

LES VARIATIONS DU GENRE *RHIPSALIS* (CACTACÉES) A MADAGASCAR

par J.-L. GUILLAUMET

Le genre *Rhipsalis* compterait 60 espèces (C. BACKEBERG, 1959, p. 643-682); c'est le seul genre de Cactacées possédant des représentants non américains.

Mais alors qu'en Afrique tropicale¹ et à Ceylan, il semble stable et ne pas sortir de la forêt, à Madagascar les *Rhipsalis* sont très variables et peuvent se trouver dans des milieux divers en particulier sur des rochers secs.

Depuis longtemps l'attention des botanistes avait été attirée par ce fait. A côté du *R. baccifera* (J. S. Mill.) Stearn² qui d'Amérique s'étend à travers l'Afrique tropicale et les îles de la Région malgache jusqu'à Ceylan, plusieurs binômes furent créés dont on doit retenir les deux suivants :

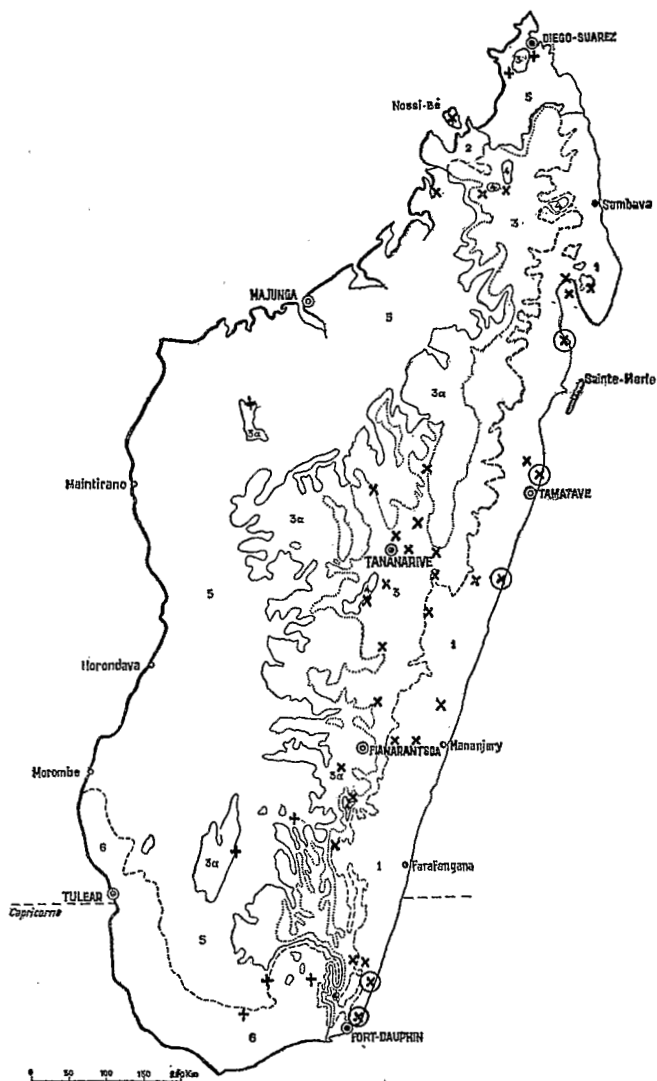
R. suareziana Web. décrit d'après un échantillon cultivé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris envoyé par M. RIGAL, de Diégo-Suarez en 1889 (A. WEBER, 1892, p. 425; K. SCHUMANN, 1899, p. 627-628).

R. horrida Bak. nommé d'après des échantillons de R. BARON (J. G. BAKER, 1884, p. 347); cultivée ensuite à Paris cette plante fut nommée provisoirement *R. pilosa* par A. WEBER (1882), puis *R. madagascariensis* (A. WEBER, 1889) avant d'être décrite par cet auteur sous ce nom (A. WEBER, 1892, p. 424; K. SCHUMANN, 1899, p. 626).

Différents botanistes, R. ROLAND-GOSSELIN (1912), N. L. BRITTON et J. N. ROSE (1923), F. VAUPEL (1925), enfin C. BACKEBERG (1929) se penchèrent sur le problème de ces *Rhipsalis*, tentant le plus souvent de les assimiler à des espèces américaines (*R. prismatica* (Lem.) Rümpl. et *R. fasciculata* (Willd.) Haw). Seule l'opinion de C. BACKEBERG doit être

1. En Afrique orientale cependant, la variation semble être plus grande qu'en Afrique occidentale, mais moindre qu'à Madagascar (communication orale de M. J. LAVRANOS, avril 1972).

2. La synonymie de *R. cassutha* Gaertn. (écrit plus tard *R. cassytha*) est très complexe, on la trouvera dans C. BACKEBERG (p. 659). Nommée d'abord *Cassytha baccifera* J. S. Mill. (1771-1777), cette plante doit s'appeler *R. baccifera* (J. S. Mill.) Stearn. in Cact. Journ. 7 : 107 (1939). Curieusement C. BACKEBERG semble ignorer ce binôme qui pourtant a été utilisé dans la Flora of the West Tropical Africa de J. HUTCHINSON et J. M. DALZIEL, éd. 2, 1 (2) : 761.



Carte 1. — Le genre *Rhipsalis* à Madagascar.

- × *R. baccifera*.
- ⊗ *R. horrida*.
- + *R. suareziana*.

retenue, qui aussi prudent que F. VAUPEL se refuse à considérer les espèces malgaches comme des simples synonymes d'espèces américaines¹ aussi

1. « Ich schliesse mich daher dem ebenfalls vorsichtigen Vorgehen VAUPELS, der die altweltlichen Arten nicht einfach als Synonyme anführt, an, und nenne sie getrennt bei den jeweiligen Arten, denen sie am nächsten stehen » (p. 648).

longtemps que les descriptions ne seront pas éclaircies par l'étude du matériel vivant¹.

R. baccifera (J. S. Mill.) Stearn et *R. suareziana* Weber sont classés dans le sous-genre *Rhipsalis*, *R. horrida* Bak. dans le sous-genre *Ophiorhipsalis*, caractérisés l'un et l'autre par des rameaux plus ou moins aplatis, mais le second épineux sur les parties âgées. Les deux autres sous-genres ont des rameaux côtelés (*Goniorhipsalis*) ou aplatis (*Phyllorhipsalis*).

Ces trois binômes recouvrent une réalité morphologique certaine et on peut les considérer, dans une première approche, comme les « chefs de file » de trois groupes où il est possible de replacer la plupart des *Rhipsalis* malgaches sans qu'il soit préjugé de leur valeur en tant qu'espèces d'une part, de leur rapport avec des espèces américaines d'autre part.

Les différences portent essentiellement sur les aspects suivants :

- écologie et répartition géographique;
- port, forme, couleur et spinescence des rameaux, forme et couleur des fruits;
- forme des cellules épidermiques.

ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Chacun des trois groupes de *Rhipsalis* malgaches a une écologie et une répartition géographique particulière.

R. baccifera. — Généralement épiphyte en forêt du niveau de la mer à 1 700 m environ, altitude qu'il ne semble pas dépasser, il serait donc limité à la forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitude du Domaine de l'Est. Il est souvent très abondant. On le rencontre moins fréquemment sur les rochers, comme à Nosy Mangabe dans la baie d'Antongil ou dans quelques restes de forêt des Hauts Plateaux et de la falaise.

Les auteurs le signalent comme épiphyte et épilithe, C. BACKEBERG en donne une très belle image (ph. 623, p. 647) sur des calcaires de Cuba.

R. horrida. — Ce *Rhipsalis* est presque strictement inféodé à la forêt sur sables littoraux de l'Est. Il peut y être très abondant (Fénérive, Mandena...) et, généralement semble exclure le précédent. Il ne remonte que peu en altitude (jusque vers 300 m centre Brickaville et Périnet). Sa localisation coïncide remarquablement avec celle d'une toute autre espèce, *Ophioglossum pendulum*, qui comme lui ne quitte guère la forêt littorale. Dans le fond de la baie d'Antongil, il semble s'effacer devant *R. baccifera*; il existe dans la région de Diégo-Suarez.

En compagnie de M. le P^r G. MANGEMOT, nous en avons rencontré une forme entièrement terrestre, sur un talus, aux environs de Fort-Dauphin (baie de Lokaro).

R. suareziana. — Ce dernier est strictement rupicole; il croît sur les

1. « Solange die in der Literatur bestehenden Beschreibungsunterschiede nicht endgültig an lebendem Material geklärt sind. » (p. 660).

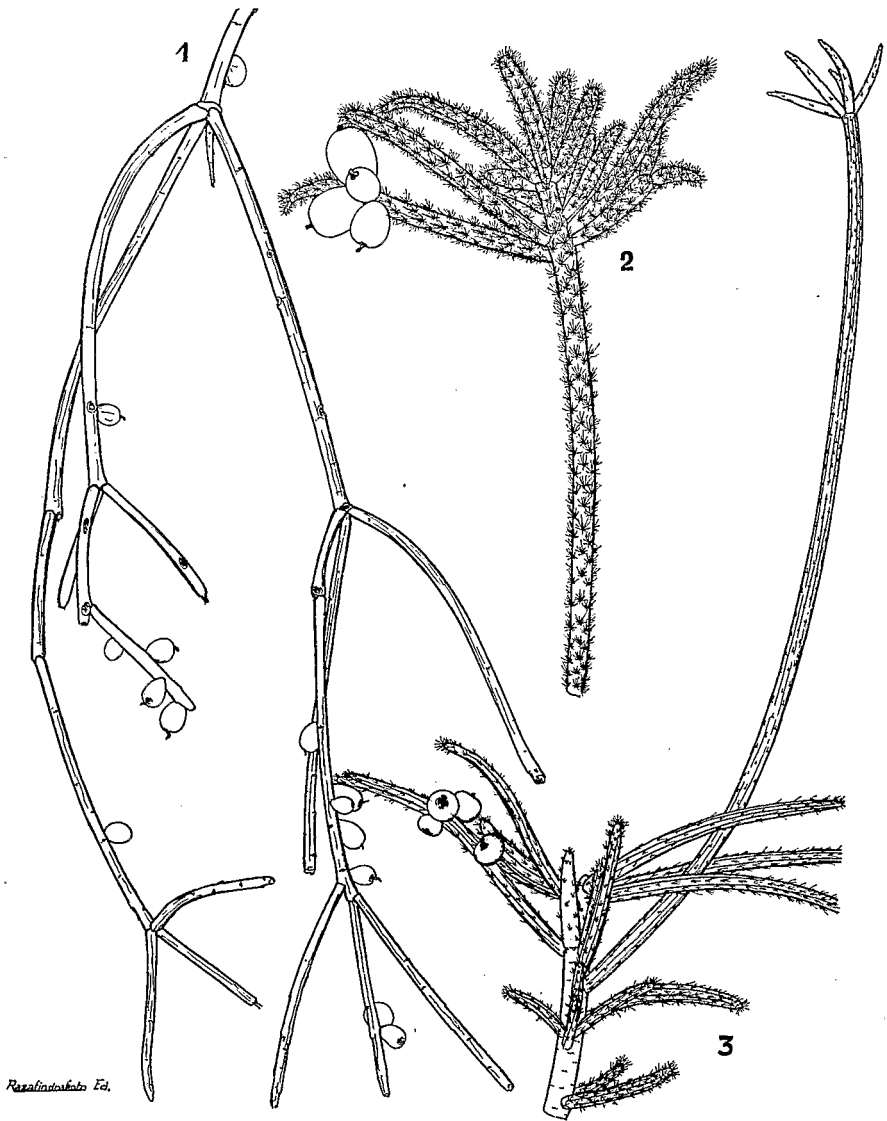


Fig. 1. — Les trois *Rhipsalis* malgaches : 1, *R. baccifera*; 2, *R. borrida*; 3, *R. suareziana*.

rochers secs du Domaine de l'Ouest, dans les endroits les plus ensoleillés où sa teinte rouge est particulièrement vive. Il est assez abondant sur les

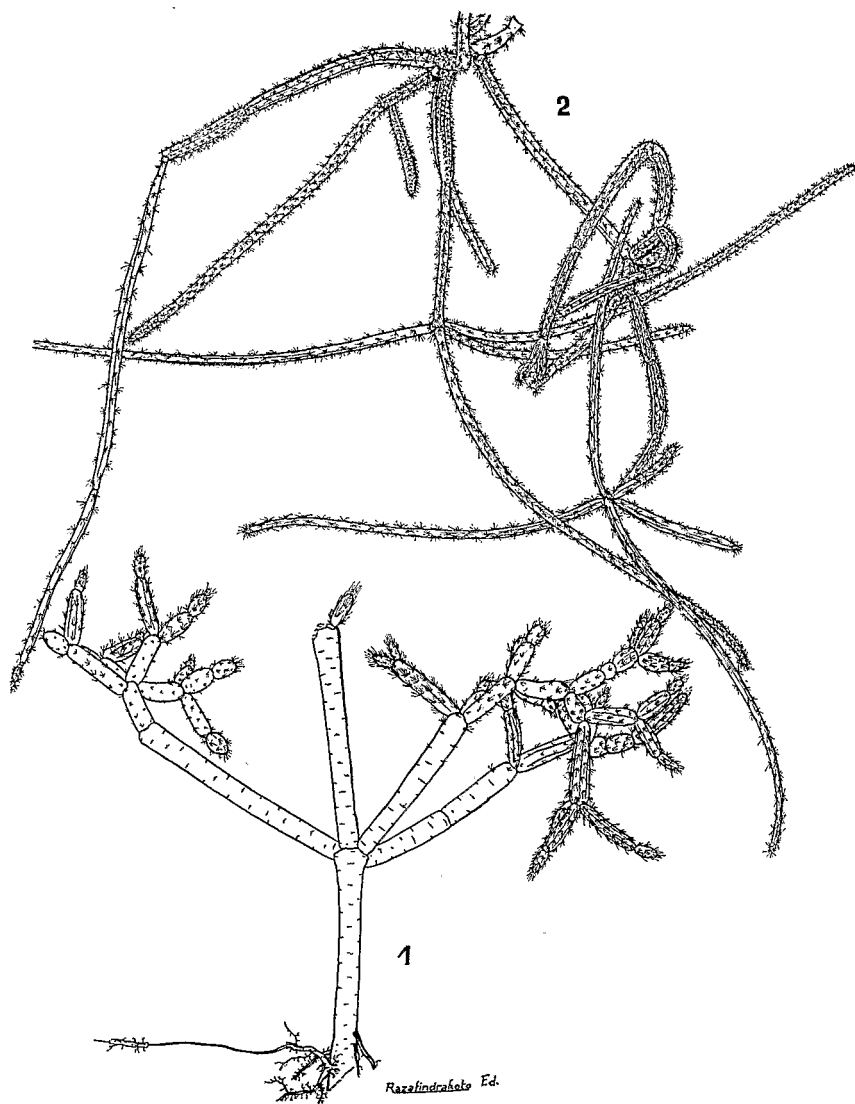


Fig. 2. — 1, forme épineuse de *R. baccifera*; 2, forme terrestre de *R. horrida*.

petits massifs rocheux des environs d'Ithosy qui hébergent une végétation à affinités nettement méridionales : *Grewia* spp., *Euphorbia* spp., *Kalanchoe beharensis*... Il serait aussi bien sur granite, que sur calcaires ou gneiss.

Cette espèce a toujours étonné les collecteurs :

« Il est très remarquable que cette espèce ¹ se présente à la fois comme épiphyte de la forêt native humide et comme épilithe des rocaïles arides du versant occidental » (*H. Humbert 12965*, P, vallée de la Manambolo, bassin du Mandrare). — « Rochers gneissiques dans le bush xérophile, non en épiphyte, mais enraciné » (*H. Humbert 11618*, P, Betroka).

« Jeunes plants à rameaux dressés, cactiformes, creusés en gouttières ou à quatre pans, parsemés de poils spinuleux en étoile. En allongeant, les rameaux deviennent cylindriques, articulés, longuement pendants, ramifiés au sommet, s'allongeant jusqu'à 1 ou même 2 m. Le fruit est vert ² » (*H. Perrier de la Bâthie 1786*, P, Causses du Kelifely).

COMPARAISONS DE QUELQUES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Les variations dans le second groupe de caractères apparaissent dans le tableau suivant :

	<i>R. baccifera</i>	<i>R. suareziana</i>	<i>R. horrida</i>
PORT			
Rameaux courts	rare	prédominants	rare
Rameaux allongés tombants	prédominants	rare	prédominants
SECTION DES RAMEAUX	arrondie ou subarrondie	arrondie	arrondie mais avec 8 à 12 côtes faiblement marquées
COULEUR DES RAMEAUX	vert foncé, tendance au rougissement sur les jeunes pousses, les bases des rameaux âgés et les entre-nœuds	orangé-rouge à rouge foncé; pratiquement pas de trace de vert	vert pâle, quelquefois très pâle; jeunes pousses rougeâtres
SPINESCENCE DES RAMEAUX ADULTES	nulle	nulle ou très faible	très marquée
FORME DES FRUITS	allongée	plus large que haute	arrondie
COULEUR DES FRUITS	vert nacré, parfois légèrement teinté de rouge	blanc nacré	rouge nacré

1. H. HUMBERT ne voyait qu'une espèce de *Rhipsalis*, *R. baccifera*, à Madagascar (1959, p. 168).

2. Vraisemblablement immature.

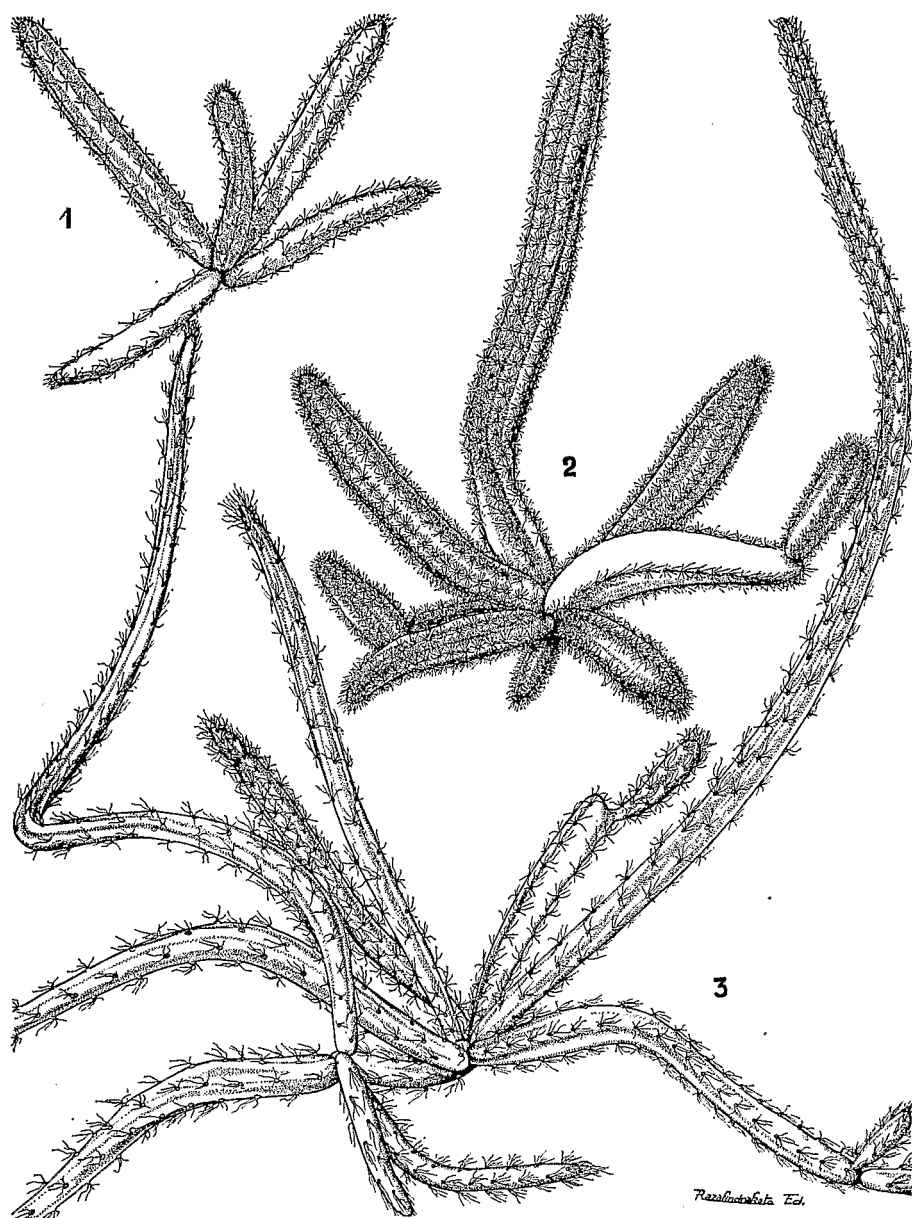


Fig. 3. — Plantules de 1 an : 1, *R. suareziana*; 2, *R. horrida*; 3, *R. baccifera*.

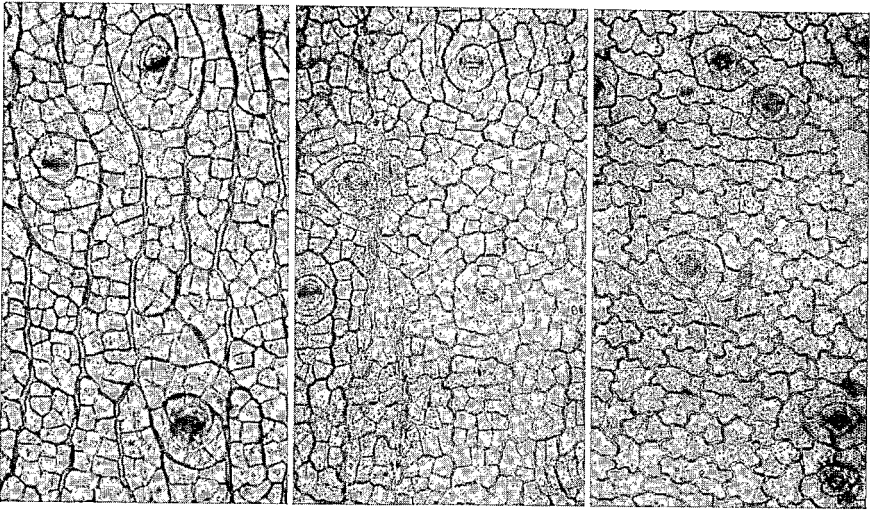


Fig. 4. — Épiderme : de gauche à droite, type 1, 2, 3.

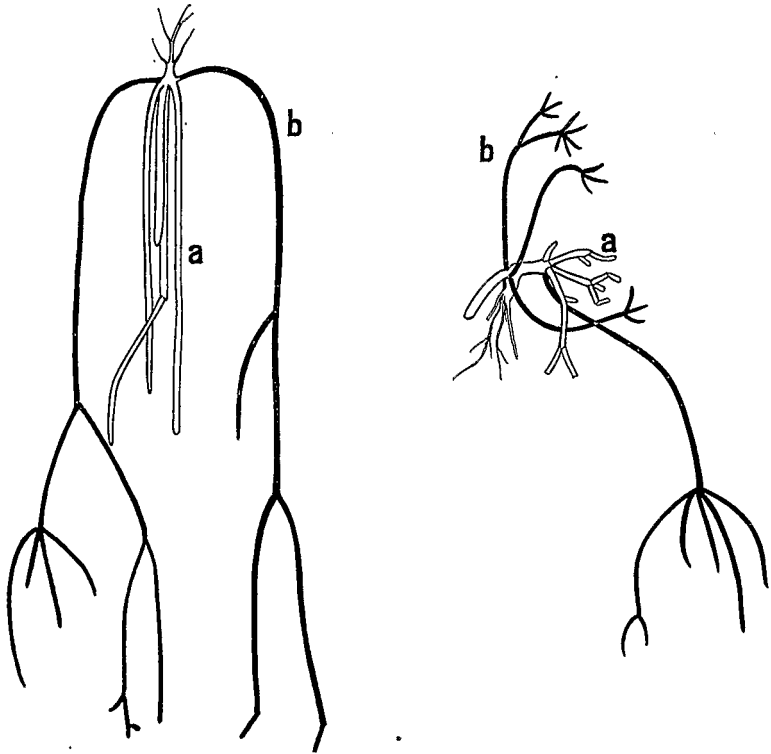


Fig. 5. — Individus hétérogènes : a, rameau de type *horrida*; b, rameau de type *baccifera*.



Pl. 1. — *R. horrida*, forêt de Tampina. Fénérive.

A l'intérieur de ces trois groupes on pourra encore voir d'importantes variantes :

- *R. baccifera* : spinescence, forme et couleur des fruits (de vert à blanc).
- *R. suareziana* : disposition des rameaux et forme des fruits.
- *R. horrida* : nombre de côtes et forme des fruits.

D'autres organes semblent peu susceptibles de variation en particulier la fleur, par contre les graines sont très variables (ornementation, couleur, forme). Tous ces caractères n'ont pas varié en culture et il ne peut s'agir d'accomodats.

Les germinations ne sont pas distinctes, mais les plantules prennent rapidement un aspect différent (fig. 3) bien que possédant des épines disposées en côtes plus ou moins régulières.



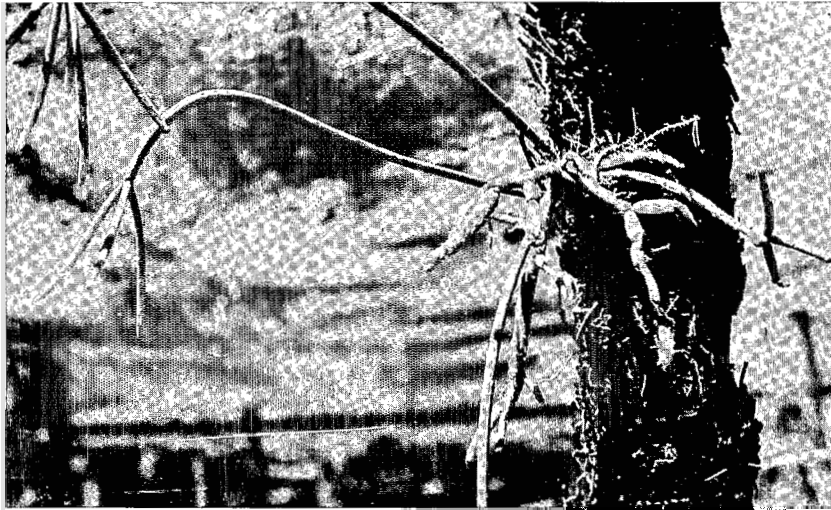
Pl. 2. — *R. baccifera*, Kianjavato.

ÉPIDERME

La forme des cellules épidermiques, caractère considéré comme important dans la systématique des Cactacées¹, se rapporte dans les *Rhipsalis* malgaches à trois types (fig. 4) :

- Cellules polygonales assez régulières
 - disposées en filets étroits, allongés dans le sens du rameau et séparés par des cloisons épaisses *Type 1*
 - disposées moins régulièrement, les filets étant peu différenciés et séparés par des cloisons légèrement plus épaisses que celles existant entre les cellules. Ces cloisons affectent des formes moins rectilignes *Type 2*
- Cellules en pièces de « puzzles ». Absence d'îlots *Type 3*

1. « According to WEINGART (1914) and KUMMER (1918) it is sometimes possible to distinguish closely related species of *Cactaceae* by microscopical differences in the epidermal cells, stomata and parenchyme ». C. R. METCALFE et L. CHALK 1 : 699 (1957).



Pl. 3. — En haut : *R. suaregiana* en culture; en bas : Pied hétérogène : rameaux courts et épineux (épiderme de type 3) de *R. horrida*, rameaux longs et glabres (épiderme de type 1) de *R. baccifera*.

Il y a corrélation absolue entre les caractères morphologiques groupés dans le tableau précédent et la forme des cellules épidermiques : type 1 = *R. baccifera*; type 2 = *R. suareziana*; type 3 = *R. horrida*.

Tout semble donc parfaitement simple et, aux variantes de détail près, la distinction des 3 unités taxonomiques paraît bien fondée.

DISCUSSION

Les choses se compliquent si on examine soigneusement les premiers stades de développement et certains individus de la région orientale de basse altitude :

— les plantules issues des graines des trois *Rhipsalis* ont toutes un épiderme de type 3, alors que morphologiquement elles sont dissemblables;

— des individus portent des rameaux présentant tous les caractères végétatifs de *R. baccifera* et d'autres ceux de *R. horrida* (fig. 5).

L'interprétation de ces faits n'est pas simple, elle ne pourra être définitive qu'en continuant les cultures, en particulier celle des individus hétérogènes, pour connaître le devenir des rameaux du type *baccifera* et ceux du type *horrida* et en observant des cycles complets de la graine au fruit.

Dès maintenant nous sommes amenés à mettre en doute la valeur des caractères utilisés en particulier ceux relatifs aux épidermes.

Spinescence et rameaux polygonaux apparaissent comme caractéristiques des formes de jeunesse, *R. horrida* les conserverait dans la forme adulte (capable de se reproduire), *R. baccifera* et *R. suareziana* les perdraient. Ce dernier serait plus « évolué » que le précédent, il ne montre pas d'individus hétérogènes et est sorti de la forêt dense humide.

On ne peut encore décider de la valeur taxonomique des trois *Rhipsalis* malgaches, ni de leur parenté avec les espèces américaines. J'aurais tendance à penser qu'elles sont issues par différenciation sur place de *R. baccifera*, différenciation secondaire dont on retrouve d'autres exemples à Madagascar.

Les recherches ultérieures devront porter principalement sur la comparaison avec les espèces américaines, l'étude complète du développement et les rapports entre les trois taxons actuellement décrits.

Je remercie M^{lle} Y. VEYRET à qui sont dues les photographies d'épiderme, M. E. RAZAFINDRAKOTO pour les dessins et tout particulièrement M^{me} A. LE THOMAS pour ses judicieux conseils.

BIBLIOGRAPHIE

- BACKEBERG, C. — Die Cactaceae — Handbuch der Kakteenkunde, Band II, *Cereoideae* : 643-682, Jena (1959).
- BERGER. — Monatsschrift für Kakteenkunde (1920).
- BRITTON, N. L. et ROSE, J. N. — The *Cactaceae*. Descriptions and illustrations of plants of the *Cactus* family. The Carnegie Inst., Washington 4 : 219-247 (1923).
- HUMBERT, H. — Origines présumées et affinités de la flore de Madagascar. Mém. Inst. Sc. Mad. 9, sér. B : 149-188 (1959).
- KUMMER, F. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhipsalideen. Thesis, Tübinge : 55 (1918) (Just's Iber., Pt. 2, 75, 1921).
- METCALFE, C. R. et CHALK, L. — Anatomy of the Dicotyledons, ed. 2, 1. *Cactaceae* : 698-706, Oxford, Clarendon Press (1957).
- ROLAND-GOSSELIN, R. — Les *Rhipsalis* découverts en Afrique sont-ils indigènes? Bull. Soc. Bot. Fr. : 97-102 (1912).
- SCHUMANN, K. — Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neumann. 832 p. (1899).
- VAUPEL, F. — Die Kakteen, 1, Berlin, 96 p. (1925).

- WEBER, A. — Catalogus Rebutianus, Paris (1882).
— Index seminum horti parisiense, Paris (1889).
— Cactées nouvelles du genre *Rhipsalis*. Rev. hort. : 424-429 (1892).
WEINGART, W. — Series of articles on new species of *Cactaceae*. Mschr. Kakteenk.
24, 72-8, 81-4, 123-7 (1914) (Just's Iber, Pt. 1, 520, 1915).

O.R.S.T.O.M.
TANANARIVE (Madagascar).