

LES FORMES SYMPATRIQUES ET ALLOPATRIQUES DU GENRE *RAVENALA* DANS LES FORÊTS ET LES MILIEUX OUVERTS DE L'EST DE MADAGASCAR

Patrick BLANC*, Nelson RABENANDRIANINA**, Annette HLADIK***
et Claude Marcel HLADIK***

SUMMARY

Four variants, or forms, in the currently monotypic *Ravenala madagascariensis* Sonn. (the "traveler's tree") have been observed on the eastern slopes of Madagascar, from sea level up to an altitude of 1000 m in submontane forests:

(1) the first form, locally called "malama," is the most strikingly divergent variant, especially with respect to its juvenile phase. It grows in the understory of undisturbed submontane rainforest. The secondarily spiral arrangement of the leaves, the long decurrent blade, the absence of a leaf stalk and the arrangement of the leaf blades to form a torus, are very different from the usual growth habit of *Ravenala*. The adult stage of this "malama" is characterized by the classical fan-shaped leaf arrangement.

(2) the second forest form, locally called "hiranirana" is, according to our surveys, more abundant in forest gaps and more or less disturbed primary forest than in truly undisturbed forest. The juvenile phase of this second form is more similar to the usual fan-shaped ravenala, with a well developed leaf stalk and a relatively wide blade, but a slight and regularly alternate shift of the leaf blades is characteristic of the "hiranirana". It persists in the adult phase after the trunk has formed.

(3) the third form, locally called "bemavo", is the commonest form growing on the deforested slopes between 300 and 600 m elevation. This form constitutes the so-called "*Ravenala* forests". It is characterized by a well arranged fan-shape of the leaves at all stages of development, at least in these open areas, and the yellow color of its leaf sheaths. This is the form whose leaves are most used by local people to make roofs, and whose trunks are most used to make floors and walls.

(4) the fourth form, locally called "horonorona," grows mainly at elevations lower than 300 m. It is common in the swampy areas along the coast, where it grows with *Typhonodorum* and species of *Pandanus*. This form usually presents a reduced leaf fan and an obliquely oriented trunk base. This last character is related to the multi-stemmed habit of this form. Indeed, "horonorona" differs strikingly from the other three recognized forms in its cespitose habit. This low elevation form is the one most commonly cultivated throughout the world despite the inconvenience of its suckering habit and low cold tolerance.

* CNRS, UMR 8571. Laboratoire de botanique tropicale, Université Paris VI, 12 rue Cuvier, 75005 Paris (France)

** Laboratoire de Botanique de l'Université de Antananarivo (Madagascar)

*** CNRS, Eco-Anthropologie (EP 2017) et Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 avenue du Petit Château. 91800 Brunoy (France)

From an evolutionary point of view, we suggest that the suckering habit and the perfect fan-shaped arrangement of the leaves, with the consecutive protecting self-shading of the blades, is the primitive condition. Thus the origin of *Ravenala* probably first evolved in more or less inundated lowland forests (which are today mostly destroyed), so the original *Ravenala* may have resembled the fourth form “horonorona” which now lives in deforested lowland sites, on either poorly or well drained soils. Afterwards, *Ravenala* presumably invaded steep slopes covered with originally quite open forest. Finally, forms similar to the extant “malama” (1), which is well adapted to the shade of the closed forest understory, invaded the more closed forests on less steep slopes. The establishment and persistence of *Ravenala* in open deforested areas may be a relatively recent event.

The contractile roots, observed in all the forms, may be crucial for adaptation to the different habitats. Indeed, these contractile roots allow the stem apex to sink into the soil. This pattern of growth and establishment is responsible for the augmentation of the stem diameter through the initiation of numerous roots along the buried stem base. This growth habit stabilizes the plant on unstable inundated soils and steep slopes. It also protects the young stem apex against fire in the regularly burnt “savoka” and other savannah-like slopes of eastern Madagascar.

The “malama” is most obviously divergent from the others. Thus future studies will probably lead us to begin by separating this form taxonomically. No matter what way these forms are classified, their different eco-morphological characters explain how *Ravenala* can grow in such strikingly different environments.

RÉSUMÉ

L'arbre du voyageur ou ravenala, endémique de Madagascar et remarquable par la disposition en éventail de ses feuilles, est actuellement considéré comme la seule espèce, *Ravenala madagascariensis* Sonn., d'un genre monospécifique. Or quatre formes de ravenala ont été distinguées sur la façade est de Madagascar, entre Andasibe et l'Océan Indien. Deux de ces formes (1), *malama* et (2), *hiranirana* sont forestières et ont été observées dans la forêt d'Andasibe. La forme (1) est très caractéristique : les stades jeunes en sous-bois de forêt non perturbée présentent des feuilles disposées en tore avec des limbes arqués et longuement décourbés. La forme (2) s'installe préférentiellement dans les chablis et les sous-bois de forêt perturbée et elle présente, tout au long de sa vie, un léger décalage des feuilles par rapport au plan de l'éventail. Les formes (3) *bemavo* et (4) *horonorona* colonisent préférentiellement les milieux ouverts. La forme (3), à gaines foliaires jaunes, est très utilisée par les populations locales ; on la rencontre essentiellement dans les « savoka » et les pentes forestières défrichées, entre 300 et 600 m d'altitude. La forme (4) est fréquente à basse altitude, jusqu'au niveau de la mer où elle pousse souvent dans les marécages ; cette dernière forme, globalement plus petite, est la seule à présenter des rejets basaux, à l'origine de son comportement cespiteux.

D'un point de vue évolutif, nous émettons l'hypothèse que les rejets basaux et la parfaite superposition des feuilles seraient des caractères primitifs. Ainsi, le ravenala serait apparu dans des forêts marécageuses à canopée discontinue puis aurait secondairement envahi les forêts de moyenne altitude et enfin les pentes défrichées. Nous suggérons que les racines tractrices, présentes chez toutes les formes et responsables d'une croissance d'établissement par enfoncement de l'apex dans le sol, auraient permis une stabilisation biomécanique initiale dans les bas-fonds des forêts marécageuses, puis secondairement une stabilisation sur les sols très pentus des forêts de moyenne altitude en chablis puis en sous-bois, ainsi qu'une adaptation par protection de l'apex au passage régulier des feux sur les pentes défrichées. Les études sont actuellement poursuivies et il est vraisemblable que ces formes devront être distinguées taxonomiquement, la forme (1), *malama*, semblant fondamentalement divergente des autres formes.

Le ravenala est une Strelitziaceae endémique de Madagascar bien connue pour les effets décoratifs de son feuillage déployé en un vaste éventail au sommet d'un stipe. Espèce emblématique surnommée « arbre du voyageur », elle est fréquemment cultivée dans les régions tropicales.

Il semble donc surprenant que les modes de croissance et de développement du ravenala n'aient fait l'objet que de quelques remarques, les travaux récents portant essentiellement sur la biologie de la reproduction (Calley *et al.*, 1993) et sur la pollinisation assurée en partie par les lémuriers, ce qui a pu faire suggérer une forme primitive de coévolution (Kress *et al.*, 1994 ; Birkinshaw & Colquhoun, 1998). Koechlin *et al.* (1974) ont signalé la variabilité des habitats et l'existence possible de plusieurs écotypes chez cette plante toujours considérée comme une seule espèce, *Ravenala madagascariensis* Sonn., unique représentant de son genre (Perrier de la Bathie, 1946; Dahlgren *et al.*, 1985; Kress, 1990; Smith *et al.*, 1993). Dumetz (1988) a noté l'existence de plusieurs formes de ravenala dans la Réserve de Mananara-Nord (au nord-est de Madagascar) où l'étude a été poursuivie par Andrianifahanana (1992) sur les différences morphologiques et comportementales entre trois formes connues localement sous différents noms vernaculaires. Les différences concernent essentiellement la longueur des pièces florales (sépalas et pétales), la hauteur du stipe, ainsi que la capacité à rejeter de souche.

À la suite de notre découverte, en décembre 1997, dans la forêt d'Andasibe (à l'est de Madagascar), de deux populations de ravenala différant profondément par leurs stades jeunes (Figs. 1 et 2), l'étude de la morphologie, du comportement et de la variabilité des formes de ravenala selon les milieux et les gradients d'altitude nous est apparue d'un grand intérêt. En effet, les deux formes du genre *Ravenala* de la forêt de moyenne altitude d'Andasibe se différencient à tous leurs stades de développement, sans qu'il apparaisse de forme intermédiaire, comme dans le cas de deux espèces sympatriques. Deux autres formes de ravenala sont très abondantes dans les espaces ouverts, sur les collines et les basses terres qui s'étendent jusqu'à la côte de l'océan Indien. Ces formes des milieux ouverts, bien connues par la population Betsimisaraka, constituent deux peuplements géographiquement distincts situés sur deux bandes parallèles à la côte, comme dans le cas de deux espèces allopatriques. La forme qui s'étend le long de l'océan se rencontre fréquemment dans les marécages à *Typhonodorum* et *Pandanus*, ce qui avait amené Koechlin *et al.* (1974) à émettre l'hypothèse d'une origine aquatique du ravenala.

Les observations que nous présentons sur ces différentes formes ont été effectuées au cours de plusieurs séjours sur le terrain (P. Blanc, A. Hladik et C.M. Hladik en novembre-décembre 1997 ; P. Blanc, A. Hladik et N. Rabenandrianina en juin 1998 ; N. Rabenandrianina en juillet 1998 et A. Hladik, N. Rabenandrianina et C.M. Hladik en août 1998) et la poursuite de l'étude du ravenala fera l'objet du mémoire de DEA de N. Rabenandrianina.

LES FORMES FORESTIÈRES

L'étude des formes forestières a été réalisée dans le massif de la région d'Andasibe (Périnet), à une altitude comprise entre 800 et 1.100 m, en forêt non perturbée (Parc National de Mantadia), dans une forêt ayant fait l'objet d'une faible exploitation sélective dans les années 1920 (Réserve Spéciale des Indris d'Analamazaotra) et dans une forêt régulièrement remaniée (Station forestière d'Andasibe).

Deux formes sont immédiatement reconnaissables au stade juvénile en sous-bois, lorsque le stipe n'est pas encore développé. L'une de ces formes (1) est nommée *fontsy malama* dans la langue Bezanozono, parlée dans la région de Moramanga et à Andasibe. Nous la nommerons par la suite simplement « *malama* ». Elle ressemble grossièrement à la fougère épiphyte *Asplenium nidus* qui serait tombée au sol. Cette convergence physionomique a même probablement induit les nombreux botanistes ayant visité la forêt d'Andasibe à ne pas reconnaître cette rosette de feuilles comme un stade juvénile de ravenala. La ressemblance avec l'*Asplenium* vient du fait que la forme globale de l'ensemble assimilateur, c'est-à-dire le nombre de feuilles, leur forme, leur orientation et leur courbure, est une forme géométrique en tore, le centre évidé du tore correspondant à l'apex souterrain de la plante (Fig. 1). Cette forme en tore, évoquant une gerbe de feuilles posée sur le sol se retrouve chez de nombreuses Monocotylédones forestières (Blanc, 1989, 1992). Cette disposition foliaire radiaire ne rappelle donc en rien la phyllotaxie distique caractéristique du genre *Ravenala*, disposant ses feuilles dans un plan. En fait, une observation détaillée montre que les feuilles sont initiées de façon distique mais qu'elles se réorientent secondairement dans un espace circulaire par torsion précoce de la base foliaire.

Chez ces *malama* jeunes, la gaine se prolonge jusqu'à la base du limbe si bien que le pétiole est inexistant. Ce stade sans pétiole se prolonge jusqu'à ce que les feuilles (gaine + limbe) atteignent environ deux mètres de longueur. Chez les jeunes *malama*, le limbe est longuement décurrent, sa courbure en parabole est caractéristique des plantes en tore et il présente une forme très allongée avec un rapport longueur/largeur de l'ordre de 5 (Fig. 3 A). Par ailleurs, chacune des moitiés du limbe est insérée au même niveau au sommet de la gaine (Fig. 3 B). Mais une asymétrie apparaît cependant au niveau de la nervation de la base du limbe : les nervures latérales sont perpendiculaires à la nervure médiane d'un côté alors qu'elles sont profondément descendantes et forment un lobe foliaire pendant de l'autre côté.

L'autre forme (2) du ravenala observée à Andasibe est dénommée *fontsy hiranirana* en langue Bezanozono et nous la nommerons simplement « *hiranirana* ». Lorsqu'on rencontre côte à côte en sous-bois de jeunes *malama* et de jeunes *hiranirana*, la physionomie des plantes est tout à fait différente, l'*hiranirana* jeune ayant d'emblée la forme en éventail caractéristique du ravenala. Les feuilles sont distiques et présentent dès les plus jeunes stades un long pétiole dressé (Fig. 2). La distichie amène les gaines dans un plan mais les pétioles et les limbes sont décalés alternativement de part et d'autre de ce plan (Fig. 4 A). En outre, le limbe des jeunes *hiranirana* est plus large, avec un rapport longueur/largeur de l'ordre de 3 ; il n'est pas décurrent, même dans les stades très jeunes, si bien qu'il n'est pas arqué en parabole. Une très forte asymétrie caractérise tous les individus n'ayant pas encore développé leur stipe (Fig. 4 B) ; l'insertion de la base du limbe sur la nervure médiane est décalée d'un côté de 1 à 5 cm (suivant la longueur du limbe). Cette asymétrie basale s'atténue ultérieurement puis disparaît lorsque les feuilles atteignent leurs dimensions définitives. Une autre différence concerne la nervation, l'*hiranirana* présentant des nervures latérales perpendiculaires à la nervure médiane, même au niveau des deux bases du limbe.



Figure 1. — Stade jeune de la forme (1) *malama* ; remarquer la forme en tore de l'ensemble du feuillage, le limbe longuement décurrent et l'absence de pétiole. Andasibe (Photo : C. M. H.).



Figure 2. — Stade jeune de la forme (2) *hiranirana* ; les feuilles gardent la disposition distique initiale, le pétiole est largement développé, la base du limbe n'est pas décurrente. Andasibe (Photo : C. M. H.).

Au cours de son développement, le *malama* perd sa disposition foliaire secondairement spiralée pour former un éventail parfaitement plat. Au niveau de l'imbrication des bases foliaires, les gaines, très aplaties, forment un plan quasiment lisse (Fig. 3 C), le terme « *malama* » faisant allusion à cette caractéristique. Au contraire, chez l'*hiranirana*, la section des gaines foliaires reste arrondie au niveau de l'imbrication des bases foliaires ce qui donne un aspect bosselé. L'*hiranirana* conserve la disposition foliaire qu'il présentait au stade juvénile, à savoir un léger décalage alterné de chacune des feuilles successives, bien visible lorsqu'on regarde l'éventail de profil.

Ainsi le *malama*, dans ses stades jeunes, est parfaitement adapté à la faible intensité lumineuse du sous-bois, grâce à sa disposition foliaire secondairement spiralée ainsi qu'à l'orientation parabolique de ses feuilles allongées ; au stade adulte, il dispose ses feuilles rigoureusement dans le plan de l'éventail, les limbes se superposant ainsi partiellement (Fig. 5). En revanche, l'*hiranirana* qui superpose partiellement ses limbes foliaires dans ses stades jeunes en sous-bois, capte davantage de lumière dans ses stades adultes grâce à ce léger décalage des feuilles par rapport au plan de l'éventail, qui persiste pendant toute la vie de la plante (Fig. 4 C et 6).

Les bords desséchés des gaines foliaires ont également un aspect bien différent chez ces deux formes forestières. Ils persistent sous la forme de fins rubans au niveau des bases imbriquées du *malama* (Fig. 3 C). Chez l'*hiranirana* ces bordures dessé-



Figure 3. — Stades plus âgés de la forme (1) *malama* ; la forme globale en tore persiste et le limbe est encore décurrent (A) ; à un stade ultérieur, le limbe n'est plus décurrent et les deux parties du limbe s'insèrent au même niveau, à la jonction limbe-gaine (B) ; les gaines ont un aspect lisse avec une fine bordure non festonnée (C). Andasibe (Photos : P. B. et C.M.H.).

chées des gaines forment de larges festons (Fig. 4 A et C) dont la couleur sombre, lorsqu'ils sont humides, se remarque de loin, même lorsque le stipe atteint une vingtaine de mètres (Fig. 6).

La face inférieure des feuilles présente un aspect blanchâtre et prumineux chez le *malama*, alors qu'elle est vert brillant et lisse chez l'*hiranirana*. En revanche aucune différence remarquable concernant l'aspect du stipe n'a pu être relevée. D'après nos observations, aucune de ces deux formes forestières ne présente de rejets basaux. En forêt, tous les ravenalas adultes présentent donc un « tronc » unique.

En ce qui concerne l'appareil reproducteur, nos premières observations n'ont pas porté sur les fleurs qui feront l'objet d'un travail ultérieur (N.R.) mais les infrutescences des deux formes forestières que nous avons collectées présentent des aspects sensiblement différents, une pointe prolongeant la capsule du fruit de *malama* alors que l'extrémité est atténuée chez l'*hiranirana* (Fig. 7 A et B). Les six rangées de graines ne sont visibles qu'après déhiscence de la capsule très dure qui s'ouvre en trois valves. Elles sont entourées d'un arille lacinié, huileux, d'une vive

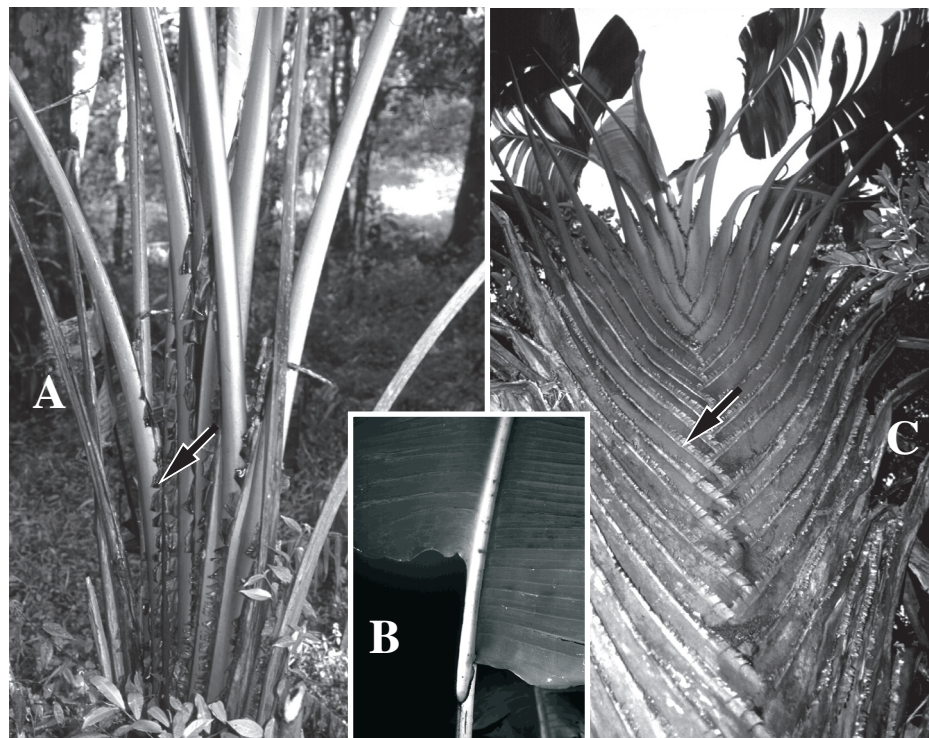


Figure 4. — Stades plus âgés de la forme (2) *hiranirana* ; les feuilles se décalent alternativement par rapport au plan de l'éventail, ce décalage s'effectuant au niveau de la jonction gaine-pétiole ; remarquer la frange de couleur foncée sur le bord des gaines (A) ; décalage marqué de l'insertion d'une des moitiés du limbe au sommet du pétiole (B) ; le décalage des feuilles et la frange festonnée des gaines (flèche) sont toujours visibles chez un individu ayant développé un stipe (C).

Andasibe (Photos : P. B. et C.M.H.).



Figure 5. — Stade adulte avec inflorescences et stipe développé de la forme (1) *malama* ; le feuillage en éventail s'épanouit dans la canopée de la forêt, à une vingtaine de mètres de hauteur. Andasibe (Photo : C.M.H.).



Figure 6. — Stade adulte avec inflorescences et stipe développé de la forme (2) *hiranirana* ; le décalage des feuilles par rapport au plan de l'éventail persiste donnant un aspect croisé des pétioles sur le cliché. Andasibe (Photo : C.M.H.).

couleur bleu turquoise (la couleur du *malama* étant plus intense). Leur dissémination se fait vraisemblablement par zoochorie, les différentes espèces de lémuriens présents dans cette forêt (notamment *Microcebus rufus* et *Cheirogaleus major*) pouvant jouer un rôle à côté de nombreuses espèces d'oiseaux. La présence de nombreuses plantules sous des pieds-mère montre aussi une dissémination barochore.

LES FORMES DES MILIEUX OUVERTS



Figure 7. — Infructescences des deux formes forestières ; les fruits de la forme *malama* (A) se prolongent par une pointe alors que les fruits de la forme *hiranirana* (B) sont tronqués à leur extrémité. Plantule de la forme *hiranirana* avec sa première feuille assimilatrice disposée au-dessus de la litière (C). Andasibe (Photos : C.M.H. et P.B.).

Une autre forme (3) de *ravenala* n'a pas été observée à l'intérieur de la forêt de la région d'Andasibe ; elle est fréquente sur les lisières et dans les recrûs (*savoka*) des espaces défrichés à l'occasion des plantations sur brûlis. Elle forme localement des peuplements denses, véritables « forêts de ravenalas » (Fig. 8 A), sur les collines de faible altitude (300 à 800 m) qui s'étendent vers l'est et jusqu'à environ 30 km de la côte. Nommée localement *bemavo* (en langue Betsimisaraka « beaucoup/jaune »), cette forme est caractérisée par des gaines et pétioles de couleur jaune à surface cireuse, rigoureusement alignés dans un même plan. Comme chez les formes forestières, le stipe du *bemavo* est unique, sans rejets basaux.

Cette forme est très utilisée, éventuellement favorisée ou localement transplantée. Les feuilles, qui peuvent être récoltées sans endommager l'apex servent, après pliage, à la couverture des habitations, alors que les feuilles des formes forestières, difficilement pliables le long de la nervure médiane ne sont pas utilisées (M. Sabotsy, projet BEMA, comm. pers.). Le stipe, lorsqu'il est abattu, est évidé de sa moelle et coupé en deux demi-cylindres qui, aplatis, permettent de fabriquer des planchers ou des cloisons (Razafy Fara *et al.*, 1997). On peut aussi consommer, cru ou cuit, à la manière d'un chou palmiste, le méristème (ou « cœur ») de cette forme de *ravenala*, surtout lorsqu'il est récolté sur une plante encore jeune ayant un stipe de moins d'un mètre. En revanche, le méristème des formes forestières, occasionnellement consommé, est connu pour son goût amer (les méristèmes des différentes formes de *ravenala* que nous avons collectés sont actuellement en cours d'analyse au Laboratoire de Chimie des Plantes de l'Université d'Antananarivo du Professeur V. Jeannoda).

Une brusque transition dans les peuplements de *ravenala* s'observe, lorsqu'on se déplace d'ouest en est, à partir du PK 50 de la route d'Ampasimalonotra (Brickaville). Après ce point, la forme (3) *bemavo* est remplacée par une forme (4) nommée *horonorona* en langue Betsimisaraka, à feuilles plus courtes et formant des touffes (ou cespites) avec des rejets à la base (Fig. 9 B et C). Cette dernière forme est abondante, même dans les parties humides ou inondées où elle peut coexister avec *Typhonodorum lindleyanum* et *Pandanus* sp.pl. Du fait de la présence de plusieurs stipes développés dans une même touffe, la croissance, au départ, est souvent oblique, ce qui entraîne une courbure basale de chacun des stipes (Fig. 9 A et D). Ainsi la silhouette particulière de cette dernière forme de *ravenala* caractérise les paysages ouverts de basse altitude sur la côte est.

Selon Luc (1927), les densités de *ravenala* dans cette zone sont extrêmement variables (de 100 à 1200 « touffes » à l'hectare) et, dans le but d'estimer la biomasse utilisable pour la fabrication de pâte à papier, une coupe à blanc d'un hectare avait produit 73 tonnes, en poids frais (pour 940 « touffes », dont 296 avec stipes). Actuellement le *horonorona* ne semble pas être utilisé localement, comme le *bemavo*, pour la construction des maisons. Transplantée dans les jardins d'agrément de Madagascar (observations, notamment, à Antananarivo, Moramanga et Andasibe) la forme (4), *horonorona*, conserve toutes ses caractéristiques, en particulier ses « troncs » multiples dûs aux rejets de base, que les jardiniers cherchent à éliminer pour obtenir une belle plante à stipe unique. Les fleurs de ces formes (4) transplantées à Andasibe et à Moramanga (dans un environnement plus froid que celui où la forme est répandue) étaient souvent endommagées par des insectes ou des moisissures et ne semblaient pas aboutir à des fructifications.

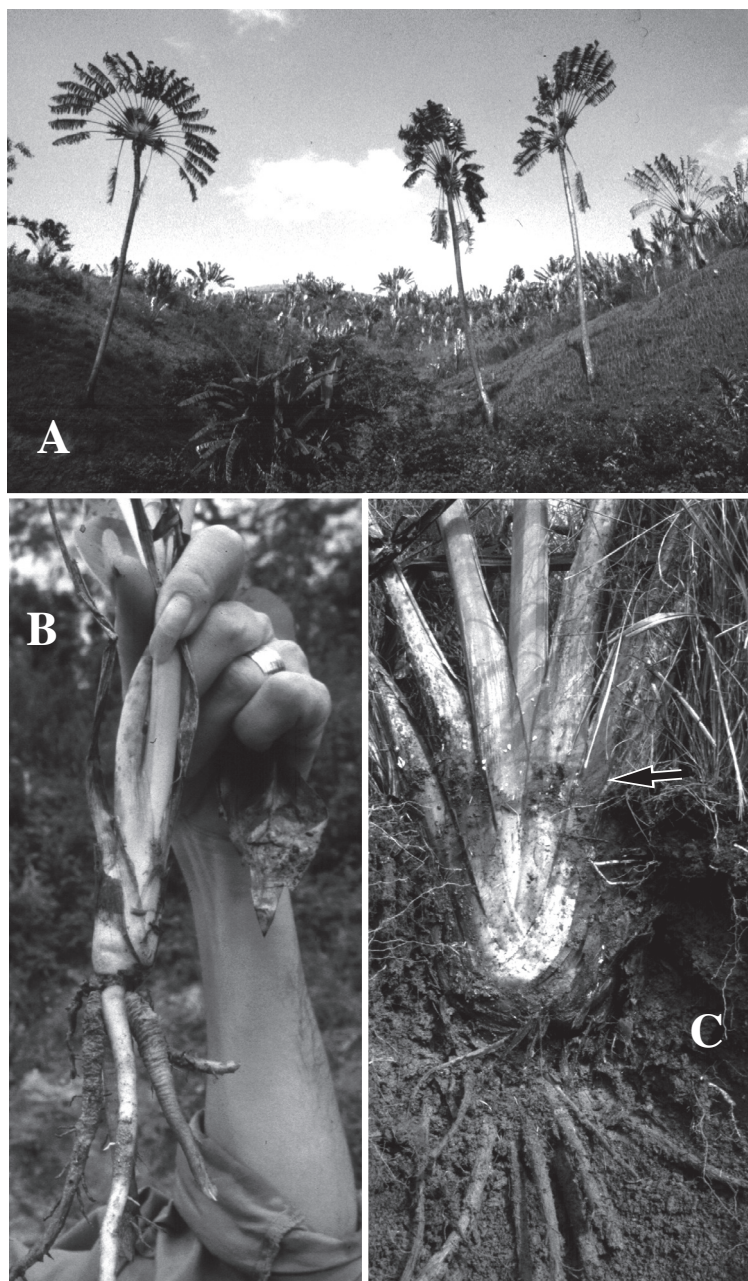


Figure 8. — Individus à stipe unique de la forme (3) *bemavo* dont les groupes constituent la « forêt à ravenala » sur les pentes défrichées de moyenne altitude (A), à 30 km à l'est de Beforona; les stries transversales, caractéristiques des racines tractrices se remarquent sur une jeune plante déterrée (B) ; enfoncement de l'apex de la tige à 30 cm de la surface du sol (flèche), au stade où le stipe commence à apparaître (Photos : C.M.H.).

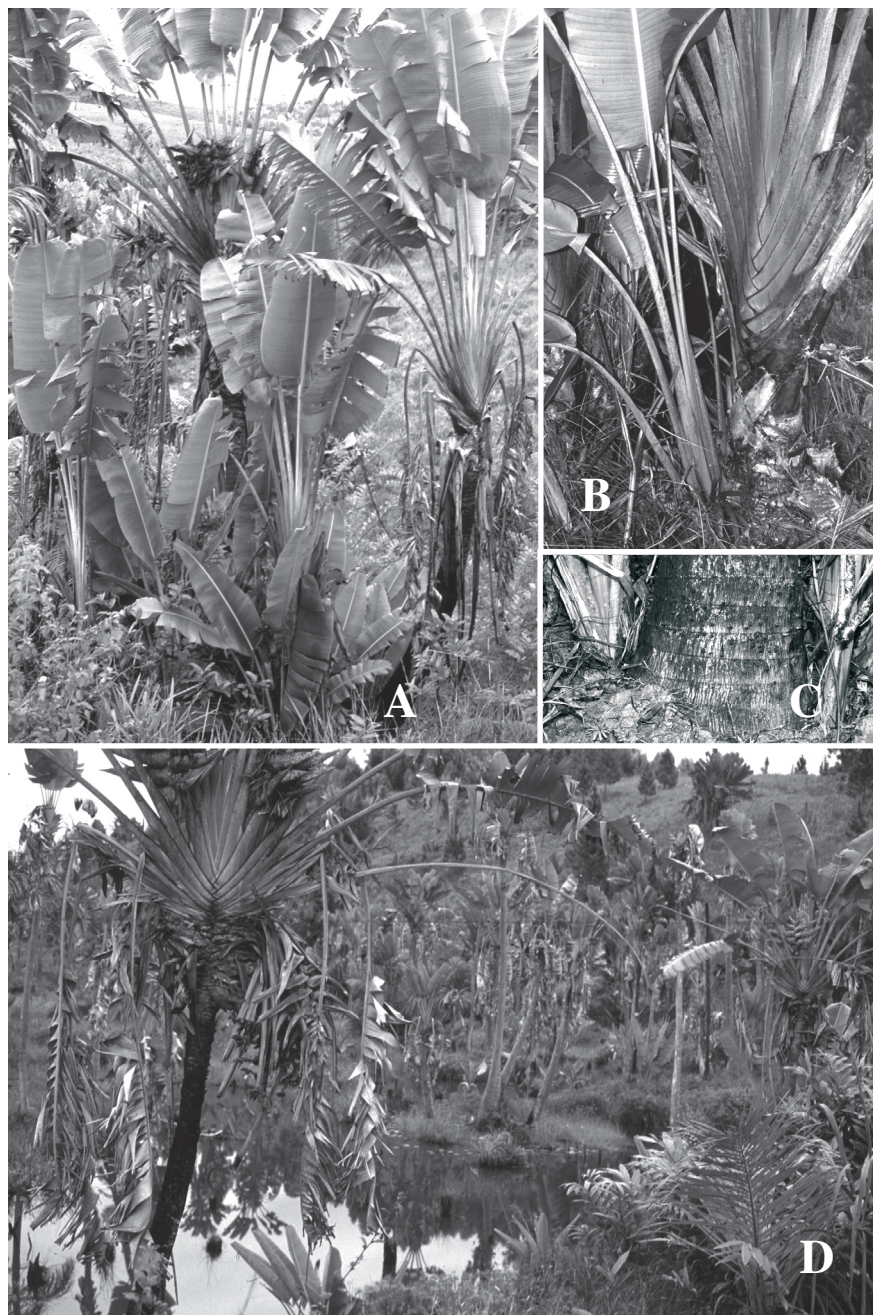


Figure 9. — La forme (4) *horonorona*, dans les plaines et les marécages de basse altitude est caractérisée par un stipe plus court, souvent déjeté sur le côté (A et D) et, surtout, par un comportement cespiteux avec des rejets basaux (B et C). Régions de Brickaville (B, C, D) et de Mananjary (A) (Photos : C.M.H. et P.B.).

LES RACINES TRACTRICES ET LA CROISSANCE D'ÉTABLISSEMENT

Nous avons remarqué la présence de racines tractrices chez les différentes formes du ravenala, en forêt comme en milieu ouvert. Ce type de racines existe chez de nombreuses espèces ayant une base tubérisée (bulbes ou cormes) qui est ainsi entraînée à une profondeur définie pour chaque espèce (Troll, 1943 ; Esau, 1953). Ces racines à croissance verticale sont souvent larges et d'aspect ridé extérieurement (Figs. 8 B et 10 D), la contraction étant due à un raccourcissement des cellules.

Chez le ravenala, elles apparaissent très précocement, dès les stades post-germinatifs. Ainsi, la germination de la forme (2), *hiranirana*, a pu être suivie *in situ* à Andasibe. La graine germe à la surface du sol, juste sous la litière. De la graine mesurant 4 à 8 mm de longueur est issue la gaine cotylédonaire (ou première cataphylle) qui atteint 3 à 5 mm puis se nécrose. Une seconde cataphylle mesurant 20 à 25 mm précède la troisième pièce foliaire qui est une feuille assimilatrice parfaitement développée (avec gaine, pétiole et limbe). Le limbe mesure 40 à 50 mm de longueur et se dispose au-dessus de la litière (Fig. 7 C). Les plantules de la forme (3) *bemavo*, en germination *ex-situ* (Fig. 10 A), présentent un liseré rouge bordant les feuilles ainsi que les gaines et sont plus grandes que celles des deux formes forestières (Fig. 10 B et C), la seconde cataphylle atteignant 50 mm.

Dès le stade plantule, la racine primaire présente les rides caractéristiques des racines tractrices (Fig. 10 D) ; des racines latérales, issues du premier nœud, se disposent de façon radiaire autour de la base de la plante, à l'interface sol-litière. Avec le développement de la jeune plante, d'autres racines tractrices apparaissent et tirent progressivement la base de la plante vers des zones plus profondes. En forêt, l'apex d'une jeune plante mesurant 15 cm de hauteur est ainsi déjà enfoncé de 3 cm dans le sol, tandis qu'un individu atteignant 80 cm de hauteur est enfoncé à 20 cm de profondeur.

Chez un individu plus âgé de la forme (3), *bemavo*, déterré au stade où le stipe commence à apparaître, l'enfoncement a atteint une trentaine de cm (Fig. 8 C) et l'extrémité des racines principales tractrices atteint 1,50 m de profondeur.

En forêt tropicale, les palmiers présentent souvent ce phénomène d'enfoncement de l'apex ; toutefois il n'est pas dû à des racines tractrices mais à une croissance descendante de la tige, qualifiée de « croissance d'établissement » (Tomlinson & Zimmermann, 1966). Cette croissance d'établissement par migration descendante de l'apex puis réorientation ascendante entraîne parfois une forme en saxophone caractéristique de ces parties souterraines des tiges. Ce type de croissance a été retrouvé chez d'autres Monocotylédones (Tomlinson & Esler, 1973 ; Tomlinson, 1979) et, selon des modalités différentes, impliquant notamment une croissance sympodiale des tiges, dans d'autres groupes dont certaines Dicotylédones (Blanc, 1986). Dans tous les cas, cette croissance d'établissement est interprétée comme une dynamique de croissance permettant une augmentation du diamètre de la tige liée à une prolifération de racines adventives tout le long de la partie souterraine de l'axe. Dans le cas du ravenala, les modalités sont différentes puisque la tige reste toujours érigée, dans la même position ; cependant, les racines tractrices qui enfoncent l'apex ont un rôle comparable puisque cet enfoncement permet la prolifération de nouvelles racines adventives au niveau de la partie souterraine de la tige. Ainsi, le diamètre de la tige du ravenala augmente au fur et à mesure qu'elle s'enfonce dans le sol. Il faut donc considérer ce mode de croissance comme une autre modalité de la croissance d'établissement.

Cet enfouissement de la base de la tige du ravenala présente plusieurs conséquences biologiques. Quelles que soient les formes et les milieux qu'elles occupent, toutes présentent un stipe développé et dressé. L'enfouissement de la base dans le sol sur au moins une trentaine de centimètres, avec un système racinaire radiaire, entraîne une stabilité biomécanique du stipe lorsque celui-ci s'élève au-dessus du sol, pour atteindre parfois plus de 25 m de hauteur. Cette stabilisation liée aux racines tractrices doit avoir une importance primordiale pour les formes (notamment *horonorona*) qui vivent dans les sols marécageux, voire submergés. Sur sol plat forestier, la stabilisation revêt probablement moins d'importance mais les sols plats restent exceptionnels à Madagascar ; ainsi, sur les pentes forestières, l'enfouissement de l'axe doit également être favorable d'un point de vue biomécanique.

L'enfouissement revêt probablement une importance primordiale dans l'établissement des plantules dans le cas des *bemavo* qui colonisent les milieux ouverts où le feu passe régulièrement. En effet, d'après nos observations, l'enfouissement débute lors de l'apparition de la troisième feuille assimilatrice. On peut émettre l'hypothèse que les graines qui germent après la saison sèche donneront de jeunes plantes dont l'apex se situera 1 à 2 cm sous terre en début de saison sèche suivante. Lorsque le feu passe, les plantules seraient épargnées dans la mesure où seules leurs parties aériennes (les feuilles) sont détruites alors que l'apex est protégé du feu sous la surface du sol. Ainsi, pourrait s'expliquer l'étonnant succès du ravenala dans les *savoka* de la côte Est au point de constituer parfois des peuplements monospécifiques.

DENSITÉS RELATIVES DES DEUX FORMES FORESTIÈRES À ANDASIBE

Les relevés préliminaires effectués en forêt ont montré que la répartition spatiale des deux formes de ravenala est irrégulière. Elle présente par endroits des agrégats d'une seule forme ou des deux formes en mélange et leur densité est très variable selon le type de forêt.

Dans la station forestière d'Andasibe (forêt régulièrement remaniée), sur un transect de 2500 m le long d'un sentier forestier, le nombre total d'individus répertoriés sur 5 m de part et d'autre (2,5 ha) est de 377 *malama* et 1060 *hiranirana*, tous stades confondus.

Dans la Réserve Spéciale des Indris (forêt d'Analamazaotra, ayant fait l'objet d'une ancienne exploitation sélective), un transect de 4000 m le long d'un sentier forestier, a permis de dénombrer sur 5 m de chaque côté (4 ha) 80 *malama* et 164 *hiranirana*, tous stades confondus. Dans cette même réserve forestière, Abraham *et al.* (1996) n'ont relevé qu'un seul ravenala à stipe développé sur un hectare inventorié ; toutefois ce type de relevé ne concernait que les plantes dont le stipe dépassait 1,30 m de hauteur (mesures du dbh pour l'inventaire des arbres de diamètre supérieur à 5 cm).

Dans le Parc National de Mantadia (forêt non perturbée), nous avons observé des densités beaucoup plus faibles le long d'un transect de 2000 m. Seuls 9 *malama* et 2 *hiranirana*, tous de formes jeunes, ont été comptés sur une bande de 4 m de large (0,8 ha), tandis qu'aucun individu à stipe développé n'a été observé sur une bande de 20 m de large.

De ces premiers résultats, il apparaît quelques faits marquants (Tableau I). D'une part les ravenalas sont plus nombreux dans la forêt remaniée (150 *malama* et 425

hiranirana par hectare) que dans la Réserve – une forêt anciennement exploitée – (20 *malama* et 41 *hiranirana* par hectare) et, *a fortiori*, que dans le Parc National non perturbé (11 *malama* et 2,5 *hiranirana* par hectare). Le *malama* semble donc proportionnellement mieux représenté en forêt non perturbée, sachant qu’il s’agit d’une forêt d’altitude sensiblement plus élevée (1000 à 1100 m) où d’ailleurs les seuls individus observés étaient localisés en contrebas de la ligne de crête.

Cette abondance relative du *malama* en forêt non perturbée pourrait être associée aux caractéristiques éco-morphologiques des stades juvéniles.

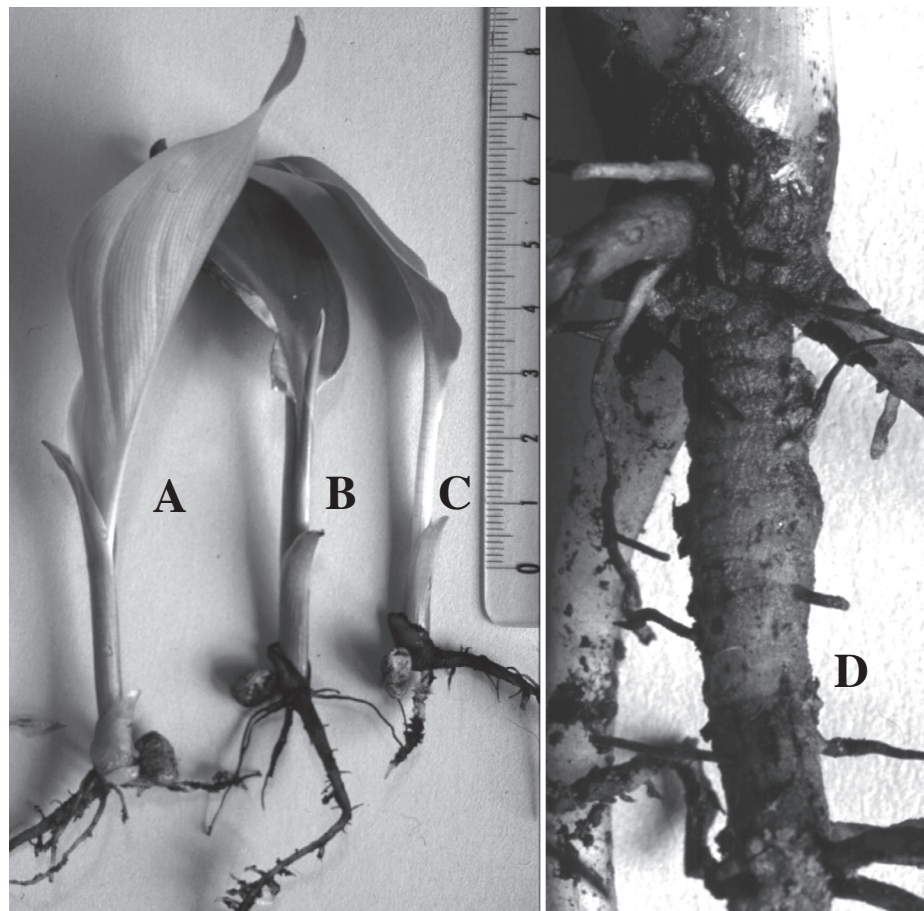


Figure 10. — Plantules âgées de deux mois issues des graines des ravenalas de l’Est de Madagascar : les deux formes forestières (B et C), respectivement *malama* et *hiranirana* ont les cataphylles et la première feuille assimilatrice plus petites que celles de la forme *bemavo* (A) des milieux ouverts (l’orientation particulière des racines résulte d’une germination en boîte de Pétri). Les stries caractéristiques des racines tractrices apparaissent sur les plantules *in situ* (D : détail d’une racine tractrice d’une plantule de forme forestière récoltée à Andaside (photos CMH).

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES FORMES SUR LA FAÇADE EST DE MADAGASCAR

La répartition d'ouest en est (entre Andasibe et Brickaville) des différentes formes observées suggère l'existence d'une série de bandes parallèles à la côte, en fonction des facteurs climatiques et/ou pédologiques. Nous avons cherché à les retrouver sur un autre transect ouest-est localisé à environ 300 km au sud d'Andasibe, entre Ranomafana et Mananjary (Fig. 11).

En ce qui concerne les formes forestières, une forme (2) correspondant à l'*hiranirana* d'Andasibe a été observée dans la Réserve de Ranomafana. Nommée localement *fontsiraka* (en langue Tanala), elle est caractérisée par la persistance d'une large frange festonnée le long des gaines et par des feuilles déjetées alternativement hors du plan de l'éventail dominant le stipe. La forme (1) *malama* dont les premiers stades ont une morphologie si particulière n'a pas été observée à Ranomafana au cours d'une brève prospection.

Une forme (3) à stipe unique et pétioles jaunes, semblable au *bemavo* (localement nommée *fontsimavo*, en langue Tanala), forme des populations denses dans les milieux ouverts et se trouve également en forêt. Dans la forêt de Ranomafana, nous avons dénombré sur un transect de 1400 x 10 m (1,4 ha), 6 *fontsiraka* et 2 *fontsimavo*. La présence en forêt de cette forme (*fontsimavo* = *bemavo*, mais avec une couleur rouge de la base des gaines), qui abonde surtout dans les milieux ouverts après culture sur brûlis, pourrait correspondre à des défrichements récents, avant que ne soit

TABLEAU I

Densité des deux formes forestières du genre Ravenala dans la région d'Andasibe (tous stades confondus).

	Station forestière d'Andasibe	Réserve Spéciale des Indris	Parc National de Mantadia
Surface prospectée	2,5 ha	4 ha	0,8 ha
Forme (1) <i>malama</i>	150 / ha	20 / ha	11 / ha
Forme (2) <i>hiranirana</i>	425 / ha	41 / ha	2,5 / ha

constituée la Réserve. En bordure de la Réserve actuelle de Ranomafana on trouve d'ailleurs une forte densité de goyavier sauvage, *Psidium cattleianum*, une espèce introduite au cours du XIX^{ème} siècle (Perrier de la Bâthie, 1932), qui se répand dans les zones cultivées.

Aux environs de Ranomafana, dans les zones forestières récemment défrichées, les formes (2) et (3) du ravenala (*fontsiraka* = *hiranirana* et *fontsimavo* = *bemavo*) sont présentes et bien discriminées, même par un cultivateur Betsileo venu s'installer dans cette région Tanala, qui est capable de les identifier à plusieurs centaines de mètres – rappelons que nous pouvons les distinguer, au stade adulte, par le décalage des feuilles sur la forme (2) et leur parfait alignement sur la forme (3). Dans son commentaire de la florule de Ranomafana, Turk (1998) fait remarquer qu'il s'agit vraisemblablement de deux espèces distinctes.

Lorsqu'on se déplace vers l'est, dans des milieux ouverts fortement anthropisés, il y a une transition très nette, à environ 25 km de la côte de l'océan Indien (sur la route de Mananjary, au-delà d'Antsenavolo), avec une zone de basse altitude où prédomine une forme avec rejets, vraisemblablement analogue à la forme (4), *honoronora*. Les deux formes des milieux ouverts (3) et (4) se retrouvent donc sur les deux bandes parallèles à la côte, séparées par l'isotherme 20°C du mois le plus froid (Fig. 11), ce qui correspond aussi à l'isotherme 22,5° de moyenne annuelle. La faible altitude de la zone côtière contraste avec celle des collines plus fraîches (à partir de 300 m d'altitude environ) où nous n'avons pas observé la forme (4). Il n'y a, en revanche, pas de différence apparente concernant le type de sol (ferralitique rouge ou jaune/rouge) dans ces deux zones (Le Bourdieu *et al.*, 1969).

D'autre part, dans la région de Mananara-Nord (située à environ 300 km au nord d'Andasibe) Andrianifahanana (1992) a montré l'existence de trois formes de *ravenala*, connues sous des noms vernaculaires différents. L'une d'entre elles, essentiellement forestière, présente certains aspects (base des pétioles à dominante rouge) d'une des formes que nous avons observées à Ranomafana et que nous avons rattachée à la forme (3). L'une des deux autres formes de milieu ouvert, caractérisée par la possibilité de rejeter de la base, pourrait correspondre à la forme (4) que nous avons observée près de la côte, dans les régions de Mananjary et de Brickaville et dont la zone de répartition se prolongerait ainsi vers le nord. Toutefois les descriptions présentées par cet auteur ne permettent pas de préciser davantage les correspondances entre les formes.

DISCUSSION

Les quatre formes du genre *Ravenala* que nous avons observées constituent des populations, vraisemblablement de taxons distincts, dont nous avons mis en évidence les adaptations à différents milieux. Elles sont clairement distinguées et désignées sous des noms différents dans les langues Bezanozano (dans l'aire de répartition des deux premières formes), Betsimisaraka et Tanala (concernant les autres formes). D'autres noms vernaculaires ont été relevés (Luc, 1927 ; Andrianifahanana, 1992) sans que nous puissions actuellement établir clairement les éventuelles correspondances. Le terme Betsimisaraka *ravinala*, à l'origine du nom de genre *Ravenala*, signifie « la feuille de la forêt ». En fait, on peut s'interroger sur le caractère forestier et l'origine de ce genre qui, en milieu ouvert, peut constituer des peuplements très étendus.

Le *ravenala* est présent dans tous les milieux de la façade est de Madagascar « depuis le niveau de la mer jusqu'à une altitude de 900 m ; il est dissimulé dans les forêts primitives, grégaires, au contraire, dans les *savoka*, surtout sur la côte orientale où il constitue, sur l'emplacement d'anciennes forêts détruites, ce qu'on a appelé la zone à *Ravenala* » (Perrier de la Bâthie, 1946). Des individus ont été signalés jusqu'à une altitude de 1.600 m (Dahlgren *et al.* 1985, Andrianifahanana, 1992). Une telle amplitude écologique (forêts de montagne et de moyenne ou basse altitude, rejets forestiers, milieux ouverts régulièrement brûlés, zones marécageuses) pose le problème de l'origine du *ravenala*. Nous avons montré que plusieurs caractères morphologiques stables pouvaient être interprétés comme ayant une valeur adaptative et permettaient de distinguer différentes formes inféodées à différents milieux. Les quatre formes reconnues sont, en fait, présentes dans trois milieux différents :

- la forêt de moyenne altitude, avec la forme (1) *malama* dont l'aire de répartition pourrait se limiter à la forêt non perturbée (nous ne l'avons observée qu'à Andasibe) et la forme (2) *hiranirana* en forêt perturbée ;

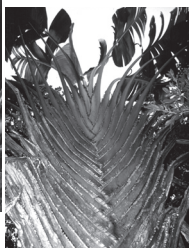
DEUX FORMES SYMPATRIQUES FORESTIÈRES :

fontsy malama (1) et *fontsy hiranirana* (2)

(en langue Bezanozano)



(1)



(2)

DEUX FORMES ALLOPATRIQUES DE MILIEU OUVERT :

bemavo (3) et *horonorona* (4)

(en langue Betsimisaraka)



(3)



(4)

Forêt de moyenne altitude

Gradient d'altitude

zone côtière

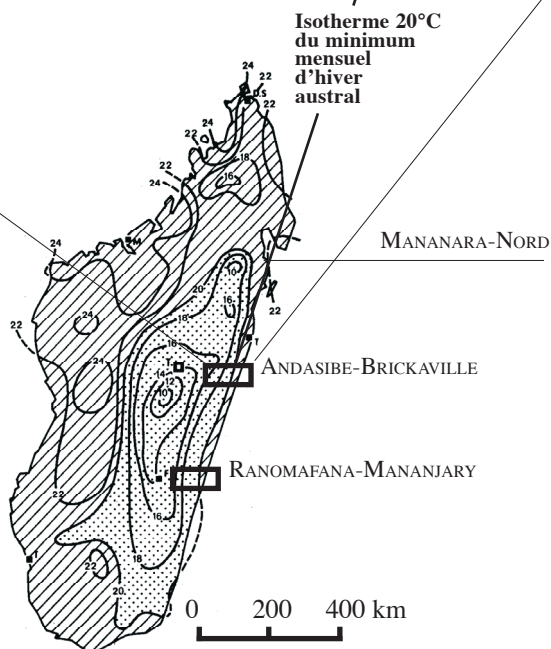


Figure 11. — Isothermes d'hiver austral à Madagascar (moyenne du mois d'août), d'après Le Bourdieu *et al.* (1969) et emplacements des deux transects ouest-est (Andasibe-Brickaville et Ranomafana-Mananjary) où les différentes formes du genre *Ravenala* ont été observées. Leurs aires de répartition sont localisées schématiquement sur le transect Andasibe-Brickaville.

- les milieux ouverts, correspondant aux anciennes zones forestières défrichées et régulièrement brûlées, en moyenne altitude, où domine la forme (3) *bemavo* ;

- les zones côtières de basse altitude, sur sol drainé ou en milieu marécageux, où l'on rencontre surtout la forme (4) *honororona*.

Les caractères éco-morphologiques considérés concernent la forme ainsi que l'orientation et la disposition des feuilles, l'enfoncement de l'apex par les racines tractrices et la capacité de rejeter à la base.

La disposition physionomiquement spiralée des feuilles est un caractère secondairement acquis puisqu'il résulte de la torsion de la base des feuilles initiées selon une phyllotaxie distique. Cette disposition, ainsi que la forme parabolique des feuilles et le limbe décurrent, permettent une captation optimale de la lumière dans les sous-bois sombres, non perturbés. L'interprétation de cette disposition comme un caractère secondairement acquis implique que l'établissement dans le sous-bois de forêt non perturbée serait postérieur à un établissement dans des sites moins sombres. La forme (1) *malama* serait donc à considérer comme étant dérivée de formes moins sciaphiles dans les stades jeunes.

Le décalage alterné des feuilles par rapport au plan de l'éventail est également interprété comme un caractère secondairement acquis par rapport à la phyllotaxie distique. Les modifications morphologiques n'atteignent cependant pas la forme de la feuille, comme dans le cas précédent. Ce décalage rencontré chez la forme (2) *hiranirana*, correspond également à une augmentation de la captation de la lumière, mais de façon probablement moins poussée que dans le cas du *malama*. Cependant, ce décalage persiste durant toute la vie de ces *hiranirana* si bien que les feuilles des stades adultes se trouvent exposées à la lumière. Or les plantes présentant de grandes feuilles ainsi exposées à la lumière sont caractéristiques de grandes monocotylédones colonisatrices de chablis ou de petits glissements de terrain de zones forestières hyper-humides ; ces grandes monocotylédones sont précisément surtout des Zingiberales, avec notamment certains *Canna*, *Heliconia*, *Calathea* en Amérique, des *Ensete*, *Aframomum* et *Megaphrynium* en Afrique, des *Musa*, *Alpinia* et *Etilingera* en Asie. Ainsi, cette forme (2) *hiranirana*, adaptée aux grands chablis et autres sites forestiers relativement éclairés, serait également dérivée de formes à feuilles distiques restant dans le plan de l'éventail. Ce décalage des feuilles a également été observé chez *Phenakospermum guyannense*, lorsqu'il s'établit dans les sous-bois clairs (P.B., obs. pers.).

Selon Tomlinson (1962), toutes les Zingiberales présentent des rejets basaux, à l'exception des *Ensete*. Mais nous avons vu que plusieurs formes de *Ravenala* sont également à stipe simple. Pour cet auteur, comme pour d'autres (Holtum, 1955 ; Blanc, 1986 ; 1989), le fait d'émettre des rejets basaux est un caractère primitif, d'ailleurs fortement ancré chez les Monocotylédones. Tomlinson (1960) considère que les stolons issus de la base du *Phenakospermum guyannense* représentent un caractère primitif plus ancestral que les rejets basaux du *Ravenala madagascariensis*. Par ailleurs, les grandes Monocotylédones cespiteuses, présentant des tiges multiples, sont surtout inféodées aux forêts marécageuses, comme on peut l'observer chez de nombreux palmiers, des Marantaceae, Zingiberaceae, Commelinaceae, Dracaenaceae... Ainsi, le caractère cespiteux de la forme (4) *honororona* peut être interprété comme primitif. D'autre part, ce caractère étant fréquent en forêt inondée, on peut émettre l'hypothèse que les formes les plus anciennes du genre *Ravenala* seraient apparues dans les forêts marécageuses et auraient présenté des rejets comme l'*honororona* actuel. Déjà Jumelle (1927) et Koechlin *et al.* (1974) suggéraient un habitat aquatique ancestral en évoquant les actuels marécages non forestiers. Vu la dimension de la couronne des ravenalas et la phyllotaxie distique, nous émettons l'hypothèse qu'il devait s'agir

de milieux forestiers inondés présentant de grandes trouées, probablement en raison d'un sol très peu stable et des fréquents cyclones dévastateurs de cette côte au vent. La forme (4) *honorona* est ainsi comparable aux autres Strelitziaceae qui rejettent toutes de la base, *Phenakospermum guyannense*, *Strelitzia nicolai* et *S. alba*, étant par ailleurs arborescents.

Les racines tractrices auraient eu un rôle initial de stabilisation du stipe dans les milieux forestiers inondés originels puis auraient permis la stabilisation secondaire sur les pentes forestières, ainsi que la résistance au passage du feu dans les milieux ouverts, en particulier lors d'événements climatiques secs, par enfoncement et protection de l'apex. En effet, selon Burney (1996), des épisodes paléoclimatiques auraient permis le passage du feu avant l'arrivée de toute population humaine à Madagascar. La forme (3) *bemavo*, qui garde toujours ses feuilles superposées dans le plan de l'éventail, est peu adaptée au sous-bois sombre non perturbé, mais l'auto-ombrage des feuilles permettrait, au contraire, de supporter la pleine lumière des milieux ouverts en réduisant les phénomènes de photo-inhibition de la photosynthèse. La forme (4), qui présente également une superposition des feuilles pendant tout son développement serait également bien adaptée aux milieux ouverts dès ses plus jeunes stades. La dominance des formes (3) *bemavo* et (4) *honorona* dans les *savoka* et les marécages de milieux ouverts pourrait s'expliquer par ces caractéristiques éco-morphologiques. Signalons toutefois que la limite des répartitions actuelles des formes (2) *hiranirana* et (3) *bemavo* peut varier considérablement le long du gradient d'altitude, en fonction des systèmes de mise en culture des terres, présents et passés, entraînant l'ouverture des milieux forestiers.

Un autre aspect bien connu du ravenala a fait l'objet d'une interprétation biomécanique par Van Oye (1923). Cet auteur a montré que le liquide contenu dans les gaines foliaires est produit par la plante elle-même et que son accumulation à la base de la plante (avant le développement du stipe) correspond à une sorte de lest assurant la stabilité de l'ensemble du végétal. On s'éloigne ainsi de l'interprétation, quelque peu mythique, sur la possibilité de désaltérer un voyageur égaré avec ce liquide, ce qui aurait valu au ravenala d'être nommé « arbre du voyageur ».

Le ravenala est très utilisé dans la décoration des jardins tropicaux et dans les serres des pays tempérés et il semble que la forme (4), *honorona*, soit la plus répandue, en dépit de ses inconvénients pour l'horticulture (rejets basaux à éliminer). Nous l'avons observée dans des jardins aux Antilles et à la Réunion et il est vraisemblable que ce soit la forme naturalisée des îles Mascareignes (Marais, 1983). La description de Guédes (1992) en vue de l'utilisation ornementale de *Ravenala madagascariensis* correspond à cette forme avec rejets. Parmi les trois autres formes, l'*hiranirana* pourrait présenter un inconvénient ornemental du fait du décalage de ses feuilles par rapport au plan de l'éventail ; la forme (3), *bemavo*, de milieu ouvert, souvent plantée à Antananarivo, présente un très bel éventail sur stipe unique, de même que la forme (1), *malama*, de forêt de moyenne altitude, qui, de ce fait pourrait être utilisée dans les régions relativement froides avec des minima proches de 0°C. Aucune des formes de basse altitude (4) et (3) ne semble actuellement menacée mais il pourrait en être autrement des formes forestières, en particulier de la forme (1), *malama*, dont le biotope se réduit.

La dimension à la fois mythique et emblématique du ravenala à Madagascar ne doit pas faire perdre de vue les systèmes de gestion à l'échelle locale. Des formes de ravenala font partie des cycles de reconstitution après culture sur brûlis de la zone agro-écologique du versant est de Madagascar, dont Moor & Barck (1997) ont montré la grande cohérence avec la structure des communautés locales. Les possibles améliorations de ces systèmes (Oldeman *et al.*, 1996) passent nécessairement par une bonne

connaissance des formes et des usages des espèces impliquées dans la reconstitution de la végétation (Rasolofoharino *et al.*, 1997). Les formes (3) *bemavo* et (4) *horonona* que nous avons observées sont-elles favorables au recrû forestier ou présentent-elles, au contraire, un caractère bloquant, comme dans le cas d'autres Zingiberales, notamment des Zingiberaceae et Marantaceae (Guillaumet, 1967) ? Toutes ces espèces « bloquantes » présentent une active multiplication végétative par rhizomes ramifiés, alors que le ravenala présente, soit des stipes uniques, soit des cespites non itinérants. Nous avons observé que, dans les vastes étendues où le feu passe régulièrement, les îlots de ravenala renferment des Dicotylédones arbustives et arborescentes. On peut en conclure que le recrû forestier s'y effectuerait selon le phénomène de nucléation décrit par Yarrington et Morrisson (1974). Parmi les aspects bénéfiques pour l'établissement des autres espèces, citons la rétention des sols par une solide implantation racinaire, l'accumulation de matière organique, l'ombrage et la réduction de l'évapo-transpiration, ainsi que l'effet d'obstacle au feu.

Quel que soit le futur statut taxonomique de ces formes du genre *Ravenala* – la forme (1) *malama*, de par sa singularité étonnante, serait sans doute la première à séparer des autres formes du genre – les différences écologiques restent essentielles à prendre en compte dans la gestion de la zone à ravenala de l'est de Madagascar.

REMERCIEMENTS

Nous remercions bien vivement les responsables de l'ANGAP (Association pour la Gestion des Aires Protégées) et du Ministère des Eaux et Forêts de Madagascar qui nous ont permis de découvrir les formes de ravenala de la côte est et de les observer dans les Réserves. Aux Professeurs Vololoniaina Jeannoda et Victor Jeannoda avec lesquels nous avons développé ces recherches dans le cadre de l'Université d'Antananarivo, nous exprimons toute notre sympathie. Enfin, nous tenons à remercier la Fondation Scientifique Philip Morris qui, par l'attribution à C.M. Hladik du Prix Scientifique de 1996 (géré par le GREAP), a permis le financement de ces travaux.

RÉFÉRENCES

- ABRAHAM, J.P., BENJA, R., RANDRIANASOLO, M., GANZHORN, J.U., JEANNODA, V. & LEIGH, E.G. Jr. (1996). – Tree diversity on small plots in Madagascar: a preliminary review. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 51 : 93-116.
- ANDRIANIFAHANANA, M. (1992). – Contribution à l'étude biologique (Systématique - Écologie) de *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) dans la région de Mananara-Nord. Mémoire de DEA. Université d'Antananarivo.
- BIRKINSHAW, C.R. & COLQUHOUN, I.C. (1998). – Pollination of *Ravenala madagascariensis* and *Parkia madagascariensis* by *Eulemur macaco* in Madagascar. *Folia Primatologica*, 69 : 252-259.
- BLANC, P. (1986). – Edification des arbres par croissance d'établissement de type monocotylédonien; l'exemple de Chloranthaceae. *Naturalia Monspelienisa* (Hors Série), 101-123.
- BLANC, P. (1989). – *Biologie des plantes de sous-bois tropicaux*. Thèse d'Etat. Université Pierre et Marie Curie, 395 p.
- BLANC, P. (1992). – Les formes globales des plantes de sous-bois tropicaux et leur signification écologique. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, 47, 3-49.

- BURNEY, D.A. (1996). – Climate change and fire ecology as factors in the Quaternary biogeography of Madagascar. pp. 49-58. In W.R. Lourenço (éd.) *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- CALLEY, M., BRAITHWAITE, R.W. & LADD, P.G. (1993). – Reproductive Biology of *Ravenala madagascariensis* Gmel. as an Alien Species. *Biotropica*, 25 (1) : 61-72.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD H.T. & YEO P.F. (1985). – *The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. Springer, Berlin, 520 p.
- DUMETZ, N. (1988). – *Inventaire botanique et régénération forestière de la Réserve Naturelle de Mananara-Nord (Madagascar)*. Mémoire de DEA, Université Paris VI.
- ESAU, K. (1953). – *Plant anatomy*. John Wiley et Sons, Inc. New-York et Londres, 735 p.
- GUÉDES, M. (1992). – *Ravenala*. p. 2390-2391. In J.N. Burte & G. Aymonin (eds.). *Le bon jardinier. Encyclopédie horticole*. La maison Rustique, Paris.
- GUILLAUMET, J.-L. (1967). – Recherches sur la végétation et la flore de la région du bas-Cavally (Côte d'Ivoire). *Mémoires ORSTOM*, 20 : 1-247.
- HOLTUM, (1955). – Growth habits in Monocotyledons. Variations on a theme. *Phytomorphology*, 5 : 399-413.
- JUMELLE, H. (1927). – Le *Ravenala*. *Agronomie Coloniale*, 16, 118 : 321-330.
- KOECHLIN, K., GUILLAUMET, J.L. & MORAT, PH. (1974). – *Flore et végétation de Madagascar*. Cramer J. Vaduz, 687 p.
- KRESS, W.J., SCHATZ, G.E., ANDRIANIFAHANANA, M. & MORLAND, H.S. (1994). – Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by Lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system? *American Journal of Botany*, 81 (5) : 542-551.
- KRESS, W.J. (1990). – The phylogeny and classification of the Zingiberales. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77 : 698-721.
- LE BOURDIEC, F., BATTISTINI, R. & LE BOURDIEC, P. (Eds) (1969). – *Atlas de Madagascar*. B.D.P.A. & I.G.N., Antananarivo.
- LUC, M. (1927). – Le *Ravenala* de Madagascar. *Agronomie Coloniale*, 16, 116 : 257-262.
- MARAIS, W. (1983). – *Flore des Mascareignes*, fam. 174, *Musaceae* pp. 3-5. Sugar Research Institute of Mauritius.
- MOOR, P. & BARCK, S. (1997). – Les facteurs socio-culturels et leurs impacts sur le développement rural. *Cahiers Terre-Tany*, 6 : 139-153.
- OLDEMAN, R.A.A., CLEMENT, C.R., HADLEY, M. & HLADIK, A. (1996). – Gestion et futur des forêts tropicales : une mise en perspective des systèmes d'amélioration et de valorisation, p. 1029-1038, In C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert, & A. Froment (eds.), *L'Alimentation en forêt tropicale. Interactions bioculturelles et perspectives de développement*. UNESCO, Paris.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. (1932). – Les plantes introduites à Madagascar. *Revue de Botanique Appliquée et Agriculture Tropicale*, 12 (129) : 375.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. (1946). – Musaceae, 46^{ème} famille. In H. Humbert (ed.), *Flore de Madagascar et des Comores*. Imprimerie officielle, Tananarive.
- RASOLOFOHARINORO, M., BELLAN, M.F. & BLASCO, F. (1997). – La reconstitution végétale après l'agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar). *Écologie*, 28 : 149-165.
- RAZAFY FARA, L., PFUND, J.-L., RANJATSON, P. & RAZAFIMAHATRATRA, A. (1997). – Aperçu des recherches en cours : les utilisations paysannes de l'arbre et de la forêt. *Cahiers Terre-Tany*, 6 : 104-118.
- SMITH, J.F., KRESS, W.J. & ZIMMER, E.A. (1993) – Phylogenetic analysis of the Zingiberales based on *rbcl* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80 : 505-513.
- TOMLINSON, P. B. (1960) – The anatomy of *Phenakospermum* (Musaceae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 41 : 287-297.
- TOMLINSON, P. B. (1962). – Phylogeny of the Scitaminae. Morphological and anatomical considerations. *Evolution*, 16 : 192-213.
- TOMLINSON, P. B. (1979). – Juvenilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bulletin de la Société botanique de France, Actualités botaniques*, 126 : 227-232.
- TOMLINSON, P. B. & ESLER, A.E. (1973). – Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 11 : 627-644.
- TOMLINSON, P. B. & ZIMMERMANN, M.H. (1966). – Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, III; juvenile phase. *Journal of the Arnold Arboretum*, 47 : 301-312.
- TROLL, W. (1943). – *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. 3. *Vegetationsorgane*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- TURK, D. (1998). – *Checklist of the vascular plants of Ranomafana*. (non publié)
- VAN OYE, P. (1923). – Recherches sur la biologie du *Ravenala madagascariensis*. *Revue de Zoologie Africaine*, 1 : 2-15.
- YARRANGTON, G.A. & MORRISSON, R.G. (1974). – Spatial dynamics of a primary succession nucleation. *Journal of Ecology*, 61 : 417-428.