

Agavealis

Formes de croissance et multiplication végétative des Kalanchoë malgaches

F. FRIEDMANN

Résumé

Friedmann, F. (1975). Formes de croissance et multiplication végétative des Kalanchoë malgaches. *Candollea* 30: 177-188.

Les différents types structuraux rencontrés sont décrits et associés, sous forme tabellaire, aux espèces individuelles. Il s'en dégage plusieurs groupes naturels, correspondant partiellement aux unités infragénériques décrites, tandis que quelques espèces sont nettement isolées et se rapprochent d'autres genres (*Cotyledon* et *Adonis* des *Cotylédonacées*, *Cuscuta* des *Cuscutacées*). La question

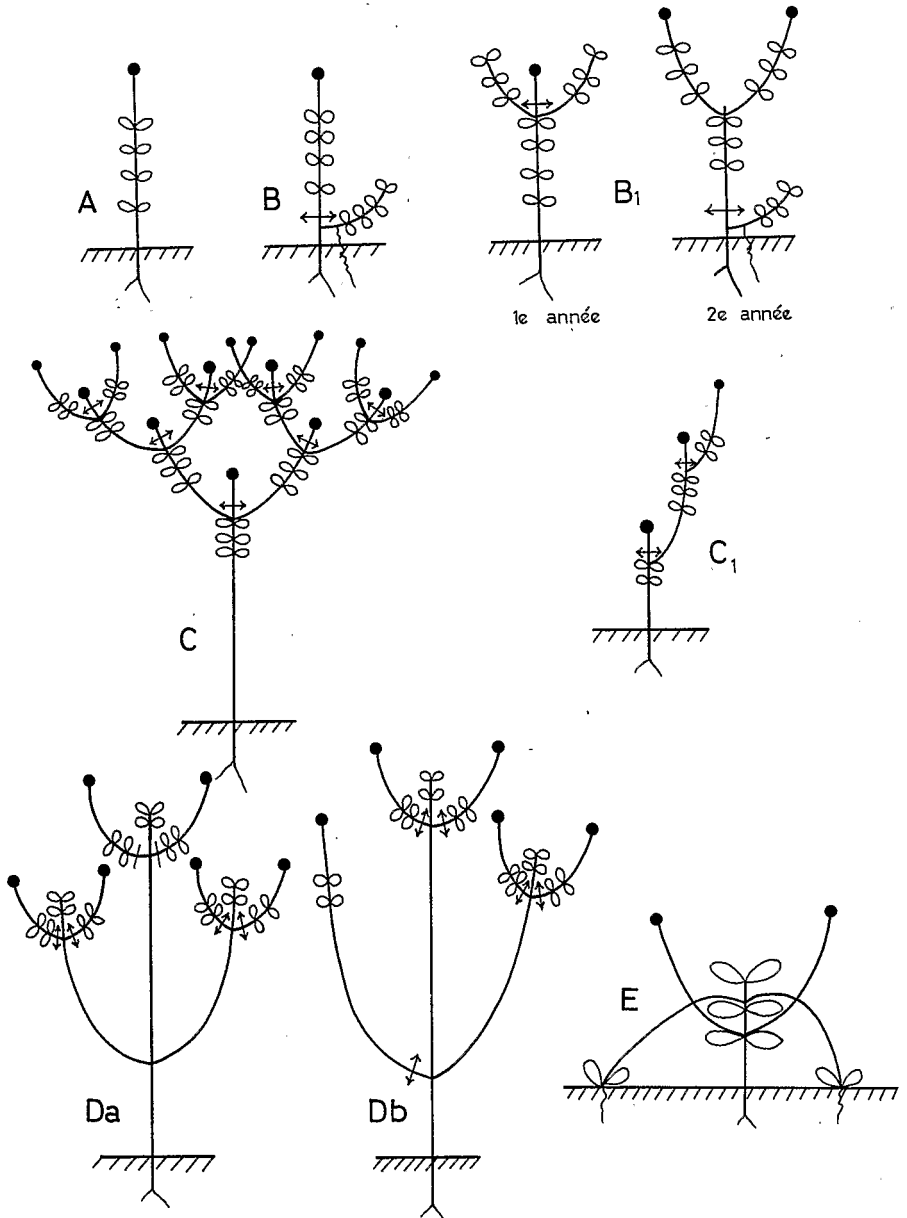


Fig. 1. — Les différents types de formes de croissance des *Kalanchoë* malgaches. Les lettres se réfèrent aux paragraphes correspondants du texte.

Formes de croissance

A. Plantes herbacées monocarpiques portant une inflorescence terminale (fig. 1A)

Aucune partie de la plante n'est vivace. Celle-ci est constituée généralement d'un seul axe feuillé orthotrope avec une inflorescence. (Le *K. daigremontiana* peut se ramifier en 3 ou 5 axes portant chacun son inflorescence.)

La durée du cycle dépend d'une part, des conditions plus ou moins favorables du milieu (dans de mauvaises conditions ces plantes peuvent végéter plusieurs années avant de fleurir), d'autre part, du type de reproduction et de multiplication: les individus issus de bulbilles sont normalement annuels, ceux issus de graines bisannuels.

B. Plantes herbacées ou faiblement lignifiées à rameaux florifères monocarpiques (axes feuillés portant l'inflorescence) (fig. 1B)

Des bourgeons se développent près du sol, à la base des rameaux florifères, vers la fin de la floraison, en rameaux feuillés qui seront florifères l'année suivante. Il y a aussi enracinement par des racines aériennes qui se forment à ce niveau (ex. *K. laxiflora*). Chez le *K. pubescens* le même processus se déroule normalement. Cependant chez les individus très vigoureux des bourgeons axillaires peuvent se développer sous la hampe florale et non au niveau du sol, pour donner les rameaux florifères de l'année suivante. Seule l'inflorescence meurt après la floraison. Cette ramification ne se produit qu'une seule fois et l'axe meurt la deuxième année. Il est relayé par des bourgeons de la base (fig. 1B₁).

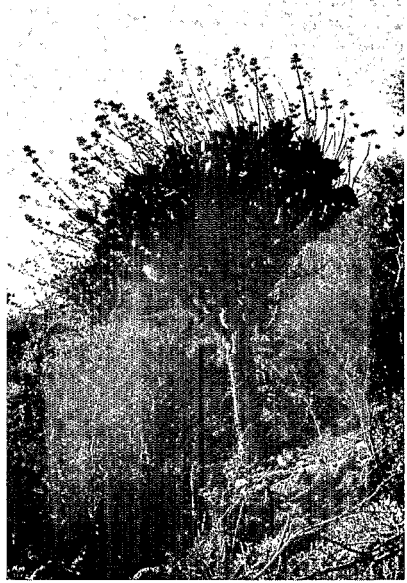
C. Plantes ligneuses ou sub-ligneuses vivaces ayant toujours des inflorescences terminales (fig. 1C)

Dans ce cas seule la hampe florale est caduque et la ramification a lieu juste en-dessous. Le nombre des ramifications est indéfini. Les dimensions maximales de ces espèces sont limitées par la résistance médiocre de leur bois combinée avec le poids élevé du feuillage charnu. Ainsi le *K. arborescens* peut atteindre 4 à 5 m de haut et 0.25 m de diamètre à la base (fig. 2). Le *K. grandidieri* (fig. 3) atteint 3 m et 0.20 m, le *K. linearifolia* à peine 2 m, en prenant appui sur la végétation avoisinante. Par contre le *K. schizophylla*, qui est une liane, peut atteindre 7 m et plus. Les *K. rhombopilosa* (fig. 4) et *K. pumila*, qui sont peu lignifiés, ne dépassent pas 0,3 m de haut. Il y a en général 2 bourgeons opposés qui démarrent sous la hampe florale. Chez les deux espèces précitées il n'y en a souvent qu'un seul, les vieilles inflorescences sont alors rejetées latéralement et semblent axillaires (fig. 1C₁). Chez le *K. arborescens* les feuilles sont verticillées par 3 et il y a parfois trois bourgeons qui relaient la hampe florale (fig. 5).

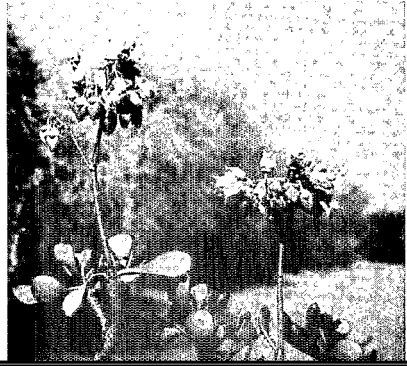
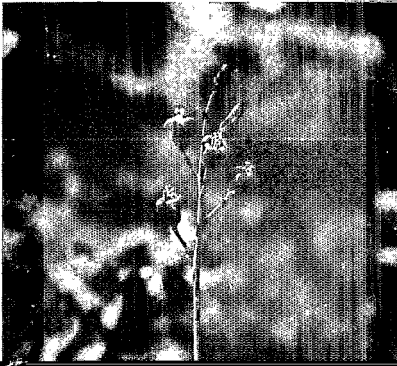
La croissance des plantes de type B et C se fait de façon sympodiale. D'autres espèces plus rares sont monopodiales: types D et E.



2



3



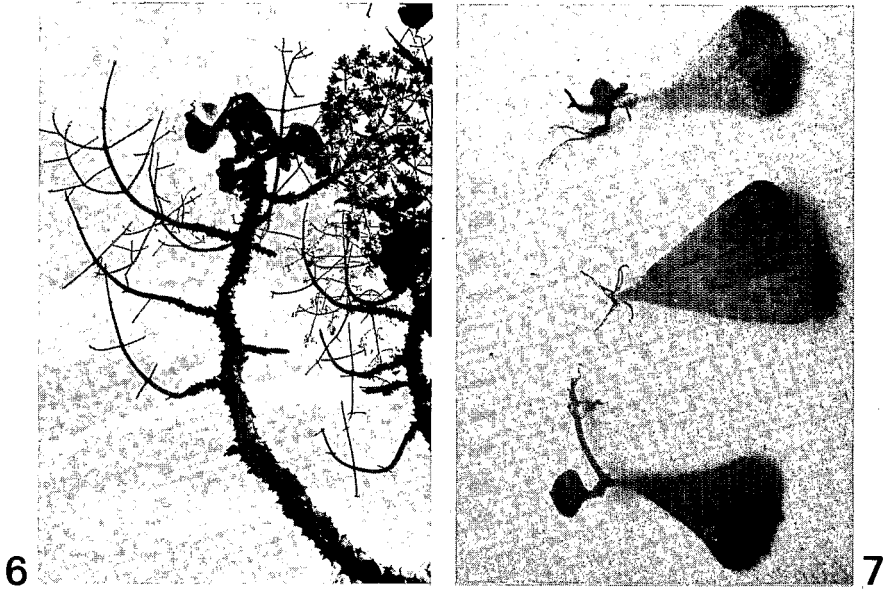


Fig. 6. — *Kalanchoë beharensis*, avec 1 inflorescence à droite de l'axe et 3 vestiges d'inflorescences à gauche.

Fig. 7. — *Kalanchoë rhombopilosa*, feuilles bourgeonnant sur le pétiole.

D. Plantes ligneuses à axes principaux à croissance indéfinie et rameaux florifères axillaires monocarpiques

Une seule espèce, le *K. beharensis*, présente cette structure très particulière. Un individu jeune est toujours constitué d'un axe orthotrope unique terminé par une touffe de feuilles opposées. La ramification résulte du développement d'un bourgeon à l'aisselle de deux feuilles opposées. Ces deux nouveaux axes vont avoir, comme l'axe primaire, une croissance orthotrope indéfinie (fig. 1Da). La ramification n'est pas toujours régulière, souvent un bourgeon se développe d'un seul côté d'une paire de feuilles. Cette espèce peut ainsi atteindre de grandes dimensions: jusqu'à 5 m de hauteur avec un tronc qui se ramifie assez bas (en général à moins de 1 m) en longues branches portant une touffe de feuilles terminales. D'autres bourgeons axillaires se développent à la suite des premières ramifications mais leur croissance est moins vigoureuse et ils ne donnent que des axes courts qui sont florifères. Ces rameaux florifères portent une inflorescence terminale et sont monocarpiques: après la floraison l'ensemble du rameau se dessèche et meurt (fig. 6). Chez cette espèce la floraison est induite après une diminution de la vigueur de croissance. Ceci se vérifie au niveau des axes orthotropes lors d'un ralentissement de leur croissance (dû à la sénescence, par exemple). L'induction

trouve toujours une ou plusieurs branches mortes dont le bois se décompose plus rapidement que l'écorce cireuse qui subsiste sous forme d'un tube creux. La différenciation entre axes orthotropes végétatifs et axes florifères n'est qu'apparente; tous les axes sont de même nature, leur devenir étant déterminé par leur croissance plus ou moins vigoureuse. Par la monocarpie de ses rameaux florifères cette espèce peut être rapprochée de celles de type *B*, bien que son allure générale soit très différente.

E. Plantes sub-ligneuses vivaces à croissance monopodiale indéfinie et inflorescences axillaires

Seuls les *K. synsepala* et *K. tetraphylla* sont de ce type. Le bourgeon terminal reste toujours végétatif. La croissance en hauteur est très lente et ces espèces restent de petite taille. Le *K. tetraphylla* peut atteindre 1 m de hauteur. Il semble qu'il n'y a jamais de ramification de l'axe principal. Les inflorescences sont portées par des hampes florales issues directement de l'aisselle des feuilles. Il y a souvent deux inflorescences opposées.

Cette structure est donc fondamentalement différente des autres car il n'y a jamais de floraison terminale. On pourrait aussi y voir un aboutissement de l'évolution qui a mené au type *D*: rameaux florifères réduits à la hampe florale et bourgeon apical irréversiblement végétatif.

Modes de multiplication végétative

I. Bulbilles de feuilles

Les bulbilles de feuilles sont en général produites dans les indentations du limbe.

- Elles peuvent être non caduques (ex. *K. gastonisbonieri*). Elles apparaissent vers la fin de la floraison sur les feuilles de la base, dont l'extrémité touche le sol, et s'enracinent sans se détacher de la feuille porteuse qui les nourrit jusqu'à épuisement de ses tissus.
- Elles peuvent être caduques lorsqu'elles apparaissent sur des feuilles caulinaires (donc loin du sol), elles sont alors libérées plus ou moins rapidement et s'enracinent de façon autonome (*K. pinnata* par ex.).

Chez deux espèces, *K. tubiflora* et *K. daigremontiana*, la production des bulbilles est plus différenciée: elles sont portées par des excroissances spéciales sur le bord du limbe et tombent au moindre contact puis s'enracinent. Les différences entre bulbilles caduques et non caduques ne sont pas toujours très nettes, aussi ne sont-elles pas signalées dans le tableau d'ensemble.

II. Bulbilles d'inflorescences

Ces bulbilles apparaissent vers la fin de la floraison aux points d'insertion des pédoncules floraux. Elles sont groupées en petits glomérules et sont très caduques. Elles sont le seul moyen de multiplication végétative des espèces du groupe *K. pubescens* qui n'ont pas de bulbilles de feuilles. Elles sont très abondantes chez les *K. prolifera* et espèces voisines, dont elles constituent le moyen le plus efficace de multiplication avant les bulbilles de feuilles.

III. Cas du *K. rhombopilosa*

Chez cette espèce la feuille elle-même joue le rôle de propagule. Elle tombe à terre spontanément sans présenter de symptôme apparent de fanaison (cependant seules les feuilles sénescentes tombent de cette façon). Elle bourgeonne au niveau de la zone d'abscission du pétiole et s'enracine (fig. 7). Ce phénomène se produit normalement dans la nature. Le bourgeonnement sur le pétiole peut être obtenu artificiellement chez les *K. tomentosa*, *K. millotii* et *K. eriophylla*.

IV. Autres modes de multiplication

Stolons. Le *K. synsepala* est la seule espèce à pouvoir se multiplier par stolons. Ceux-ci naissent à l'aisselle des feuilles, le plus souvent de deux feuilles opposées. Ils sont produits en même temps que les inflorescences mais toujours plus haut
(sur l'axe apical) que celles-ci. Nous avons trouvé un stolon charpent portant

		Formes de croissance		Multiplication			
		A-E	I-III	IV			
Sect. <i>Kitchingia</i>	§ <i>Sylvaticae</i>	<i>K. gracilipes</i> Baillon	B (épiphyte)	—	Marcottes		
		<i>K. peltata</i> Baillon	B	—	Marcottes		
	§ <i>Campanulatae</i>	<i>K. ambolensis</i> Humbert	B	II	?		
		<i>K. campanulata</i> Baillon	B	II	Marcottes		
Sect. <i>Bryophyllum</i>	§ <i>Centrales</i>	<i>K. pseudo-campanulata</i> Mannoni & Boiteau	B	II	Marcottes		
		<i>K. rolandi-bonapartei</i> Hamet & Perrier	B	II	Marcottes		
		<i>K. pubescens</i> Baker	B + B1	II	Marcottes		
		<i>K. miniata</i> Hilsenb. & Bojer	B + B1	II	Marcottes		
		<i>K. manginii</i> Hamet & Perrier	B + B1	I + II	Marcottes		
		<i>K. jongmansii</i> Hamet & Perrier	B + B1	II			
		<i>K. bergeri</i> Hamet & Perrier	B	?	?		
			§ <i>Epidendrae</i>	<i>K. porphyrocalyx</i> (Baker) Baillon	B (épiphyte)	—	Marcottes
				<i>K. uniflora</i> (Stapf) Hamet	B (épiphyte)	—	Marcottes
			§ <i>Scandentes</i>	<i>K. schizophylla</i> (Baker) Baillon	C (liane)	II	
				<i>K. beauverdii</i> Hamet	C (liane)	I	
	§ <i>Bulbilliferae</i>	<i>K. tubiflora</i> (Harvey)	A	I			
		<i>K. daigremontiana</i> Hamet & Perrier	A	I			
	§ <i>Suffrutescentes</i>	<i>K. rosei</i> Hamet & Perrier	B	I	Marcottes		
		<i>K. marnierana</i> Jacobsen	B	I	Marcottes		
		<i>K. fedtschenkoi</i> Hamet & Perrier	B	I	Marcottes		
		<i>K. serrata</i> Mannoni & Boiteau	B	I	Marcottes		
		<i>K. waldehimmii</i> Hamet & Perrier	B	I	Marcottes		
		<i>K. laxiflora</i> Baker	B	I	Marcottes		
	§ <i>Streptanthae</i>	<i>K. streptantha</i> Baker	C	—	Rejets		
	§ <i>Proliferae</i>	<i>K. gastonis-bonieri</i> Hamet & Perrier	A	I	—		
		<i>K. poncarei</i> Hamet & Perrier	A	I	—		
		<i>K. macrochlamys</i> Perrier	A	I	—		
		<i>K. prolifera</i> Hamet	A	I + II	Drageons		
		<i>K. pinnata</i> (Lam.) Pers.	A	I + II	Drageons		
		<i>K. calcicola</i> Mannoni & Boiteau	A	I + II	Drageons		
		<i>K. brevicalyx</i> Mannoni & Boiteau	A	I + II	Drageons		
	<i>K. rubella</i> Hamet	A	?	?			

Sect. *Kalanchoë*§ *Lanigeræ*

<i>K. orgyalis</i> Baker	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. bracteata</i> S. Elliot	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. linearifolia</i> Drake	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. grandidieri</i> Baillon	C (sub-arborescent)	—	—
<i>K. arborescens</i> Humbert	C (sub-arborescent)	—	—

<i>K. beharensis</i> Drake	D (sub-arborescent)	—	(Drageons)
----------------------------	---------------------	---	------------

<i>K. hildebrandtii</i> Baillon	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. millotii</i> Hamet & Perrier	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. mandrarensis</i> Humbert	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. viguieri</i> Hamet & Perr.	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. tomentosa</i> Baker	C (arbustif)	—	Rejets
<i>K. eriophylla</i> Hilsenb. & Bojer	C (arbustif nain)	—	Rejets

<i>K. rhombopilosa</i> Mannoni & Boiteau	C (arbustif nain)	III	—
--	-------------------	-----	---

§ *Alpestres*

<i>K. pumila</i> Baker	C (arbustif nain)	—	Rejets
<i>K. tuberosa</i> Perrier	C	—	Rejets

§ *Tetraphyllæ*

<i>K. tetraphylla</i> Perrier	E	—	—
<i>K. synsepala</i> Baker	E	—	Stolons

§ *Integrifoliæ*

<i>K. integrifolia</i> Baker	C (arbustif)	—	—
------------------------------	--------------	---	---

§ *Globuliferae*

<i>K. bouvetii</i> Hamet & Perrier	B	—	Marcottes
<i>K. chapototii</i> Hamet & Perrier	B	—	Marcottes
<i>K. boisii</i> Hamet & Perrier	A	—	Marcottes
<i>K. globulifera</i> Perrier	B	—	Marcottes

§ *Occidentales*

<i>K. blossfeldiana</i> Poellnitz	B	—	Marcottes
-----------------------------------	---	---	-----------

§ *Occidentales*

<i>K. aromatica</i> Perrier	B	—	Marcottes
<i>K. briquetii</i> Hamet	B	—	Marcottes
<i>K. lanceolata</i> (Vahl) Pers.	A	—	Marcottes

Tableau 1. — Formes de croissance et multiplication végétative qu'on observe chez les *Kalanchoë* malgaches. Les lettres et chiffres romains se réfèrent aux chapitres correspondants du texte. Les espèces isolées et les groupes affines sont encadrés.

composée de 7 taxons infraspécifiques (variétés); le *K. synsepala* comporte diverses formes (feuilles plus ou moins laciniées, pubescentes ou glabres) qui se multiplient par stolons en clones composés de nombreux individus.

Le tableau synoptique 1 montre d'une part des groupes d'espèces affines par leurs caractères végétatifs et d'autre part des espèces isolées. On retrouve à peu près la classification proposée par Boiteau & Mannoni (1947-1949). Les groupes les plus satisfaisants en raison de leur homogénéité tant végétative que florale sont les *K. rosei* et suivants, (§ *Suffrutescentes* de Boiteau & Mannoni), *K. gastonis-bonieri* et suivants (§ *Proliferae*), *K. orgyalis* et suivants (§ *Lanigeræ* p.p., 5 espèces très semblables par leur corolle charnue, les autres espèces du groupe n'ayant pas des fleurs de ce type), enfin *K. bouvetii* et suivants (nous réunissons les § *Globuliferae* et *Occidentales* car la présence d'un globule caduc au sommet des anthères ne peut servir à définir un groupe puisqu'on trouve également ce caractère chez les *K. campanulata*, *streptantha*, *pumila*, *synsepala*, *aromatica* et *lanceolata*).

Un autre groupe basé sur des ressemblances végétatives pourrait être édifié autour du *K. pubescens* mais ici la morphologie florale est plus diverse. On y réunit en effet des espèces du type *Kitchingia* à carpelles divergents avec des espèces à carpelles connivents. Comme il existe une transition entre les deux formes (*K. pseudo-campanulata*), cette différence devient moins importante que la présence de bulbilles chez les *K. ambolensis* et *K. campanulata* qui les rapproche du groupe *pubescens*.

Les espèces isolées, à cause de leurs caractères végétatifs, sont essentiellement les *K. beharensis*, *K. rhombopilosa* et *K. synsepala*. Le *K. beharensis* ne peut être inclus dans aucun des groupes précédents. Par son port sub-arborescent il rappelle le groupe du *K. grandidieri*, par son mode de croissance monopodial il se rapproche du *K. synsepala*, enfin la monocarpie des rameaux florifères est un caractère de "*Bryophyllum*".

Le *K. rhombopilosa* se distingue par sa multiplication asexuée que ne possède aucun autre *Kalanchoë*. Ce mécanisme se trouve par contre dans le genre *Adromischus*. Or, il y a d'autres similitudes avec ce genre. Les feuilles sont souvent alternes (elles peuvent être aussi opposées, décussées, le caractère n'est pas fixe). L'inflorescence peut avoir une structure en racème, à fleur terminale (ou bien chaque fleur peut être remplacée par une cyme d'environ 10 fleurs suivant l'abondance de la floraison). Enfin les axes produisent des racines aériennes. Tous ces caractères se trouvent chez des *Adromischus*. Le *K. synsepala*, tout en étant voisin du *K. tetraphylla* par les inflorescences, est la seule espèce à produire des stolons. L'acquisition de ce caractère a dû être liée avec celle des inflorescences axillaires. On trouve des inflorescences axillaires chez des espèces du genre *Crassula*. Faut-il voir là une convergence ou le signe d'une lointaine parenté?

Si nous considérons simultanément les caractères végétatifs et la structure florale, une espèce comme le *K. streptantha* devient elle aussi marginale. Par son port et l'absence de bulbilles elle devrait être rapprochée des "*Eukalanchoë*" mais sa structure florale est du type *Bryophyllum* (de même pour le *K. viguieri* dont la fleur a beaucoup de traits de "*Bryophyllum*", mais qui reste classé dans les "*Kalanchoë*" à cause de ses feuilles tomenteuses). Des ressemblances, même superficielles, avec le *K. streptantha*, se trouvent par contre en dehors des *Kalanchoïdées*. Son allure générale rappelle beaucoup certaines espèces de *Cotyledon*

(par exemple *C. wickensii*). La présence de rares fleurs pentamères vient renforcer cette ressemblance.

Devant cette apparence d'hétérogénéité du genre *Kalanchoë* s.l.¹ on peut se demander s'il constitue un ensemble naturel ou si au contraire il réunit artificiellement des espèces dont la parenté est plus lointaine. La diversité actuelle peut provenir d'une longue évolution divergente à partir d'une origine unique ou provenir, en partie du moins, d'une origine multiple. Si on envisage l'hypothèse du monophylétisme des Kalanchoïdées, on peut imaginer que les différentes formes de croissance décrites, dérivent les unes des autres. Ainsi les termes *A*, *B*, *C* constituent une série progressive. *D* a des ressemblances avec *B* (rameaux florifères monocarpiques); en *D_b*, l'axe orthotrope monocarpique rappelle le type *A*. De même *E* pourrait dériver de *D*. La grande diversité florale (Tillson, 1940) peut être attribuée également à une spéciation ancienne à partir d'une origine unique. Cette diversification se poursuit d'ailleurs comme le montre l'apparition ponctuelle de nouveaux caractères, par exemple la zigomorphie (encore peu marquée) chez la *K.*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baldwin, J. T. (1939). Certain cytophyletic relations of Crassulaceae. *Chron. Bot.* 5: 415-417.
- Berger, A. (1930). Crassulaceae. In A. Engler & K. Prantl: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 18a: 352-483. Leipzig.
- Boiteau, P. & O. Mannoni (1947-1949). Les plantes grasses de Madagascar. Les Kalanchoë. *Cactus* 12: 6-10; 13: 7-10; 14: 23-28; 15-16: 37-42; 17-18: 57-58; 19: 9-14; 20: 43-46; 21: 69-76; 22: 113-114.
- Friedmann, F. (1971). Sur de nouveaux nombres chromosomiques dans le genre Kalanchoë. *Candollea* 26: 103-107.
- Lauzac-Marchal, M. (1974). Réhabilitation du genre Bryophyllum Salisb. (Crassulacées, Kalanchoïdées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 278: 2505.
- Raymond-Hamet (1907-1908). Monographie du genre Kalanchoë. *Bull. Herb. Boissier*, sér. 2, 7: 869-900; 8: 17-48.
- & J. Marnier-Lapostolle (1964). Le genre Kalanchoë au Jardin botanique "Les Cèdres". *Arch. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. 7, 8: 1-110.
- Tillson, A. H. (1940). The floral anatomy of the Kalanchoideae. *Amer. J. Bot.* 27: 595-600.