

Sur les *Pandanus* (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte est de Madagascar

Michel O. LAIVAO

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)
michel.laivao@unine.ch

Martin W. CALLMANDER

Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, 63166-0299 St. Louis, MO (USA)
martin.callmander@mobot-mg.org
et Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)

Sven BUERKI

Université de Neuchâtel, Laboratoire de Botanique évolutive,
rue Émile-Argand 11, case postale 158, 2009 Neuchâtel (Suisse)
sven.buerki@unine.ch

Laivao M. O., Callmander M. W. & Buerki S. 2006. — Sur les *Pandanus* (Pandanaceae) à stigmates saillants de la côte est de Madagascar. *Adansonia*, sér. 3, 28 (2): 267-285.

RÉSUMÉ

De récentes recherches de terrain et en herbier permettent une meilleure compréhension de la famille des Pandanaceae à Madagascar. Ce travail propose un traitement taxonomique des espèces morphologiquement isolées à stigmates saillants des forêts orientales malgaches. Une nouvelle espèce est décrite: *Pandanus callmanderiana* endémique des forêts et des zones marécageuses littorales à l'Est-Nord-Est de la Grande Île. Cette espèce est caractérisée par un port « coniféroïde », et par un stigmate deltoïde et fertile entouré de longs stigmates spiniformes et stériles. Une clé des sections malgaches ainsi qu'une réflexion sur la systématique des Pandanaceae sont présentées. *Pandanus ferox* et *P. pichisermollii* sont mis en synonymie avec *P. guillaumetii*. La description de trois sections monospécifiques, sect. *Callmanderia*, *Guillaumetia* et *Insuetia*, permet d'établir un découpage morphologiquement satisfaisant du genre *Pandanus* à Madagascar. Ces sections sont typifiées par *P. callmanderiana*, *P. guillaumetii* et *P. insuetus* respectivement.

MOTS CLÉS

Pandanaceae,
Pandanus,
forêts littorales,
Madagascar,
espèce nouvelle.

ABSTRACT

The species of Pandanus (Pandanaceae) with protuberant stigmas from eastern Madagascar.

Recent fieldwork and work in herbaria allow a better understanding of the family Pandanaceae in Madagascar. This article proposes a taxonomic treatment of the morphologically isolated Malagasy oriental species with sharp protuberant stigmas. A new species is described: *Pandanus callmanderiana* endemic to the littoral forests and swampy areas of the East-North-East of the Great Island. This species is characterized by a “coniferoid” habit, with one deltoid fertile stigma surrounded by numerous long spiniform and sterile stigmas. A key of Malagasy sections as well as a reflection on the systematics of Pandanaceae are presented. *Pandanus ferox* and *P. pichi-sermollii* are both synonyms of *P. guillaumetii*. The description of three monospecific sections, sect. *Callmanderia*, *Guillaumetia* and *Insuetia*, provides a morphologically convenient division of Malagasy *Pandanus*. These sections are typified respectively by *P. callmanderiana*, *P. guillaumetii* and *P. insuetus*.

KEY WORDS

Pandanaceae,
Pandanus,
littoral forests,
Madagascar,
new species.

INTRODUCTION

Madagascar constitue l'un des centres de différenciation de la famille des Pandanaceae avec 91 espèces réparties dans les genres *Martellidendron* (Pic. Serm.) Callm. & Chassot (6 espèces) et *Pandanus* Stickman (85 espèces). Les espèces du genre *Pandanus* sont regroupées dans 16 sections dont cinq seulement ne sont pas endémiques de la Grande Île (Callmander & Laivao 2003). Neuf de ces sections, toutes endémiques, sont caractérisées par des stigmates saillants, c'est-à-dire spiniformes (stigmates épineux) (Fig. 1E, F) ou deltoïdes (Fig. 1A, B, D). La forêt littorale orientale, considérée comme une formation édaphique sur substrats sableux (Koechlin *et al.* 1974), renferme la plupart de ces sections: *Aquatiles*, *Imerinensis*, *Lonchostigma* et *Platyphylla*. Une section est endémique des hautes montagnes du Nord-Ouest: *Tridentistigma* (Callmander *et al.* 2001). Les autres sections poussent dans la forêt humide de basse altitude: *Phaneops*, *Rykiella* et *Stephanostigma*. Finalement, la section *Acanthostyla*, la plus riche en espèces (c. 20 espèces), possède une répartition en mosaïque dans les zones marécageuses des forêts sèches de l'Ouest, ainsi que dans la forêt humide de haute, moyenne et basse altitudes et dans la forêt littorale orientale.

Les autres sections du genre *Pandanus* à Madagascar sont caractérisées par des stigmates plats (réniformes) (Fig. 1C). Parmi celles-ci, la section *Mammillarisia*, décrite par St John (1960) pour rassembler les espèces à nombreux stigmates réniformes réunis à l'apex du pileus, englobe aujourd'hui quatre espèces à stigmates deltoïdes (*P. ferox* Huynh, *P. guillaumetii* B.C.Stone, *P. insuetus* Huynh et *P. pichi-sermollii* B.C.Stone). Ces quatre espèces atypiques de la section ont été rattachées ultérieurement à la section *Mammillarisia*, principalement d'après leur micromorphologie foliaire (Huynh 1979a, b, 2000). Ces espèces possèdent des caractères macromorphologiques discriminants par rapport aux espèces typiques de la section: *P. insuetus*, endémique des forêts de basse altitude et littorale de la péninsule de Masoala, est caractérisé par un syncarpe de grande dimension (Fig. 6A) et par ses drupes où chaque stigmatte repose sur un socle ou un renflement de sa partie apicale (Fig. 1B); *P. ferox*, *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent des stigmates deltoïdes (Fig. 1A) et une architecture à dimorphisme foliaire rappelant la section *Acanthostyla* (port dit « coniféroïde » selon Stone 1970b).

Depuis 1996, plusieurs missions ont été conduites dans toutes les régions phytogéographiques de la Grande Île afin de réaliser une étude approfondie



FIG. 1. — Différents types de stigmates saillants et plats rencontrés chez les *Pandanus* Stickman de Madagascar: **A**, *P. guillaumetii* B.C.Stone; **B**, *P. insuetus* Huynh; **C**, *P. mammillaris* Martelli & Pic.Serm.; **D**, *P. analamazaotrensensis* Martelli; **E**, *P. platyphyllus* Martelli; **F**, *P. comatus* Martelli. A, *Laivao & Arthur 188*; B, *Callmänder et al. 166*; C, *Callmänder & Wohlhauser 134*; D, *Callmänder 66*; E, *Callmänder et al. 42*; F, *Wohlhauser et al. 513*, photo: S. Wohlhauser. Échelles: 1 cm.

des Pandanaceae malgaches et de l’océan Indien occidental. Plus de 200 spécimens ont été récoltés et ont permis de relever des informations précises sur l’écologie, la morphologie et la répartition des espèces. Une nouvelle espèce, *P. callmanderiana* Laivao & Buerki, endémique des forêts littorales et des marais de Foulpointe et de Soanierano-Ivongo, est décrite. Cette espèce rassemble une combinaison de caractères végétatifs et fertiles unique : port coniféroïde, stigmates deltoïdes (fertiles) et spiniformes (stériles). Elle ne trouve sa place dans aucune section actuellement connue. De nouvelles récoltes d’autres espèces morphologiquement isolées et paradoxalement peu connues de la côte est malgache, à stigmates saillants, nous permettent de réévaluer leurs positions systématiques et de clarifier leurs identités. *Pandanus ferox* et *P. pichi-sermollii* sont mis en synonymie avec *P. guillaumetii*. Trois sections monospécifiques sont décrites (sect. *Callmanderia* Laivao & Buerki, *Guillaumetia* (Huynh & B.C.Stone) Laivao, Callm. & Buerki et *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki) pour souligner l’isolement taxonomique de *P. callmanderiana*, *P. guillaumetii* et *P. insuetus* respectivement. Une clé de toutes les sections connues de Madagascar est présentée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette révision est basée sur les données morphologiques observées sur les spécimens des herbiers d’Antananarivo (TAN, TEF), Genève (G), Neuchâtel (NEU), Paris (P) et Saint-Louis (MO). Plusieurs missions de terrain à Madagascar ont aussi été nécessaires pour clarifier les questions taxonomiques non résolues par l’examen minutieux des planches d’herbiers. Dans le paragraphe Matériel examiné cité en dessous de chaque espèce, les abréviations suivantes sont utilisées : FC, Forêt classée ; PD, Parc détaché et PN, Parc national. Les coordonnées et les altitudes des collections anciennes ont été assignées *post-facto*, grâce au répertoire géographique de Schatz & Lescot (2005) et aux cartes topographiques. Ces coordonnées sont indiquées par des crochets dans le texte. Les cartes de distribution ont été réalisées grâce à ArcView GIS (version 3.3 ; ESRI 2000) ; la distribution des espèces est présentée en superposition de la carte bioclimatique de Cornet (1974) adaptée par Schatz (2000) à cinq zones. Le statut de conservation est provisoirement assigné aux espèces traitées ici basé sur les Catégories de la Liste Rouge de l’UICN (IUCN 2001).

CLÉ DES SECTIONS MALGACHES DE *PANDANUS* STICKMAN

1. Style spiniforme avec une surface stigmatique linéaire, ou étroitement deltoïde, aigu, saillant, plus long que large, plus ou moins dressé, avec une surface stigmatique deltoïde 2
- Style généralement absent ou style relativement petit, jamais spiniforme ni deltoïde, mais stipité, horizontal à faiblement oblique, aussi ou parfois plus large que long, avec stigmatique irrégulièrement subcirculaire à réniforme ou bilobé 14
2. Arbre présentant de l’anisophyllie, port « coniféroïde », présence d’une couronne de grandes feuilles à l’extrémité apicale du stipe et de touffes de feuilles plus petites sur les branches latérales portant les infrutescences 3
- Arbre ne présentant pas d’anisophyllie, port non « coniféroïde » ; infrutescences sur des branches ordinaires, terminales ou axillaires 5
3. Ramification latérale en position hélicoïdale le long du stipe ; infrutescence plurisyncarpique, rarement monosyncarpique ; loges séminales alignées ou placées sur un demi-cercle Sect. *Acanthostyla*
- Ramification latérale disposée en verticille le long du stipe ; infrutescence toujours monosyncarpique ; loges séminales placées sur deux cercles concentriques 4
4. Stigmates de 2 types : 1 deltoïde central (fertile) entouré par des stigmates spiniformes (stériles) (Fig. 3B) ; marais et forêt littorale de l’Est-Nord-Est Sect. *Callmanderia*

- Stigmates uniquement deltoïdes (tous fertiles) (Fig. 1A); forêt humide de basse altitude et littorale de la côte est Sect. *Guillaumetia*
- 5. Arbre monocaule, jamais ramifié à maturité (modèle de Corner); infrutescence axillaire Sect. *Phaneops*
- Arbre toujours ramifié à maturité (modèles de Leeuwenberg, de Scarrone ou de Stone); infrutescence terminale 6
- 6. Stigmates de 2 types: deltoïdes centraux (fertiles) entourés par de petits stigmates caniniformes (stériles) (Fig. 1D); feuille très coriace, large de 15-20 cm, à grandes auricules basales Sect. *Stephanostigma*
- Un seul type de stigmate: deltoïde ou spiniforme; feuille coriace, largeur < 15 cm, non auriculée 7
- 7. Syncarpe subgloboïde grand (> 25 cm de diamètre); stigmates deltoïdes; drupe à plusieurs carpelles (> 1 stigmate par drupe) 8
- Syncarpe subgloboïde plus petit (< 25 cm de diamètre) ou oblong (sect. *Platyphylla*: *P. platyphyllus*); stigmates spiniformes ou tridentés (sect. *Tridentistigma*); drupe généralement à un seul carpelle (1 stigmate par drupe), sauf sect. *Rykiella* (*P. macrophyllus*) 9
- 8. Stigmates subsessiles, réniformes à deltoïdes; drupes non complètement soudées à l'apex; pileus plus ou moins plat; Nord de Madagascar Sect. *Pandanus* (cf. Note)
- Stigmates portés par des socles (5 mm de hauteur), deltoïdes (Fig. 1B); drupes soudées à l'apex; pileus pyramidal court; péninsule de Masoala (Est) Sect. *Insuetia*
- 9. Arbuste aquatique; infrutescence monosyncarpique flottante; marais permanents de la région du Sud-Est Sect. *Aqualites*
- Arbre ou arbuste terrestre; infrutescence sur les rameaux aériens; forêt littorale et de basse altitude de la côte est ou haute montagne du Nord-Ouest (sect. *Tridentistigma*) 10
- 10. Stigmate terminé par 3 dents; forêt des hautes montagnes du Nord-Ouest (Ambohimiravavy, Tsaratanana) Sect. *Tridentistigma*
- Stigmate jamais terminé par 3 dents; forêt de basse altitude et littorale de la côte est 11
- 11. Infrutescence plurisyncarpique 12
- Infrutescence monosyncarpique 13
- 12. Arbre à ramification non dichotomique (modèle de Stone à croissance non limitée des branches); 1 stigmate spiniforme; forêt littorale orientale Sect. *Imerinenses*
- Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Scarrone); 1-3 stigmates spiniformes; forêt ripariale de basse altitude de la côte est Sect. *Rykiella*
- 13. Syncarpe oblong, cylindrique, trigone; stigmate entouré par 2 lobes latéraux (Fig. 1E); pileus indistinct Sect. *Platyphylla*
- Syncarpe subglobuleux; stigmate sans lobes latéraux; pileus distinct Sect. *Lonchostigma*
- 14. Stigmate oblique, recourbé sur deux plans, donnant un aspect bilobé; infrutescence polysyncarpique, petite (< 20 cm de longueur) Sect. *Foullioya*
- Stigmate non bilobé; infrutescence monosyncarpique parfois polysyncarpique, grande (> 20 cm de longueur) 15
- 15. Drupe toujours monoculaire; stigmate toujours à l'apex du pileus 16
- Drupe généralement pluriloculaire, rarement monoculaire (sect. *Dauphinensia*: *P. linguiformis*); stigmates excentrés à l'apex du pileus parfois groupés à l'apex du pileus 17

16. Arbre à dimorphisme foliaire entre la touffe terminale et les rameaux latéraux; syncarpe très riche en drupes (100-350); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/10 de sa longueur Sect. *Heterostigma*
 — Arbuste sans dimorphisme foliaire; syncarpe moins riche en drupes (4-60); partie non connée de la drupe représentant au minimum 1/4 de sa longueur Sect. *Souleyetia*
17. Stigmates groupés à l'apex du pileus (Fig. 1C); infrutescence généralement monosyncarpique, rarement plurisyncarpique (*P. diffusus*) Sect. *Mammillarisia*
 — Stigmates excentrés à l'apex du pileus; infrutescence généralement plurisyncarpique, rarement monosyncarpique (sect. *Bicipites*: *P. biceps*) 18
18. Arbre à ramification pseudo-dichotomique (modèle de Leeuwenberg); partie apicale de la drupe soudée; feuilles larges (> 10 cm) et grandes (> 1 m), auriculées à la base; forêt littorale, dense humide de basse à moyenne altitude Sect. *Dauphinensia*
 — Arbuste à ramification latérale en verticille (modèle de Scarrone) ou pseudo-verticille; partie apicale de la drupe libre; feuilles étroites (< 5 cm) et courtes (< 1 m), sans auricules; endémique de la forêt sèche sur le plateau calcaire de l'Ankarana (Nord) Sect. *Bicipites*

NOTE

Pandanus perrieri Martelli est la seule espèce placée dans la section *Pandanus* du sous-genre *Pandanus* à Madagascar, mais avec un certain doute dû au faible matériel disponible (Martelli & Pichi-Sermolli 1951; Stone 1970c). Une étude taxonomique menée par les auteurs est en cours suite à la redécouverte récente de cette espèce à Daraina (Nord-Est) par les chercheurs des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (Suisse) afin de déterminer sa position systématique et phytogéographique. Cette étude montre que cette espèce ne trouve certainement pas sa place dans la section *Pandanus*.

SYSTÉMATIQUE

Pandanus Stickman sect. *Guillaumetia*
 (Huynh & B.C.Stone)

Laivao, Callm. & Buerki, stat. nov.

Botanische Jahrbücher für Systematik 100: 353 (1979a).

BASIONYME. — *Pandanus* sect. *Mammillarisia* subsect. *Guillaumetia* Huynh & B.C.Stone, *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 353 (1979a).

TYPUS. — *Pandanus guillaumetii* B.C.Stone.

DESCRIPTION

Arbre à port coniféroïde peu ramifié, à dimorphisme foliaire; feuilles grandes au sommet du stipe, plus petites sur les ramifications latérales; drupe pluriloculaire; stigmates fertiles: 1 ou 2 centraux deltoïdes entourés d'un cycle de stigmates périphériques.

Pandanus guillaumetii B.C.Stone

Webbia 24: 606, fig. 7A-F, fig. 12P, pl. 36 (1970a). — Typus: Madagascar, Prov. Toamasina, 5 km au sud de

Maroantsetra, [15°26'S, 49°45'E], 23.VI.1968, *Guillaumet* 2131 (holo-, P; iso-, KLU, MO, TAN).

Pandanus pichi-sermollii B.C.Stone, *Webbia* 24: 606-607, fig. 8A-H, 609, pl. 36 (1970a). — Typus: Madagascar, Prov. Fianarantsoa, 15-20 km Est d'Ampasimbato, Est de Nosy Varika, 600 m, [20°35'S, 48°28'E], 24.VIII.1968, *Guillaumet* 2226 (holo-, P; iso-, KLU, MO, TAN), **syn. nov.**

Pandanus ferox Huynh, *Botanische Jahrbücher für Systematik* 122: 219-221, figs 33-38 (2000). — Typus: Madagascar, Prov. Toamasina, Maroantsetra, hills E of village of Sahavary, up Andranofotsy River from Maroantsetra, along trail toward headwaters of Sahafotra River (Ravim Bé swamp), 350-450 m, 15°18'S, 49°52'E, 23.X.1986, *Lowry II et al.* 4235 (holo-, MO), **syn. nov.**

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Madagascar. Prov. d'Antsiranana, péninsule de Masoala, forêt de basse altitude, 360 m, 15°18'10"S, 50°04'33"E, 26.IX.1996, *Callmander et al.* 009 (NEU, TAN). — Péninsule de Masoala, au bord de la rivière Tsararapaka, 300 m, 15°16'52"S, 50°06'30"E, 27.IX.1996, *Callmander et al.* 011 (NEU, TAN). — Masoala PN, PD 3 Beankora, 10 m, 15°57'S, 50°12'E, 10.IX.2003, *Callmander et al.* 168 (G, NEU, P, TAN). Prov. de Toamasina, Mananara-Nord PN, Beketra, 250 m, 16°22'44"S, 49°39'40"E, 3.XI.1999, *Callman-*

der & Raveloson 112 (NEU, TAN). — Nosy Mangabe, 180 m, 15°30'20"S, 49°45'38"E, 5.XI.1999, *Callmänder & Safianinasiezy* 127 (NEU, TAN). — Antanindravo, forêt littorale d'Analalava, 20 m, 17°41'19"S, 49°29'58"E, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur* 188 (G, P). — Masoala PN, Ambodiforaha, sur crête, 400 m, 15°42'12"S, 49°58'28"E, 3.XI.2001, *Poncy et al.* 1584 (P, TAN). — Nosy Mangabe, 0-300 m, 15°30'S, 49°46'E, 14.X.1987, *Schatz et al.* 1682 (MO). — Masoala PN, Andronobe, 0-6 km E from coast, 0-700 m, 15°39'30"S, 49°57'30"E, VI-VIII.1993, *Zjhra & Hutcheon* 371 (MO).

DESCRIPTION

Arbre de 6-9 m de hauteur, à stipe épineux de 10-15 cm de diamètre, à racines adventives de 20 cm de hauteur, à dimorphisme foliaire; feuille latérale coriace, 130-150 cm de longueur, 1,8-2 cm de largeur au milieu, 3,2 cm près de la gaine, progressivement rétrécie à partir de la gaine jusqu'à l'apex, terminée par un acumen de 2 cm de longueur, 1-2 mm de large; à plis latéraux armés sur 18 cm à l'apex; gaine 10 cm de longueur, 3,2 cm de largeur apicale, 4,4 cm de largeur basale, à veines longitudinales peu visibles sur les deux faces. Infrutescence monosyncarpique, terminale, pendante; syncarpe subgloboïde, 8 × 10 cm, composé d'environ 45 drupes; pédoncule triquètre à angles saillants, 23-32 cm de longueur, 15 mm de largeur à l'apex, 8 mm au milieu; drupe obpyramidale, 29-35 × 18-26 mm × 13-19 mm, tiers supérieur libre; pileus en forme de dôme ou pyramidal, très court, corné, à angles saillants, 8-10 mm de hauteur; stigmates (4-)-5-7(-8)(-9) deltoïdes, 4 × 1,5 mm, groupés à l'apex du pileus, oblique, 1 stigmate central entouré par les périphériques; l'endocarpe occupe presque la totalité de la longueur de la drupe, 29 mm de longueur axiale, 18 mm de largeur, à apex distant de 1 mm de la base des stigmates, à base distante de 5 mm de la base de la drupe; loge séminale ellipsoïde, 10 × 5 mm, à centre médian, à apex distant de 10 mm de la base des stigmates, à base distante de 14 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 6 mm de hauteur, à paroi germinative de 4 mm de longueur; une ou deux grandes loges séminales centrales entourées par des petites; mésocarpe supérieur étroit à l'apex et fibro-médulleux latéralement; mésocarpe inférieur richement fibreux.

REMARQUES

Pandanus guillaumetii et *P. pichi-sermollii* ont été décrits simultanément par Stone sur deux récoltes de Guillaumet (Stone 1970a: 606-608), le premier sur un fruit mûr et le second sur un jeune fruit. Une troisième espèce, *Pandanus ferox*, très proche morphologiquement des deux précédentes, a récemment été décrite par Huynh (2000: 219-221). Ces trois espèces possèdent des caractères communs et sont similaires par le port, la feuille (macro- et micromorphologie) et le syncarpe. Les différences observées par leurs auteurs ne justifient pas un rang spécifique pour ces spécimens. *Pandanus pichi-sermollii* a été distingué de *P. guillaumetii* par le nombre de stigmates (souvent 7-9 stigmates au lieu de 6-8). Stone a aussi observé des variations de la dimension des feuilles, des épines marginales, des épines sur les plis latéraux et sur la disposition des loges séminales (1970a: figs 7A, F, 8A, H). La dimension des épines marginales et des épines ventrales de *P. pichi-sermollii* est plus importante et la distance entre elles plus espacée, car la feuille présente sur l'holotype est jeune et fût récoltée près de l'infrutescence (Stone 1970a: 607, fig. 8A-C). En effet, la grandeur des feuilles de *Pandanus* diminue, lorsqu'elles atteignent leur stade de maturité. Il en est de même pour l'infrutescence qui varie selon le stade de développement. La description du fruit de *P. pichi-sermollii* est justement basée sur un syncarpe jeune comme l'auteur le souligne: «Although the fruit is not fully mature» (Stone 1970a: 608). Ainsi, les parties apicale et basale de l'endocarpe ne sont pas encore soudées (Stone 1970a: 607, fig. 8E, G). Les caractères discriminants basés principalement sur la morphométrie des parties végétatives et reproductrices n'ayant pas atteint leur pleine maturité sont souvent peu significatifs. *Pandanus guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent en commun une infrutescence monosyncarpique composée d'une quarantaine de drupes. Le pileus brun, pyramidal, très court, avec des angles légèrement saillants, porte à son apex 5, 6 ou 7 stigmates deltoïdes (apex pointu) qui sont disposés sur deux cercles différents: un central entouré par 4, 5 ou 6 externes (Stone 1970a: fig. 7D, E). À maturité, le syncarpe possède une forme sub-globoïde et une dimension de 10 × 8 cm et l'endocarpe est soudé au niveau de sa partie médiane et inférieure.

Pandanus ferox montre aussi une ressemblance frappante avec *P. guillaumetii* s.l. L'auteur (Huynh 2000) a basé sa diagnose sur des stigmates apparemment stériles et dépourvus de surface stigmatique. Une étude approfondie du type montre que tous ces stigmates sont deltoïdes (pointus à l'apex) et fertiles à surface stigmatique de 3×1 mm, mais certains ont été cassés et donnent donc l'impression d'être différents. De plus, l'étude de toutes les nouvelles récoltes effectuées dans la même région que le type de *P. ferox* (péninsule de Masoala et Nosy Mangabe, cf. Matériel examiné et Figure 2) confirme que ces spécimens possèdent tous des stigmates fertiles.

Pandanus ferox, *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* possèdent le même modèle architectural : modèle de Scarrone, à rameaux dont la croissance est précocement limitée (Guillaumet 1973 : 502, figs 3-15, 3-16). Ils sont tous confinés à la forêt littorale sur sable et humide de basse altitude entre 0 et 700 m. Du point de vue de la micromorphologie foliaire, ces trois espèces possèdent une surface épidermique abaxiale clairement zonée avec des stomates à papilles ramifiées (classe VI) (Huynh 1974). Nous pensons que ces trois espèces ne peuvent pas être séparées sur la base de leur morphologie. Nous avons gardé *P. guillaumetii* comme type de l'espèce car son fruit est mûr. À notre regret, *P. pichi-sermollii* dédié par Stone à R. Pichi-Sermolli – récemment décédé – pour son immense et si précieux travail sur les *Pandanus* récoltés par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar (Martelli & Pichi-Sermolli 1951) n'est pas une bonne espèce. Dans le but de combler ce vide, les auteurs dédieront au Professeur Pichi-Sermolli, dans un article ultérieur, une espèce récemment découverte dans un massif montagneux peu connu du Nord-Ouest de Madagascar.

Pandanus guillaumetii (au sens où nous l'entendons, c'est-à-dire englobant *P. ferox* et *P. pichi-sermollii*) n'appartient pas à la section *Mammillarisia* où il est actuellement placé, cette section ne contenant que des espèces à stigmates réniformes (plats) (Fig. 1C). Huynh (1979b : 505) a décrit *Mammillarisia* subsect. *Guillaumetia* afin de regrouper *P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii* dans « un groupe naturel » au sens de l'auteur (basé sur la micromorphologie foliaire). En effet, son anatomie foliaire à stomates à papilles ramifiées (surface épidermique abaxiale)

le différencie nettement des autres *Pandanus* de la section *Mammillarisia* à stomates dépourvus de papilles (Huynh 1979a, b). L'idée de Huynh est juste, mais trop de caractères macromorphologiques particuliers l'éloignent de cette section (ex. stigmates deltoïdes et son port à dimorphisme foliaire). Afin de mieux souligner son isolement morphologique au sein des *Pandanus* malgaches, nous décrivons donc une section monospécifique pour suivre la systématique en vigueur dans le genre *Pandanus* depuis le travail de Stone (1974) (cf. Discussion).

La section *Guillaumetia* possède une affinité avec la section *Stephanostigma* par la présence de stigmates deltoïdes. Toutefois, elle s'en éloigne par la présence d'un seul type de stigmatite fertile, tandis que la section *Stephanostigma* en possède deux (l'un fertile et l'autre stérile, Fig. 1D). Son architecture « coniféroïde » – également typique des espèces de la section *Acanthostyla* – est aussi discriminante. Néanmoins, son port est différent des espèces de cette dernière en raison du niveau d'insertion et de l'espacement des ramifications. En effet, chez *P. guillaumetii*, les branches latérales sont peu nombreuses et disposées en verticilles le long du stipe (Guillaumet 1973 : 502, figs 3-15, 3-16). Par conséquent, les ramifications sont plus espacées que celles de la section *Acanthostyla*. La séquence des caractères fertiles et végétatifs propres à chaque section est résumée dans le Tableau 1. En conclusion, la section *Guillaumetia* est morphologiquement intermédiaire entre les sections *Acanthostyla* et *Stephanostigma*.

PHÉNOLOGIE

Fructification : juin-novembre.

DISTRIBUTION

Pandanus guillaumetii croît dans les forêts littorale et humide de basse altitude dans le domaine oriental (entre la péninsule de Masoala et Nosy Varika). Ce taxon ne dépasse jamais 700 m d'altitude (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 20 147 km² et une zone d'occupation de 90 km², *P. guillaumetii* est provisoirement considéré comme « Vulnérable », VU B2ab(iii) selon les critères des catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

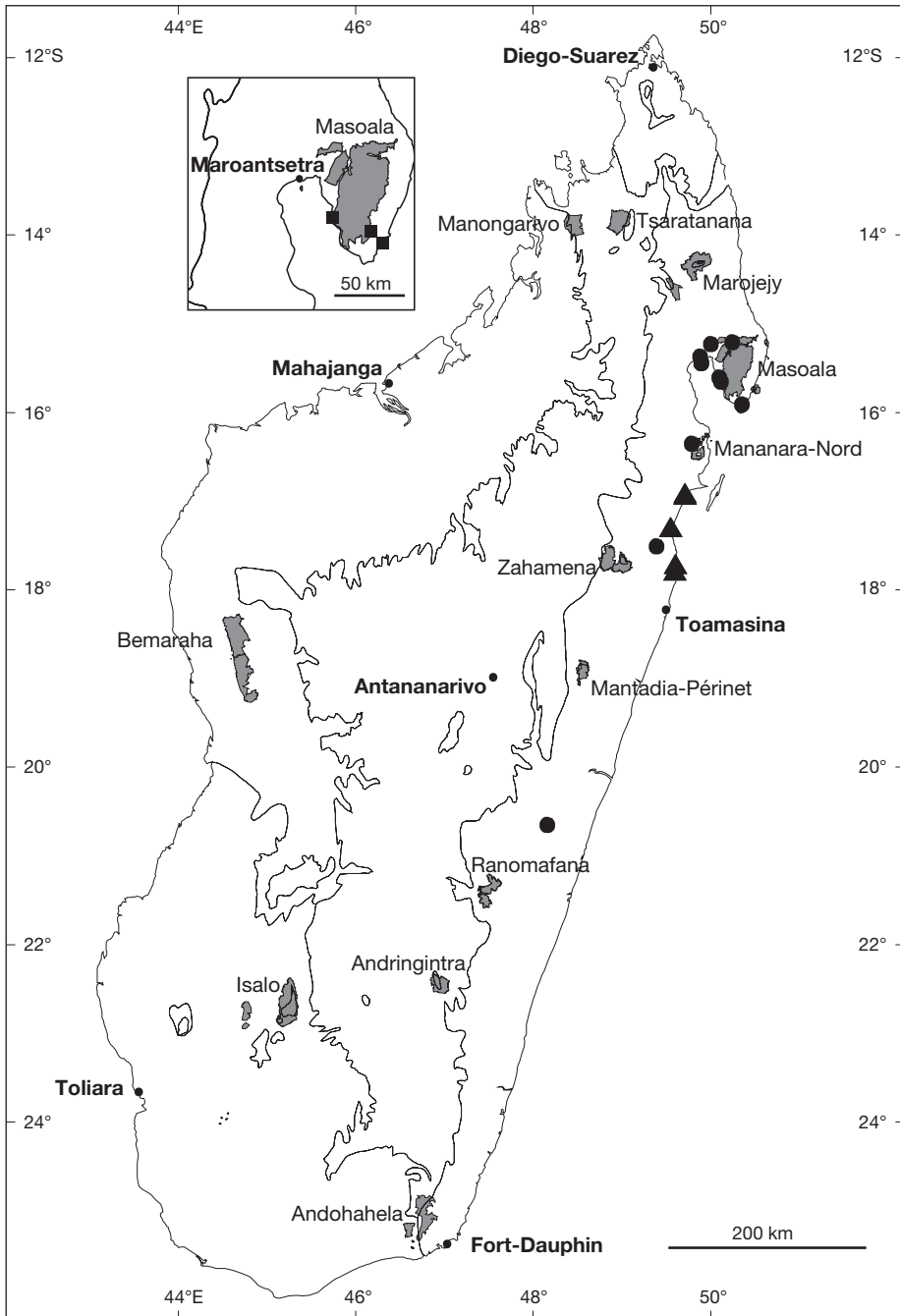


FIG. 2. — Carte montrant la distribution des nouvelles sections du genre *Pandanus* Stickman : *Callmanderia* (*P. callmanderia* Laivao & Buerki, ▲); *Guillaumetia* (*P. guillaumetii* Stone, ●); *Insuetia* (*P. insuetus* Huynh, ■). Les principaux parcs nationaux et réserves sont indiqués en grisé.

TABLEAU 1. — Tableau synoptique résumant les caractères fertiles et végétatifs propres aux sections du genre *Pandanus* Stickman: *Acanthostyla* Martelli, *Callmanderia* Laivao & Buerki, *Guillaumetia* (Huynh & B.C.Stone) Laivao, Callm. & Buerki, *Insuetia* Laivao, Callm. & Buerki, *Stephanostigma* Pic.Serm. et *Mammillarisia* H.St.John.

	Sect. <i>Acanthostyla</i>	Sect. <i>Callmanderia</i>	Sect. <i>Guillaumetia</i>	Sect. <i>Insuetia</i>	Sect. <i>Stephano-</i> <i>stigma</i>	Sect. <i>Mammillarisia</i>
Caractères végétatifs						
Hétérophylie	oui	oui	oui	non	non	non
Ramification latérale sur le tronc	en continue	en verticille	en verticille	en continu	en continu	en continu
Feuille étroite (1,5-4 cm) ou large (> 6 cm)	étroite	étroite	étroite	large	large	large
Auricule	peu développé	peu développé	peu développé	développé	très développé	très développé
Type de papilles des stomates foliaires abaxiales (Classe selon Huynh 1974)	ramifié à maturité (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe VI)	ramifié (classe V à VI)	non-ramifié (classe I et II)
Caractères fertiles						
Nombre de syncarpes par infrutescence	1-7-(8)	1	1	1	(1)-10	1-2-(6)
Forme syncarpe	sphérique / ovoïde / oblong	oblong	subsphérique / sphérique	sphérique	oblong / tubulaire	sphérique / ovoïde
Pédoncule de l'infrutescence	étroit et pendant	étroit et pendant	étroit et pendant	robuste et érigé	robuste et érigé	étroit et pendant ou droit
Type de stigmates (si 2 types, l'un est stérile)	1	2	1	1	2	1
Stigmates (s, stérile; f, fertile)	spiniforme (f)	deltoïde (f) / spiniforme (s)	deltoïde (f)	deltoïde (f)	deltoïde (f) / caniniforme (s)	réniforme (f)
Position des stigmates sur le sommet de drupe	aligné / sur un demi-cercle	central	central	excentré	central	central
Emplacement des loges	aligné / sur un demi-cercle	sur 2 cercles concentriques	sur 2 cercles concentriques	un cercle	sur 2 cercles concentriques	aligné / sur un demi-cercle
Habitat						
Végétation	Forêt humide de basse, moyenne et haute altitudes, forêt littorale, zones marécageuses (toute l'île)	Forêt littorale, zones marécageuses (est-nord-est)	Forêt humide de moyenne altitude et forêt littorale	Forêt humide de basse altitude (Masoala)	Forêt humide de basse et moyenne altitudes, forêt littorale	Forêt humide de basse et moyenne et forêt littorale

Pandanus Stickman sect. *Insuetia*
Laivao, Callm. & Buerki, sect. nov.
(Figs 1B; 6A)

Arbor in crateriformi habitu. Folia coriacea et magna, in parte apicali sensim attenuata, plicis lateralibus inermibus. Infrutescentia terminalis, monosyncarpica; syncarpium subglobosum, pedonculo trigono et crasso (quam sectionum Callmanderia

et Guillaumetia), drupis maximis, plurilocularibus; pileo pyramidali; stigmata deltoidea 4 raro 3, 5 vel 6.

TYPIUS. — *Pandanus insuetus* Huynh.

DESCRIPTION

Arbre ayant un port en boule; feuilles coriaces et larges, progressivement rétrécies à l'apex, à plis laté-

raux inermes. Infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe subgloboïde; pédoncule triquètre et épais par rapport aux sections *Callmanderia* et *Guillaumetia* (4 cm de large à l'apex, 2 cm dans la partie médiane). Grande drupe pluriloculaire (7,5 × 5,2 × 3,9 cm); pileus pyramidal court; 4 stigmates deltoïdes rarement 3, 5 ou 6, non groupés à l'apex de pileus, portés chacun par des socles ou des renflements de la partie supérieure du pileus.

Pandanus insuetus Huynh

Botanische Jahrbücher für Systematik 122: 217-218, figs 28-32 (2000).

TYPUS. — Madagascar. Prov. de Toamasina, péninsule de Masoala, Pointe de Tampolo, mangrove et forêt littorale, 0 m, 15°39'30"S, 49°57'30"E, VII.1993, *Zjhra* & *Hutcheon* 556 (holo-, P; iso-, MO).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Madagascar. Prov. d'Antsiranana, péninsule de Masoala, sortie du village de Vinanivao, 20 m, 15°52'S, 50°16'E, 9.VIII.2003, *Callmander et al.* 166 (G, MO, NEU, P, TAN).

DESCRIPTION

Arbuste 7 m de hauteur, 18 cm de diamètre, à racines aériennes de 70 cm de hauteur et de 6 cm de diamètre; feuille amplexicaule, 1,7 m de longueur, 9 cm de largeur au milieu, progressivement rétrécie à l'apex; à limbe coriace, à plis latéraux inermes; jeune feuille pouvant atteindre 2,5 m de longueur et 15 cm de largeur; épines dorsales à partir de 63 cm de la base de la feuille; auricule 17 cm de long, 12 cm de largeur apicale, 14 cm de largeur basale; infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe globoïde/subgloboïde, composé de 66 drupes, 27 cm de diamètre; pédoncule triquètre, 37 cm de longueur, 5,5 cm de largeur à l'apex, 4 cm au milieu; drupe 7,5-9,5 × 5-7 × 4-5 cm, environ tiers supérieur libre; pileus pyramidal très court avec des faces légèrement convexes, à angles légèrement saillants, 1,6 cm de hauteur; (3-)4-5(-6) stigmates deltoïdes, obliques, 7 × 6 × 3 mm, portés par des socles de 5 mm de hauteur, non groupés à l'apex du pileus, distants de 6-10 mm, placés sur un cercle; endocarpe 22 mm de longueur axiale, 42 mm de largeur; loge séminale ellipsoïde, 10 × 4 mm, à

centre supramédian; mésocarpe fibro-médulleux; mésocarpe inférieur fibro-médulleux.

REMARQUES

Comme *P. guillaumetii*, *P. insuetus* ne peut être classé dans la section *Mammillarisia*. Cette espèce décrite par Huynh (2000) possède des caractères exceptionnels pour les Pandanaeae malgaches, surtout ceux de la drupe. L'apex du pileus, considéré comme plat, est pourvu de socles portant des stigmates deltoïdes. La coupe transversale de la drupe montre que les loges séminales se placent sur un cercle (Huynh 2000: 218, fig. 32). Le syncarpe globuleux ou sphérique peut atteindre jusqu'à 27 cm de diamètre et est porté par un pédoncule robuste de 37 cm de longueur et de 4 cm de largeur dans sa partie centrale. La drupe a des dimensions très particulières avec une longueur variant de 7,5 à 9,5 cm, une largeur de 5,2 à 7 cm et une épaisseur de 3,9 à 5 cm. En outre, la feuille de cette espèce mesure 170 × 9 cm et possède deux grandes auricules (17 × 14 cm) à sa base. Ces critères permettent de distinguer facilement *P. insuetus* parmi les autres *Pandanus* de Madagascar.

Les branches sont disposées en alternance le long du stipe (modèle architectural de Stone) et leur croissance illimitée peut entraîner un port en boule à l'image de *P. vandamii* (voir Guillaumet 1973). Cette espèce possède des stomates à papilles ramifiées (classe VI) (face abaxiale de la feuille). Une nouvelle section, *Insuetia*, est décrite pour cette espèce. Le Tableau 1 résume les différences morphologiques avec les sections affines.

PHÉNOLOGIE

Fructification: juillet-août.

DISTRIBUTION

Pandanus insuetus est endémique de la forêt littorale et des régions marécageuses de la péninsule de Masoala (Nord-Est) (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 90 km² et une zone d'occupation de 27 km², *P. insuetus* est provisoirement considéré comme « En Danger Critique d'Extinction », CR B1ab(i, iii) selon les Critères

des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

Pandanus Stickman sect. *Callmanderia*

Laivao & Buerki, sect. nov.

(Figs 3-5; 6C)

Arbor columnaris, ramificationibus lateralibus verticillatis; folia laterali coriacea, angusta, plicis lateralibus spinosis; infrutescentia terminali, monosyncarpica; syncarpo ovoideo, pendulo; drupis plurilocularibus; stigmatibus fertili 1, inclinato, deltoideo, longibus spiniformibusque sterilibus stigmatibus circumcincto.

TYPUS. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki.

DESCRIPTION

Arbre à port coniféroïde, à branches latérales disposées en verticilles; feuille latérale coriace, étroite, à plis latéraux armés; infrutescence terminale, monosyncarpique; syncarpe ovoïde, pendant, à drupes pluriloculaires; stigmatibus fertili inclinés, deltoïde, unique, entouré par de longs stigmatibus spiniformes stériles.

Pandanus callmanderiana

Laivao & Buerki, sp. nov.

(Figs 3-5; 6C)

Arbor columnaris, 4-10 m alta, parce ramosa, trunco spinoso 15-20 cm diametro. Folia ramorum 100-110 cm longa, 2,8-3,2 cm lata in medio, 2,8 cm prope vaginam. Infrutescentia terminali, monosyncarpica; syncarpio ovoideo, pendulo, 85-95 × 70-74 mm, rotundato in sectione transversali, circa 50 drupis composito. Drupis obovoideis, 28-31 mm longis, 15-23 mm latis, 10-18 mm crassis. Pileo tholiformi, 5-6 mm alto, centro concave, angulato; stigmatibus 5 raro 6, inclinatis, c. 7,5-8 mm longis: centrali deltoideo 1, fertili; marginalibus spiniscentibus 4, sterilibus. Endocarpio circa 23 mm alto in axe, apice ad 2 mm a basi stigmatum distanti, basi ad 7 mm supra basim drupae; loculo seminali ellipsoideo, 11 mm longo, 5 mm lato, centro mediano, apice ad 5 mm infra basim stigmatum, basi 14 mm supra basim drupae; mesocarpio supero angusto, fibroso et medulloso; mesocarpio infero copiose fibroso.

TYPUS. — Madagascar. Prov. de Toamasina, Tampolo FC, 8 km au Nord de Fénériver-Est, forêt littorale sur sable à 300 m de la mer, 5 m, 17°17'09"S, 49°24'22"E, 30.VII.1997, *Callmander*, Laivao & Wohlhauser 37 (holo-, NEU; iso-, P, TAN).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Madagascar. Prov. de Toamasina, forêt littorale entre Foulpointe et Andodabe, marécage d'Andohanakoho, 17°42'910"S, 49°27'43"E, 10 m, 20.III.1997, *Laivao 014* (G, MO, P, TAN). — Soanierano-Ivongo, Sahavolamena FC, 15 m, 16°54'52"S, 49°34'12"E, 26.III.1997, *Laivao M018* (MO, TAN). — Soanierano-Ivongo, Sahavolamena FC, 10 m, 16°57'18"S, 49°32'48"E, 26.III.1997, *Laivao M019* (G, MO, P, TAN). — Antanindravo, forêt d'Analalava sur sable, 17°41'19"S, 49°29'58"E, 21 m, 15.VII.2005, *Laivao & Arthur 189* (P). — Soanierano-Ivongo, 15 m, 16°56'12"S, 49°35'04"E, 17.VII.2005, *Laivao & Arthur 192* (G).

DESCRIPTION

Arbre 4-10 m de hauteur, peu ramifié, branches disposées en verticilles, stipe épineux de 15-20 cm de diamètre, à racines échasses de 15 cm de hauteur; port coniféroïde; feuilles latérales coriaces, 100-110 cm de longueur, 2,8-3,2 cm de largeur au milieu, 2,8 cm près de la gaine, progressivement rétrécies à partir de la moitié jusqu'à l'apex, à plis latéraux armés sur 10 cm à l'apex de la feuille; épines brunes, antrorses; épines marginales présentes à partir de 8 cm au-dessus de la base jusqu'à l'apex, dans le tiers inférieur jusqu'à 1 mm de longueur espacées de 1-5 mm, dans la partie médiane jusqu'à 0,5 mm de longueur, espacées de 3 mm, à l'apex jusqu'à 0,5 mm de longueur, espacées de 1 mm; épines costales présentes de 20 cm au-dessus de la base de l'auricule jusqu'à l'extrémité supérieure; gaine 8 cm de long, 2,9 cm de largeur apicale, 3,2 cm à la base, à veines longitudinales visibles aux deux faces; infrutescence monosyncarpique, terminale, pendante; syncarpe ovoïde, 85-95 × 70-74 mm, arrondi en coupe transversale, composé de (40-)55(-70) drupes; pédoncule triquètre, à angles saillants, 28 cm de longueur, 10 mm de largeur à l'apex, 8 mm au milieu; drupe obovoïde, 28-31 × 15-23 × 10-18 mm, tiers supérieur libre; pileus en forme de dôme, corné, à côtes saillantes, 5-6 mm de hauteur, à apex légèrement concave; 5(-6) stigmatibus (1 stigmatibus deltoïde fertile entouré de 4(-5) stigmatibus spiniformes stériles) groupés à l'apex du pileus, (stigmatibus deltoïde oblique 8,2 × 2 mm) (stigmatibus spiniforme 7,5 × 1 mm); endocarpie 23 mm de longueur axiale, 13 mm de largeur, à apex distant de 2 mm de la base des stigmatibus, à base distante de 7 mm de la base de la drupe; loge

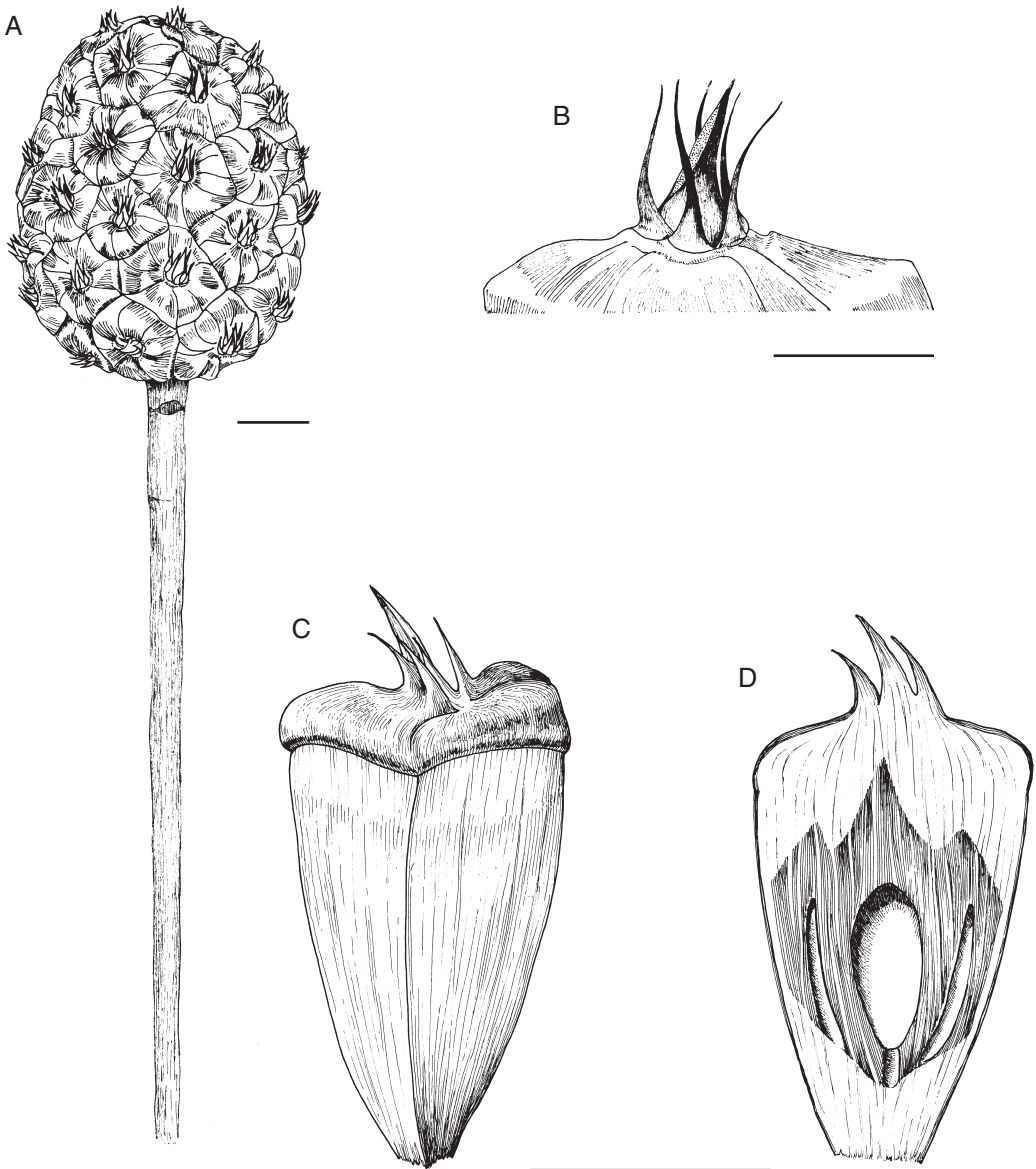


FIG. 3. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki: **A**, infructescence monosyncarpique; **B**, détail de la partie apicale de la drupe montrant la forme du pileus et le stigmate central deltoïde entouré de stigmates spiniformes stériles; **C**, détail d'une drupe vue de côté; **D**, coupe longitudinale d'une drupe passant par le centre du stigmate, montrant l'endocarpe osseux (hachuré) et la grande loge séminale en son centre. Échelles: A, 2 cm; B-D, 1 cm.

séminale ellipsoïde, 11 × 5 mm, à centre médian, à apex distant de 5 mm de la base des stigmates, à base distante de 14 mm de la base de la drupe, à paroi supérieure endocarpique de 3 mm de hauteur;

une grande loge séminale fertile entourée de petites loges marginales, stériles, disposées sur un cercle; mésocarpe supérieur étroit et fibro-médulleux; mésocarpe inférieur richement fibreux.

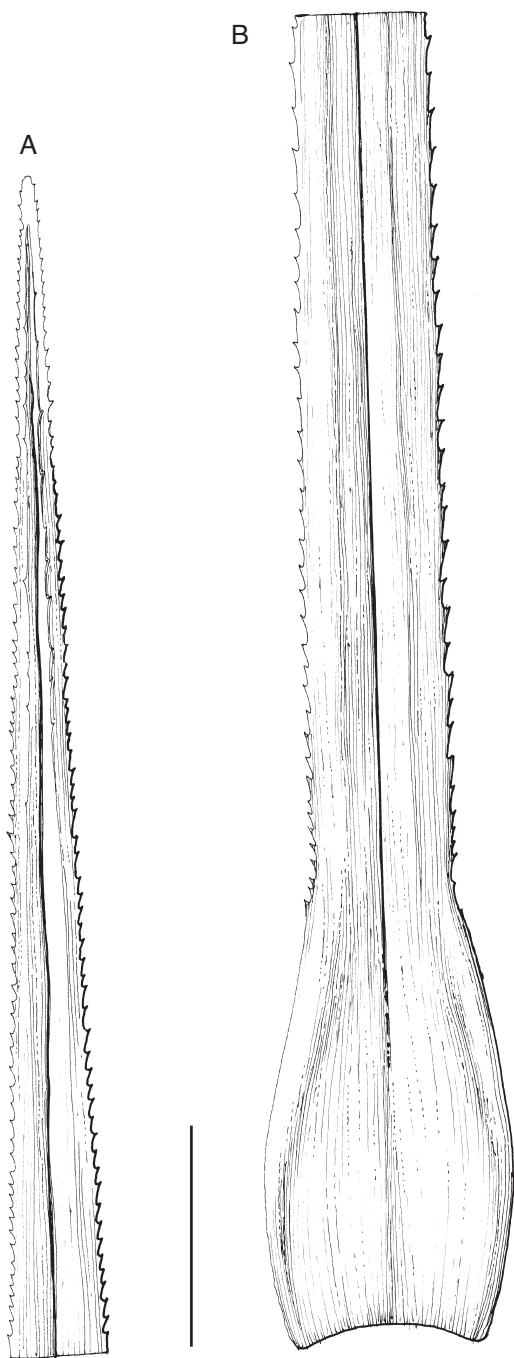


FIG. 4. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki: **A**, partie apicale d'une feuille montrant la feuille progressivement rétrécie; **B**, partie basale d'une feuille montrant la gaine basale. Échelle: 4 cm.

IDENTITÉ DE LA NOUVELLE ESPÈCE

Pandanus callmanderiana possède des caractères morphologiques uniques, ce qui en fait une espèce facilement reconnaissable : existence de deux types de stigmates (fertiles et stériles) sur les drupes (Figs 3 ; 6C), et d'un port coniféroïde avec des ramifications latérales disposées en verticilles le long du stipe (Fig. 5). C'est la combinaison de ces caractères discriminants de toutes les autres espèces malgaches qui justifie la description d'une section marquant son isolement à Madagascar. Les *Pandanus* de la section *Stephanostigma* (*P. analamazaotrensis* et *P. bipyramidatus*) possèdent également deux types de stigmates. Cependant, les stigmates marginaux stériles de la section *Stephanostigma* sont très courts et caniniformes (Fig. 1D, voir aussi Martelli 1907 ; Martelli & Pichi-Sermolli 1951 : 119, fig. 19f-h), tandis que ceux de *P. callmanderiana* sont longs et spiniformes. Les stigmates stériles de *P. callmanderiana* ressemblent aux stigmates fertiles de la section *Acanthostyla*. Néanmoins, les espèces de la section *Acanthostyla* disposent uniquement de stigmates longs et spiniformes non élargis à la base (Fig. 1F). La nouvelle espèce possède une infrutescence monosyncarpique (comme certaines espèces de la section *Acanthostyla*, e.g., *P. comatus*) et non plurisyncarpique comme la sect. *Stephanostigma*. Cependant, la robustesse et la longueur du pédoncule, la forme, la taille et la disposition du syncarpe sont différentes. À ce propos, Pichi-Sermolli (*in* Martelli & Pichi-Sermolli 1951) avait émis l'hypothèse que *P. bipyramidatus* pourrait avoir une infrutescence à un seul syncarpe terminal. L'observation du type ainsi que du matériel récolté récemment confirme le caractère plurisyncarpique de cette espèce mais les syncarpes latéraux ne se développent effectivement pas dans certains cas et sont vite caduques, aboutissant à une infrutescence d'allure monosyncarpique à maturité.

Au niveau de l'architecture, seules les espèces des sections *Acanthostyla* et *Guillaumetia* (et dans une moindre mesure certaines espèces de la section *Heterostigma*) arborent un port « coniféroïde ». Comme discuté précédemment, la section *Acanthostyla* possède un stipe massif couronné au sommet par une touffe de feuilles plus amples que celles des rameaux latéraux, ces derniers seuls fertiles. Mais la

ramification latérale n'est jamais verticillée le long du stipe, comme chez la nouvelle section (Fig. 5).

Au niveau de la micromorphologie foliaire, *P. callmanderiana* possède une surface épidermique abaxiale présentant une alternance de zones stomatifères et non stomatifères. Les cellules polaires des stomates abaxiaux sont munies de papilles très ramifiées (classe VI, selon Huynh 1974). Les caractères fertiles et stériles des sections affines de la sect. *Callmanderia* sont présentés dans le Tableau 1.

ÉTYMOLOGIE

Le nom de la section ainsi que l'épithète spécifique sont dédiés au Dr Martin W. Callmander qui a récolté l'échantillon type. La reconnaissance du premier auteur lui est adressée pour l'avoir soutenu et permis de réaliser de nombreux travaux sur les Pandanaceae malgaches, mais aussi pour l'amitié qui s'est créée au cours des années grâce notamment aux nombreuses missions sur le terrain à Madagascar.

PHÉNOLOGIE

Fructification : mars-juillet.

DISTRIBUTION

Pandanus callmanderiana croît dans la forêt littorale orientale sur un substrat sableux inondé périodiquement. Ce taxon se trouve plus rarement dans les marécages inondés en permanence (Fig. 2).

STATUT DE CONSERVATION

Avec une zone d'occurrence de 310 km² et une zone d'occupation de 36 km², *P. callmanderiana* est provisoirement considéré comme « En Danger Critique d'Extinction », CR A3c; C2a(i) selon les Critères des Catégories de la Liste Rouge des espèces de l'UICN (2001).

DISCUSSION

Les espèces du genre *Pandanus* ont été historiquement classées dans des sous-genres et des sections afin de mieux appréhender la complexité morphologique et biogéographique du genre (Stone 1974). Il est clair que cette classification est essentiellement morphologique et ne reflète pas réellement la phylogénie



FIG. 5. — *Pandanus callmanderiana* Laivao & Buerki : architecture de l'arbre montrant la ramification latérale en verticille et l'anisophyllie. Échelle : 1 m.

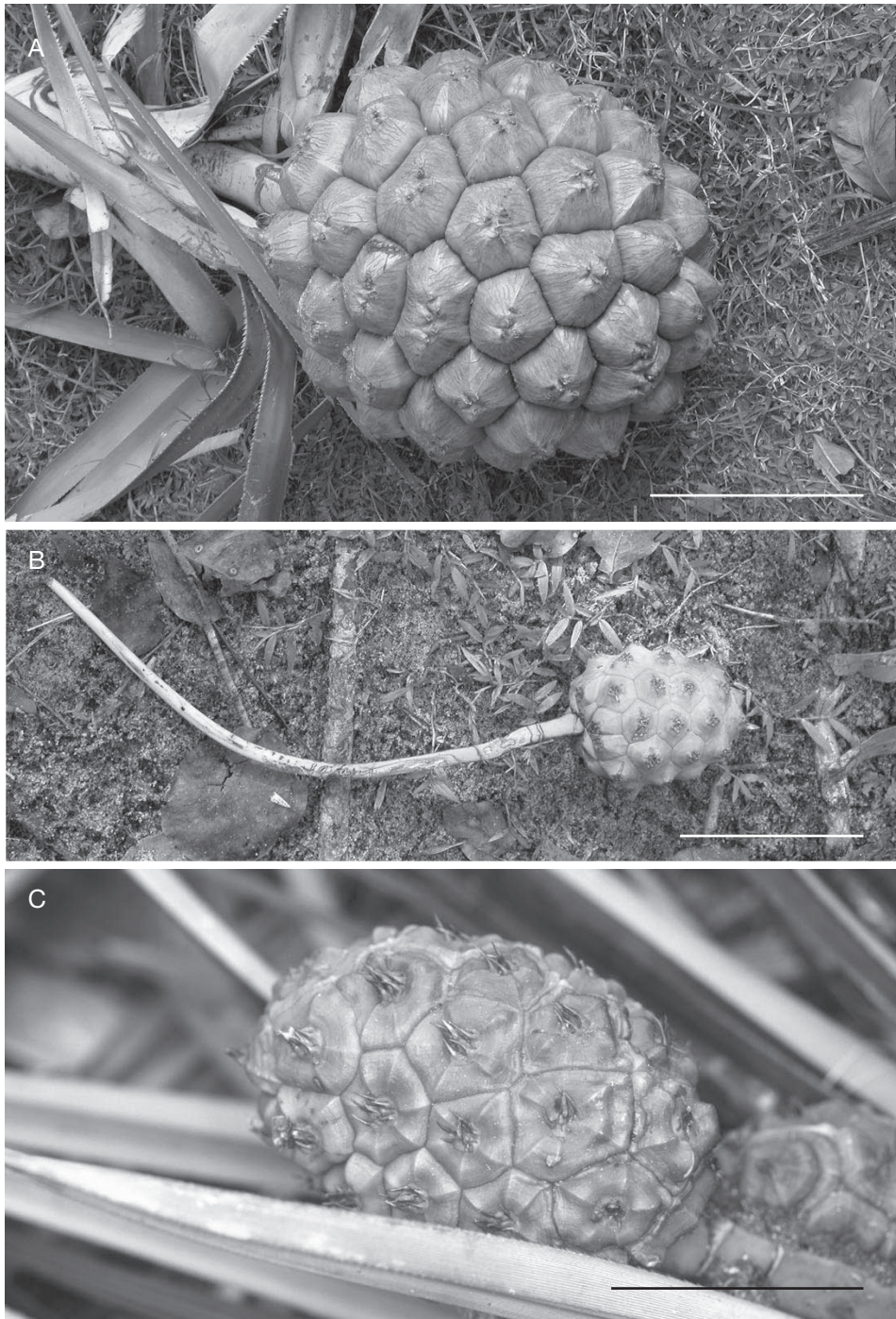


FIG. 6. — Différentes infrutescences de sections affines de *Pandanus* Stickman à stigmates saillants rencontrés sur la côte est de Madagascar: **A**, *P. insuetus* Huynh; **B**, *P. guillaumetii* B.C.Stone; **C**, *P. callmanderiana* Laivao & Buerki. A, Callmander *et al.* 166; B, Wohlhauser *et al.* 485; C, Callmander *et al.* 37. Échelles: A, 15 cm; B, 10 cm; C, 5 cm.

des espèces. Cependant, cette classification permet de mettre en évidence différents modèles évolutifs correspondants aux nombreuses sections du genre *Pandanus*, reflétant leurs affinités biogéographiques actuelles (Stone 1974; Callmander & Laivao 2002; Callmander *et al.* 2003). Par exemple, les espèces possédant un port bien distinct à stigmates spiniformes et drupes uniloculaires des forêts littorales de la côte est malgache ont été élevées au rang de types de sections monospécifiques: *Aquatiles*, *Imerinenses*, *Lonchostigma*, *Phaenops*, *Platyphylla*, *Rykiella* pour souligner leur isolement taxonomique (Huyhn 1979a, b). Toutes ces sections offrent des affinités incontestables avec le sous-genre *Rykia* (Stone 1975; Callmander & Laivao 2002) et reflètent certainement une partie de l'histoire paléogéographique du genre *Pandanus* (Callmander *et al.* 2003). La section *Acanthostyla* est, quant à elle, bien individualisée aussi par son architecture et ses drupes généralement pluriloculaires possédant des stigmates spiniformes regroupés au centre de l'apex du pileus. Son homogénéité a même poussé Stone à envisager un rang de sous-genre (Stone 1970b) pour cette section. Placer *P. callmanderiana* et *P. guillaumetii* dans cette section aurait détruit son identité morphologique au vu des différences citées plus haut. *Pandanus* sect. *Acanthostyla* est aujourd'hui bien identifiée mais, contrairement aux sections monospécifiques des forêts littorales de la côte est, a connu une radiation adaptative qui a donné naissance à plusieurs espèces dans des domaines phytogéographiques variés. Ces espèces croissent depuis la forêt littorale orientale (*P. comatus*) jusqu'à la limite supérieure de la forêt à 2000 m dans le massif du Tsaratanana (*P. alpestris*).

Dans un groupe aussi polymorphe que *Pandanus*, les affinités entre les sections ne seront évidemment déterminées que par une étude phylogénétique approfondie. Le sectionnement actuel des espèces a le mérite d'être néanmoins pratique pour le non-spécialiste. Il reflète aussi les affinités biogéographiques et paléogéographiques des espèces du genre *Pandanus*.

La côte orientale renferme la plupart des espèces de la Grande Île. Sur les 91 espèces actuellement connues dans la famille des Pandanaeae à Madagascar, environ 40 % sont endémiques des forêts

de basse altitude et littorales sur la côte est. Sachant que Madagascar possède un des taux les plus élevés au monde en matière de déforestation (Achard *et al.* 2002), avec aujourd'hui moins de 10 % des forêts humides originelles de la côte est (Myers *et al.* 2000), les *Pandanus* malgaches sont par conséquent fragilisés dans leur milieu naturel. Une étude récente réalisée par les auteurs (Callmander *et al.* sous presse) montre que plus de 90 % des espèces malgaches sont en danger d'extinction selon les Critères de l'UICN (Vulnérables, En Danger ou En Danger Critique d'Extinction). Beaucoup d'espèces sont, en outre, soumises à de fortes pressions humaines. La population malgache utilise différentes parties végétatives pour la construction d'habitation et, dans la région de Ranomafana (Sud-Est), certains grands arbres de la section *Dauphinensia* H.St.John sont très recherchés pour la vannerie en raison de leurs grandes feuilles coriaces (J. Jones comm. pers.). Après la déclaration du Président Marc Ravalomanana de tripler la surface des aires protégées dans un proche avenir, les différentes organisations impliquées dans les efforts nationaux de conservation ont un besoin urgent de données biologiques. Les travaux de taxonomie incluant une systématique solide, une mise à jour de la répartition des espèces et un statut selon les Critères des Catégories de l'IUCN (2001), sont indispensables à l'énorme tâche qui nous attend à Madagascar (Callmander *et al.* 2005).

Remerciements

Les auteurs souhaitent exprimer leur gratitude au Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (PBZT), ainsi qu'à l'Association nationale pour la Gestion des Aires protégées (ANGAP), pour les autorisations de recherche et de récolte. Nous remercions aussi le personnel et les collaborateurs des herbiers de Paris, Genève, Saint-Louis et Antananarivo pour l'accueil qu'ils nous ont réservé lors de nos séjours dans leurs institutions. Nous tenons aussi à remercier toute l'équipe du Missouri Botanical Garden à Madagascar, plus particulièrement Lalao Andriamahefarisoa pour son aide logistique et Roger Andriamiarisoa pour ses magnifiques dessins. Nous tenons à remercier l'ADAJE (Association des Amis du Jardin de l'Ermitage, Neuchâtel) pour

son fidèle soutien financier permettant au premier auteur de mener à bien ses recherches. Le premier auteur bénéficie d'une Bourse de recherche de l'UNESCO/Keizo Obuchi (n° 05.382). Le deuxième auteur a bénéficié du soutien financier du Fonds national suisse (Grant n° PBNE2-102378), du National Geographic Exploration Grant (Grant n° 04065) et de Conservation International-Madagascar (Convention 234). Finalement, les trois auteurs ont bénéficié du soutien financier de l'Ambassade de Suisse à Madagascar.

RÉFÉRENCES

- ACHARD F., EVA H. D., STIBIG H.-J., MAYAUX P., GALLEGO J., RICHARDS T. & MALINGREAU J.-P. 2002. — Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2002. — Endémisme et biogéographie du genre *Pandanus* (Pandanaceae) en Afrique et à Madagascar. *Bioterre, Revue internationale des Sciences de la Vie et de la Terre* n° spécial, Actes du colloque international, Centre Suisse du 27-29 août 2001: 76-89.
- CALLMANDER M. W. & LAIVAO M. O. 2003. — Biogeography and systematics of the Madagascan *Pandanus* (Pandanaceae), in GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago: 460-467.
- CALLMANDER M. W., LAIVAO M. O. & WOHLHAUSER S. 2001. — Une nouvelle section du genre *Pandanus* (Pandanaceae) à Madagascar: *Pandanus* sect. *Fridentistigma*. *Adansonia*, sér. 3, 23 (1): 49-57.
- CALLMANDER M. W., CHASSOT P., KÜPFER P. & LOWRY II P. P. 2003. — Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications. *Taxon* 52 (4): 747-762.
- CALLMANDER M. W., SCHATZ G. E. & LOWRY II P. P. 2005. — IUCN Red List assessment and the global strategy for plant conservation: taxonomists must act now. *Taxon* 54 (4): 1047-1050.
- CALLMANDER M. W., SCHATZ G. E., LOWRY II P. P., LAIVAO M. O., RAHARIMAMPIONONA J., ANDRIAMBOLOLONERA S., RAMINOSOA T. & CONSIGLIO T. K. sous presse. — Identification of Priority Areas for Plant Conservation in Madagascar and application of IUCN Red List Criteria: rare and threatened Pandanaceae indicate new sites in need of protection. *Oryx*.
- CORNET A. 1974. — Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. *Notice explicative* 55, ORSTOM, Paris: 1-28.
- ESRI 2000. — *ArcView 3.3*. ESRI, Redlands, California (logiciel).
- GUILLAUMET J.-L. 1973. — Formes et développement des «*Pandanus*» malgaches. *Webbia* 28: 495-519.
- HUYNH K.-L. 1974. — La morphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. I. Aperçu général. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 190-256.
- HUYNH K.-L. 1979a. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. V. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. I. Partie systématique. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 321-371.
- HUYNH K.-L. 1979b. — La micromorphologie microscopique de la feuille et la taxonomie du genre *Pandanus*. VI. *P.* subg. *Vinsonia* et *P.* subg. *Martellidendron*. 2. Considérations sur le *P.* subg. *Vinsonia*. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 100: 473-517.
- HUYNH K.-L. 2000. — The genus *Pandanus* (Pandanaceae) in Madagascar (part 6). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 122: 201-224.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. Gantner Verlag, Vaduz, 687 p.
- MARTELLI U. 1907. — *Pandanus* nuovo specie. Manipolo II. *Webbia* 2: 423-439.
- MARTELLI U. & PICHI-SERMOLLI R. 1951. — Les pandanacées récoltées par H. Perrier de la Bâthie à Madagascar. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar*, série B, 3 (1): 1-175.
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., DA FONSECA G. A. B. & KENT J. 2000. — Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- ST JOHN H. 1960. — Revision of the genus *Pandanus* Stickman I. Key to the sections. *Pacific Science* 14: 224-241.
- SCHATZ G. E. 2000. — Endemism in the Malagasy tree flora, in LOURENÇO W. R. & GOODMAN S. M. (eds), Diversity and endemism in Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie*. Société de Biogéographie, MNHN, ORSTOM, Paris: 1-9.
- SCHATZ G. E. & LESCOT M. 2005. — *Gazetteer to Malagasy Botanical Collecting Localities*. Missouri Botanical Garden web site: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/madagascar/gazetteer>.
- STONE B. C. 1970a. — New and critical species of *Pandanus* from Madagascar. *Webbia* 24: 579-618.
- STONE B. C. 1970b. — Morphological studies in Pandanaceae. II. The coniferoid habit in *Pandanus* sect. *Acanthostyla*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97 (3): 144-149.
- STONE B. C. 1970c. — Observations of the genus *Pandanus* in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 63 : 97-131.
- STONE B. C. 1974. — Towards an improved infrageneric classification in *Pandanus* (Pandanaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 94: 459-540.

STONE B. C. 1975. — On the biogeography of *Pandanus* (Pandanaceae). *Compte Rendu de la Société de Biogéographie de Paris* 457: 67-90.

UICN 2001. — *Catégories et critères de l'UICN pour la liste rouge*: Version 3.1. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN, Gland; Cambridge, ii + 32 p.

*Soumis le 30 janvier 2006;
accepté le 10 mai 2006.*