

FORMES ET DEVELOPPEMENT DES « PANDANUS »
MALGACHES

Le plus récent recensement (STONE, 1970 b) des espèces malgaches du genre *Pandanus* donne 71 espèces dont 2 sont vraisemblablement introduites (*P. edulis* et *P. utilis*) et 5 particulièrement mal connues. Trois autres espèces ont été récemment décrites, *P. biceps* (STONE et GUILLAUMET, 1970), *P. pristis* (STONE, 1971), *P. peyrierasii* (STONE et GUILLAUMET, 1973).

Toutes, à l'exception des 2 introduites, paraissent endémiques et se groupent en 11 sections dont 6 certainement propres à Madagascar: *Acanthostyla*, *Rykiella*, *Foullioya*, *Martellidendron*, *Stephanostigma* et *Lonchostigma*.

Il faut bien avouer d'ailleurs que la division du genre en section et le classement des espèces sont encore imparfaits. Ainsi si la section *Acanthostyla* semble bien établie, on ne connaît pas encore les fleurs mâles de la section *Rykiella*, la position de *Stephanostigma* n'est pas très sûre (STONE, 1970a, p. 114), et *P. biceps* rattaché à *Vinsonia*, bien qu'ayant de nombreux caractères de la section *Pandanus*, fut ensuite placé dans la section *Mammillarisia*!

Des espèces sont encore à nommer, des découvertes possibles, des regroupements à effectuer; enfin beaucoup de choses sont encore à faire quant au développement, à la biologie, à l'écologie, à la répartition géographique. L'étude des formes architecturales des espèces malgaches de *Pandanus* peut apporter des précisions importantes dans la connaissance du genre; l'étude de l'acqui-

* O.R.S.T.O.M., Centre de Tananarive, B.P. 434, Tananarive, Madagascar.

sition de ces formes permettant de mieux saisir les rapports qui existent entre les différents types.

LES FORMES

A partir du récent inventaire des formes architecturales établi par HALLÉ et OLDEMAN (1970), les *Pandanus* malgaches se partagent entre quatre modèles :

— arbres monocaules, inflorescences femelles axillaires (inflorescences mâles encore inconnues) : « modèle de CORNER » ;

— arbres ramifiés

— structure articulée, la floraison terminale entraînant l'arrêt de croissance de l'article : « modèle de LEEUWENBERG » ;

— tronc monopodique à croissance rythmique, conférant une disposition verticillée ou subverticillée aux branches latérales qui sont à floraison terminale : « modèle de SCARRONE » ;

— tronc monopodique à croissance continue, les branches étant alors disposées sur le tronc de façon continue et diffuse : « modèle théorique » III *.

Le modèle de CORNER

Ce modèle a été reconnu récemment dans le genre *Pandanus* par la découverte de *P. princeps* (fig. 2,1 et pl. XXXIX, 1).

L'arbre est monocaule, atteignant 5 à 6 mètres de haut ; les feuilles, jusqu'à 3 mètres de long sur 0,20 de large, sont groupées au sommet du tronc. Les inflorescences femelles apparaissent à l'aisselle des feuilles inférieures (pl. XXXIX, 2). La grande similitude de port que cette espèce présente avec certains palmiers lui a valu son nom **.

* Ce modèle prévu par HALLÉ et OLDEMAN a cessé d'être théorique depuis longtemps ; ces auteurs ayant décelé son existence chez des Composées (HALLÉ, *in litt.*). A seule fin de me conformer à la terminologie que je trouve personnellement inadéquate, employée par ces auteurs et à la demande de l'un d'entre eux, je dédie ce modèle à mon ami STONE, éminent spécialiste du genre *Pandanus*.

** " This new species, named on account of its similarity in habit and especially the position of its spices to certain palms ("Principes") ... " (STONE, 1970b, p. 588).



Fig. 1 — Floraison et ramification.

1. Développement de deux bourgeons axillaires après la floraison chez *P. stellatus* ($\times 1/6$); 2. Diagramme; 3. Développement d'un seul bourgeon axillaire, diagramme; 4. Ramification après la première floraison d'un *Pandanus* appartenant au modèle de LEEUWENBERG, départ de trois bourgeons; 5. Inflorescence terminale du même *Pandanus* ($\times 2/9$); 6. Diagramme partiel de l'inflorescence.

L'inflorescence est composée d'un unique syncarpe et entourée d'une dizaine de feuilles ou bractées très différentes des feuilles précédentes par leur taille, leur forme et l'absence d'épines ailleurs qu'au sommet.

Ces axes inflorescentiels axillaires sont à rapprocher du développement végétatif des bourgeons axillaires observés chez d'autres *Pandanus* (STONE, 1970a, p. 127 et GUILLAUMET, 1972) et des rameaux latéraux de la section *Acanthostyla*. Dans le premier cas, sans possibilité de se ramifier, ils font office de bulbilles s'ils peuvent se détacher, ou périssent; dans le second cas, ils ont la possibilité de donner des inflorescences et de se ramifier. Les inflorescences de *P. princeps* n'ont pas acquis cette faculté de se ramifier et disparaissent quand le cycle de reproduction est achevé.

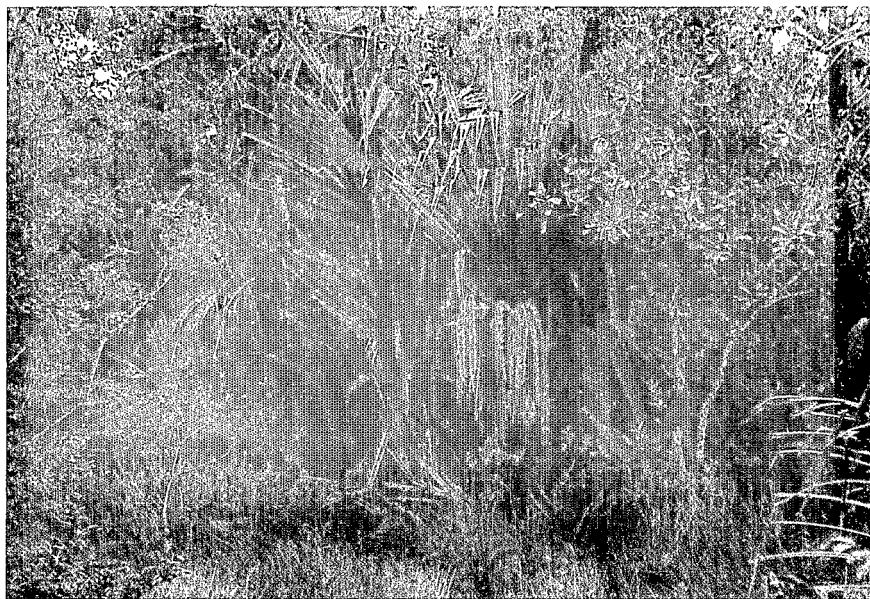
PERRIER DE LA BÂTHIE avait déjà signalé ce modèle et la diagnose de *P. longissimipedunculatus* précise: « stipes 4-6 m altus, erectus, haud ramosus... Spadix foemineus « lateralis » (fide Perrier), in axilla foliorum obtectus,... » (MARTELLI et PICHI-SERMOLLI, 1951, p. 158). MARTELLI, auteur de cette description, semble avoir été surpris par la position des inflorescences indiquée sur l'échantillon; position que confirme PICHI-SERMOLLI: « Les inflorescences sortent des bourgeons latéraux cachés dans les feuilles » (id^o).

Les autres *Pandanus* malgaches sont ramifiés, les axes pouvant être équivalents ou non.

La floraison est terminale sur toutes les espèces que j'ai pu voir (pl. XL, 1); le fonctionnement du méristème terminal est donc stoppé et celui-ci sera relayé par un ou plusieurs bourgeons axillaires des feuilles précédant l'inflorescence (fig. 1 et pl. XL, 2). Cette succession d'articles, croissance sympodique, peut être générale, tronc et branches, ou limitée seulement aux branches, le méristème principal ne disparaissant pas et continuant de croître sans se diviser.

Le modèle de LEEUWENBERG

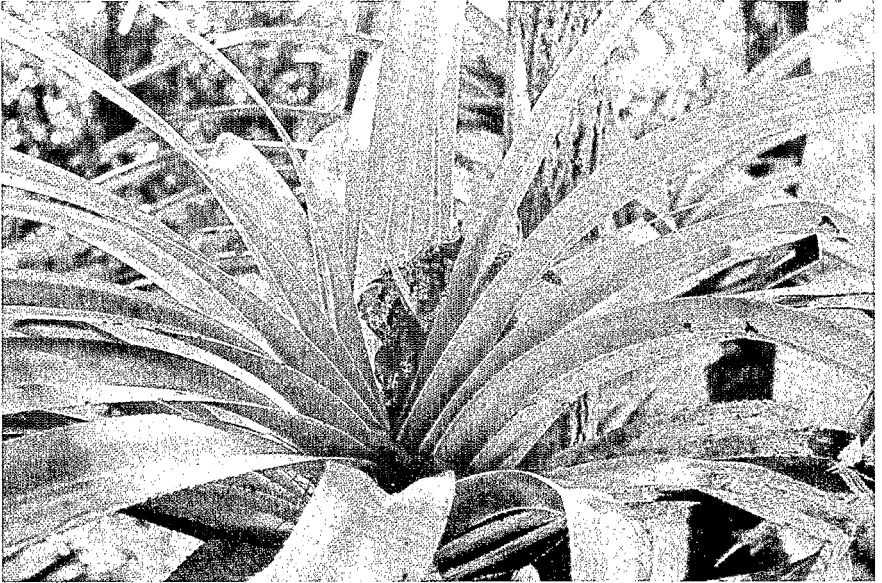
Le modèle de LEEUWENBERG se définit par une structure articulée où l'arrêt de croissance de chaque article est dû à la



1 - *Pandanus princeps*. Modèle de Corner.



2 - *Pandanus princeps*, Inflorescences ♀ en position axillaire.



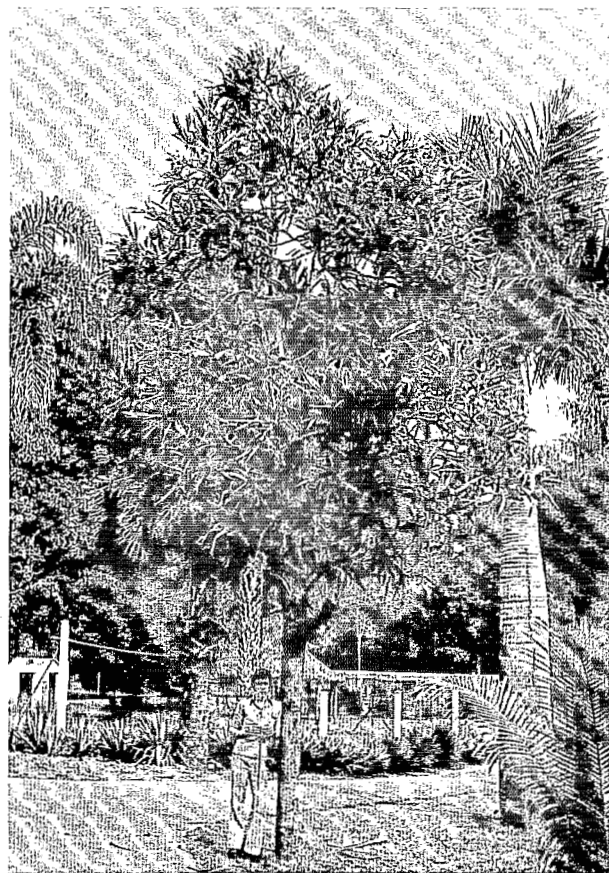
1 - *Pandanus dauphinensis*. Inflorescences en position terminale.



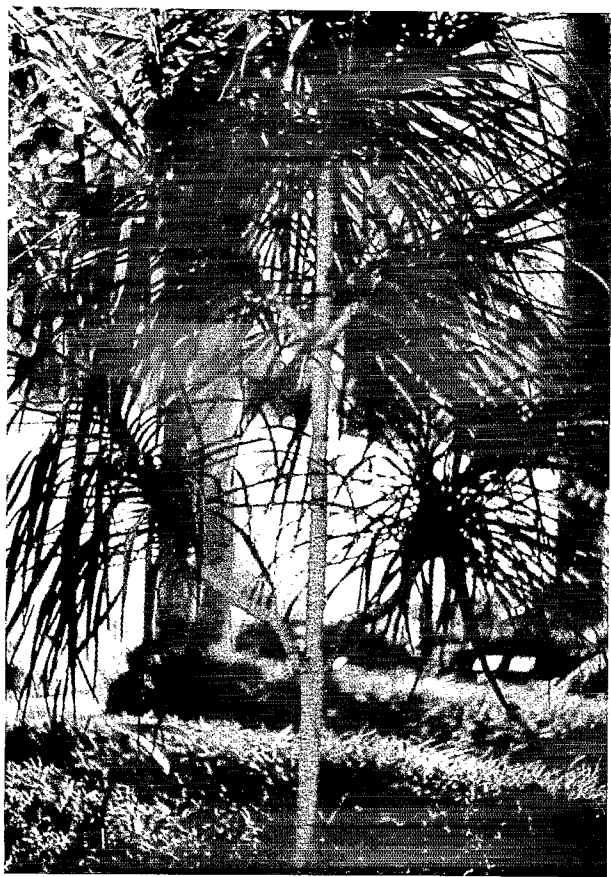
2 - *Pandanus dyckiooides*. Infructescence terminale et départ du rameau de remplacement (cl. G. CREMERS).



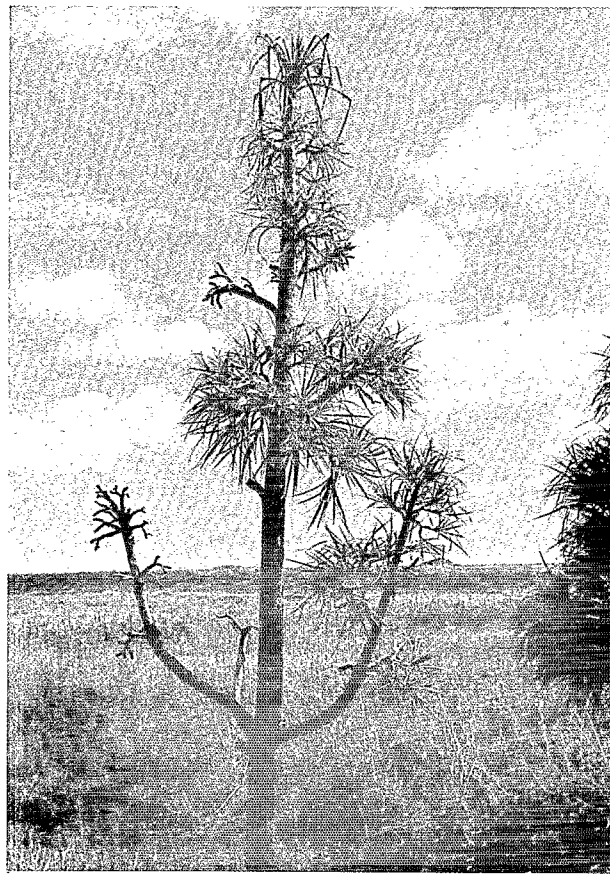
1 - *Pandanus rollotii*. Modèle de LEEUWENBERG
(cl. A. PEYRIERAS).



2 - *Pandanus vandamii*. Modèle de SCARRONE à
croissance des branches non limitée.



1 - *Pandanus dyckiioides*. Modèle de SCARRONE à croissance tardivement limitée des branches.



2 - *Pandanus* de la section *Heterostigma*. Modèle de SCARRONE à croissance des branches précocement limitée (cl. G. CREMIERS).

floraison. Il y a apparition de deux autres articles, rarement plus; l'arbre adulte est régulièrement ramifié, quatre ou cinq fois, selon une fausse dichotomie. La première ramification n'est vraisemblablement pas toujours due à une floraison, mais le méristème semble disparaître pour une raison inconnue comme chez d'autres espèces signalées par HALLÉ et OLDEMAN (p. 39). D'autre part chaque floraison n'est pas suivie d'une double ramification.

Ce modèle est représenté dans plusieurs sections: *Dauphinensia*, *Martelliidendron*, *Lonchostigma* (fig. 2, 4-11 et pl. XLI, 1). Il est, semble-t-il d'après l'icnographie, courant dans le genre.

Les *Pandanus* malgaches à rameaux différenciés appartiennent aux modèles de SCARRONE et de STONE, selon que le tronc monopodique a une croissance rythmique ou non, conférant aux rameaux latéraux une disposition en verticilles (ou subverticilles), ou continue et diffuse.

Dans certains types architecturaux existe une extraordinaire différence de taille entre les feuilles du tronc et celles des rameaux latéraux; anisophyllie qu'il ne pouvait y avoir dans les modèles précédents dont l'un n'avait qu'un méristème végétatif actif et l'autre des méristèmes ayant tous la même valeur.

La croissance des rameaux latéraux est étroitement dépendante du méristème terminal; on peut ainsi distinguer trois catégories, formelles comme toute classification, où se rangent les arbres, adultes évidemment, relevant des modèles de SCARRONE et de STONE:

— *croissance des branches précocement limitée par le méristème terminal*. Si les rameaux latéraux apparaissent d'une façon continue, modèle de STONE, leur dimension croît progressivement à mesure que le méristème terminal s'éloigne d'eux. Quand le développement est rythmique, modèle de SCARRONE, introduisant une solution de continuité entre chaque verticille, les rameaux inférieurs semblent échapper en partie à l'influence du méristème terminal. Les deux ports qui en résultent, bien que se ressemblant, n'en sont pas moins différents: le premier est coniféroïde, le second pyramidal.

— *croissance des branches tardivement limitée*. Les branches ont pratiquement toutes la même dimension, relativement espacées

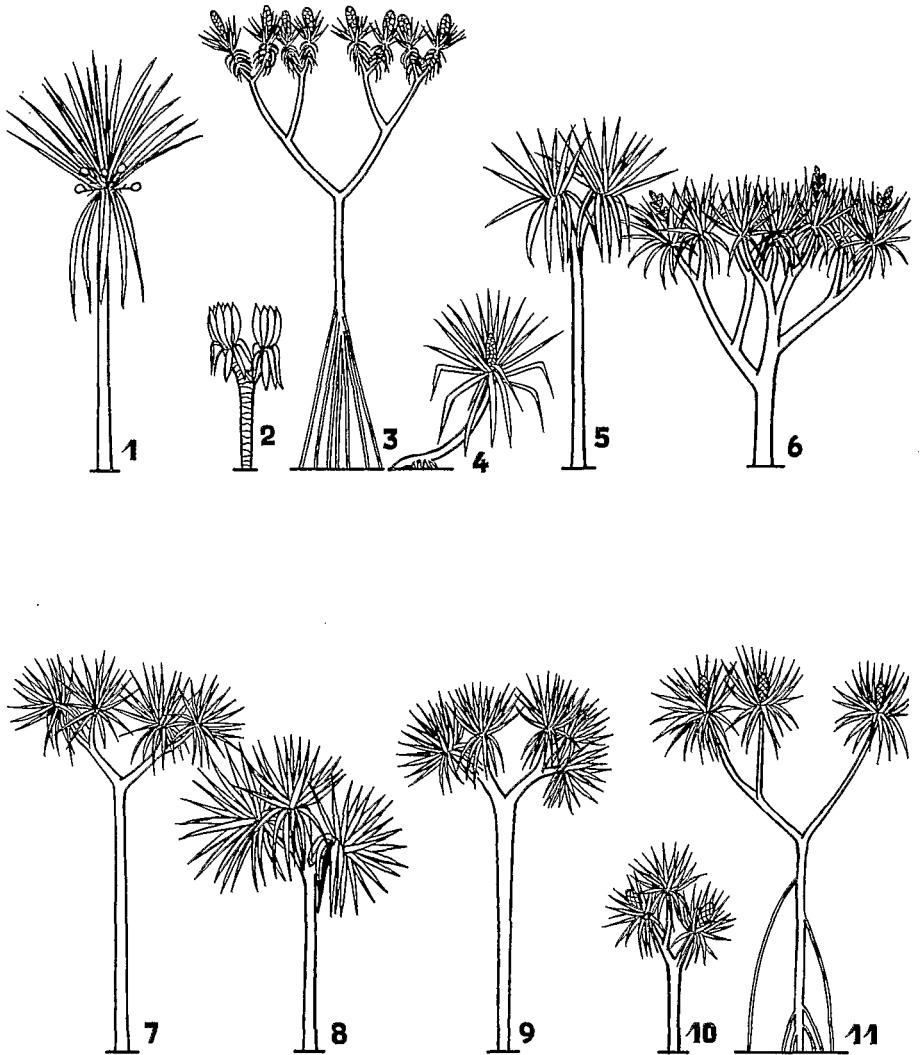


Fig. 2 — Modèles de CORNER et de LEEUWENBERG.

1. *P. princeps*, sect. *Rykiella* (2132; échantillon J.-L. GUILLAUMET); 2. *P. platyphyllus*, sect. *Rykiella*; 3. *P. rollotii*, sect. *Rykiella* (2402); 4. *P. erectus*, sect. *Dauphinensia* (2401); 5. *P. erectus* ou *karaka*, sect. *Dauphinensia* (2563); 6. *P. dauphinensis*, sect. *Dauphinensia*; 7. *P. centrifugalis*, sect. *Dauphinensia* (2400); 8. *P. mammillaris*, sect. *Mammillarisia* (2173); 9. *P. androcephalanthos*, sect. *Martellidendron* (2174); 10. *P. sp.*, sect. *Martellidendron* (2130); 11. *P. androcephalanthos*, sect. *Martellidendron* (2032).

les unes des autres qu'elles soient verticillées ou non; on obtient ainsi un port qu'il est possible d'inscrire dans un cylindre. On passe très facilement du modèle de SCARRONE à celui de STONE.

— *croissance des branches non limitée* par l'action du méristème terminal qui ne produit de mégaphylles que dans les stades de jeunesse. Deux ports principaux en résultent.

Le modèle de SCARRONE

— *croissance des branches non limitée*; les ramifications secondaires sont d'abord rythmiques puis liées à la floraison. Elles peuvent être nombreuses sur une même branche, jusqu'à dix ou douze. Les branches principales diminuent de longueur de la base au sommet. L'arbre acquiert un remarquable port en boule puisqu'il se développe sans contraintes dans toutes les directions. Actuellement seul *P. vandamii* est connu comme appartenant à ce modèle. Les méristèmes sont dans ce modèle extrêmement nombreux (fig. 3,1-4 et pl. XLI, 2).

— *croissance tardivement limitée des branches*. Contrairement au type précédent les divisions des branches sont limitées à cinq ou six. Les espèces des sections *Foullioya*, *Souleyetia* et *Mammillarisia* qui appartiennent à ce modèle sont grêles, à ramifications des branches généralement arythmiques (fig. 3,5-11 et pl. XLII, 1). Sur le tronc même il y a souvent disparition du rythme (*P. stellatus*) ou acquisition de celui-ci après les premières ramifications (*P. dyckioides*, fig. 3,8); on passe ainsi du modèle de SCARRONE à celui de STONE.

— *croissance précocement limitée*. Il y a toujours dominance du méristème terminal sur les axillaires; dans la section *Heterostigma*, les troncs sont épais, les verticilles rapprochés et composés de 5 à 6 branches elles-mêmes à ramification rythmique; il en résulte un port pyramidal (fig. 3,12-11). Chez certaines espèces (*P. myriocarpus*, fig. 3,12 et pl. XLII, 2) les branches du verticille inférieur échappent en partie à l'influence du méristème terminal et se redressent remarquablement amplifiant encore ce port pyramidal. Dans la section *Mammillarisia*, *P. guillaumetii* (fig. 3,15 et pl. XLIII, 1) et *P. pichi-sermollii* (fig. 3,16) ont un port très proche du coniféroïde mais avec les branches verticillées.

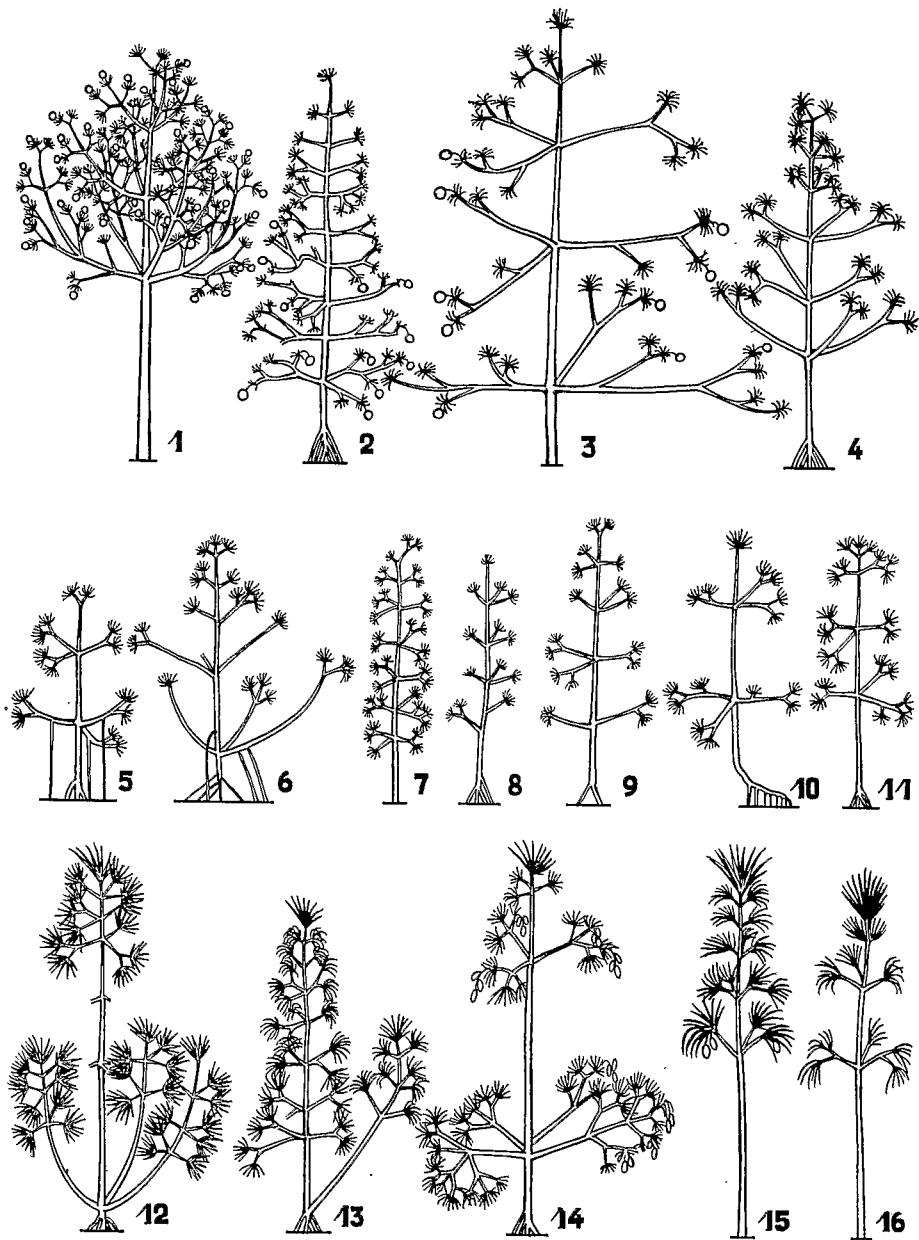


Fig. 3 — Modèle de SCARRONE.

Type à croissance non limitée des branches et variation dans un même modèle. *P. vandamii*, sect. *Mammillarisia*, 1, 2 (2153), 3 (2175), 4 (2170). — Type à croissance tardivement limitée. 5. *P. bilamellatus*, sect. *Foullioya* (2380); *P. stellatus*, sect. *Souleyetia*, 6 (2247), 7 (2276), 8 (2053); 9. *P. punctulatus*, sect. *Souleyetia* (2136); *P. pervilleanus*, sect. *Mammillarisia*, 10 (2067), 11 (2068). — Type à croissance précocement limitée des branches. 12. *P. myriocarpus*, sect. *Heterostigma* (2236); 13. *P. ambongensis*, sect. *Heterostigma* (2234); 14. *P. bakeri*, sect. *Heterostigma*; 15. *P. guillaumetii*, sect. *Mammillarisia*; 16. *P. pichi-sermolii*, sect. *Mammillarisia* (2226).

Le modèle de STONE

On retrouve ici les trois variantes du précédent, le troisième tout particulièrement remarquable.

— *croissance non limitée des branches*. Le seul exemple est offert par *P. emirnenensis*. Les ramifications sont peu nombreuses, très séparées les unes des autres, simplifiées encore par le fait que les floraisons ne sont pas toujours suivies de ramification et par élagage naturel; il en résulte un port très diffus avec peu de méristèmes terminaux (fig. 4, 1 et pl. XLIII, 2).

— *croissance tardivement limitée*. Nous avons vu que dans ce cas, il y avait passage avec le modèle de SCARRONE. La formation de racines aériennes à partir des branches est fréquente, les espèces de ce type ont une tendance marquée à former des fourrés inextricables. Ce modèle est fréquent dans les sections *Souleyetia*, *Mammillarisia* et *Foullioya* (fig. 4, 2-8 et pl. XLIV, 1).

— *croissance précocement limitée*. Nous avons avec ce modèle un des plus originaux et des plus esthétiques du genre (pl. XLIV, 2). Il ne se rencontre que dans la section endémique *Acanthostyla* (fig. 4,9). Dans la plénitude de son âge, l'arbre de ce type présente un grand fût remarquablement rectiligne de 10 à 12 mètres de haut, terminé par un bouquet de grandes feuilles; le tronc est revêtu d'un véritable manchon conique de rameaux latéraux issus des bourgeons axillaires et disposés en spirales remarquablement régulières (pl. XLV, 1), ce sont ces rameaux qui portent les inflorescences. Ce port d'une réelle beauté a été qualifié de « coniféroïde » par STONE (1970a) par analogie avec certains *Araucaria*. Mais la ressemblance s'arrête là, il n'y a pas de dimorphisme foliaire entre feuilles du tronc et feuilles latérales chez les *Araucaria*. Ce port est certainement très rare dans le monde végétal actuel et appelle la plus grande attention.

Ce modèle, comme celui de CORNER, est resté longtemps méconnu jusqu'à ce que STONE (1970c) en donne une description remarquable. Il avait pourtant déjà été soigneusement décrit par DU PETIT-THOUARS en 1808, qui le comparait très judicieusement à un obélisque, puis ensuite dessiné dans les notes d'herbier de PERRIER DE LA BÂTHIE.

L'apparition des rameaux latéraux est provoquée par une

certaine « maturité » de l'arbre, elle est indépendante du méristème terminal. Mais, sauf au stade de sénescence où la disparition de celui-ci ne provoque aucun allongement des rameaux latéraux, la croissance de ceux-ci est vraisemblablement en partie bloquée par le bourgeon terminal. En effet j'ai pu constater que sur un jeune sujet sa mort accidentelle avait provoqué un allongement remarquable des latéraux (pl. XLVI).

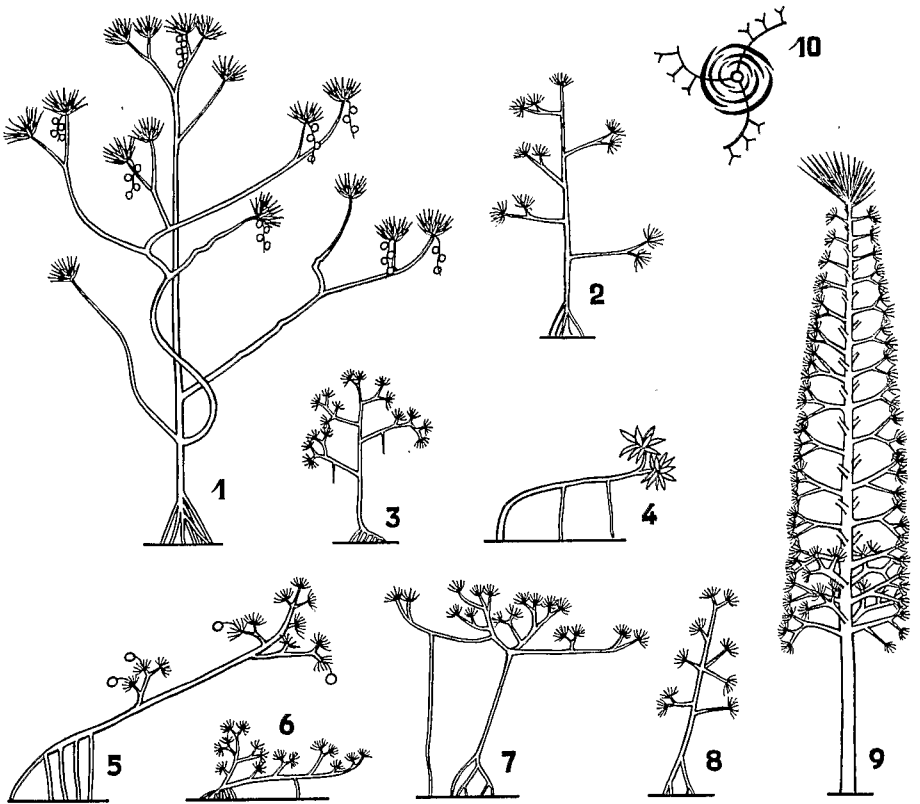


Fig. 4 — Modèle de STONE.

Type à croissance non limitée des branches. 1. *P. emirnensis*, sect. *Rykiella* (2508); 2. *P. neoleptopus*, sect. *Souleyetia* (2536); 3. *P. biceps*, sect. *Mammillarisia* (3320); 4. *P. pristis*, sect. *Mammillarisia* (2177); 5. *P. dyckioides*, sect. *Souleyetia* (2135); 6. *P. pygmaeus*, sect. *Souleyetia*; 7. *P. freycinctioides*, sect. *Souleyetia* (2036); 8. *Id.* (2037); 9. *P. pulcher*, sect. *Acanthostyla*. — 10. Disposition des feuilles du tronc et des rameaux axillaires chez *P. pulcher*.

RÉPARTITION TAXONOMIQUE DES FORMES

L'architecture de tous les *Pandanus* malgaches n'est pas connue, mais il n'est pas vraisemblable que d'autres modèles soient découverts. Sur les quelques 71 espèces actuellement connues je n'en ai étudié qu'un peu plus de la moitié, mais avec les précises descriptions de PERRIER DE LA BÂTHIE et ses remarquables croquis, on peut avoir une idée de presque toutes les espèces (environ 60). Il reste une importante lacune pour la section *Stephanostigma* et pour quelques espèces de *Mammillarisia*, section qui semble, quant au port, singulièrement composite.

Section *Acanthostyla*.

La section *Acanthostyla* (endémique; 17 espèces dont 3 peu connues) est caractérisée par son port « coniféroïde » correspondant au modèle de STONE à croissance précocement limitée des branches. Il n'est pas impossible que certaines espèces aient un développement rythmique (modèle de SCARRONE) comme semble l'indiquer une photographie de STONE (1970c, fig. 4, p. 148: « Note relative sizes of trunk and branches and verticillate arrangement of the latter »).

La description de *P. alpestris* (MARTELLI et PICHI-SERMOLLI, p. 144) ne donne pas de renseignements précis sur le port* et on ne peut savoir s'il est « coniféroïde ». Celle de *P. petrosus* (MARTELLI et PICHI-SERMOLLI, pp. 153-154) semble décrire un modèle de SCARRONE ou de STONE**. Enfin *P. sparganioïdes* que je connais du massif de l'Andringitra a une croissance tardivement limitée des branches et relèverait plutôt du modèle de SCARRONE (pl. XLV, 2). Ces deux espèces sont d'ailleurs mal connues et ce n'est pas sans difficultés qu'on les place dans la section *Acanthostyla****.

* "Arbor sine radicibus adventitiis, ramosa, ramis patentibus, dissitus et 2-3 ramulosis".

** "Planta gracilis, habitu variabilis, 2-4 m alta, trunco 10-15 cm, diam., parce ramoso, ...".

*** "Possibly to be included but imperfectly known are *P. petrosus* Martelli and *P. sparganioïdes* Baker" (STONE, 1970c, p. 149). Si dans une autre publication (1970b, pp. 585-587) cet auteur met en synonymie *P. sparganioïdes* et *P. bathiei*, incontestablement "coniféroïde" ("habitu columnari") ou

S'il s'avère que ces espèces appartiennent bien à la section *Acanthostyla*, elles représenteraient des formes de passage à d'autres modèles architecturaux existants autre part.

Section *Rykiella*.

Cette petite section endémique représentée, telle qu'elle est conçue actuellement, par quatre espèces, posséderait trois modèles architecturaux: modèle de CORNER (*P. princeps* et *P. longissimopedunculatus*), modèle de LEEUWENBERG (*P. macrophyllus*) et modèle de STONE à croissance non limitée des branches (*P. imerinensis*). Cette diversité est étrange et tient peut-être au fait que cette section est mal connue: on ne possède pas de fleurs mâles, *P. imerinensis* était classée dans la section *Rykiella* (MARTELLI et PICI-SERMOLLI, p. 166). La récente redécouverte de cette espèce permettra peut-être de résoudre définitivement sa position.

Section *Foullioya*.

Sur les 5 espèces * de cette section endémique, je n'en connais que quatre qui toutes sont du modèle de SCARRONE à branches tardivement limitée dans leur croissance et ayant tendance à passer au modèle de STONE. La description de *P. malgassicus* n'indique pas le port, mais la taille, 2 à 4 m de haut, le tronc gracile semblent indiquer qu'il appartient au même modèle.

Section *Martellidendron*.

Cette section malgache comprend vraisemblablement 2 ou 3 espèces mais dont le statut n'est pas encore bien établi: les 2 sexes de *P. androcephalantos* sont connus, mais on ne connaît que la plante femelle de *P. cruciatus* et la plante mâle de *P. herma-*

“port colonnaire, mais souvent réduit” (MARTELLI et PICI-SERMOLLI, pp. 151-152), il n'en reste pas moins que la position de *P. petrosus* reste toujours controversée. Par son port et la structure des feuilles, elle se distingue des autres espèces de la section. Rappelons enfin que PICI-SERMOLLI (MARTELLI et PICI-SERMOLLI, p. 162) rangeait *P. sparganioides* dans la section *Rykia*!

* *P. boivini*, très mal connu, appartiendrait à la même section.

phroditus ! Enfin j'ai ramassé une autre espèce qui semble appartenir à cette section et dont j'avais transmis un croquis à STONE (1970b, fig. 12-O, p. 616). Or en reprenant mes notes de terrain je me suis aperçu que je lui ai donné une copie inexacte du schéma original, qui est en fait celui de LEEUWENBERG, comme les autres espèces de la section.

Section *Stephanostigma*.

Nous n'avions jusqu'alors que peu de renseignements sur les 2 espèces * de cette section. L'appartenance de *P. analamazaotrensis* au modèle de LEEUWENBERG évoquée par la description: « arbor 6-8 m alta, lata, parce ramosa... » (MARTELLI et PICHISERMOLLI, p. 116) se trouve confirmée par la remarquable récolte récente de A. PEYRIERAS, entomologiste à l'O.R.S.T.O.M., en forêt d'Analamazaotra.

Sur les pentes du Marojejy, j'ai récolté récemment une espèce de cette section, arbre remarquablement robuste, peu ramifié et selon un schéma qui suggère très précisément le modèle imaginaire, intermédiaire entre le tronc à croissance limitée et le tronc à croissance monopodique.

Section *Lonchostigma*.

Trois espèces appartenant au modèle de LEEUWENBERG. *P. rototii* et *P. platyphyllus* constituaient au sein de la section australo-asiatique *Rykia* la sous section *Lonchostigma* (STONE, 1970a), récemment élevée au rang de section par la découverte d'une nouvelle espèce. (STONE et GUILLAUMET, 1973).

Les section suivantes ne sont pas endémiques.

Section *Heterostigma*.

Cette section, récemment créée par STONE (1970 a, pp. 107-110), comprend à Madagascar 6 espèces sûrement proches les unes des

* PICHISERMOLLI (MARTELLI et PICHISERMOLLI, p. 114) en annonçait une troisième.

autres. Les trois que je connais appartiennent au modèle de SCARRONE avec des branches à croissance précocement limitée. Il semble bien qu'il en soit de même pour les trois autres espèces.

La régularité des branches, jointe à la persistance des grandes feuilles terminales, donne à ces arbres un port pyramidal évoquant celui des espèces de la section *Acanthostyla*. Une observation superficielle risque d'entraîner la confusion. Nous avons vu que *P. sparganioides* présentait cette même organisation, et il est facile d'imaginer que ce modèle dérive de celui de la section *Acanthostyla* par apparition rythmique des ramifications.

Une variante de détail importante est réalisée quand les rameaux inférieurs croissent suffisamment pour se redresser et dépasser largement en longueur les supérieurs allant même dans certains cas jusqu'à donner l'illusion d'une plante à plusieurs troncs. Le méristème terminal de ces branches domine les autres et possède des feuilles presque aussi grandes que celui du tronc.

Section *Dauphinensia*.

Sept espèces malgaches, le port connu de six espèces est du modèle de LEEUWENBERG, bien qu'il y ait peut-être un doute pour *P. spicatus*. Celui de *P. concretus* est inconnu.

Section *Souleyetia*.

Les 11 espèces de cette section se partagent entre le modèle de SCARRONE et celui de STONE avec toujours des rameaux à croissance tardivement limitée. En fait il peut y avoir passage d'un modèle à l'autre dans la même espèce et sur le même pied, par acquisition ou perte du rythme au cours de la vie de l'arbre. Ce sont des arbres peu ramifiés assez fréquemment multicaules, bien reconnaissables dans la nature, bien que ce port se retrouve dans les sections *Foullioya* et *Mammillarisia*.

Section *Mammillarisia*.

Parmi les 12 espèces actuellement décrites de cette section, dont trois me restent inconnues (*P. connatus*, *P. sambiranensis*,

P. saxatilis), on reconnaît cinq modèles principaux: de LEEUWENBERG (*P. mammilaris*); de SCARRONE à croissance non limitée des branches (*P. vandamii*), à croissance tardivement limitée (*P. pervilleanus*, *P. diffusus*, *P. aridus*) ou précocement limitée (*P. guillaumetii* et *P. pichi-sermollii*); de STONE à croissance tardivement limitée aussi (*P. biceps* et *P. pristis*).

P. guillaumetii et *P. pichi-sermollii* avec leurs grandes feuilles terminales et leurs rameaux latéraux bien régulièrement déposés en verticilles et de longueur relativement homogène ne sont pas sans rappeler les espèces de la section *Acanthostyla*.

P. biceps et *P. pristis* à l'écologie si particulière ont un port difficile à analyser et sont buissonnants.

Enfin les différents pieds rapportés à *P. vandamii* par STONE (1970a, p. 613) présentent quelques variantes de détail. En particulier alors que le type a des branches à croissance non limitée, certaines de mes récoltes semblent plutôt être à croissance tardivement limitée (fig. 3, 1-4). STONE pensait qu'elles représentaient peut-être une variante taxonomique en se basant sur la longueur des pédoncules*. Il n'est peut être pas impossible que l'écologie soit pour quelque chose dans ces variations ?

Le tableau 1 récapitule la distribution des différents modèles par section.

* * *

Certaines sections sont, quant au port, très homogènes: *Martellidendron*, *Lonchostigma*, *Heterostigma*, *Dauphinensia*, *Foullioya* et *Souleyetia* doivent être considérées comme telles car le passage du modèle de SCARRONE au modèle de STONE se réalise dans la nature; *Acanthostyla* est peut-être aussi à classer là; d'autres ne le sont pas du tout: *Rykiella*, *Mammillarisia*. *Stephanostigma* et *Pandanus* sont insuffisamment connues.

* "The other two differ in having longer peduncles (que le type). Conceivably they represent a taxonomic variant (variety?) but differ in no other important feature, so they are included here in the species proper" (STONE, 1970b, p. 613).

TABLEAU 1 — Distribution des différents modèles par section.

| | Modèles | | | | | | | Nombre total d'espèces * |
|------------------------|---------|-------------|-------------|---------------------|---------------------|-------------|---------------------|--------------------------|
| | CORNER | LEEUWENBERG | SCARRONE | | | STONE | | |
| | | | non limitée | tardivement limitée | précocement limitée | non limitée | tardivement limitée | |
| <i>Acanthostyla</i> | | | | 1 | | | 11 | 14 |
| <i>Rykiella</i> | 2 | 1 | | | | 1 | | 4 |
| <i>Foullioya</i> | | | | 4 (1)** | | | | 5 |
| <i>Martellidendron</i> | | 3 | | | | | | 3 (ou 2) |
| <i>Stephanostigma</i> | | 1 | | | | | | 2 |
| <i>Lonchostigma</i> | | 3 | | | | | | 3 |
| <i>Heterostigma</i> | | | | | 6 | | | 6 |
| <i>Dauphinensia</i> | | | 6 | | | | | 7 |
| <i>Souleyetia</i> | | | | 5 (3) | | | 2 | 11 |
| <i>Mammillarisia</i> | | 1 | 1 | 3 | 2 | | 2 | 12 |
| <i>Pandanus</i> | | 1? | | | | | | 1 |

* Ne sont pas comprises dans ce total, les espèces imparfaitement connues.

** (1) espèce passe au modèle de STONE.

Quand nous aurons pris en considération l'architecture au même titre que les autres caractères, peut-être les *Pandanus* malgaches seront-ils mieux connus.

Développement

Sauf pour les modèles simples qui sont celui de CORNER et celui de LEEUWENBERG, pour étudier le développement des différents *Pandanus* malgaches, il est préférable de considérer le type de port tant il est vrai que: « l'appartenance au même modèle architectural ne signifie pas que toutes ces espèces soient physionomiquement identiques » (HALLÉ et OLDEMAN, p. 39).

On peut ainsi définir les ports: *en boule* réalisé dans le modèle de SCARRONE à croissance non limitée des branches; *pyramidal*, modèle de SCARRONE à croissance précocement limitée des branches; *coniféroïde*, modèle de STONE à croissance précocement limitée des branches; *lâche*, modèle de STONE à croissance non limitée des branches; *diffus*, modèles de SCARRONE et de STONE à croissance tardivement limitée des branches.

Seul le dernier possède la forme arbustive, tous les autres étant représentés par des arbres.

STONE (1970a, p. 118) a distingué 7 stades dans la vie des *Pandanus*: « (1) seedling; (2) stemless small juvenile; (3) stemless, large juvenile; (4) juvenile with stem, unbranched, large leaves; (5) branching adult; (6) full adult; (7) senile or decadent adult ».

La progression suivante rend compte de tous les cas:

1ère phase: germination*.

2ème phase: acquisition du diamètre définitif du tronc et de la longueur optimale des feuilles;

3ème phase: allongement du tronc;

Modèle de CORNER: apparition de la sexualité

4ème phase: ramification, diminution de la taille des rameaux et de celle des feuilles avec différentes modalités:

— les rameaux secondaires sont tous de même valeur; leur

* La germination semble être très uniforme dans toutes les espèces et tout à fait semblable à ce qu'on en connaît chez l'espèce de Côte d'Ivoire, vraisemblablement *P. candelabrum* Beauv., étudiée par GINIEIS (1969).

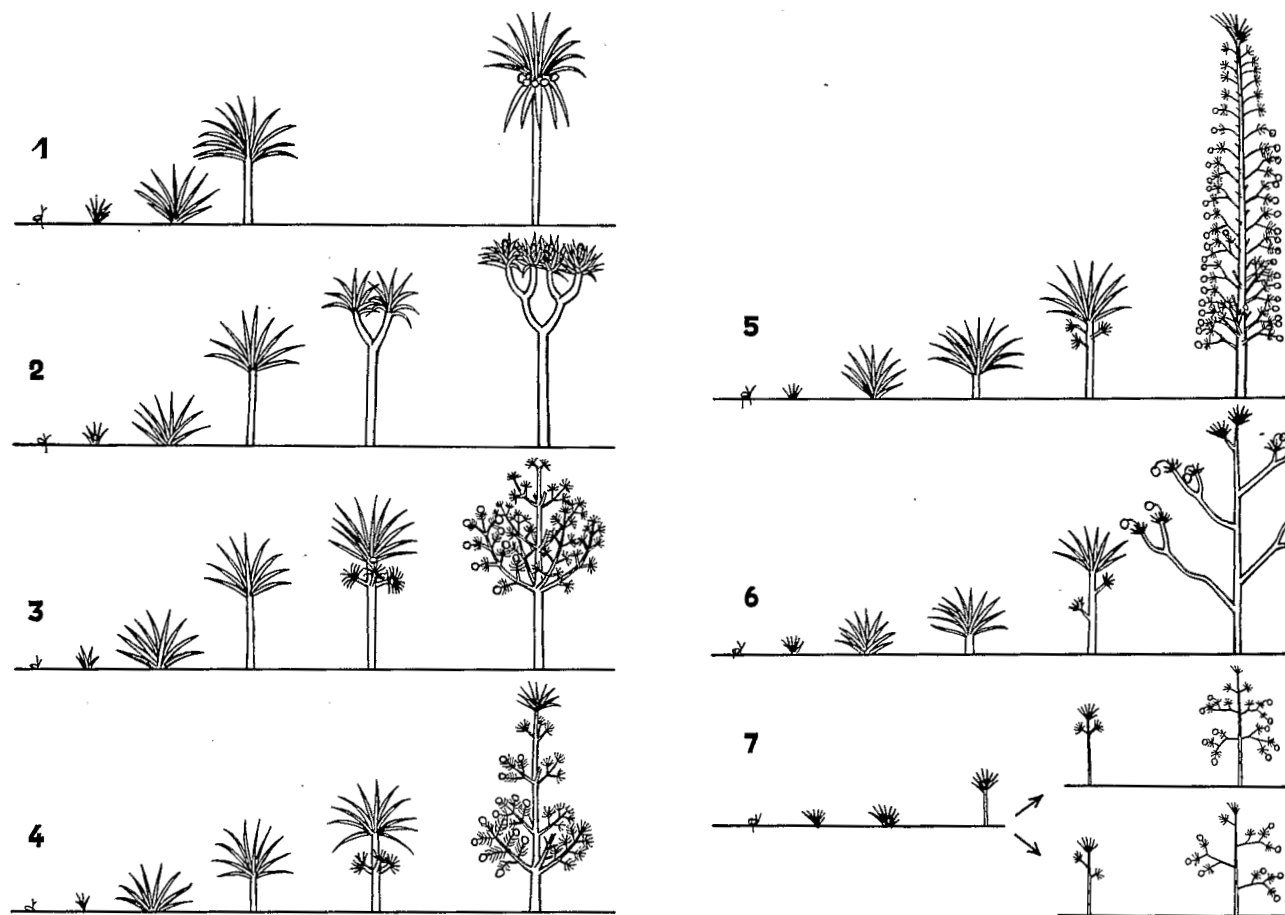


Fig. 5 — Schéma des principales phases de développement. — 1. Modèle de CORNER; 2. Modèle de LEEUWENBERG; 3. Modèle de SCARRONE à croissance non limitée des branches: port en boule; 4. Modèle de SCARRONE à croissance précocement limitée des branches: port pyramidal; 5. Modèle de STONE à croissance précocement limitée des branches: port coniféroïde; 6. Modèle de STONE à croissance non limitée des branches: port lâche; 7. Modèles de SCARRONE et de STONE à croissance tardivement limitée des branches: port diffus.

diamètre, les dimensions de leurs feuilles diminuent de façon uniforme: modèle de LEEUWENBERG.

— dominance du méristème terminal: ses feuilles diminuent régulièrement en taille avec l'âge; celles des rameaux secondaires, de faibles diamètres, sont comparativement très réduites. Port coniféroïde et, à un moindre degré, pyramidal.

— égalité presque totale entre les différents méristèmes: le diamètre des ramifications va en décroissant, les feuilles sont toutes de même taille et d'autant plus petites par rapport à celles de jeunesse que les ramifications sont nombreuses. Ports en boule, lâche et diffus.

— la sexualité apparaît après les premières ramifications et se continue jusqu'à la mort de l'arbre.

Le dernier stade de la vie des *Pandanus*, la sénescence, se traduit par la disparition du méristème terminal (libérant dans certains cas les rameaux latéraux) par l'arrêt des divisions latérales et par la chute des rameaux.

Les variations foliaires dans le genre *Pandanus* illustrent parfaitement la règle de CORNER (1949 et 1964) selon laquelle, chez les Angiospermes, l'intensification de la ramification entraîne toujours une diminution de la taille des feuilles et du diamètre des axes:

Modèle de CORNER

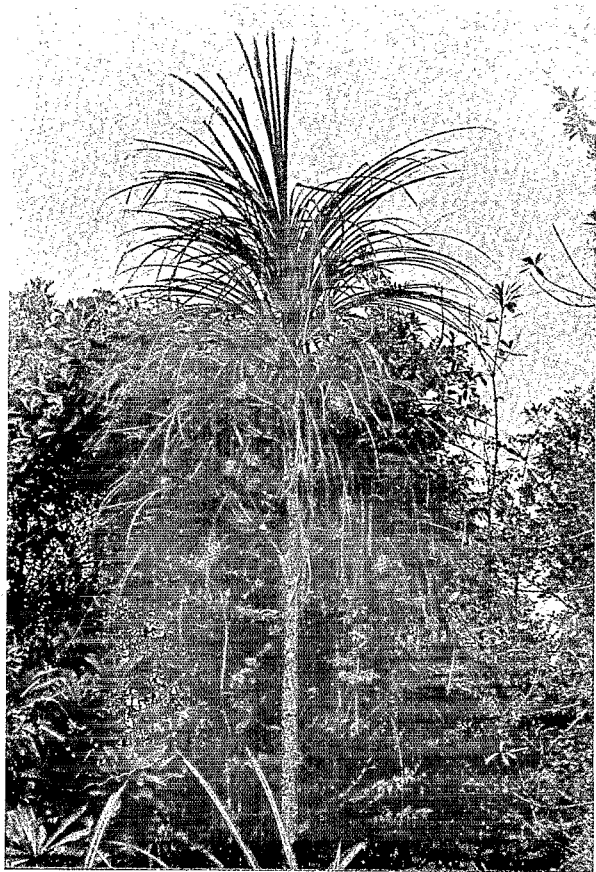
P. princeps = diamètre du tronc: 30 cm
longueur des feuilles: 2,80 à 3 m

Modèle de LEEUWENBERG

P. rollotii = longueur des feuilles: arbre divisé 1 fois = 80 cm
arbre divisé 4 fois = 60 cm

Port en boule

P. vandamii = arbre monocaule (pl. XLVII, 1): diamètre du tronc =
22 cm longueur des
feuilles = 1,50 à 1,80 m
premières divisions (pl. XLVII, 2): diamètre = 12 cm
longueur des feuilles =
1,10 à 1,20 m
arbre adulte (pl. XLI, 2): diamètre des dernières rami-
fications: 2 cm
longueur des feuilles: 50 cm



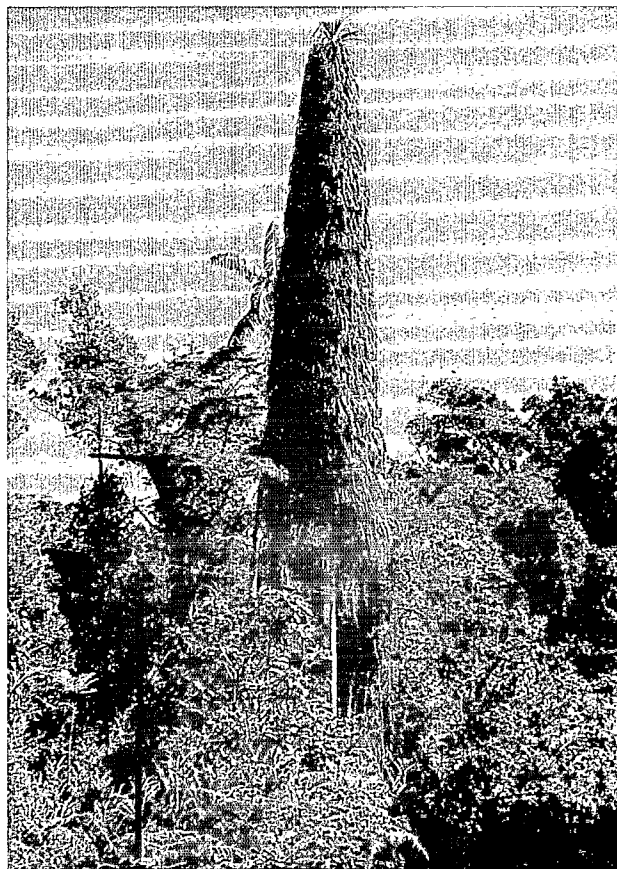
1 - *Pandanus guillaumetii*. Même modèle mais port voisin du port coniféroïde.



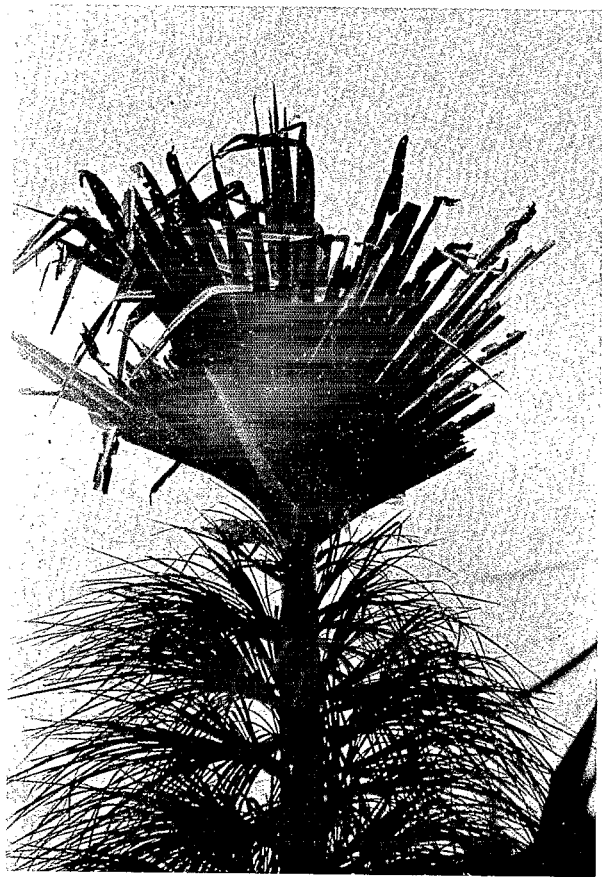
2 - *Pandanus emirnensis*. Modèle de STONE à croissance non limitée des branches.



1 - *Pandanus punctulatus*. Modèle de STONE à croissance des branches tardivement limitée.



2 - *Pandanus* de la section *Acanthostyla*. Modèle de STONE à croissance des branches précocement limitée.



1 - *Pandanus* de la section *Acanthostyla*. Feuilles terminales de grande taille et rameaux latéraux disposés en spirales, à petites feuilles et florifères.



2 - *Pandanus sparganioides*. Bien qu'appartenant à la section *Acanthostyla*, il présente le modèle de SCARRONE à croissance tardivement limitée des branches.



Pandanus columnaris. Arbre de droite typique. Les rameaux latéraux de l'arbre de gauche ont été libérés de l'action inhibitrice du bourgeon terminal par la disparition de celui-ci.



1 - *Pandanus vandamii*. Phase de jeunesse mono-caule.



2 - *Pandanus vandamii*. Apparition de la ramification. Comparez cette planche à l'arbre adulte de la planche XLI, 2.



1 - *Pandanus columnaris*. Forme de jeunesse mono-caulé et apparition de la ramification.



2 - *Pandanus emirrensis*. Différents stades de croissance.

représentées ailleurs et que toutes les formes, à l'exception peut être de quelques variantes, sont présentes ici.

Le modèle de CORNER, *P. princeps* et *P. longissimopedunculatus*, doit être considéré comme le plus primitif du genre. Les inflorescences axillaires peuvent être fructueusement comparées avec les rameaux axillaires de la section *Acanthostyla* qui auraient acquis la possibilité de croître végétativement, comparaison d'autant plus justifiée que PICI-SERMOLLI considère que la section... « *Rykiella* a une plus grande affinité avec *Acanthostyla* qu'avec toute autre section de *Pandanus* » (MARTELLI et PICI-SERMOLLI, p. 157).

Si le méristème terminal perd de son importance, on passe assez facilement aux types à croissance des branches tardivement limitée, puis illimitée du modèle de STONE; de même par l'acquisition du rythme de ramification, on passe à toute la série du modèle de SCARRONE; la forme primordiale pouvant être représentée dans *P. sparganioides*, *P. pichi-sermollii* et plus encore dans *P. guillaumetii*.

Les petites formes arbustives des sections *Souleyetia* et *Foulioya* correspondraient à une évolution par réduction de taille.

Toutes ces formes appartiennent à des modèles à tronc monopodique. Le modèle de LEEUWENBERG semblerait le plus isolé, mais cependant le modèle de SCARRONE n'en diffère que par l'acquisition d'un fonctionnement épicotyle indéfini; l'article épicotyle est devenu un tronc monopode à croissance rythmique (HALLÉ et OLDEMAN, p. 73). Et on pourrait fort bien imaginer un terme de passage représenté par un *Pandanus* dont le fonctionnement du méristème terminal s'arrêterait après quelques émissions de branches latérales, mécanisme connu d'ailleurs chez diverses espèces végétales; il est très vraisemblable qu'une espèce de la section *Stephanostigma* réalise ce modèle.

CONCLUSIONS

La diversité du genre *Pandanus* à Madagascar est des plus remarquables, or ce genre est très vraisemblablement originaire de la région indo-malaise qui compte le plus grand nombre d'espèces.

Madagascar recèle des formes originales non représentées

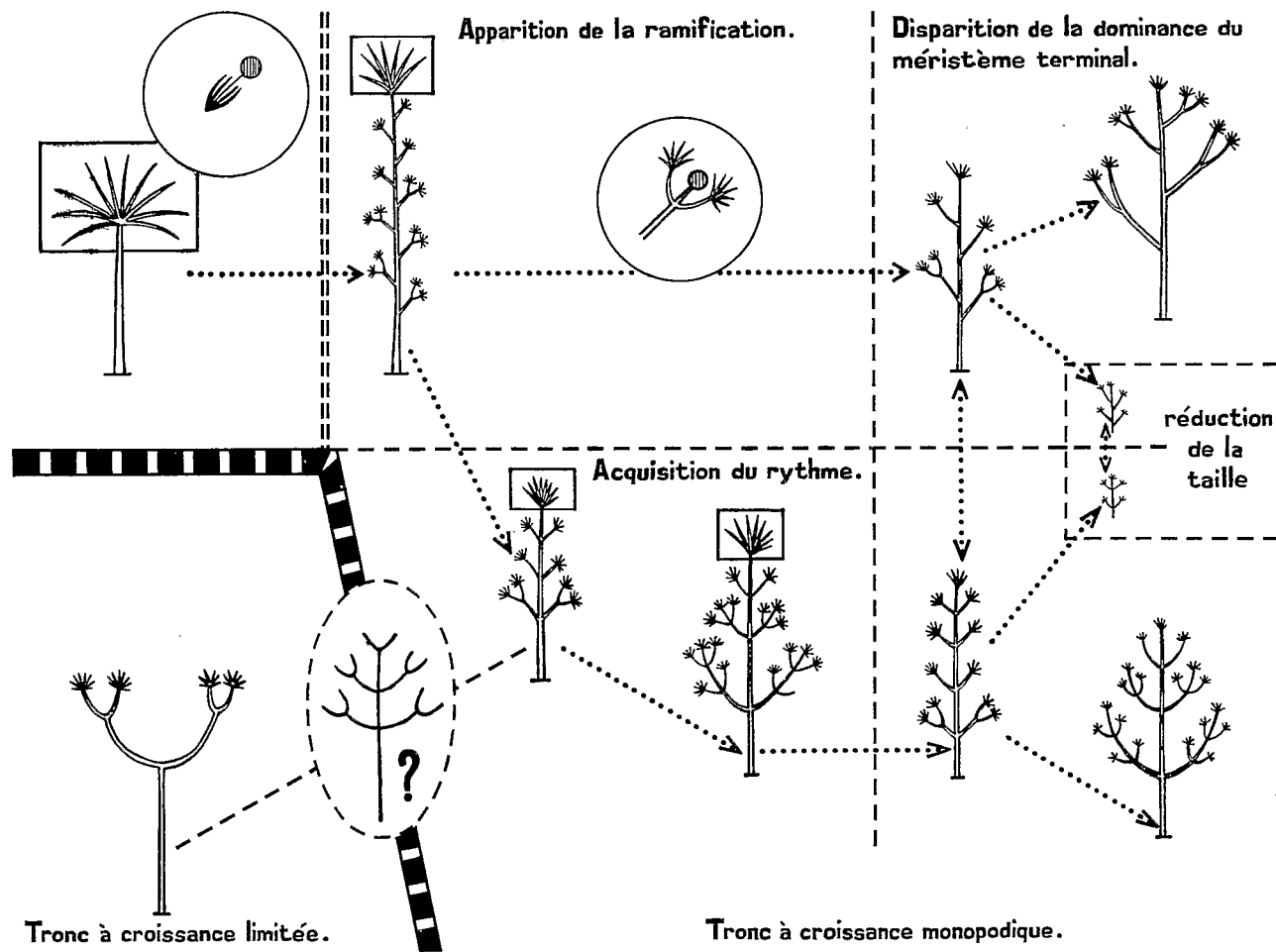


Fig. 6 — Relations possibles entre les différentes formes de *Pandanus malgaches*.

ailleurs et qui sont parmi les plus primitives. Il faut voir là un phénomène de conservation de reliques qui est une caractéristique insulaire et dont on connaît d'autres manifestations à Madagascar (Cyathéacées à aphilébies, *Nepenthes madagascariensis*). En outre, depuis l'isolement de l'île, il y a eu une différenciation intense sur place; l'endémisme spécifique du genre *Pandanus* est total et ce avec quelques 70 espèces, il se place donc parmi les plus élevés.

Madagascar doit être considéré sous ce double aspect de centre de conservation et de centre de différenciation secondaire; peut-être les plus importants pour le genre *Pandanus*.

REMERCIEMENTS

F. HALLÉ, professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Montpellier a lu avec le plus grand soin ce travail, et a bien voulu y apporter d'enrichissantes remarques; je l'en remercie très vivement ainsi que mes collègues botanistes à Tananarive, enfin et tout particulièrement A. PEYRIERAS entomologiste à l'O.R.S.T.O.M.

BIBLIOGRAPHIE

- CORNER E. J. H., 1949. — *The Durian Theory or the Origin of the modern Tree*. Annals of Botany n. s. 13 (52): 367-414.
- , 1964. — *The Life of Plants*. Weidenfeld and Nicholson, London, 315 p.
- GINIEIS C., 1969. — *Étude anatomique de la plantule de Pandanus sp.* Bull. IFAN, 31 sér. A, 2: 325-339.
- GUILLAUMET J.-L., 1972. — *Un procédé de multiplication végétative chez des Pandanus malgaches*. Adansonia, sér. 2, 12 (3): 429-431.
- HALLÉ F. et OLDEMAN R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson & Cie, Paris, 178 p.
- MARTELLI U. et PICHI-SERMOLLI R., 1951. — *Les Pandanacées récoltées par Henri Perrier de la Bâthie à Madagascar*. Mém. Inst. Sc. Rech. Mad., sér. B. 3 (1): 1-174.
- ST. JOHN H., 1965. — *Revision of the genus Pandanus Stickman, Part 20. New species from India and Thailand*. Pacific Science 19 (7): 523-538.
- STONE B. C., 1970 a. — *Observations on the genus Pandanus in Madagascar*. Bot. J. Linn. Soc. 63: 97-131.
- , 1970b. — *New and critical species of Pandanus from Madagascar*. Webbia 24: 579-618.
- , 1970c. — *Morphological studies in Pandanaceae. II. The "coniferoid" habit in Pandanus sect. Acanthostyla*. Bull. Torrey Bot. Club 97 (3): 144-149.
- , 1971. — *Another calciphilous Pandanus from the massif de l'Ankarana North Madagascar (Pandanaceae)*. Adansonia, sér. 2, 11 (2): 319-323.

- STONE B. C. et GUILLAUMET J.-L., 1970. — *Une nouvelle et remarquable espèce de Pandanus de Madagascar*. Adansonia, sér. 2, 10 (1): 127-134.
 — — — — —, 1973. — *Un nouveau Pandanus (Pandunacées) sub-aquatique de Madagascar*. Adansonia, sér. 2, 12 (4): 525-530. 1972.

RESUMÉ

Les *Pandanus* malgaches (environ 70) présentent une grande variété de formes qui peuvent être regroupées en 4 « modèles » (au sens de HALLE et OLDEMAN) fondamentaux:

- arbres monocaules (modèle de CORNER)
- arbres ramifiés:
 - structure articulée (modèle de LEEUWENBERG)
 - tronc monopodique à croissance rythmique (modèle de SCARRONE)
 - tronc monopodique à croissance continue (modèle théorique III ou de STONE).

Ces deux derniers peuvent passer de l'un à l'autre et présentent 3 expressions différentes (ports) selon le degré de croissance des branches.

Six, ou sept, sections ne possèdent qu'un modèle, alors que les trois autres en ont plusieurs.

Un schéma général de développement est proposé rendant compte des caractéristiques des modèles cités ci-dessus.

Enfin, il est possible de présenter un schéma évolutif architectural à partir de la forme monocaule à inflorescences axillaires.

L'auteur conclue que Madagascar est pour le genre *Pandanus* un centre de conservation de formes archaïques et un centre de différenciation secondaire.

SUMMARY

The *Pandanus* of Madagascar (± 70) show a wide range of forms which can be classified (according to HALLE and OLDEMAN) into four essential 'models'.

- a) monocaule trees (CORNER's model)
- b) ramified trees:
 - articulated structure (LEEUWENBERG's model)
 - monopodial trunks with rhythmic growth (SCARRONE's model)
 - monopodial trunks with continuous growth (theoretical model III or STONE's model).

The two latter definitions might apply to any of the three different variants (habits) according to the growth forms of the branches.

Six or seven sections have only one model, the three others have many.

A general scheme of development is proposed in relation to the characteristics of the above quoted models.

It is thus possible to propose an evolutionary architectural scheme based upon the monocaule form with axillar inflorescences.

The author concludes that Madagascar is a center of survival of archaic life forms and a center of secondary differentiation of the genus *Pandanus*.

RIASSUNTO

Le specie malgascie del gen. *Pandanus* (circa 70) mostrano una grande varietà di forme che possono essere raggruppate in 4 "modelli" fondamentali (nel senso di HALLE e OLDEMAN):

- alberi monocauli (modello di CORNER)
- alberi ramificati:
 - a struttura articolata (modello di LEEUWENBERG)
 - a tronco monopodiale ad accrescimento ritmico (modello di SCARRONE)
 - a tronco monopodiale ad accrescimento continuato (modello teorico III o di STONE).

Questi due ultimi modelli possono passare dall'uno all'altro e presentano tre tipi differenti (portamenti) a seconda del grado di accrescimento dei rami.

Sei o sette sezioni possiedono un solo modello ciascuna, mentre le altre tre ne possiedono diversi.

Viene proposto uno schema generale di sviluppo, tenendo conto delle caratteristiche dei modelli ora nominati.

È possibile infine presentare uno schema architettonico evolutivo partendo dalla forma monocaule a infiorescenze ascellari.

L'autore concludendo afferma come Madagascar sia da considerare per il genere *Pandanus* un centro di conservazione di forme arcaiche e un centro di differenziazione secondaria.

J. L. GUILLAUMET

**FORMES ET DEVELOPPEMENT DES « PANDANUS »
MALGACHES**

(avec 6 figures et planches XXXIX-XLVIII h. t.)

Estratto da: **Webbia 28: 495-519: 1973**

FIRENZE
ISTITUTO BOTANICO DELL'UNIVERSITA'
VIA LAMARMORA, 4
1973

O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence

8 APR 1974

6743 Bot