



HLADIK, A., BLANC, P., DUMETZ, N., JEANNODA, V., RABENANDRIANINA, N. et HLADIK, C.M. (2000) – Données sur la répartition géographique du genre *Ravenala* et sur son rôle dans la dynamique forestière à Madagascar. In LOURENÇO, W.R. et GOODMAN, S.M. (Eds) *Diversity and Endemism in Madagascar*, pp. 93-104. Mémoires de la Société de Biogéographie de Paris.

DONNÉES SUR LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DU GENRE *RAVENALA* ET SUR SON RÔLE DANS LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE À MADAGASCAR

Annette HLADIK¹, Patrick BLANC², Nicolas DUMETZ³, Vololoniaina JEANNODA⁴,
Nelson RABENANDRIANINA⁴ & Claude Marcel HLADIK¹

¹ CNRS, EP 2017 - Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 av. du Petit Château, 91800 Brunoy, FRANCE : e-mail : hladik@ccr.jussieu.fr

² CNRS, UMR 8571 - Laboratoire de Botanique Tropicale, Université Paris VI, 12 rue Cuvier, 75005 Paris, FRANCE : e-mail : patrick.blanc@snv.jussieu.fr

³ Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle 16 rue de Buffon, 75005 Paris, FRANCE : e-mail : ndumetz@minitel.net

⁴ Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Laboratoire de Botanique. B.P. 106, Antananarivo 101, MADAGASCAR : e-mail : precoimd@bow.dts.mg

ABSTRACT.- *Ravenala* is a common plant in the open man-managed landscape of the humid zone of Madagascar (eastern coast and Sambirano), also present in the lowland and mid-montane forests, as well as in marshes and flooded plains along the eastern coast. In relation to the adaptation to various environments, we observed four variants (or forms), either sympatric or allopatric in different places, that can play various roles in forest regeneration. Most *ravenala* introduced in other parts of the world belong to the variant found at low altitude along the eastern coast. Our data and current knowledge about the distribution of the genus *Ravenala* in Madagascar are presented and discussed.

KEY-WORDS.- *Ravenala madagascariensis*, variants, distribution, ecomorphology, forest regeneration.

RÉSUMÉ.- Végétaux caractéristiques des milieux anthropisés en zone de forêt dense humide (Côte Est et Sambirano), les ravenalas sont aussi présents en forêt de basse et moyenne altitude ainsi que dans les marécages des plaines de la Côte Est. En relation avec cette grande plasticité écologique, nous avons mis en évidence, au cours d'une étude de terrain, l'existence de différentes formes (voire de différentes espèces) du genre *Ravenala* pouvant être sympatriques ou allopatriques et jouer des rôles sensiblement différents dans la régénération forestière. Alors que les formes naturalisées dans différentes régions tropicales du monde ne semblent provenir que des milieux côtiers chauds et humides, nous avons rassemblé dans le présent travail, à côté de nos propres résultats, les données sur les localités relevées à Madagascar dans divers milieux, afin de préciser l'étendue de cette amplitude écologique.

MOTS-CLÉS.- *Ravenala madagascariensis*, formes, répartition, écomorphologie, régénération forestière.

INTRODUCTION

Le ravenala est une plante endémique de Madagascar, connue et répertoriée dans les écrits anciens — avec précision par Etienne de Flacourt en 1661 — puis par les botanistes, dont Philibert Commerson qui le décrit dans son manuscrit de 1770 sous le nom de *Dalembertia uranoscopa* et Pierre Sonnerat qui crée le binôme *Ravenala madagascariensis*, publié en 1782.

Il a été transplanté à l'île Maurice par Commerson et Sonnerat, à leur retour de Madagascar. Sonnerat, dès 1782, avait remarqué qu'il y réussissait très bien ; et actuellement la plante y est devenue spontanée. Son introduction est également ancienne dans des jardins botaniques dont celui de Rio au Brésil, comme en témoigne le tableau de Mariane North (1872), ainsi qu'à Kuching au bord de la rivière Sarawak (Bornéo), où, toujours d'après une peinture de la même artiste-exploratrice (1876) la plante semblerait naturalisée (Ponsonby, 1996). Alors qu'Ellis (1858) proposait le nom de Builder's Tree, le plus proche de la réalité (en raison de son utilisation, à Madagascar, dans la construction des maisons), la grande diffusion du ravenala dans les serres chaudes et les jardins tropicaux s'est faite sous le nom d'arbre du voyageur (ou palmier du voyageur, « traveler's palm »).

Pour cette plante banale en apparence, la mise en évidence de plusieurs formes très particulières (Blanc *et al.* 1999), dont le statut taxonomique reste à préciser, impliquerait cependant de revoir, pour chacune de ces différentes formes, les zones précises d'endémisme. Car certaines formes des forêts de montagne de moyenne altitude, aux caractéristiques morphologiques très particulières (incluant de profonds remaniements au cours des stades successifs de la croissance) ne semblent constituer que de petites populations sur une aire de répartition géographique très limitée. Elles contrastent en cela, avec l'abondance des formes de basse altitude, qui, sur la côte orientale de Madagascar constituent de véritables « forêts de ravenala » en colonisant les zones de jachère après déforestation.

Pour Jumelle (1927), Perrier de la Bâthie (1946, dans la flore de Madagascar et des Comores), ainsi que pour Marais (1983, dans la flore des Mascareignes), il n'existe qu'une seule espèce du genre *Ravenala* (*R. madagascariensis*), alors que plusieurs noms dans diverses langues locales à Madagascar laissent entrevoir des différences de comportement et de morphologie reconnues par les villageois malgaches. En fait, dès 1974, Koechlin *et al.* insistaient sur la présence de plusieurs écotypes adaptés à des sols aussi différents que ceux des marais, où l'on trouve les ravenalas en mélange avec des *Typhonodorum lindleyanum* et des *Pandanus*, ceux des collines dénudées et érodées à végétation graminéenne, ainsi que ceux des sous-bois forestiers. Encore faut-il, en fonction des utilisations possibles par l'Homme qui peut planter ou favoriser certaines formes (Razafy Fara *et al.* 1997), ainsi que par les implications de ces différentes formes dans les processus de régénération forestière, mettre en lumière leur rôle écologique et leur répartition.

LES DIFFÉRENTES FORMES DU GENRE *RAVENALA*

Au cours d'une étude précédente (Blanc *et al.* 1999), nous avons observé pour la première fois, dans le sous-bois de la forêt dense humide sempervirente de moyenne altitude à Andasibe, une forme très particulière de jeune ravenala (Fig. 1), ressemblant davantage à la fougère *Asplenium nidus* qui serait tombée au sol qu'à la forme connue des jeunes ravenalas à feuilles longuement pétiolées (Fig. 2).

Nous avons montré que ces deux formes forestières se trouvent en mélange et se comportent comme deux espèces sympatriques. Par ailleurs, au cours de cette même étude, les observations le long de gradients allant de la falaise jusqu'à la côte, vers Toamasina (Tamatave), ainsi que de la Réserve de Ranomafana jusqu'à Manajary, nous ont permis de caractériser deux autres formes de milieu ouvert se comportant comme deux espèces allopatriques. Nous avons retenu les noms *malama* et *hiranirana* (langue Bezanozano), respectivement pour les deux formes forestières ainsi que *bemavo* et *honorono* (langue Betsimisaraka), respectivement pour la forme à stipe simple et celle avec rejets que l'on trouve le long de la côte.

Nous avons mis en évidence plusieurs faits morphologiques et comportementaux susceptibles d'expliquer la répartition des différentes formes dans des milieux aussi contrastés que les forêts primaires non perturbées, les forêts anciennement exploitées, les forêts secondaires et les plantations, les zones défrichées soumises au passage du feu, les marécages et les forêts inondées.



Fig. 1. Jeune ravenala, forme *malama*, dans la forêt d'Andasibe, et (à droite), une plantule de 10 mois en serre, avec émergence d'une nouvelle feuille à la base du limbe de la 7ème feuille. On remarque que les pétioles sont de plus en plus courts et que la base du limbe est symétrique.



Fig. 2. Jeune ravenala, forme *hiranirana*, dans la forêt d'Andasibe, et (à droite) une plantule de 8 mois en serre, avec émergence de la 7ème feuille. On remarque que les pétioles sont de plus en plus longs et que la base du limbe est asymétrique.

Deux faits principaux seraient responsables de cette plasticité écologique. En premier lieu, la disposition des feuilles varie selon les stades de développement et selon les formes. Ainsi, les stades jeunes de *malama*, observés en sous-bois de forêt dense non perturbée « échappent » à la disposition en éventail des feuilles, liée à la phyllotaxie distique, grâce à une torsion différentielle des courts pétioles et de la gaine, qui place les limbes selon une forme globale torique, évitant ainsi toute superposition des tissus assimilateurs dans cet environnement sombre, comme cela a été observé chez d'autres espèces (Blanc 1992). Ces jeunes *malama* ressemblent ainsi à *Asplenium nidus* jusqu'à atteindre une hauteur d'environ deux mètres. Ils représentent donc une forme sciaphile adaptée aux sous-bois peu ou pas perturbés. En s'élevant en hauteur, dans un environnement plus éclairé, les feuilles du *malama* se disposent en éventail, la superposition partielle des limbes permettant alors un auto-ombrage pour cette forme sciaphile. La forme *hiranirana*, plus fréquente dans les forêts perturbées, présente un aspect en éventail dès les stades jeunes. Cependant cette forme plus héliophile capte au mieux la lumière en présentant un léger décalage alterné des limbes de part et d'autre du plan de l'éventail, si bien que les limbes se superposent dans deux plans verticaux et non plus dans un seul et même plan. Chez les formes *bemavo* et *honorono* de milieux ouverts, la disposition distique reste parfaitement respectée à tous les stades de développement et le gigantesque éventail de feuilles permet un auto-ombrage partiel des limbes non décalés, réduisant probablement la transpiration, l'échauffement excessif et les phénomènes de photo-inhibition de la photosynthèse.

L'autre caractère adaptatif concerne les racines tractrices (Blanc *et al.* 1999). Toutes les formes de ravenala observées, dans les forêts non perturbées comme dans les *savoka*, savanes et marécages côtiers, possèdent des racines tractrices. Ces racines apparaissent très tôt après la germination et le méristème apical de la tige se trouve ainsi enfoncé à 3 cm dans le sol, alors que la plantule ne mesure que 15 cm de hauteur et n'est âgée que de quelques mois. Cet enfoncement responsable d'une croissance d'établissement (Tomlinson & Esler 1973 ; Blanc 1986), permet d'une part une active multiplication des racines adventives le long du cône souterrain inversé

que constitue la base de la tige et d'autre part une stabilisation biomécanique de la plante dont le centre de gravité se trouve déporté vers la base de l'éventail des feuilles (la masse est augmentée du fait de l'accumulation d'eau à la base des gaines). Cette stabilisation biomécanique est d'autant plus nécessaire du fait que l'éventail des feuilles offre une grande prise au vent. Ainsi, les racines tractrices permettent une stabilisation de la plante dans des milieux aussi contrastés que les pentes forestières, les savanes ou les marécages. Par ailleurs, un autre avantage adaptatif de l'enfoncement de l'apex par les racines tractrices (en dehors de la croissance d'établissement et la stabilisation biomécanique) concerne la protection de l'apex contre le feu. En effet, après quelques mois de croissance suite à la germination, l'apex se situe quelques centimètres sous la surface du sol, si bien que le feu passant en saison sèche ne détruit que les feuilles, au moins pour certains individus. Cette résistance au feu peut se maintenir tant que le stipe est souterrain. Lorsque le stipe émerge du sol, il possède alors un diamètre suffisamment important pour que le feu n'ait un impact destructeur que sur les assises cellulaires périphériques, comme c'est le cas pour différentes espèces de palmiers.

Ainsi, les différentes formes de ravenala sont adaptées aux environnements contrastés, soit par des faits morphologiques variables selon les formes (disposition des feuilles), soit par une acquisition commune à toutes les formes (les racines tractrices).

Une autre caractéristique porte sur la présence ou l'absence des rejets à la base du stipe et implique donc des modèles architecturaux différents, en nous référant à Hallé et Oldeman (1970). Les formes *malama*, *hiranirana* et *bemavo* ont toujours un stipe simple (modèle de Corner), alors que la forme *honorono* est cespiteuse, avec des rejets de la base (modèle de Tomlinson) et des stipes souvent déjetés latéralement.

Le statut taxonomique de ces formes resterait à préciser. Les formes proches du littoral qui avaient été observées par Andrianifahanana (1992) diffèrent entre elles par la taille des pièces florales ; mais une description détaillée des inflorescences reste à établir pour l'ensemble des formes. Les différences entre les graines des différentes formes portent essentiellement sur la taille, celles du *honorono* ayant un poids moyen deux fois plus élevé que celles du *malama*, de l'*hiranirana* et du *bemavo* (respectivement 0,37 g n=101 ; 0,14 g n=57 ; 0,125 n=85 ; 0,18 n=55). Le nombre chromosomique (2N=22, chiffre déjà publié par Darlington, 1980), ne diffère pas d'une forme à l'autre, ainsi que nous l'avons observé sur des préparations de méristèmes racinaires des plantules en culture au Laboratoire de Brunoy.

Quelques mois après leur germination en conditions de laboratoire, les différentes formes acquièrent les caractéristiques observées sur le terrain, qui les séparent clairement : l'une des formes forestières (*malama*) ayant la base du limbe symétrique très proche de la gaine avec un pétiole réduit (Fig. 1) ; l'autre (*hiranirana*), avec la base du limbe asymétrique et un pétiole long (Fig. 2), commençant alors à présenter le décalage alterné des feuilles qui se maintiendra jusqu'au stade adulte fertile.

Tableau I - Lieux de récolte et d'observation du ravenala

| Récolteur | numéro | date | Lieu | Altitude | Longitude | Latitude |
|---------------------|---------|------------|-----------------------|------------|-------------|-------------|
| Decary | 5428 | 16.09.1926 | Vondrozo | 700 | 47 20' E | 22°50' S |
| Humbert | 5730 | 15.09.1928 | Tolanaro (Ft Dauphin) | 0 | | |
| Decary | 10.107 | 12.07.1932 | Tolanaro (Ft Dauphin) | 0 | près de | |
| S.F. | 26.014 | 15.05.1964 | Ambohimahaso | (900 ou +) | près de | |
| Schalz et Miller | 2370 | 15.01.1989 | Nosy Mangabe | 0 | 49°46' E | 15°30' S |
| Kress et al. (1994) | 92.3402 | | 1992Nosy Mangabe | 0 | | |
| Kress et al. (1994) | 92.3177 | | 1992Iroandro (W of) | 0 | 47°56'53» E | 21°23'19» S |

Citations de lieu

| | | | |
|----------------------|------|-----------------------------|------------|
| François | 1937 | Maevatanana | (0-300) |
| Perrier de la Bâthie | 1946 | Est et Sambirano, et | de 0 à 900 |
| | | Ouest: marais ou bord d'eau | 0 |

| | pas au delà de la Tsiribihina | | | |
|--------------------------------|-------------------------------|--|-------------|-------------------------|
| Perrier de la Bâthie | 1921 | tourbière près de Besalamy | | |
| Saboureau | 1946 | Réserve de Betampona | (0-300) | |
| Dumetz | 1988 | Réserve de Mananara-N | (0-600) | |
| Andrianifahanana | 1992 | Réserve de Mananara-N | 0 | |
| Abraham et al. | 1996 | Andasibe (Perinet) | 950 m | 48°25' E 18°55' S |
| Rasolofoharinoro et al. | 1997 | Andasibe (Périnet) | 950 m | |
| Birkinshaw et Colquhoun | 1998 | massif de Lokobe et | 0 | 48°18'20» E 13°23'25» S |
| | 1998 | massif de Ambato | 0 | 48°33'35» E 13°26'29» S |
| Betsch J. M. | comm. pers. | Nossy-Be et presqu'île d'Ampasindava | 0 | |
| Vasey | 1998 | Péninsule de Masoala | (0 et +) | |
| Blanc, Héni et Hladik | 1998 | près Anjoma Ramartina | (300-600) | |
| Blanc et al. | 1999 | Andasibe, Beforono, Sahapinga, Ambinanimony Ranamafana, Irondro, Manajary | de 0 à 1000 | |

BIOGÉOGRAPHIE DU GENRE *RAVENALA*

Les connaissances concernant la répartition géographique du ravenala à Madagascar sont présentées dans le Tableau I, d'après les fiches des échantillons d'herbier que nous avons revus, ainsi qu'en fonction des localités citées dans divers travaux - quelques localisations récentes, issues des travaux concernant la pollinisation du ravenala par les lémuriens, sont extrêmement précises, grâce à l'outil moderne GPS.

Sur la carte de répartition (Fig. 3), figurent ces localités d'observation, ainsi que la limite d'une zone de répartition généralement admise (Luc 1927 ; Andrianifahanana, 1992 ; Kress *et al.* 1994), concernant le versant oriental de Madagascar et le Sambirano. La limite altitudinale supérieure demanderait à être précisée :

- De 0 à 900 m, d'après Perrier de la Bâthie (1946)
- Jusqu'à 1600 m pour Dahlgren *et al.* (1985)
- En fonction des observations récentes à Andasibe et Ranomafana (Abraham *et al.* 1996 ; Rasolofoharinoro *et al.* 1996 ; Turk 1998 ; Blanc *et al.* 1999) il est certain que les formes forestières du ravenala atteignent 1000 m d'altitude dans les forêts de l'est. Dans le massif du Manongarivo (Sambirano), le ravenala a été observé jusqu'à 1200 m.

C'est dans la zone de moyenne montagne (actuellement limitée à Andasibe) que nous avons mis en évidence l'existence d'une population de ravenala à caractères très originaux (la forme *malama*) qui, du point de vue de la conservation, représente une valeur patrimoniale dont le statut resterait à préciser.

Sur la façade orientale de Madagascar, les trois autres formes de ravenala ont été localisées le long d'un gradient altitudinal partant d'Andasibe et descendant jusqu'à la côte de l'Océan Indien. La forme forestière *malama*, sympatrique de la forme *hiranirana*, constitue un premier ensemble. Les deux autres formes, qui constituent les peuplements denses les plus visibles de ravenala en milieu ouvert, sont réparties sur deux bandes parallèles à la côte, la forme *bemavo*, sur les collines et la forme *horonorono* sur la bande côtière (Blanc *et al.* 1999). Ces formes ont été observées depuis le nord de la presqu'île de Masoala, jusqu'à Tolagnaro (Fort-Dauphin). Dans la région de Farafangana, ces deux formes de ravenala sont désignées par les termes « maroanaka » (littéralement celui qui a beaucoup d'enfants ; la forme avec rejets) et « tokampototra » (celui qui n'a qu'un pied ou tronc).

La présence du ravenala dans l'ouest de Madagascar était signalée par Perrier de la Bâthie (1946), restreinte à des zones de marais ou de bords d'eau et ne dépassant pas, vers le sud, le fleuve Tsiribihina. Nous avons observé que le ravenala pouvait être présent dans une forêt-relique de fond de ravin, vers Anjoma Ramartina, non loin de cette limite sud. Une première station isolée de ce type, entre Antananarivo et Mahajanga, avait été signalée par François (1937) ; et le Service des

Eaux et Forêts a prélevé, en 1964, un échantillon près de Ambihimahasoa. Il est vraisemblable que d'autres localisations ponctuelles, en particulier dans des ravines humides (*lavaka*), puissent être disséminées dans la zone des savanes et des steppes.

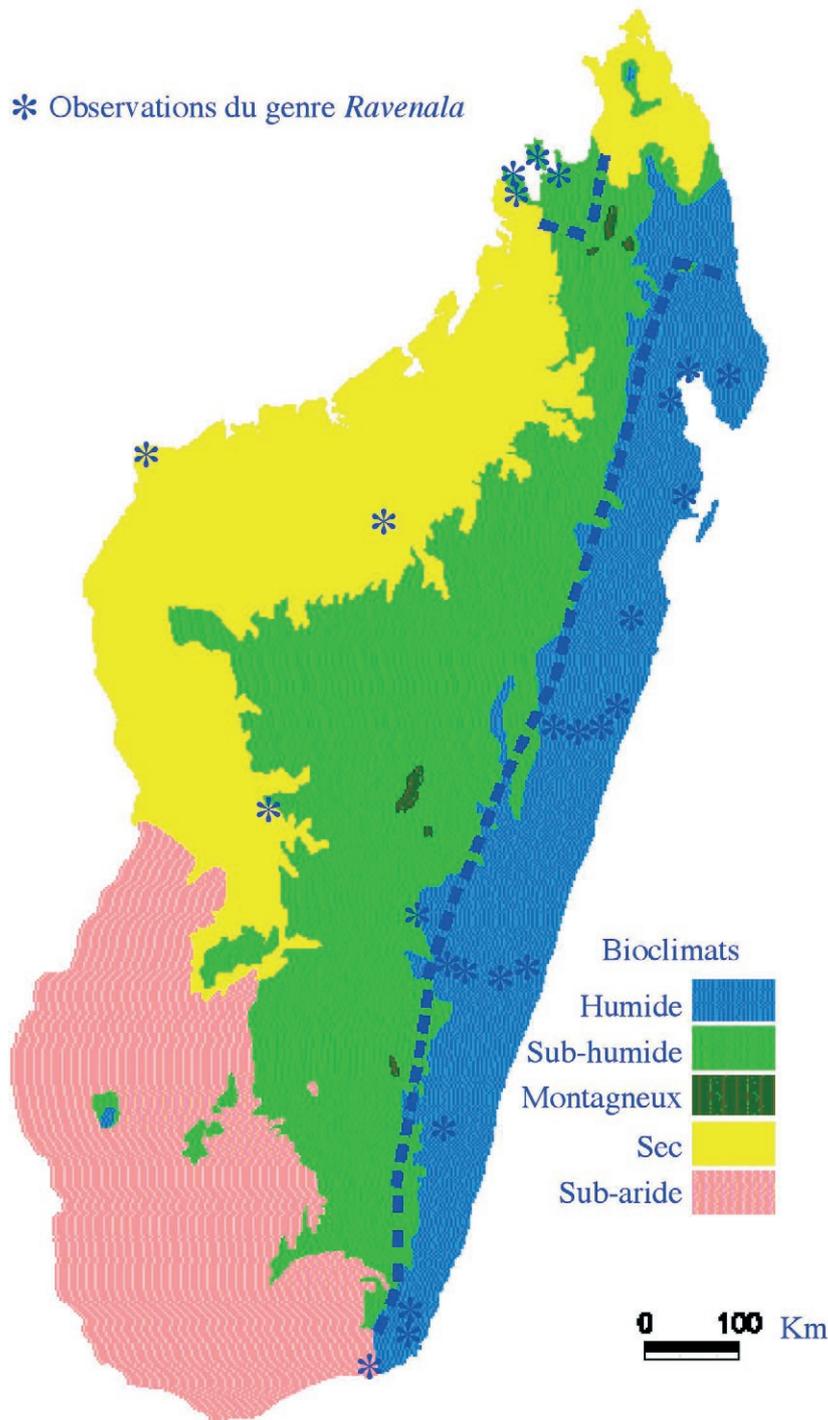


Fig. 3. Répartition du genre *Ravenala* en fonction des bioclimats (fond de carte des bioclimats d'après Schatz, com. pers.). Les astérisques indiquent des lieux précis de collecte ou d'observation. La zone dite « à ravenala » est délimitée par les pointillés.

Écologie et régénération forestière

Dans la zone forestière de moyenne altitude de la région d'Andasibe nos relevés de densités (Blanc *et al.* 1999) ont montré que, toutes formes confondues, le ravenala est plus fréquent dans les forêts anthropisées que dans les forêts non perturbées (respectivement 575 et 61 individus par

hectare). Un relevé plus récent de l'un d'entre nous (N.R.) confirme la densité élevée, même dans une plantation d'eucalyptus (103 individus/ha). En revanche, les formes forestières de ravenala se raréfient dans les sites déforestés (N.R., travail en cours).

En ce qui concerne le rôle du ravenala dans la régénération forestière, face aux écrits alarmistes de nombreux botanistes dénonçant la disparition de la forêt malgache, Saboureau (1960) rapporte que « la forêt malgache peut se reconstituer naturellement » dès qu'elle est mise en défens : il constate notamment dans la réserve de Betampona (Réserve Naturelle Intégrale proche de Toamasina, datant officiellement de 1927 mais avec arrêt des feux seulement depuis 1947) l'existence de vieilles *savoka* - ou jachères - avec dominance de ravenala, ainsi que l'apparition des autres types de *savoka* avec *Harungana madagascariensis*, *Psiadia altissima* et autres espèces des recrûs. Il existe, en fait, différents types de *savoka* : *savoka* à ravenala, à *Harungana*, à *Psiadia altissima*, à *Trema orientalis*, à *Solanum mauritianum*, à *Aframomum angustifolium*, ainsi que d'autres à *Rubus roridus* (Perrier de la Bâthie 1936 ; Saboureau 1960 ; Koechlin *et al.* 1974 ; Andrianirina 1988). Il resterait à préciser la dynamique de ces jachères, et, éventuellement les effets bloquants de certaines espèces envahissantes.

Dans la région d'Andasibe, toutefois, la catégorie de *savoka* à ravenala n'a pas été observée, bien que le ravenala figure sur les schémas de succession de Rasolofoharino *et al.* (1996), en lisière, comme espèce cicatricielle. Dans cette étude synchronique de jachères d'âges différents (1, 3, 6, 10, 22 et 48 ans, sans précision du nombre de cycles culturels antérieurs) il était présent uniquement dans la jachère de 3 ans et dans celle de 10 ans. Son absence a été signalée dans des jachères « rapprochées » (cycles culturels nombreux) où la disparition du ravenala pourrait éventuellement traduire la dégradation des sols comme le propose Andrianifahanana (1992).

Dans la Réserve de la biosphère de Mananara Nord, dans le cadre du programme MAB de l'Unesco, en zone de basse altitude (250 m), la régénération forestière a été également étudiée à partir de l'analyse de plusieurs *savoka* de différents types en lisière du bloc forestier d'Ivontakana-nord (Dumetz 1988). La seule *savoka* « type à ravenala » est située dans la zone la plus dégradée autour du village. Les ravenalas sont d'une forme à rejets, localement nommée *Honkodranto*, et qui semble analogue à celle que nous avons observée par ailleurs le long de la côte. Dans les autres *savoka*, les ravenalas à stipe unique accompagnent les plantes pionnières puis des essences forestières selon la succession suivante :

- 1^{er} stade : *Aframomum angustifolium* et *Trema orientalis* avec une courte longévité car ces plantes disparaissent sous les *Harungana*.
- 2^{ème} stade : *Harungana madagascariensis* avec une durée de vie de 8 ans.
- 3^{ème} stade : dominance des rejets de souches (*Azelia*, *Dracaena*, *Rhopalocarpus*...)

Le ravenala pourrait donc apparaître, dans le cas des formes à stipe unique, comme une plante post-pionnière, l'évolution des *savokas* étant variable selon la fertilité des sols : si les terrains sont fertiles, les *savokas* sont transitoires avec implantation d'espèces forestières quand les *Harungana* adultes (8 ans) et les rejets de souches forment une voûte continue permettant une bonne régénération. Si les terrains sont stériles, il n'y a pas de régénération forestière, le ravenala (forme à rejets) deviendrait bloquant et les *savokas* à ravenala seraient alors durablement implantées. Ces conclusions ont été confirmées au cours d'une autre étude du programme MAB portant sur l'utilisation du ravenala et sa régénération, aux environs d'Antanambe (Andrianifahanana, 1992). Le nombre de jeunes plants de ravenala diminue très fortement dans les *savoka* ayant subi plus de trois cycles culturels.

Les graines des différentes formes de ravenala pourraient constituer, dans le sol, une « banque de graines », éventuellement après dissémination par les animaux. Les essais de germination des formes forestières et non forestières, que nous avons effectués dès la récolte et après conservation des fruits à sec (au laboratoire) pendant près d'un an, montrent des dormances différentielles (germinations échelonnées au moins sur plusieurs mois), tout à fait compatibles avec ce mode de fonctionnement.

DISCUSSION

Koechlin *et al.* (1974) ont fait remarquer que la flore malgache n'a été confrontée au système de culture sur brûlis que depuis relativement peu de temps, en raison de l'arrivée tardive de l'Homme à Madagascar. Ils ont émis l'hypothèse que le faible nombre d'espèces pionnières pourrait en être la conséquence (durée insuffisante de la pression de sélection), entraînant une certaine difficulté de reconstitution forestière. Par exemple, il n'existe pas d'équivalent aux arbres pionniers des

genres *Cecropia* ou *Musanga*, qui, dans les tropiques humides d'Amérique ou d'Afrique peuvent reformer très rapidement une canopée homogène lorsque la forêt est localement détruite.

Perrier de la Bâthie (1946) avait décrit le ravenala comme étant disséminé dans la forêt. Pour Koechlin (1972), Koechlin *et al.* (1974) et Guillaumet (1981, 1984) c'est une plante forestière héliophile (*sun loving*) ou cicatricielle au sens de Mangenot (Rasolofoharino *et al.* 1996), c'est-à-dire une plante de chablis ou de lisière forestière. D'après nos observations, plusieurs formes seraient adaptées au milieu forestier et ce sont d'autres formes qui s'établissent dans les milieux ouverts des *savoka* ou des marécages. Cette espèce (ou cet ensemble d'espèces) qui semble jouer le rôle de post-pionnier dans les jachères de la région côtière, pourrait-elle (notamment la forme *bemavo*, à stipe unique, la plus utilisée par l'Homme), être un possible intermédiaire dans la reconstitution forestière des zones de moyenne altitude actuellement très dégradées ?

Nous avons remarqué la présence de Dicotylédones auprès des ravenalas de cette zone, formant des groupements qui pourraient aboutir à une reconstitution forestière par nucléation (Blanc *et al.* 1999). Cependant, il resterait à préciser de nombreux points à propos de la biologie de la reproduction et des systèmes de dissémination des différentes formes de ravenala. Les recherches dans ce domaine semblent avoir porté essentiellement sur la forme *horonorono*, commune à basse altitude et largement diffusée sous les tropiques. Un système de fécondation autogame déjà décrit par Scott-Elliot (1890) semble aussi fonctionner dans les populations de ravenala naturalisées en Australie (Calley *et al.* 1993), mais avec peu de graines produites. Par ailleurs, plusieurs études récentes ont démontré les pollinisations par des mammifères archaïques, lémuriers ou marsupiaux, parallèlement aux Chauve-souris - consommateurs de nectars (Sussman & Raven 1978 ; Kress & Stone 1993 ; Kress *et al.* 1994, Birkinshaw & Colquhoun, 1998), d'où l'hypothèse de systèmes co-évolutifs ancestraux sur ces Monocotylédones primitives.

Provenant d'un stock ancestral du Sud du Gondwana, le genre *Ravenala* (avec, dans la même famille des Strelitziaceae les genres *Phenakospermum* en Amérique du Sud et *Strelitzia* en Afrique du Sud) apparaît donc comme un élément austral (Dejardin *et al.* 1973 ; Raven & Axelrod 1974 ; Axelrod & Raven 1978 ; Leroy 1978) qui aurait pu, comme nous le suggérons, se diversifier en plusieurs taxons. Les stations qui apparaissent comme isolées dans l'ouest de Madagascar pourraient révéler l'existence d'une plus grande diversité de formes que celle que nous avons mise en évidence sur la façade orientale. Le degré de disjonction de l'aire de répartition du ravenala, qu'il serait nécessaire de préciser — en collectant à cette occasion les échantillons qui sont actuellement trop rares dans les herbiers —, pourrait, selon les différentes formes, dépendre, soit des changements récents du climat, soit de l'action anthropique.

En dépit de la déforestation observée à Madagascar au cours des dernières années (Green & Sussman 1990) cette étude doit pouvoir se poursuivre, car, comme le soulignent Abraham *et al.* (1996), il reste en place de vastes régions forestières d'un grand intérêt et les recherches futures devraient apporter des connaissances importantes en ce qui concerne les politiques de conservation — en particulier pour les formes forestières originales — mais également pour les agrosystèmes gérés par les populations malgaches (Razfy Fara *et al.* 1997).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAHAM, J.P., R. BENJA, M. RANDRIANASOLO, J.U. GANZHORN, V. JEANNODA & E.G. LEIGH 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. 70 pp.
- ANDRIANIRINA, G., 1988. Recherches en matière de sylviculture sous forêt dans la zone de versant Est de Madagascar. pp. 295-300, In L. Rakotovo, V. Barre & J. Sayer (eds.), *L'équilibre des Ecosystèmes forestiers à Madagascar*. Actes d'un Séminaire international. UICN, Gland, Suisse et Cambridge.
- AXELROD, D.I. & P. RAVEN, 1978. Late cretaceous and tertiary vegetation history of Africa. p.77-130, In M. Verger (ed.), *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. W. Junk, The Hague.
- BIRKINSHAW, C.R. & I.C. COLQUHOUN, 1998. Pollination of *Ravenala madagascariensis* and *Parkia madagascariensis* by *Eulemur macaco* in Madagascar. *Folia Primatologica*, 69 : 252-259.
- BLANC, P., 1986. Edification d'arbres par croissance d'établissement de type monocotylédonien ; l'exemple de Chloranthaceae. *Naturalia Monspeliensa (H. S.)* : 101-123.

- BLANC, P. N. RABENANDRIANINA, A. HLADIK & C.M. HLADIK, 1999. Les formes sympatriques et allopatriques du genre *Ravenala* dans les forêts et les milieux ouverts de l'est de Madagascar. Revue d'Écologie (Terre et Vie), 54 : 201-223.
- CALLEY, M., R.W. BRAITHWAITE & P.G. LADD, 1993. Reproductive Biology of *Ravenala madagascariensis* Gmel., as an Alien Species. Biotropica, 25 (1) : 61-72.
- COMMERSON, Ph., 1770. Manuscrit MS 887 II / Y.L. 45. Bibliothèque du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- DAHLGREN, R.M.T., H.T. CLIFFORD & P.F. YEO, 1985. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer, Berlin, 520 p.
- DEJARDIN, J., J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT, 1973. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (Végétaux vasculaires). Candollea, 28 : 325-391.
- DARLINGTON, C.D. & A.D. WYLIE, 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants. University Press, Aberdeen.
- DUMETZ, N., 1988. Inventaire botanique et régénération forestière de la Réserve Naturelle de Mananara-Nord (Madagascar). Mémoire de DEA, Université Paris VI. 72 pp.
- FLACOURT, E. de, 1661. Histoire de la Grande Isle Madagascar. Paris, INALCO-Karthala ; édition annotée et présentée par C. Allibert (1995) 656 p.
- FRANÇOIS, E., 1937. Plantes de Madagascar. Mémoires de l'Académie Malgache, 24 : 1-74.
- GREEN, G.M. & R.W. SUSSMAN, 1990. Déforestation History of the Eastern Rain Forests of Madagascar from Satellite Images. Science, 248 : 212-215.
- 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.
- GUILLAUMET, J.-L., 1984. The vegetation: an extraordinary diversity. in Key environments - Madagascar Jolly, A., Oberle, P & Albignac, R. (eds) : 27-54. Pergamon Press Inc., Oxford.
- HALLÉ, F. & R.A.A. OLDEMAN, 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Masson, Paris.
- JUELLE, H., 1927. Le *Ravenala*. Agronomie Coloniale, 16, 118 : 321-330.
- KOECHLIN, K., 1972. Flora and vegetation of Madagascar. p. 145-199. In R. Battistini & G. Richard Vindard (eds.) Biogeography and Ecology in Madagascar. Junk, The Hague.
- KOECHLIN, K., J.-L. GUILLAUMET & PH. MORAT, 1974. Flore et végétation de Madagascar. Cramer J. Vaduz, 687 p.
- KRESS, W.J. & D.E. STONE, 1993. Morphology and floral biology of *Phenakospermum* (Strelitziaceae), an arborescent herb of the neotropics. Biotropica, 25 : 290-300.
- KRESS, W.J., G.E. SCHATZ, M. ANDRIANIFAHANANA & H.S. MORLAND, 1994. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by Lemurs in Madagascar : evidence for an archaic coevolutionary system ? American Journal of Botany, 81 (5) : 542-551.
- LEROY, J.-F., 1978. Composition, origin, and affinities of the Madagascar vascular flora. Annals of the Missouri Botanical Garden, 65 : 535-589.
- 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.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. La végétation malgache. Annales du Musée Colonial de Marseille, 3ème S., 9, 268 p.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1936. Biogéographie des plantes de Madagascar. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris 156 p.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1946. Musaceae, 46 ème famille. In H. Humbert (ed.), Flore de Madagascar et des Comores. Imprimerie officielle, Tananarive.
- PONSONBY, L., 1996. Marianne North at Kew Gardens. Webb & Bower, Royal Botanic Garden, Kew.
- RASOLOFOHARINORO, M., M.F. BELLAN & F. BLASCO, 1997. La reconstitution végétale après l'agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar). Écologie, 28 : 149-165.
- RAZAFY FARA, L., J.-L. PFUND, P. RANJATSON & A. RAZAFIMAHATRATRA, 1997. Aperçu des recherches en cours : les utilisations paysannes de l'arbre et de la forêt. Cahiers Terre-Tany, 6 : 104-118.

- RAVEN, P.H. & D.I. AXELROD, 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61 : 539-673.
- SABOUREAU, P., 1960. La forêt malgache peut se reconstituer naturellement. *Bulletin de l'Académie Malgache*, n.s., 38 : 78-82.
- SCOTT-ELLIOT, G.F., 1890. Note on the fertilisation of *Musa*, *Strelitzia* and *Ravenala madagascariensis*. *Annals of Botany*, 14 : 259-263.
- SONNERAT, P., 1782. Volume II, 223, t.124-6. Voyage aux Indes orientales et à la Chine.
- SUSSMAN, R.W. & P.H. RAVEN, 1978. Pollination by lemurs and marsupials : an archaic coevolutionary system. 2, 200 : 731-736.
- TOMLINSON, P. B. & A.E. ESLER, 1973. Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 11 : 627-644.
- TURK, D., 1998. Checklist of the vascular plants of Ranomafana. 120 pp.
- VASEY, N., 1998. Human resource use and habitat availability for red ruffed lemurs, *Varecia variegata rubra*, in the Anaovabdrano River Watershed, Masoala Peninsula. *Folia Primatologica*, 69 (suppl. 1) : 415-416.