, caduques. Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes épaisses, soit longues et à peu près parallèles entre elles, soit plus courtes et disposées irrégulièrement, terminées par des épines régulières et élargies à la base. — Figs. 1A-D, 7A-C; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, entre 800 et 1900 m d'altitude, Madagascar (dans tout le domaine du Centre) et Comores. — Fig. 3.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *d'Alleizette 59*, forêt d'Ambatoloana, août 1906 (P); *d'Alleizette 106*, s.loc. (P); *Cours 2412*, Sahalampy, colline du sud-ouest, jan. 1945 (P); *Cours 3763, 3788*, Anjanaharibe, déc. 1950 (P); *Cours 4443*, d'Andasibe à Andapabe, mars 1951 (P); *Hildebrandt 3762*, Andrangoloaka, Imerina, nov. 1880 (K, P, B); *Humbert 6643*, Massif du Beampingaratra, nov. 1928 (P); *Humbert 28214*, montagne à l'ouest de l'Iremo, jan. ? avr. ? 1955 (P); *Humbert, Capuron & Cours 24677, 24762, 24763, 24764*, ; massif de l'Anjanaharibe, sommet Nord, déc. 1950 (P); *Humbert & Cours 17822*, massif de l'Andrangoval, réserve de Zakamena, oct. 1937 (P); *Humbert & Saboureau 31854, 31856, 31857* massif du Marojejy, nov. 1959 (P); *Labat, Du Puy & Andriantiana 2393*, versant est du massif de l'Iremo, nov. 1993 (P); *Last s.n.*, Bekilus mountains, north-west Madagascar, déc. 1892 (K); *Perrier de la Bâthie 11534*, forêt d'Analamazaotra, fév. 1912 (P); *Pool s.n.*, intérieur de Madagascar, Antananarivo, avr. 1876 (K); *Pool s.n.*, forêt d'Analamazaotra (P); *Randriambololona 273bis*, parc nat. de Ranomafana-Ifanadiana, nov. 1994 (MO, P); *Rakotondrainibe 438*, forêt d'Ambohitantly, fév. 1984 (P, TEF); *Rakotondrainibe 3055*, rés. nat. intégrale d'Andohahela, versant est du massif du Traftonaomby, nov. 1995 (P); *Rakotondrainibe 3149*, *ibid.* (MO, P, TEF); *Rakotondrainibe 3565, 3623*, massif du Marojejy, nov. 1996 (P, TEF); *Rakotondrainibe 3699*, *ibid.* (P); *Rakotondrainibe 4528*, rés. spéciale d'Ambohitantly, déc. 1997 (MO, P, TEF); *Rakotondrainibe & Raharimalala 2444*, massif de l'Anjanaharibe-Sud, nov. 1994 (K, MO, P, TEF); *Rakotondrainibe & Raharimalala 2654*, rés. nat. intégrale d'Andringitra, versant est, mai 1995 (P, TEF); *Rakotondrainibe & Raharimalala 2675*, *ibid.* (P); *Rakotondrainibe & Randriambololona 4144*, rés. spéciale d'Ivohibe, oct. 1997 (P, TEF); *Rakotondrainibe & Randriambololona 4281bis*, corri-

TABLEAU 2. — Caractères dimensionnels (mesures en µm) des spores de *Cyathea*, section *Gymnosphaera* de Madagascar.

<i>Cyathea</i>	Axe polaire	Axe équatorial	Longueur d'une laesura	Épaisseur de l'exospore	Épaisseur de la périspore	Hauteur des crêtes de la périspore
<i>C. alticola</i>	31,5-41	41-51,7	13,6-16	1,5-2	2-3	1-5
<i>C. andohahelensis*</i>	38-45,6	53,2-60,8	10,6-15,2	1,5	0,5	3
<i>C. bullata</i> var. <i>bullata*</i>	35-45,6	36,5-54,7	13,7-19,7	2	2,3	1,3
<i>C. bullata</i> var. <i>lobata</i>	34,5-41	47-57,8	16,7-18,2	1,5	1,5	1,5
<i>C. bullata</i> var. <i>madagascarica*</i>	39,5-41	46,7-51,7	15,2-18,2	1,5	0,7	2,3
<i>C. coursii</i>	39,5-45,6	52,5-60,8	18-19,7	2-2,3	2	2
<i>C. poolii</i>	36-39,5	45-59,3	13,5-16,7	2,7	1	2,5

Les mensurations portent sur un échantillon de 10 spores soit acétolysées, soit (taxons marqués d'un astérisque) non traitées; en l'absence de toute harmonogathie (TRYON & LUGARDON 1991) les mesures sont identiques quel que soit le mode de préparation.

dor forestier entre la rés. spéciale d'Ivohibe et la rés. nat. intégrale d'Andringitra, nov. 1997 (P, TEF) ; *Rakotondrainibe* & *Randriambololona* 4344, *ibid.* (P) ; *van der Werff, McPherson & Rapanarivo* 13682, forêt de Mantadia, nov. 1994 (MO, P) ; *van der Werff, McPherson & Rapanarivo* 13489, 13496, massif du Manongarivo, oct. 1994 (MO, P) ; *van der Werff, Schatz, Gray & Razafimandimbison* 12815, Péninsule Masoala, nov. 1992 (MO, P). — COMORES : *Boivin s.n.*, îles des Comores, Mayotte, type (B, P) ; *Boivin s.n.*, Grande Comore, mai 1850 (P) ; *Decary* 16419, Anjouan, juil. 1940 (P) ; *Floret* 687, forêt du Karthala, Grande Comore, jan. 1975 (P) ; *Hildebrandt* 1746, île Johanna, Comores, sans date (B, K, P).

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES. — Les spécimens *Humbert* 28214, *Labat, Du Puy & Andriantiana* 2393 et *Rakotondrainibe* 4281bis possèdent sur les réceptacles des paraphyses blanchâtres très nombreuses, ramifiées, plus longues que les sporanges et persistantes. Les autres caractères sont conformes au type. Sur le spécimen *Rakotondrainibe* 3699 toutes les pennes, y compris les terminales, sont fertiles comme chez *Cyathea poolii* mais, contrairement à ce dernier, les frondes possèdent à leur base des pennes aphyloïdes et les pinnules des frondes stériles et fertiles sont nettement dimorphes.

**4b. *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.**  
 var. *madagascariensis* (Bonap.) Rakotondr.,  
 comb. & stat. nov.

*Alsophila madagascariensis* Bonap., Notes Ptéridologiques 5 : 53 (1917) ; C. Chr., Dansk. Bot. Ark. 7 : 39 (1932). — *Gymnosphaera madagascariensis* (Bonap.) Tardieu, Fl. Madag., fam. 4 : 35 (1951). non *Cyathea madagascariensis* Bonap. — Lectotype (designé ici) : *Perrier de la Bâthie* 7640, Madagascar, forêt d'Analamaitso, août 1907 (P! ; iso-, P(2)!).

Caudex (tronc) jusqu'à 4 m de haut et 8 cm de diamètre à hauteur de poitrine. Pétiole brun foncé cuivré ou vineux, long de 40-50 cm, portant des écailles nombreuses, fortement imbriquées à la base, denses ou éparées plus haut, de taille variable, les plus grandes longues de 1-1,5 cm, lancéolées, à extrémité longuement atténuée, partie centrale coriace à sub-coriace, brun rouille à noire, marge claire et érodée plus ou moins développée. Présence à la base du pétiole de 1-3

paires de pennes aphyloïdes à segments capillaires. Limbe coriace à sub-coriace, long de 150-170 cm, sub-tripenné à tripenné, portant 14-15 paires de pennes latérales, les moyennes longues de 45-60 cm, à extrémité pinnatifide. Pinnules stériles alternes, longues de 6-8 cm sur 1,8-2 cm de large, à extrémité longuement atténuée et marge sinueuse ; 1-2 paires de pinnules proximales de 2ème ordre libres, sessiles ou adnées, les autres confluentes ; nervures très épaisses, proéminentes à la face inférieure, plus pâles que le

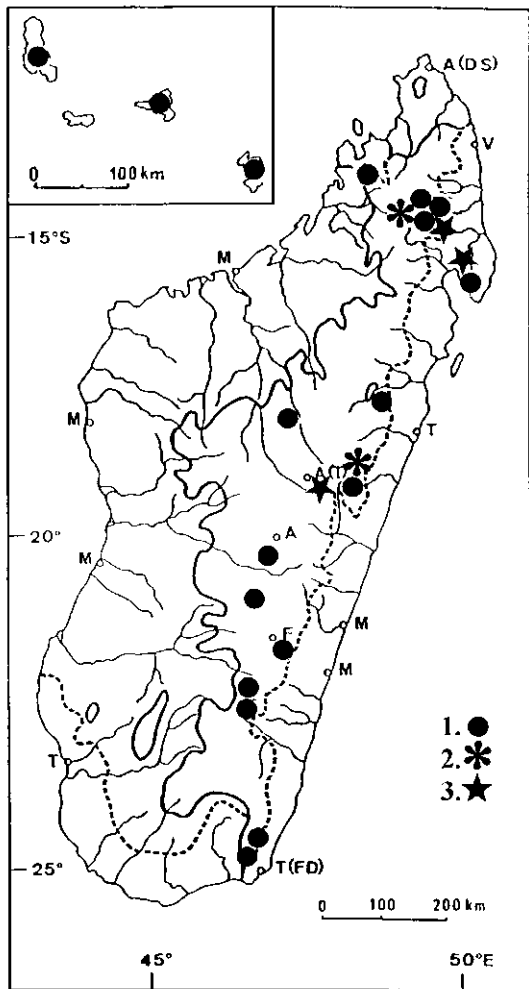


Fig. 3. — Aire de distribution de : 1, *Cyathea bullata* var. *bullata* ; 2, *Cyathea bullata* var. *lobata* ; 3, *Cyathea bullata* var. *madagascariensis*.

limbc. Pinnules fertiles plus étroites, profondément lobées ou pennées, à segments adnés, situées à la partie inférieure des frondes. Rachis, costae et costulae brun foncé cuivré ou vineux. Présence sur la face supérieure des costae et des costulae d'un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, et sur la face inférieure, de deux types d'écailles, les unes lancéolées, bicolores, les autres bullcuses, blanchâtres. Sores nombreux, médians, exindusiés; paraphyses sur le réceptacle rares et courtes, ne dépassant pas la longueur des sporanges. Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes nombreuses, disposées en tous sens, courtes (1/3-1/2 du rayon), étroites, terminées par des microépinnes espacées. — Figs. 1E-F, 7J-K; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, entre 750 et 1300 m d'altitude, Madagascar (domaine du Centre, sous-domaines du Centre-Nord et du Centre-Moyen). — Fig. 3.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Humbert & Cours* 22875, mont Ambatosoratra, janv. 1949 (K, P); *Perrier de la Bâthie* 7640, forêt d'Analamaitso, août 1907, lectotype (P); *Rakotondrainibe & Raharimalala* 2061, 2062, 2063, péninsule Masoala, déc. 1993 (P); *Rakotondrainibe* 3372, rés. nat. intégrale du Marojejy, oct. 1996 (P).

TIPIFICATION. — Dans la description originale, BONAPARTE cite trois syntypes : *Perrier de la Bâthie* 7640 et *d'Alleizette* 59, 106. Le premier est constitué de trois planches d'herbier comportant une penna stérile, une penna fertile et la base du pétiole avec ses écailles. Les deux autres sont représentés chacun par une seule planche comportant une penna stérile et une penna fertile, mais pas de pétiole. L'examen de ce matériel montre, comme l'a noté CHRISTENSEN (1932 : 40-41), que les trois récoltes n'appartiennent pas au même taxon. Le spécimen *Perrier de la Bâthie* 7640 est le seul qui soit complet et correspond le mieux à la description originale de BONAPARTE. Il est donc désigné ici comme lectotype de l'espèce *Alsophila madagascariensis* Bonap. à laquelle nous donnons, étant donné ses nombreuses ressemblances avec *Cyathea bullata*, le nouveau statut de

variété. Les spécimens *d'Alleizette* 59, 106 dont les nervures ne sont pas proéminentes à la face inférieure n'appartiennent pas à ce taxon ; nous les plaçons, avec quelques réserves en raison de l'absence du pétiole sur les planches d'herbier, dans *Cyathea bullata* var. *bullata*.

**4c. *Cyathea bullata* (Baker) Rakotondr.**  
var. **lobata** Rakotondr., var. nov.

*A* *Cyathea bullata* var. *bullata* et var. *madagascariensis* differt secundi ordinis pinnulis, haud crenulatis sed lobatis, lobis usque ad 2/3 pinnularum latitudinem longis.

TYPUS. — *Humbert, Capuron & Cours* 24683, massif de l'Anjanaharibe-Nord, déc. 1950 (holo-, P!).

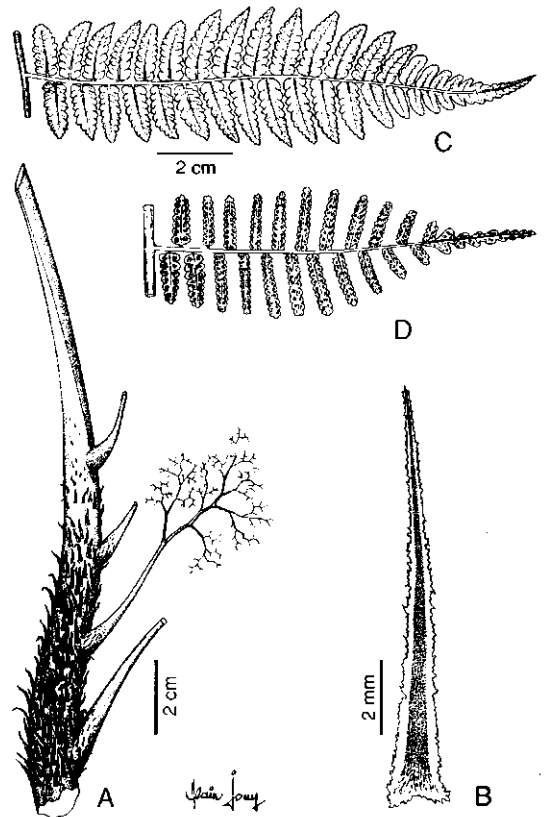


Fig. 4. — A-D. *Cyathea bullata* var. *lobata* : A, B (*Humbert, Capuron & Cours* 24683) : A, base du pétiole ; B, écaille de la base du pétiole ; C, D (*Van der Werff, McPherson & Rapanarivo* 13725) : C, pinnule stérile ; D, pinnule fertile.

Caudex (tronc) atteignant 4 m de hauteur et 8 cm de diamètre. Pétiole brun noir, long de 40-50 cm, portant des écailles semblables à celles de la variété type. Présence de 2-5 paires de pennes ahléboïdes à segments capillaires situées entre 2-13 cm de la base du pétiole. Limbe sub-coriace, long de 150-160 cm, tripenné-quadrripinnatifide. Pennes médianes longues de 50-75 cm, le plus souvent longuement pétiolées, à extrémité pinnatifide. Pinnules alternes, longues de 8-14 cm sur 2,5-4 cm de large, à extrémité, longuement atténuée, lobée. Pinnules de 2ème ordre, toutes sauf les distales, libres, courtement pétiolées, lancéolées, à base tronquée, extrémité aiguë, régulièrement lobées sur 1/3-2/3 de leur largeur. Pinnules fertiles plus étroites, à parenchyme foliaire réduit mais non contracté, situées dans la partie inférieure de la fronde. Rachis, costae et costulae brun vineux. Face supérieure des costae et des costulae couverte d'un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses ; face inférieure des costae lisse ; face inférieure des costulae et des nervures portant deux types d'écailles, les unes lancéolées, bicolores, les autres bulleuses, blanchâtres. Sores nombreux, médians, exindusés ; paraphyses sur le réceptacle rares et courtes, ne dépassant pas la longueur des sporanges. Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes nombreuses, disposées en tous sens, courtes (1/4-1/3 du rayon), étroites, terminées par des microépines à peine perceptibles (*Cours* 3766) ou par des microverruces irrégulières (*van der Werff* 13725). — Figs. 4A-D, 7D-H ; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, entre 1000 et 1800 m d'altitude, Madagascar (domaine du Centre, sous-domaines du Centre-Nord et du Centre-Moyen). — Fig. 3.

PARATYPES. — MADAGASCAR : *Cours* 3766, Anjanaharibe-Nord, déc. 1950 (P) ; *Humbert, Capuron & Cours* 24683, massif de l'Anjanaharibe-Nord, déc. 1950, type (P) ; *van der Werff, McPherson & Rapanarivo* 13614, 13725, forêt de Mantadia, nov. 1994 (MO, P).

### 5. *Cyathea coursii* (Tardieu) Rakotondr.

Fieldiana, Zoology, n. ser., 85 : 37 (1998).

*Alsophila coursii* Tardieu, Bull. Soc. Bot. France, 258 : 684 (1941). — *Gymnosphaera coursii* (Tardieu) Tardieu, Fl. Madag., fam. 4 : 40 (1951). — Type : *Humbert & Cours* 17861, Madagascar, massif de l'Andrangovallo, rés. nat. intégrale de Zahamena, vers 1200 m, oct. 1937 (holo-, P! ; iso-, P!).

Caudex (tronc) atteignant 7 m de hauteur et 12 cm de diamètre, à cicatrices elliptiques (6 × 3 cm) ou sub-circulaires (3 × 2,5 cm), plus rarement cordiformes. Pétiole brun foncé vineux, long de 50-70 cm, portant des écailles triangulaires à deltoïdes, plus ou moins longuement atténuées au sommet, les unes longues de 0,5-0,9 cm, les autres de 0,1-0,3 cm, éparées ou contiguës ou légèrement imbriquées, très coriaces, noires, brillantes, à marge claire et érodée étroite. Présence de 0-3 (plus rarement 4) paires de pennes ahléboïdes situées entre 5-25 cm de la base du pétiole. Limbe membraneux à sub-coriace, long de 150-200 cm, tripenné, portant 10-15 paires de pennes latérales, les moyennes longues de 65-85 cm, à extrémité pinnatifide, les inférieures peu réduites. Pinnules alternes, longues de 7-12 cm sur 1,5-3 cm de large, à extrémité longuement atténuée et crénelée. Pinnules de 2ème ordre oblongues ou elliptiques, à marge entière, sinueuse ou crénelée, les inférieures libres (nombre très variable : 1-12 paires), pétiolulées, parfois auriculées à la base, les suivantes sessiles, les dernières confluentes ; pinnules fertiles situées sur toute la longueur de la fronde ou seulement dans sa moitié inférieure, semblables aux pinnules stériles ou plus petites et plus profondément incisées. Rachis, costae et costulae brun foncé vineux ou rouge cuivré. Présence sur la face supérieure canaliculée des costae et des costulae d'un tomentum de poils rougeâtres, épais et denses, et sur la face inférieure, de deux types d'écailles, les unes lancéolées, bicolores, les autres bulleuses, blanchâtres. Sores nombreux, médians, exindusés, réceptacle portant une grosse touffe d'écailles blanchâtres plus longues que les sporanges et/ou des paraphyses plus courtes cachées par les sporanges (voir ci-dessous les variations géographiques). Spores trilètes, à contour équatorial sub-triangulaire et face distale hémisphérique, à périspore formant des crêtes denses, disposées en tous sens, courtes (de longueur inférieure au demi-rayon), terminées par des épines

aiguës et nombreuses. — Figs. 1H-K, 6L-N ; Tableau 2.

Forêt dense humide sempervirente, entre 800 et 1800 m d'altitude, Madagascar (sous-domaines du Centre-Nord et du Centre-Moyen du domaine du Centre). — Fig. 5.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Cours* 3690, 3849, massif de l'Anjanaharibe-Nord, déc. 1950 (P) ; *Humbert* 23041, contreforts occidentaux du massif du Marojejy, jan.-fév. 1949 (P) ; *Humbert & Cours* 17861, massif de l'Andrangovalu, RNI de Zahamena,

oct. 1937, type (P) ; *Humbert, Capuron & Cours* 24685, massif de l'Anjanaharibe-Nord, déc.? janv.? 1950-51 (P) ; *Rakotondrainibe* 1381, massif d'Antsatrotro, rés. spéciale du Manongarivo, oct. 1991 (MO, P) ; *Rakotondrainibe* 3562, rés. nat. intégrale du Marojejy, oct. 1996 (P) ; *Rakotondrainibe & Borie* 4568, forêt de Mahatsinjo, Tsinjoarivo-Ambatolampy, jan. 1999 (P) ; *Rakotondrainibe & Borie* 4569, ibid. (MO, P) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala* 2431, rés. spéciale d'Anjanaharibe-Sud, nov. 1994 (K, P) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala* 2434, ibid., (MO, P, TEF) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala* 2625, 2674, rés. nat. intégrale d'Andringitra, mai 1995 (P, TEF) ; *Rakotondrainibe & Raharimalala* 2670, 2680, ibid. (P) ; *Rakotondrainibe & Randriambololona* 4010, Pic d'Ivohibe, oct. 1997 (P, TEF) ; *Randriambololona, Rasabo & Kotozafy* 287, 291, parc nat. de Ranomafana-Ifanadiana, nov. 1994 (MO, P).

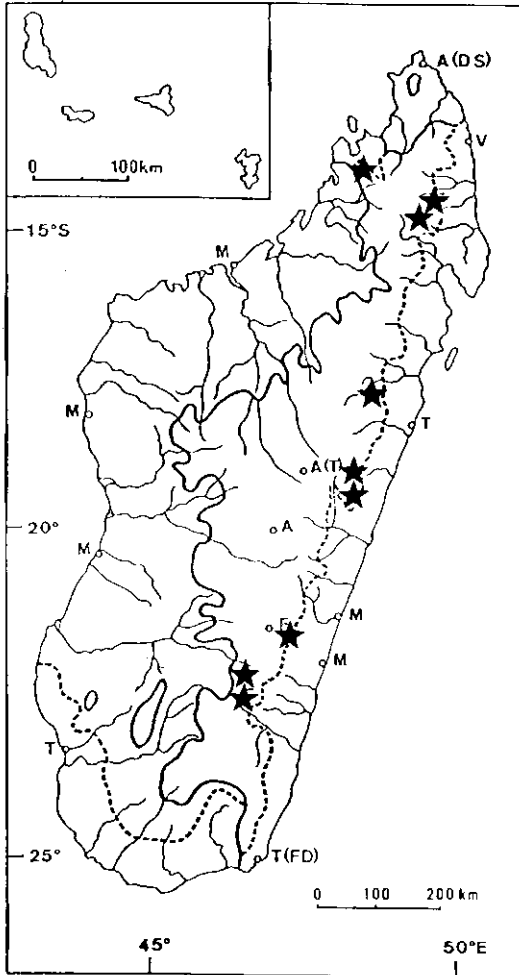


Fig. 5. — Aire de distribution de *Cyathea coursii*.

VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES. — Les spécimens examinés montrent une certaine hétéromorphie en ce qui concerne le degré de division du limbe, le degré de dimorphisme des pinnules stériles et fertiles, et la nature des appendices fixés sur le réceptacle. Ces spécimens se répartissent en deux unités géographiques. Ceux qui proviennent des régions septentrionales (massif du Marojejy, d'Anjanaharibe, du Manongarivo) sont conformes au type récolté dans la réserve de Zahamena, avec les pinnules stériles et fertiles de 2ème ordre isomorphes à sub-dimorphes, les stériles à marge entière ou sinueuse, et une grosse touffe d'écaillés blanchâtres sur le réceptacle, plus longues que les sporanges. Ceux qui ont été récoltés plus au sud (parc national de Ranomafana, massifs de l'Andringitra et d'Ivohibe) possèdent des pinnules stériles et fertiles de 2ème ordre dimorphes à sub-dimorphes, les stériles à marge crénelée, et, sur le réceptacle, des paraphyses courtes, cachées par les sporanges. Nous hésitons cependant à créer une sous-espèce ou même une variété nouvelle car certains spécimens présentent des caractères intermédiaires, à savoir la présence simultanée sur le réceptacle d'écaillés blanchâtres peu nombreuses et de paraphyses (*Rakotondrainibe & Raharimalala* 2625), ou des pinnules stériles et fertiles isomorphes et des réceptacles dépourvus d'écaillés blanchâtres (*Randriambololona, Rasabo & Kotozafy* 287). Les spécimens *Rakotondrainibe & Borie* 4568 et

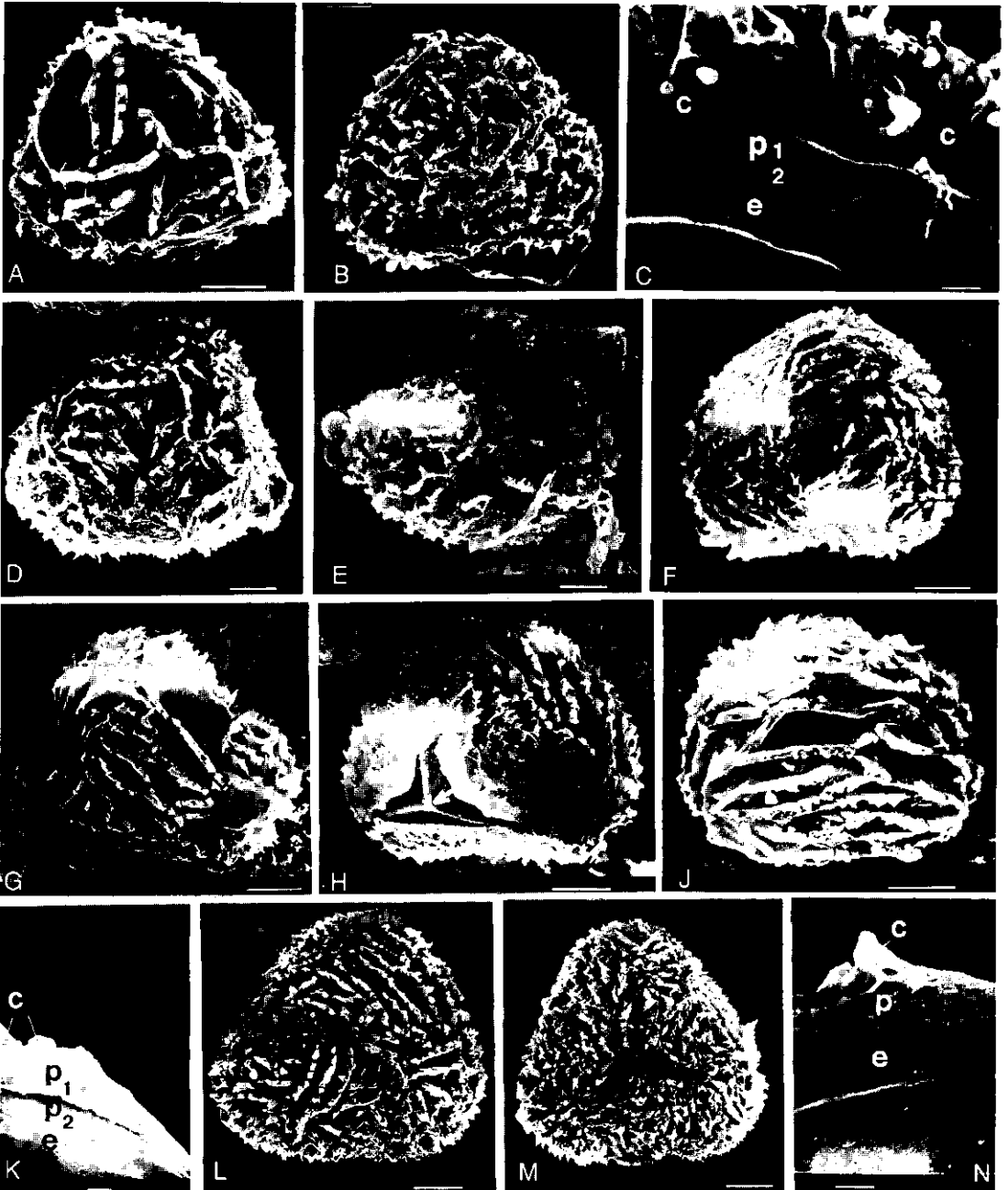


Fig. 6. — A-C, *Cyathea atticola* (Rakotondrainibe 3686) : A, face distale ; B, face proximale ; C, structure de la paroi. — D-F, *C. andohahelensis* (Humbert 6292) : D, face distale ; E, face proximale ; F, vue méridienne. — G-K, *C. poolii* (Humbert & Swingle 4870) : G, face distale ; H, face proximale montrant le bourrelet apertural iradié de l'exospore au niveau de la déchirure de la périspore (flèche) ; J, vue méridienne ; K, structure de la paroi. — L-N, *C. coursii* (Humbert & Cours 17861) ; L, face distale ; M, face proximale ; N, structure de la paroi. (A, C, K-N, spores acétolysées ; B, D-J, spores non traitées). Échelles : le trait représente 10 µm pour les spores entières, 1 µm pour les fragments de paroi (C, K, N). (c = crête de la périspore ; e = exospore ; p = périspore ; p<sub>1</sub> = partie homogène de la périspore ; p<sub>2</sub> = partie granuleuse de la périspore).

4569, récoltés dans la forêt de Mahatsinjo (sous domaine du Centre-Moyen du domaine du Centre) et représentatifs d'une large population d'une centaine d'individus morphologiquement homogènes, se différencient de tous les autres spécimens par leur taille réduite (caudex atteignant 5 m de hauteur, pennes médianes longues de 45 cm) ; la couleur des axes (brun-foncé, non violacé) et par la forme cordée des cicatrices foliaires sur le caudex. La morphologie et la disposition des écailles de la base du pétiole sont les

caractères les plus stables qui caractérisent cette espèce (Fig. 1G-H). Des observations complémentaires devraient permettre de délimiter ultérieurement des taxons infraspécifiques.

### CONCLUSION

Les critères morphologiques pris en compte dans cette étude de *Cyatheaceae* de Madagascar et des Comores conduisent donc à distinguer

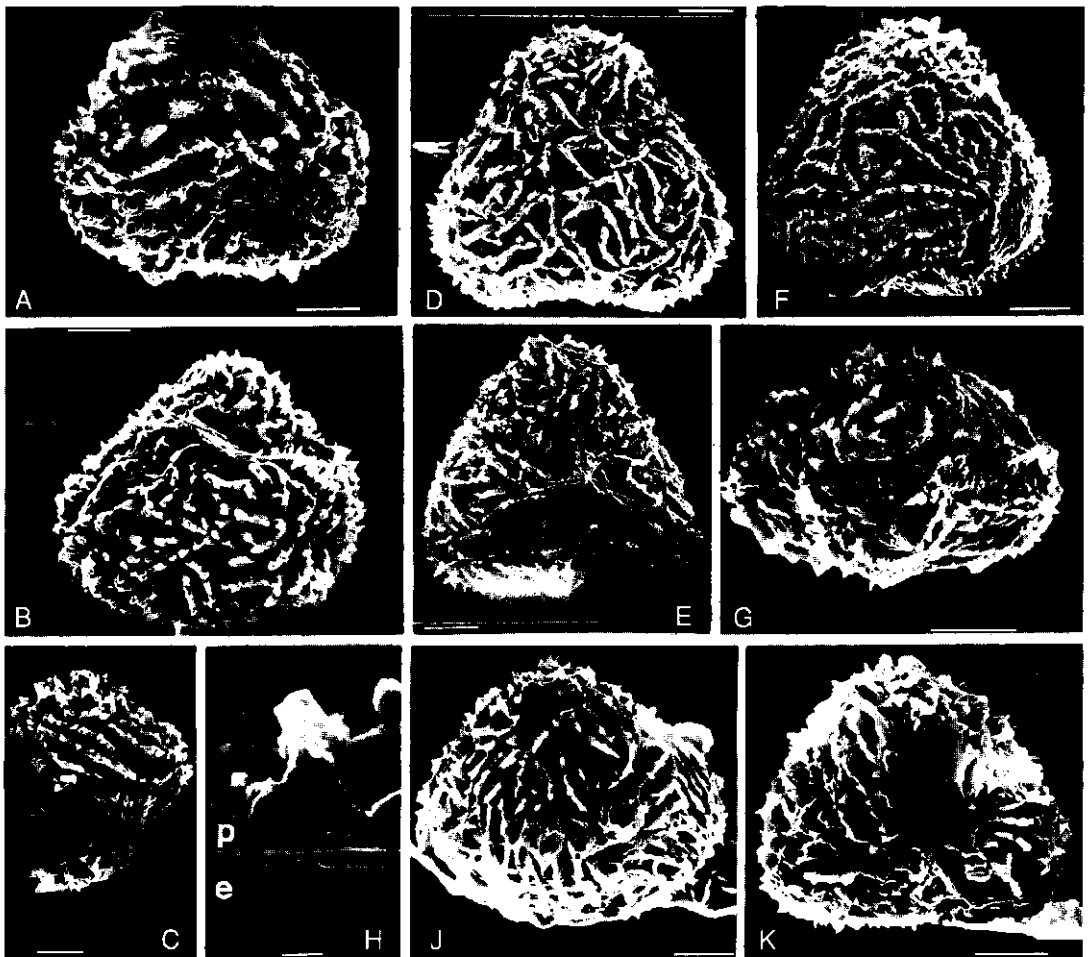


Fig. 7. — A-C, *Cyathea bullata* var. *bullata* (Cours 3763) : A, face distale ; B, face proximale ; C, vue méridienne oblique avec crêtes parallèles entre elles. — D-H, *C. bullata* var. *lobata* (D, E, G, Cours 3766 ; F, H, van der Werff & Rapanarivo 13725) : D, face distale ; E, face proximale ; F, face distale ; G, vue méridienne ; H, structure de la paroi. — J, K, *C. bullata* var. *madagascariensis* (Rakotondrainibe 3372) : J, face distale ; K, face proximale. (D, F, H, spores acétolysées ; A, B, C, E, G, J, K, spores non traitées. Echelles : le trait représente 10 µm pour les spores entières, 1 µm pour la photo H). (e = exospore ; p = périspore).

sept taxons appartenant à la section *Gymnosphaera* du genre *Cyathea*. Le statut d'espèce est confirmé pour *C. alticola*, *C. andohahelensis* et *C. coursii*. L'espèce *Alsophila poolii* est réhabilitée mais placée dans le genre *Cyathea*. Sont proposés en outre la distinction de trois variétés de *C. bullata*, la synonymie de *C. melanotricha* avec *C. bullata* var. *bullata* et la reconnaissance d'une variété nouvelle (*C. bullata* var. *lobata*). Six de ces taxons sont endémiques des forêts denses humides du domaine du Centre malgache. Le septième, *C. bullata* var. *bullata*, est également présent aux Comores.

### Remerciements

Les auteurs remercient G. AYMOUNIN, F. BADRÉ et A. LE THOMAS ainsi que les deux reviewers anonymes pour leurs remarques et suggestions concernant la première version de ce travail. Les dessins ont été réalisés par A. JOUY ; N. D'AMICO (EPHE) s'est chargée du prélèvement des spores et du montage des lames. Les observations de microscopie électronique à balayage ont été effectuées au Centre Inter-universitaire de Microscopie Electronique (CIME) de l'Université Pierre et Marie Curie de Paris avec le concours technique de M. GRASSÉ.

### RÉFÉRENCES

CHRISTENSEN C. 1906. — *Index Filicum*. Copenhagen, Hagerup.  
 CHRISTENSEN C. 1932. — Pteridophyta of Madagascar. *Dansk Bot. Ark.* 80 : 1-253.  
 CONANT D.S. & COOPER-DRIVER G. 1980. — Autogamous allohomoploidy in *Alsophila* and *Nephelea* (Cyatheaceae) ; a new hypothesis for speciation in homosporous ferns. *Amer. J. Bot.* 67 : 1269-1288.

COPELAND E.B. 1947. — *Genera Filicum*. The Ronald Press Company, New York.  
 HOLTUM R.E. 1957. — The scales of Cyatheaceae (with special reference to the genus *Schizocaena*). *Kew Bull.* 12 : 41-45.  
 HOLTUM R.E. 1963. — Cyatheaceae. *Flora Malesiana*, sér. 2, 1 : 65-176.  
 HOLTUM R.E. 1964. — The tree-ferns of the genus *Cyathea* in Australasia and the Pacific. *Blumea* 12 : 241-274.  
 HOLTUM R.E. 1965. — Tree-ferns of the genus *Cyathea* J.F. Sm. in Asia (excluding Malaysia). *Kew Bull.* 19 : 463-487.  
 HOLTUM R.E. 1981. — The tree-ferns of Africa. *Kew Bull.* 36 : 463-482.  
 HOLTUM R.E. & EDWARDS P.J. 1983. — The tree ferns of Mount Roraima and neighbouring areas of the Guyana Highlands with comments on the family Cyatheaceae. *Kew Bull.* 38 : 155-188.  
 KRAMER K.U. 1990. — Cyatheaceae : 69-74, in KRAMER K.U. & GREEN P.S. (eds.), Pteridophytes and Gymnosperms, in KUBITZKI K. (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants* (Vol. 1). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.  
 LELLINGER D.B. 1987. — The disposition of *Trichopteris* (Cyatheaceae). *Amer. Fern J.* 77 : 90-94.  
 TARDIEU-BLOT M.L. 1941. — Cyatheaceae nouvelles de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France* 88 : 680-685.  
 TARDIEU-BLOT M.L. 1951a. — Cyatheaceae. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 4, Paris.  
 TARDIEU-BLOT M.L. 1951b. — Trois Cyathées nouvelles de Madagascar. *Naturaliste Malgache* 3 : 75-78.  
 TARDIEU-BLOT M.L. 1966. — Sur les spores de fougères malgaches : Filicales (fin), Marattiales, Ophioglossales. *Pollen et Spores* 8 : 75-122.  
 TRYON R.M. 1970. — The classification of the Cyatheaceae. *Cour. Gray Herb.* 200 : 1-53.  
 TRYON R.M. & TRYON A.F. 1982. — *Ferns and Allied Plants with special reference to tropical America*. Springer-Verlag, New York.  
 TRYON A.F. & LUGARDON B. 1991. — Spores of the Pteridophyta. Springer-Verlag, New York.

*Manuscrit reçu le 27 novembre 1998 ;  
 version révisée acceptée le 25 février 1999.*