

MADAGASCAR CENTRE DE SPECIATION ET D'ORIGINE DU GENRE *KALANCHOE* (CRASSULACEAE)

Lucile ALLORGE-BOITEAU

INCS-CNRS, Avenue de la Terrasse, 91190 Gif sur Yvette et Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, FRANCE

ABSTRACT.- As a large and nearly pantropical genus, *Kalanchoe* (Crassulaceae) is represented by one species in America, 56 in southern and eastern Africa, and 60 in Madagascar. The genus extends to south-eastern Asia and as far as China, and in all comprises about 125 species. Madagascar contains the largest number of species, suggesting that it is an ancient centre of speciation, and perhaps the centre of origin for the genus; the range of morphological diversity is also greater here than anywhere else. Madagascar is the only region with *Kalanchoe* species that are epiphytic, arborescent, herbaceous or climbing; elsewhere they are always perennial herbs. Distribution maps are presented for the 60 Malagasy species and an analysis is made of evolutionary trends within this diverse group.

KEY-WORDS.- Madagascar, Crassulaceae, *Kalanchoe*, Geographic distribution

RESUME.- Grand genre pseudopantropical, le genre *Kalanchoe* existe en Amérique avec une espèce, en Afrique du Sud et de l'Est avec 56 espèces, à Madagascar avec 60 espèces et dans le Sud-Est asiatique jusqu'en Chine. Il comporte en tout, environ 125 espèces. Madagascar comprend le plus grand nombre d'espèces du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae), ce qui laisse supposer un centre de spéciation ancien, sinon le centre d'origine; on y constate une plus grande diversité morphologique que partout ailleurs. C'est le seul pays comportant des espèces du genre *Kalanchoe* qui soient épiphytes, arborescentes, herbacées ou lianescentes; ailleurs, ce sont des plantes herbacées perennes. Nous présentons les cartes géographiques des 60 espèces malgaches et tenterons d'analyser les tendances évolutives de ces diverses espèces.

MOTS-CLE.- Madagascar, *Crassulaceae*, *Kalanchoe*, Distribution géographique

INTRODUCTION

La famille des *Crassulaceae* comprend 33 genres et environ 1500 espèces, de répartition géographique mondiale, à l'exception de l'Australie et des îles du Pacifique. Comme le nom l'indique (*crassus* = épais) ce sont des plantes plus ou moins succulentes, vivaces ou annuelles, à feuilles alternes, opposées ou verticillées.

Les *Kalanchoe* sont très différentes des autres genres de la famille des *Crassulaceae*, en ce que leurs fleurs sont gamopétales et que tous les verticilles ne comportent que quatre pièces. (4S- 4P- 8(2x4) E- 4C) La gamopétalie et la réduction des pièces florales sont considérées comme plus évoluées, assurant une meilleure protection des organes de la reproduction.

Dans la famille des *Crassulaceae*, le genre le plus voisin semble être celui des Cotylédons africains; leur port et leur aspect sont semblables avec des fleurs gamopétales, diplostémones, mais pentamères, c'est-à-dire divisées en verticilles de cinq pièces (5S- 5P- 10(2x5) E- 5C), et des espèces qui ne forment en aucune façon, des bulbilles ou des stolons.

Ces modes de propagation existent aussi chez les Saxifrages (*Saxifragaceae*, ordre des Rosales), par stolons, chez *Saxifraga stolonifera* Mierb., originaire de Chine et du Japon, par des bulbilles chez *Saxifraga bulbifera* L., qui naissent à l'aisselle des feuilles.

Comme les *Saxifragaceae*, elles sont extrêmement résistantes aux conditions climatiques, mais, si ces dernières vont de l'Artique jusqu'aux Andes (*Saxifraga magellanica*), jusqu'à 6000m en Himalaya et survivent jusqu'au Pôle Nord, là où aucune autre plante ne peut le faire, les *Kalanchoe*, au contraire, supportent des températures très chaudes, des alternances très grandes entre le jour et la nuit, des natures de terrains très pauvres, calcaires et ces espèces survivent aussi, là où aucune autre espèce ne peut le faire, dans les régions les plus chaudes et les plus sèches du globe. Dans ces conditions extrêmes, elles sont souvent dominantes, sinon exclusives.

Les graines demandent de 14 à 28 jours de germination. Des graines de *K. blossfeldiana* semées en mars ou en avril, en Europe et maintenues à une température de 15 à 20° donneront des plantes fleuries entre février et mai de l'année suivante.

Mais la capacité de reproduction par voie végétative, est tout-à-fait remarquable chez le genre *Kalanchoe*. Il peut apparaître des méristèmes, c'est-à-dire des groupes de cellules indifférenciées, susceptibles de redonner une plante entière, dans toutes les parties de la plante: marge des feuilles, inflorescences, aisselles de feuilles, base du pétiole, base du limbe, etc. Ces deux mécanismes de reproduction leur infèrent une supériorité sur tous les supports.

DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

Grand genre pseudopantropical, (THOMASSON, 1994) le genre *Kalanchoe* existe en Amérique avec une espèce, (*K. integra* (Medic.) O. Kuntze, syn. *K. brasiliensis* Saint Hilaire (Fl. Bras. Mer. 2: 196, 1829)), en Afrique du Sud et de l'Est avec 56 espèces, à Madagascar avec 60 espèces et dans le Sud-Est asiatique jusqu'en Chine (*K. floribunda* Wright). Il comporte en tout, environ 125 espèces.

Le genre *Kalanchoe* est très diversifié, il comprend aussi bien des arbres lignifiés, des lianes, que des petites plantes épiphytes. La majeure partie sont des plantes de taille moyenne, généralement perennes, mais certaines sont annuelles ou biennuelles. Pratiquement toutes les espèces sont à feuilles crassulentes, même celles qui poussent dans des zones périodiquement inondées. Son adaptation aux milieux les plus variés, sa capacité de résistance aux conditions défavorables lui permettent de vivre là où il n'y a pas de compétition avec d'autres plantes, telles que les graminées, dans les fourrés xérophiles submontagnards ou subdésertiques en association avec les *Aloes*, *Helichrysum* et *Senecio*. Il n'y a pas de *Kalanchoe* dans les végétations herbacées.

En Afrique, il existe 56 espèces. Un certain nombre de ces espèces atteignent des altitudes élevées, jusqu'à 2725 m au Kenya, pour *K. densiflora*. Si le nombre d'espèces est presque semblable à celui des espèces malgaches, les espèces africaines sont loin d'être aussi diversifiées qu'à Madagascar, il n'y existe que des espèces herbacées,

perennes. Une seule espèce, *K. lanceolata* (Fosk.) Pers. est commune à l'Afrique et Madagascar, son aire est disjointe et s'étend d'Est en Ouest, (carte de distribution publiée par MORTON, 1962, reprise par SCHNELL, 1977) (Carte 1).

Outre que Madagascar comprend le plus grand nombre d'espèces du genre, ce qui laisse supposer un centre de spéciation ancien, sinon le centre d'origine (DEJARDIN *et al.*, 1973; THOMASSON, 1994), on constate une plus grande diversité morphologique que partout ailleurs. C'est le seul pays qui comporte des espèces du genre *Kalanchoe* qui soient épiphytes, arborescentes ou lianescentes. Nous présentons les cartes géographiques des 60 espèces et tenterons d'analyser les tendances évolutives de ces diverses espèces.

Les *Kalanchoe* sont réparties dans tout Madagascar et présentent une dispersion aussi bien en forêt sempervirente humide qu'en forêt caducifoliée que dans le bush du Sud, fourré xérophile. Mais en forêt humide ou en altitude elles deviennent épiphytes ou lianescentes. Quelques espèces ont une aire géographique très restreinte qui est souvent liée à l'altitude, par exemple, *K. porphyrocalyx* occupe toutes les parties humides de l'île du Nord au Sud, mais *K. uniflora*, assez proche ne se trouve que dans le mont Tsaratanana, en altitude élevée presque au sommet, à plus de 2000m (Carte 8). Lorsque l'aire de répartition géographique est vaste, avec une variation climatique graduelle, on constate également une variation importante de l'espèce, par ex., *K. gracilipes* qui occupe les massifs des hauts plateaux, montre une diminution très importante de la taille des feuilles au niveau de Fort-Dauphin dans les chaînes Anosyennes, diminution de dix fois plus petites qui a motivé la création d'une variété *microphylla*. (Carte 2)

On trouve 7 espèces dans la région occidentale, 6, dans le nord, 22, dans la région centrale, 4, dans la région orientale, 15, dans le sud et 2 espèces répandues dans toute l'île. Le transport par l'homme comme plante médicinale et comme porte-bonheur, n'est pas négligeable. A la Martinique, *K. pinnata* est appelé « chance ». Quatre espèces ont une origine incertaine, *K. blossfeldiana*, *dinklagei*, *peltata* et *pinnata*; les deux premières ne sont connues qu'en culture, les deux dernières sont devenues pantropicales.

CONCLUSIONS

La pollinisation se fait en fonction de la morphologie de la fleur. Lorsque la fleur est petite, ca. 1 cm et dressée, comme celle de *K. synsepala*, nous avons pu observer un Lépidoptère Hesperidae, *Parnara poutieri* Boisduval, déterminé par Evariste Randrianasolo du P.B.Z.T. Lorsque la fleur est en forme de clochette pendante et supérieure à 2 cm, elle est fécondée par des abeilles, dont *Apis mellifica* L. var. *unicolor*, observées tant à Tananarive qu'à Fort-Dauphin, qui pénètrent complètement dans la corolle, avant de ressortir en marche arrière. Un exemplaire a été déposé en Entomologie à Paris.

Deux groupes en résultent, dont le premier est moins spécialisé et plus primitif. Les espèces les plus primitives étant *K. tetraphylla* et *K. synsepala*, d'où sont issues à la fois les espèces africaines et malgaches.

La reconstruction phylogénique s'est basée sur ces caractéristiques morphologiques, les données de l'étude palynologique, de l'architecture et de la chimiotaxonomie. Le métabolisme acide des Crassulacées (CAM) a donné des résultats

qui confirment ces tendances, ainsi que la phytochimie. Ces derniers travaux seront présentés par ailleurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOITEAU P. & L. ALLORGE-BOITEAU, 1995. *Kalanchoe* (Crassulacées) de Madagascar, Systématique, écophysiologie & phytochimie: 1-252, 47 pl.
- CORNET A. & J.-L. GUILLAUMET, 1976. Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar, Cah. ORSTOM, sér. Biol., vol. XI (1): 35-40.
- 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.
- PAULIAN R., Ch. BLANC, J.-L. GUILLAUMET, J.-M. BETSCH, P. GRIVEAU & A. PEYRIERAS, 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bull. Mus. natl. Hist. Nat.*, 3) sér. 118 (1): 1-40.
- SCHNELL R., 1977. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. 4: 95.
- THOMASSON M., 1994. Essai sur l'Histoire de la flore du Sud de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.*, 3° sér. IV: 169-179.

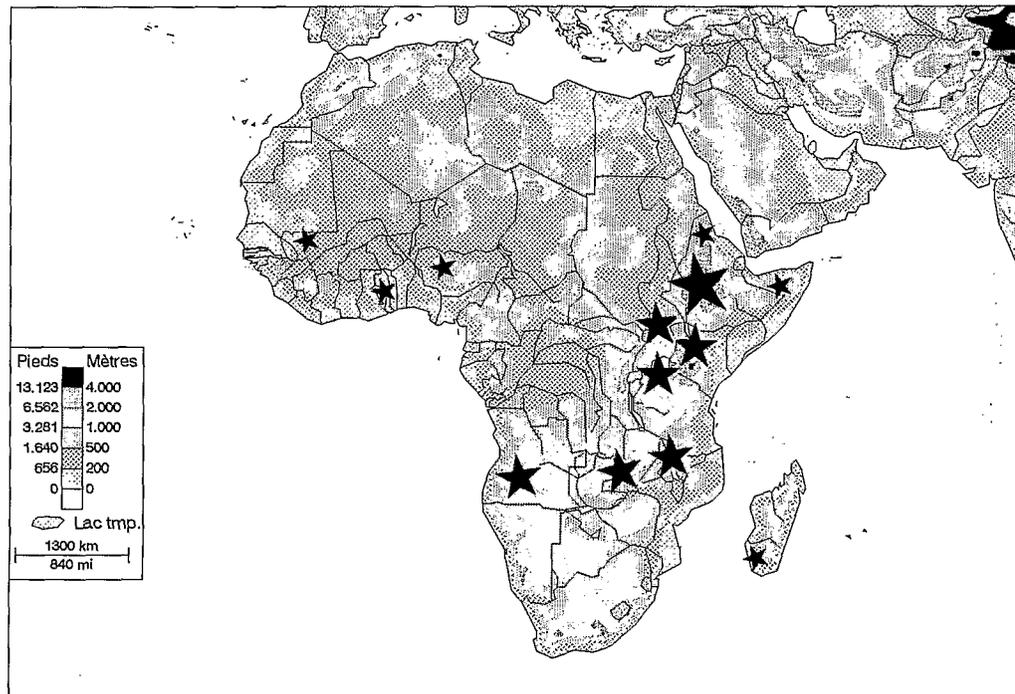


Fig. 1. Aire de *Kalanchoe lanceolata* (Forsk.) Pers., d'après J.K. MORTON, 1962, p. 395. Exemple d'espèce des hauteurs de l'Ouest africain, ayant une aire disjointe et se retrouvant sur les montagnes d'Afrique orientale.

Groupe I, Sylvaticae	1	<i>K. gracilipes</i> , I 1
	2	<i>K. peltata</i> , I 2
Groupe II, Campanulatae	3	<i>K. ambolensis</i> , II 1
	4	<i>K. campanulata</i> , II 2
Groupe III, Centrales	5	<i>K. pseudo-campanulata</i> , III 1
	6	<i>K. rolandi bonapartei</i> , III 2
	7	<i>K. pubescens</i> , III 3
	8	<i>K. miniata</i> , III 4
	9	<i>K. bergeri</i> , III 5
	10	<i>K. jongmansii</i> , III 6
	11	<i>K. mangini</i> , III 7
Groupe IV, Epidendreae	12	<i>K. porphyrocalyx</i> , IV 1
	13	<i>K. uniflora</i> , IV 2
Groupe V, Scandentes	14	<i>K. schizophylla</i> , V 1
	15	<i>K. beauverdi</i> , V 2
Groupe VI, Bulbilliferae	16	<i>K. tubiflora</i> , VI 1
	17	<i>K. daigremontiana</i> , VI 2
Groupe VII, Suffrutescentes	18	<i>K. rosei</i> , VII 1
	19	<i>K. mamieriana</i> , VII 2
	20	<i>K. fedtschenkoi</i> , VII 3
	21	<i>K. serrata</i> , VII 4
	22	<i>K. waldheimi</i> , VII 5
	23	<i>K. laxiflora</i> , VII 6
Groupe VIII, Streptanthae	24	<i>K. streptantha</i> , VIII 1
Groupe IX, Proliferae	25	<i>K. gastonis bonnierii</i> , IX 1
	26	<i>K. poincarei</i> , IX 2
	27	<i>K. bogneri</i> , IX 3
	28	<i>K. prolifera</i> , IX 4
	29	<i>K. rubella</i> , IX 5
	30	<i>K. pinnata</i> , IX 6
	31	<i>K. calcicola</i> , IX 7
	32	<i>K. brevicalyx</i> , IX 8
	33	<i>K. macrochlamys</i> , IX 9
Groupe X, Lanigerae	34	<i>K. orgyalis</i> , X 1
	35	<i>K. bracteata</i> , X 2
	36	<i>K. hildebrandtii</i> , X 3
	37	<i>K. linearifolia</i> , X 4
	38	<i>K. grandidieri</i> , X 5
	39	<i>K. arborescens</i> , X 6
	40	<i>K. beharensis</i> , X 7
	41	<i>K. brevisepala</i> , X 8
	42	<i>K. milloti</i> , X 9
	43	<i>K. mandrarensis</i> , X 10
	44	<i>K. viguieri</i> , X 11
	45	<i>K. tomentosa</i> , X 12
	46	<i>K. eriophylla</i> , X 13
	47	<i>K. rhombopilosa</i> , X 14
Groupe XI, Alpestres	48	<i>K. pumila</i> , XI 1
	49	<i>K. tuberosa</i> , XI 2
Groupe XII, Trichantae	50	<i>K. tetraphylla</i> , XII 1
	51	<i>K. synsepala</i> , XII 2
Groupe XIII, Integrifolia	52	<i>K. integrifolia</i> , XIII 1
Groupe XIV, Globuliferae	53	<i>K. bouveti</i> , XIV 1
	54	<i>K. chapototi</i> , XIV 2
	55	<i>K. boisi</i> , XIV 3
	56	<i>K. globulifera</i> , XIV 4
Groupe XV, Occidentales	57	<i>K. coccinea</i> , XV 1
	58	<i>K. aromatica</i> , XV 2
	59	<i>K. briqueti</i> , XV 3
	60	<i>K. lanceolata</i> , XV 4

