

Architecture végétative et structures inflorescentielles chez les Didiereaceae de Madagascar

Par GEORGES CREMERS* et YVES SELL**

(Avec 7 figures)

Reçu le 21 Novembre 1985

Zusammenfassung

Der vegetative Aufbau der Didiereaceen erscheint als sehr mannigfaltig, da sich die 8 untersuchten Arten, 4 Modellen (denen von CORNER, von LEEUWENBERG, von KORIBA, und von CHAMPAGNAT) zuordnen lassen, während die komplexe Organisation zweier weiterer Arten nicht einem der zur Zeit beschriebenen Modelle zugeordnet werden konnte.

Andererseits ist bei den durch Kurztriebe hervorgebrachten Infloreszenzstrukturen der Thyrsus die fundamentale Blüheinheit. Dieser ist geschlossen (monotel, 4 Arten) oder offen (polytel oder truncat-monotel? 2 Arten); seine Aggregation in eine doldenartige, mehr oder weniger blütenarme Infloreszenz wird bei 5 Arten beobachtet. Das sukzessive Aufblühen, von den ruhenden, ganz an der Basis der Kurztriebe gelegenen Knospen bedingt, wurde bei 7 Arten festgestellt.

Abstract

The vegetative organization of Didiereaceae seems highly diverse, since of the 8 species studied, 4 models (those of CORNER, LEEUWENBERG, KORIBA and CHAMPAGNAT) were identified, but the complex organization of 2 did not correspond to any of the models so far described.

As regards the inflorescence structures established by the short shoots, thyrses is the main flowering unit. It can be either definite (monotelic, 4 species) or indefinite (polytelic or truncate-monotelic?, 2 species), and in 5 species it forms an ombel-like cluster more or less poor in flowers. Gradual flowering, due to rest buds at the very bases of the short shoots, is encountered in 7 species.

* Centre ORSTOM, BP 165, 93323 Cayenne; Guyane Française.

** Institut de Botanique, 28 rue Goethe, 67000 Strasbourg.

Résumé

L'architecture végétative des Didiereaceae apparaît comme très diversifiée, puisque sur les 8 espèces étudiées, 4 modèles (ceux de CORNER, de LEEUWENBERG, de KORIBA et de CHAMPAGNAT) ont pu être identifiés, alors que l'organisation complexe de 2 espèces n'a pu être assimilée à aucun des modèles actuellement décrits.

Pour ce qui est des structures inflorescentielles mises en place par les rameaux courts, le thyse est l'unité de floraison fondamentale. Il est soit défini (monotèle, 4 espèces), soit indéfini (polytèle-tronqué, 2 espèces); sa condensation en un ensemble ombelliforme et plus ou moins pauciflore, s'observe chez 5 espèces. La floraison échelonnée, assurée par les bourgeons dormants situés tout à la base des rameaux courts, se présente chez 7 espèces.

Les Didiereaceae, famille endémique qui constitue une grande partie de la végétation du sud et du sud-ouest de Madagascar, comprennent des arbustes et des arbres cactiformes. Cette famille très originale et dont la position systématique est discutée, regroupe 12 espèces dont une encore imparfaitement connue (*Didierea sp.*), réparties dans 4 genres: *Alluaudia* (*A. ascendens* Drake, *A. comosa* Drake, *A. dumosa* Drake, *A. humbertii* Choux, *A. montagnacii* Rauh, et *A. procera* Drake), *Alluaudiopsis* (*A. fiherenensis* Humb. et Choux et *A. marnieriana* Rauh), *Decarya* (*D. madagascariensis* Choux) et *Didierea* (*D. madagascariensis* Baill. et *D. trollii* Capuron et Rauh).

De nombreux travaux ont été consacrés à cette famille: BAILLON (1880 et 1895), CHOUX (1934) et surtout RAUH (1956, 1960, 1961, 1963, 1965 et 1970). Une étude détaillée des inflorescences, de la morphologie florale et de l'embryogenèse de la plupart des espèces a été réalisée par RAUH et SCHÖLCH (1965). L'analyse du pollen est assurée par STRAKA (1965) alors que la détermination des nombres chromosomiques est effectuée par SCHILL (1974).

Il nous a paru intéressant de compléter ces travaux par l'analyse de l'architecture végétative de ces plantes en nous référant aux modèles établis par HALLE et al. (1970 et 1978), et celle des structures inflorescentielles dans l'esprit des idées de TROLL (1964 et 1969).

I. Architecture végétative

D'une manière générale, l'architecture de ces plantes correspond à un ensemble de «rameaux longs» et de «rameaux courts». Les «rameaux longs» forment l'architecture globale de la plante, lui conférant son port souvent fort caractéristique; ils sont stériles. Les «rameaux courts» („Kurztrieb“ des auteurs allemands) pourvus d'une ou de plusieurs épines, sont des productions axillaires; ils sont florifères.

La présence et la nature morphologique de ces rameaux courts et de leurs constituants (plus particulièrement des épines) ont donné lieu à différentes interprétations. Pour RAUH (1961 et 1963), l'épine serait de nature foliaire.

Pour CROIZAT (1966), l'épine et le méristème terminal formeraient un «podaire»; l'épine correspondrait notamment à un axe florifère abandonnant l'élaboration d'un système floral, qui dans les conditions climatiques fort sévères auxquelles sont soumises ces plantes, aurait nécessité une énergie trop importante; la mise en place d'un nouveau complexe inflorescentiel nettement plus condensé, reflétant donc un changement dans l'expression sexuelle de l'espèce, semblerait plus avantageuse. D'autre part, et suite à l'étude des inflorescences d'*Alluaudiopsis marnieriana*, *A. fiherenensis* et *Alluaudia procera*, CROIZAT émet l'hypothèse que les bourgeons latéraux, généralement insérés à la base de ces «rameaux courts» et fournissant normalement des inflorescences lors de la saison ultérieure, donneraient naissance dans certains cas à des «rameaux longs» identiques à l'axe porteur.

En cela il rejoint RAUH (1965), en admettant avec lui que s'il y a croissance d'un «rameau long» latéral, il ne peut provenir que de la différenciation d'un méristème axillaire dormant situé à la base de l'inflorescence; ce type de bourgeon destiné normalement à produire des axes florifères occasionnels supplémentaires évoluerait dans ce cas en un axe végétatif allongé.

Il est donc évident que la destinée de ces rameaux courts est essentiellement florale; de ce point de vue, ils seront surtout pris en considération lors de l'étude des structures inflorescentielles. Par contre, les rameaux longs qui contribuent à l'édification de la «charpente» de la plante, seront l'objet d'une attention particulière dans l'analyse de l'architecture végétative des différentes espèces.

Nos observations ont été réalisées pour l'essentiel dans le milieu naturel. Elles ont été complétées par celles de quelques exemplaires du jardin botanique de Tsimbazaza à Tananarive. Les différentes espèces ont été examinées en différentes saisons, notamment en période de floraison. *Alluaudiopsis fiherenensis* et *A. marnieriana* sont les seules espèces qui n'ont pas pu être observées au point de vue architecture végétative. Pour les autres, cette architecture sera observée suivant un ordre de complexité croissante; le rapprochement avec les modèles décrits par HALLE et al. (1970 et 1978) sera parfois tenté.

1. Axes tous orthotropes à croissance indéfinie

a) *Alluaudia ascendens* Drake

Les jeunes plantes sont monocaules et peuvent atteindre quelques mètres de hauteur (Fig. 1, A 1).

La hauteur des plantes adultes (Fig. 1, A 2) varie entre 5 et 12 mètres. Les axes latéraux ascendants et morphologiquement identiques à l'axe primaire, prennent naissance à une hauteur de 2 à 5 mètres, c'est-à-dire à peu près au

milieu de l'axe primaire; ces axes latéraux se développent donc tardivement. Quelques axes de 3ème ordre peuvent apparaître chez certaines plantes particulièrement vigoureuses. Aucun axe de 4ème ordre n'a pu être observé.

Les inflorescences sont latérales et situées dans la partie supérieure des différents axes.

b) *Alluaudia montagnacii* RAUH

Cette espèce atteint 6 à 8 mètres de hauteur. La position horizontale fréquente de ses extrémités serait due, selon RAUH (1961), à l'action du vent dominant. Les axes latéraux sont peu nombreux, voire absents; dans ce dernier cas, les plantes sont donc monocaules et conservent leur structure de jeunesse. Les inflorescences latérales sont subterminales.

c) *Didierea madagascariensis* H. Baillon

Dans sa forme de jeunesse, cette espèce est également monocaule. La plante adulte atteint 4 à 6 mètres de hauteur et se ramifie abondamment, comportant parfois des rameaux de 4ème ordre. L'insertion des rameaux est variable, selon que la plante est exposée au vent ou abritée: dans le premier cas, la ramification a lieu uniquement sous le vent et les axes sont décomposants; dans le second cas, la ramification se réalise tout autour de l'axe primaire.

Les inflorescences latérales apparaissent dans la partie distale des différents rameaux.

L'axe primaire de ces 3 espèces est donc prépondérant. Le développement des ramifications latérales se fait toujours tardivement et annonce la mise à fleurs de cet axe primaire. L'apparition des inflorescences est donc longtemps différée, de telle sorte qu'il est rare d'observer des pieds monocaules en fleurs; *A. montagnacii* dont le potentiel de ramification, on l'a vu, est faible, constitue en ce sens une exception.

Le stade monocaule correspond à la forme de jeunesse chez *Alluaudia ascendens* et *Didierea madagascariensis*, alors que ce stade peut être adulte et fertile chez *Alluaudia montagnacii*. L'architecture végétative de cette dernière espèce appartiendrait donc dans ce cas au modèle de CORNER.

Pour le stade ramifié de ces 3 espèces, les axes latéraux sont en général peu nombreux et disposés d'une manière diffuse de long de l'axe primaire. Tous ces rameaux secondaires sont orthotropes et morphologiquement identiques. La floraison est latérale à l'extrémité de ces axes.

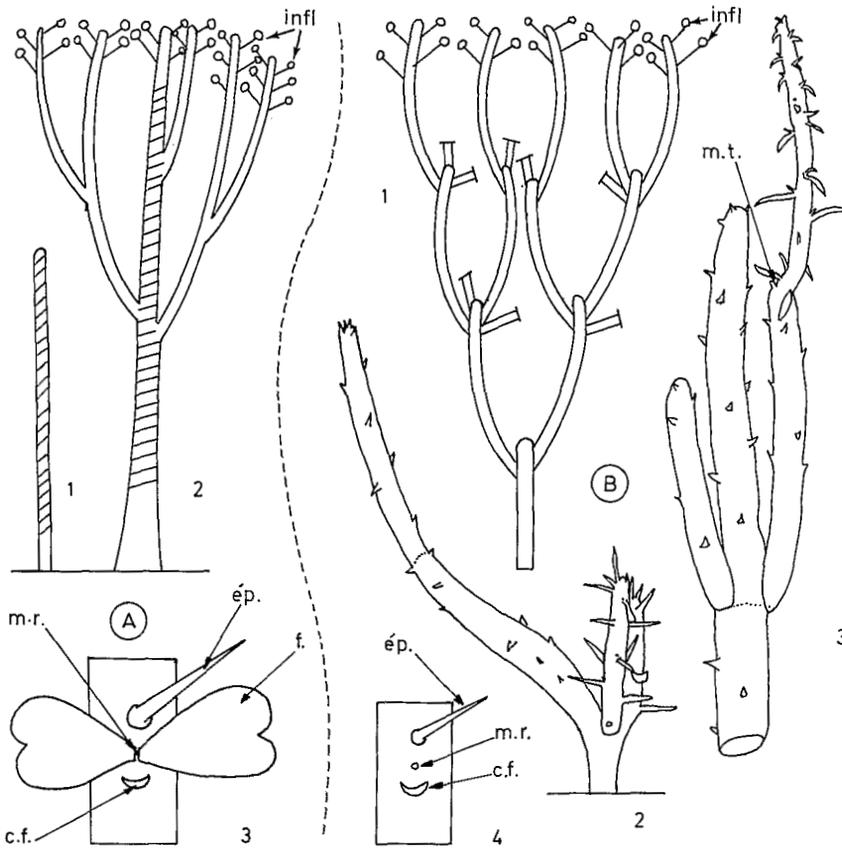


Fig. 1 – A. *Alluaudia ascendens* Drake: 1. Forme de jeunesse; 2. Forme adulte; 3 Noeud. B. *Alluaudia dumosa* Drake: 1. Schéma de l'architecture végétative de la plante; 2. Forme de jeunesse avec des ramifications basales (d'après RAUH, 1963); 3. Ramifications subterminales de la forme adulte (d'après RAUH, 1963); 4. Noeud. c.f.: cicatrice foliaire de l'axe long; ép. épine simple; f.: feuille des rameaux axillaires; m.r.: méristème donnant le rameau axillaire; m.t.: méristème terminal arrêtant sa croissance au cours de la saison sèche; infl.: inflorescence.

L'architecture végétative de ces plantes est à rapprocher de celle des Papayers (*Carica papaya* L.) qui selon HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON (1978) appartient au modèle de CORNER. Compte tenu du développement tardif des rameaux latéraux de ces 3 espèces, on peut les considérer, comme chez les Papayers, comme de simples réitérations, correspondant à des rameaux produits par la réactivation de méristèmes demeurés latents lors de la séquence de différenciation.

2. Axes tous orthotropes à croissance définie

Alluaudia dumosa Drake

C'est un petit arbre de 2 à 5 mètres de hauteur. La croissance de l'axe primaire de la plantule s'arrête à un stade précoce (RAUH, 1956). L'hypocotyle dressé à l'origine, se courbe progressivement. La première ramification est subterminale; les suivantes apparaissent à l'aisselle des cotylédons (Fig. 1, B2).

La plante adulte est constituée par l'empilement d'articles monocarpiques morphologiquement tous identiques (Fig. 1, B1). Leur développement s'effectue pendant la saison chaude et humide jusqu'au début de la saison sèche. Le méristème terminal de chaque article s'arrête alors définitivement de fonctionner. Lors de la prochaine saison favorable, un à cinq méristèmes axillaires fonctionnent dans la région distale de chacun des articles (Fig. 1, B3).

L'empilement selon le mode sympodique, des différentes ramifications, donne à la plante l'aspect d'un cône renversé.

La floraison est latérale et se produit au niveau des deux dernières séries d'articles formés. Les bourgeons qui assurent les relais végétatifs ultérieurs se situent dans la région tout à fait distale de ces articles, c'est-à-dire au-dessus des productions florales.

L'architecture de cette plante à structure articulée tridimensionnelle, se rapproche du modèle de LEEUWENBERG. Cependant, la floraison étant axillaire, il ne peut s'agir que d'une variante de ce modèle.

3. Axes différenciés

Les axes ne sont plus équivalents entre eux; ainsi le tronc assure la croissance en hauteur, alors que les branches latérales élaborent les inflorescences.

a) *Alluaudia comosa* Drake

Cet arbre de 2 à 6 mètres de hauteur prend une forme rappelant celle d'un cône renversé; le sommet de la couronne est plat comme s'il avait été arasé (Fig. 2, 1). Les nombreuses ramifications sont entrelacées, formant une masse inextricable.

Chaque individu est constitué de nombreux rameaux sympodiques, chacun d'eux mesurant entre 10 et 20 centimètres de longueur. Le fonctionne-

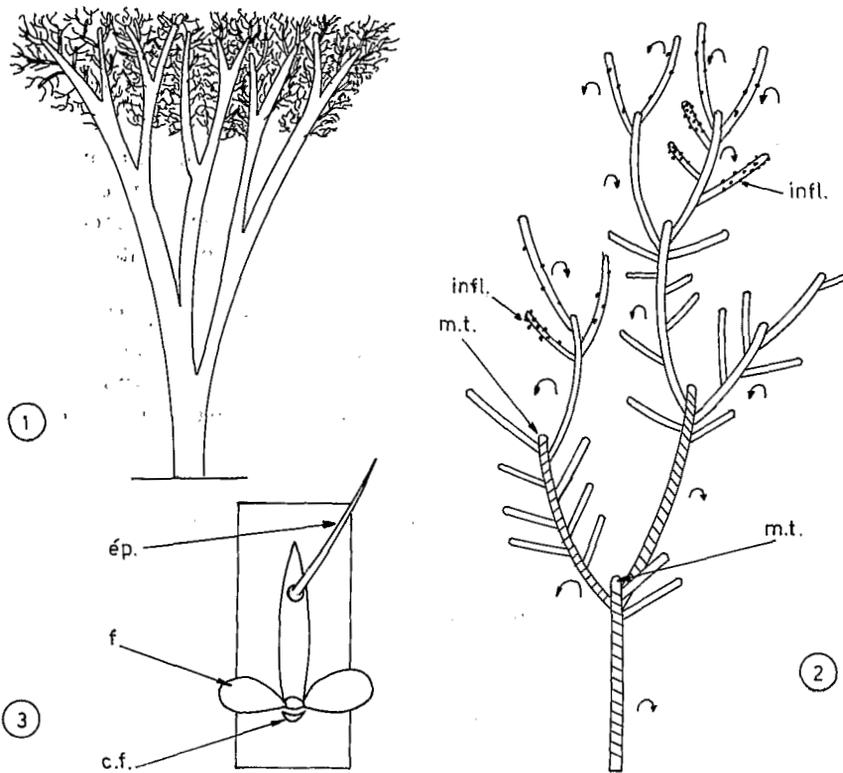


Fig. 2. *Alluaudia comosa* Drake: 1. Schéma général de la plante (d'après RAUH, 1963); 2. Schéma de la ramification d'une branche; 3. Noeud. c.f.: cicatrice foliaire d'un axe long; ép.: épine simple; f.: feuille des rameaux axillaires; infl.: inflorescence; m.t.: méristème terminal; ↻ sens de la spirale phyllotaxique.

ment méristématique de chaque apex s'arrête définitivement en début de saison sèche.

Les différents articles sont dressés; aucun rythme n'apparaît dans la mise en place de leur ramification, dont l'insertion est par conséquent diffuse. Les rameaux latéraux qui se trouvent dans la partie subterminale ont un développement plus important; c'est à ce niveau que secondairement, 1 ou 2 d'entre eux prennent la prépondérance et assurent le relais; ils se dressent et deviennent donc plus ou moins orthotropes (Fig. 2, 2), tandis que les rameaux sous-jacents gardent la position horizontale pour subsister quelques saisons avant de se détacher.

Le devenir des ramifications est donc fonction de leur position sur l'axe porteur, ce qui signifie qu'il existe une différenciation morphogénétique au sein des axes latéraux d'une même génération.

La floraison est latérale sur les rameaux nouvellement formés; elle est constante et abondante sur les rameaux qui restent horizontaux, c'est-à-dire sur ceux appelés à disparaître, alors qu'elle n'est qu'occasionnelle sur les rameaux assurant le relais.

Comme le signalent HALLE et al. (1978), l'architecture de cet arbre est à rapprocher du modèle de KORIBA. En effet, la structure est articulée et les articles-relais ne se déterminent que secondairement. Dans le modèle de KORIBA toutefois, la floraison est terminale, alors qu'elle est latérale chez *Alluaudia comosa*, où elle s'exprime pour l'essentiel sur les axes latéraux horizontaux au-dessus desquels se développent les axes-relais. Un tel axe florifère, même s'il est gagné entièrement par la production de fleurs, ne peut donc pas être assimilé à une inflorescence racémeuse terminale. En définitive, l'architecture végétative de cette espèce relève d'une variante du modèle de KORIBA.

b) *Alluaudia humbertii* Choux

C'est un arbuste de 5 à 6 mètres de hauteur, constitué d'un ensemble de rameaux formant une structure articulée complexe, résultant de la croissance alternée d'axes verticaux stériles et d'axes horizontaux florifères (Fig. 3, 1 à 3, 6).

L'axe primaire de la forme de jeunesse est dressé, très court et ne dépasse guère la surface du sol (Fig. 3, 1). Dans la partie distale de cet axe se développent 4 ou 5 axes de 2^{ème} ordre, dressés, morphologiquement identiques (Fig. 3, 2).

Des axes de 3^{ème} ordre qui restent horizontaux (Fig. 3, 3), se forment ensuite au sommet de ces derniers; leur croissance ultérieure est sympodique.

Des axes dressés de 4^{ème} ordre prennent alors naissance, soit dans la partie subterminale, soit sur l'un des premiers noeuds des axes horizontaux de 3^{ème} ordre (Fig. 3, 4 et 3, 5).

La croissance de ce système sympodique est ainsi assurée par la formation successive et alternée de rameaux dressés et de rameaux horizontaux (Fig. 3, 5 et 3, 6). Elle s'effectue essentiellement durant la période chaude et humide, au terme de laquelle les méristèmes terminaux s'arrêtent définitivement de fonctionner.

Simultanément et très précocement, de nombreux autres ensembles sympodiques de structures identiques se développent tout à fait à la base de la plante, qui prend ainsi l'allure d'un buisson au début de son existence. Puis, l'un des systèmes devient prépondérant alors que les autres périssent progressivement (Fig. 3, 7). Dans sa forme adulte, *Alluaudia humbertii* est donc

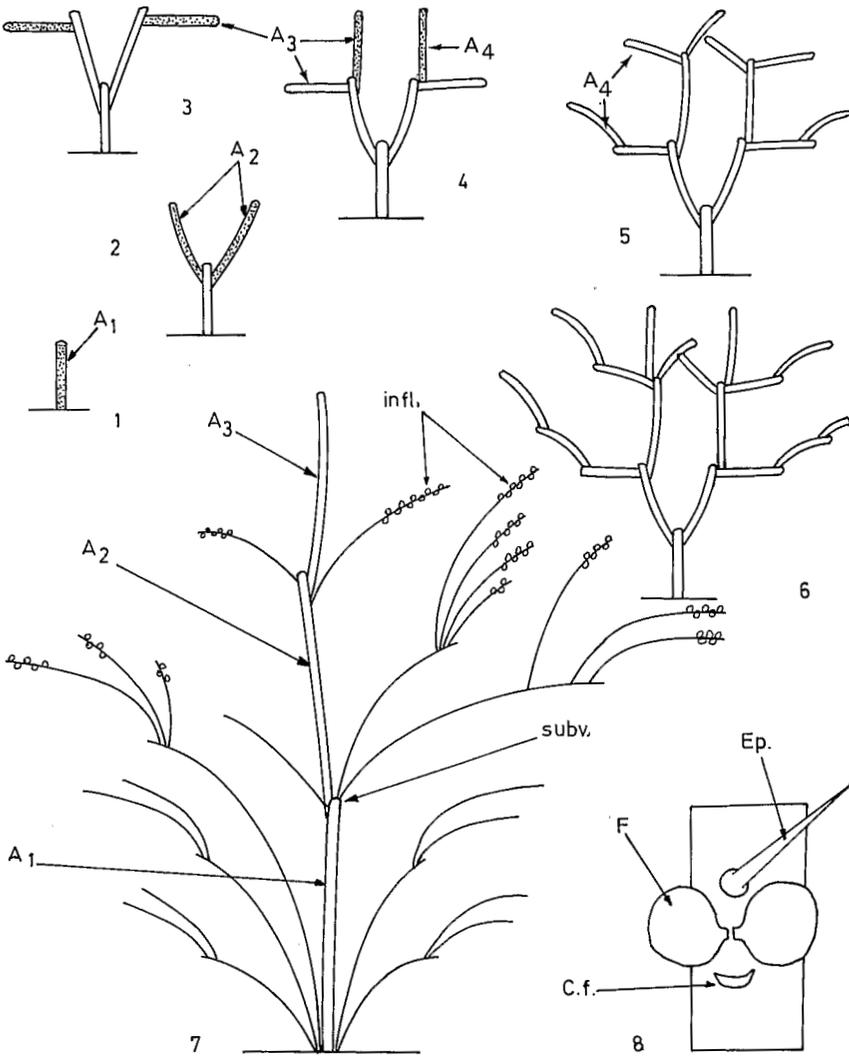


Fig. 3. *Alluaudia humbertii* Choux: 1 à 6. Schémas des premiers stades de développement d'une plante; 7. Schéma d'une plante de 2,5 m de hauteur; 8. Noeud. A1, A2, A3, A4: axes de 1er, 2e, 3e et 4e ordre; c. f.: cicatrice foliaire d'un axe long; Ep. épine simple; F.: feuille du rameau axillaire; infl.: inflorescence; subv.: subverticille de rameaux en position subterminale.

un arbuste dont le tronc est constitué par l'empilement des premiers articles dressés.

Les inflorescences sont latérales et n'apparaissent que sur les axes horizontaux nouvellement formés.

Cette architecture tout à fait particulière ne peut être rapprochée d'aucun modèle actuellement décrit. Elle peut cependant être définie comme suit: le tronc présente une structure articulée, dont chaque élément n'assure son relais qu'après la formation de rameaux latéraux horizontaux à structure sympodique et à floraison latérale.

4. Axes à structure mixte

Chacun des éléments constitutifs de la plante est formé d'une partie basale verticale jouant le rôle de tronc et d'une partie distale horizontale jouant le rôle de branche.

a) *Decarya madagascariensis* Choux

C'est un arbuste de 4 à 6 mètres de hauteur, à tronc grêle et à couronne très ramifiée. Dans sa forme de jeunesse, cette espèce à souche robuste, émet de nombreux systèmes ramifiés identiques, dont l'un deviendra prépondérant pour former l'arbuste, alors que les autres disparaîtront quand cette forme buissonnante aura atteint entre 1 et 3 mètres de hauteur.

Chacun des systèmes ramifiés, autrement dit la plante dans sa forme adulte, est constitué par un empilement d'articles identiques, à structure mixte: la partie basale est dressée, en général peu ramifiée, alors que la partie distale est horizontale et abondamment ramifiée. Les articles-relais se développent au niveau de la courbure (Fig. 4, 2). Les rameaux ultimes, portés par la partie horizontale des axes à structure mixte, présentent la forme en zig-zag caractéristique. Ces rameaux en zig-zag sont annuels; leur partie basale se ramifie abondamment, alors que leur extrémité se dessèche.

Les inflorescences sont latérales sur tous les rameaux en zig-zag; ces complexes inflorescentiels simulent ainsi une cyme unipare hélicoïde d'ensembles floraux.

Comme l'ont signalé HALLE et al. (1978), par sa juxtaposition d'axes à structure mixte et à phyllotaxie spiralée, cette architecture appartient au modèle de CHAMPAGNAT. Il convient cependant de noter que les axes horizontaux tendent vers une disposition distique.

b) *Didierea trollii* Capuron et Rauh

La plante peut atteindre 2 à 4 mètres de hauteur. Son appareil souterrain est constitué de racines pivotantes épaisses accumulant les réserves et de fines radicelles formant un réseau superficiel. La plante adulte est consti-

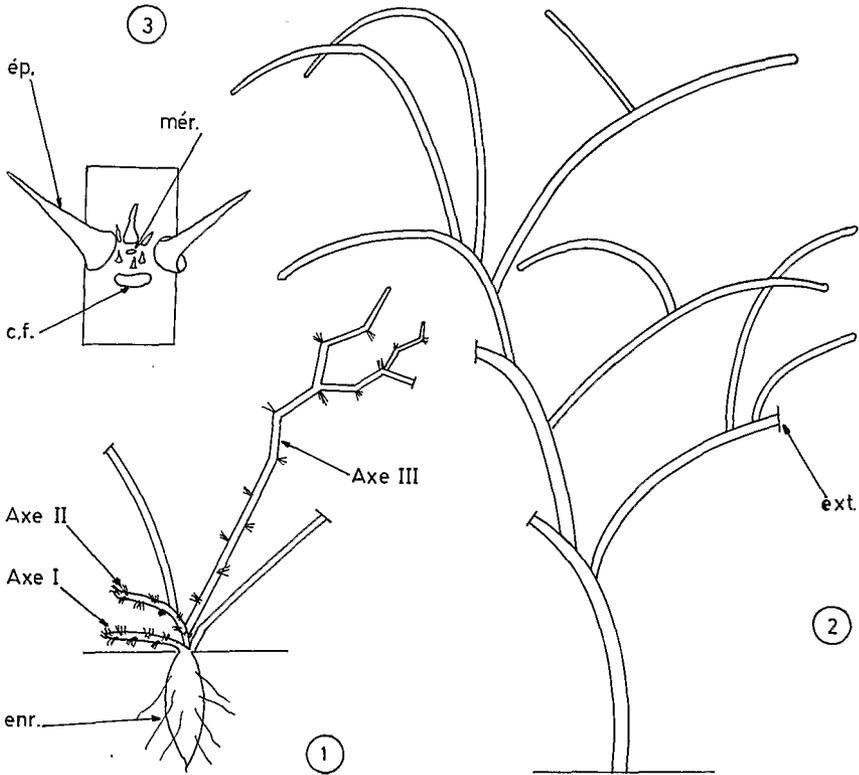


Fig. 4. *Decarya madagascariensis* Choux: 1. Jeune pied; 2. Architecture végétative de la plante (ne sont figurés que les rameaux longs); 3. Noeud. c.f.: cicatrice foliaire d'un axe long; enr.: enracinement tubéreux; ép.: épine; ext.: mort de l'extrémité de l'axe après les ramifications de relais; mér.: méristème axillaire.

tuée d'un empilement d'axes, tous morphologiquement identiques, à partie basale dressée et à partie distale progressivement décombante.

Chez la forme de jeunesse, l'axe primaire est de petite taille; il prend très rapidement la position horizontale pour se coucher finalement sur le sol (Fig. 5, 1).

Les méristèmes axillaires insérés au-dessus des cotylédons produisent des axes de 2ème ordre qui, après avoir donné quelques noeuds, prennent à leur tour la position horizontale (Fig. 5, 2 et 5, 3).

Des axes de 3ème ordre naissent de la base plus ou moins dressée de ces axes de 2ème ordre. La formation des rameaux d'ordre supérieur se réalise d'une manière identique.

La plante adopte cette forme prostrée pendant plusieurs années. Elle couvre alors environ un mètre carré; ce stade peut être considéré comme la

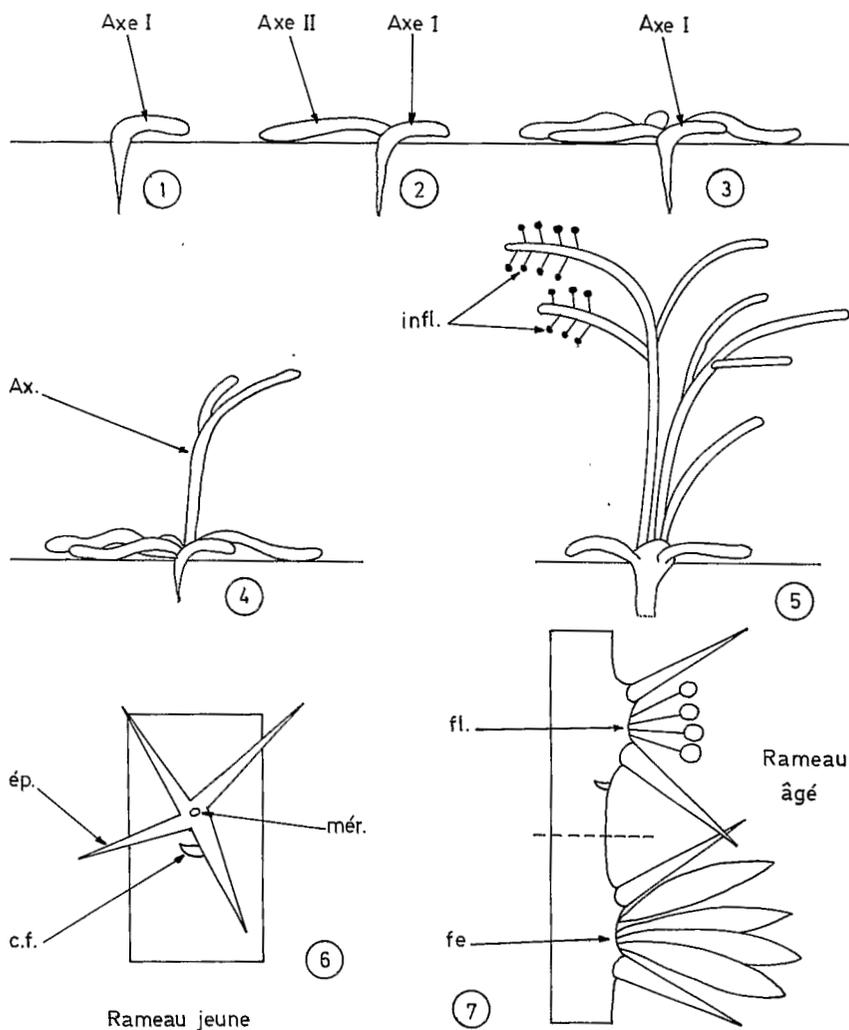


Fig. 5. *Didierea trollii* Capuron et Rauh: 1 à 5. Différents stades de croissance de cette plante avec la forme de jeunesse rampante et la forme adulte dressée à décombante; 6. un noeud vu de face; 7. deux noeuds vus de profil chez un rameau âgé: le noeud inférieur porte des feuilles alors que le noeud supérieur porte des fleurs (d'après RAUH, 1963). ax.: premier axe dressé de la plante; c.f.: cicatrice foliaire de l'axe; ép.: épine; fe.: feuilles du rameau axillaire; fl.: fleurs; infl.: inflorescence; mér.: méristème axillaire.

forme de jeunesse. Les axes qui croîtront ultérieurement, toujours issus de méristèmes situés à la base des articles horizontaux, auront une partie basale orthotrope de plus en plus importante (Fig. 5, 4). Lors de l'édification

de ces formations dressées, l'ensemble des rameaux prostrés ne se développera plus et disparaîtra peu à peu (Fig. 5, 5).

La floraison latérale a lieu uniquement sur la partie distale horizontale des articles de la forme adulte.

L'architecture végétative de cette espèce est constituée d'un empilement d'articles à structure identique sur toute leur longueur, bien que dans leur partie distale les articles deviennent progressivement horizontaux. Chez *Didierea trollii*, la juxtaposition de tels articles se réalise d'une manière typique, alors que la plante se présente encore sous sa forme de jeunesse. Son architecture est alors voisine de celle du modèle de CHAMPAGNAT. Cependant dans sa forme adulte, elle ne forme pas un tronc sympodique, mais un faisceau d'articles dont les parties basales verticales sont toujours parallèles. Il n'est donc pas possible de rapprocher cette architecture d'un modèle actuellement décrit.

En résumé, les *Didiereaceae* montrent une très grande diversité dans leur architecture végétative. Pas moins de quatre modèles ont été déterminés pour les 8 espèces étudiées: le modèle de CORNER a été observé chez *Alluaudia ascendens*, *A. montagnacii* et *Didierea madagascariensis*; le modèle de LEEUWENBERG chez *Alluaudia dumosa*; celui de KORIBA chez *Alluaudia comosa* et celui de CHAMPAGNAT chez *Decarya madagascariensis*. L'architecture complexe d'*Alluaudia humbertii* et celle originale de *Didierea trollii* n'ont pu être assimilées à l'un ou l'autre des modèles actuellement décrits.

II. Structures inflorescentielles

On a vu précédemment que les rameaux courts sont constitués d'un ensemble inflorescence-épine. La mise à fleurs d'une série de rameaux courts insérés le long d'un rameau long donne souvent naissance à des ensembles très complexes que certains auteurs ont appelés «synflorescences» („Synfloreszenz“ de TROLL, 1964) pour lesquelles notamment RAUH et SCHÖLCH (1965) et CROIZAT (1966) ont réalisé une étude approfondie.

Un tel complexe inflorescentiel est en réalité constitué d'un nombre plus ou moins élevé d'inflorescences de base ou «unités de floraison» (SELL, 1976) que l'on peut donc caractériser.

L'unité de floraison fondamentale des *Didiereaceae* est un thyrses, c'est-à-dire une grappe de cymes bipares dont l'axe principal peut être couronné ou non par une fleur (Fig. 6 A).

La région inférieure de l'axe inflorescentiel est pourvue d'une série de bourgeons axillaires non développés lors de l'épanouissement de ce thyrses. Ces bourgeons se répartissent en 2 séries: ceux situés directement sous les

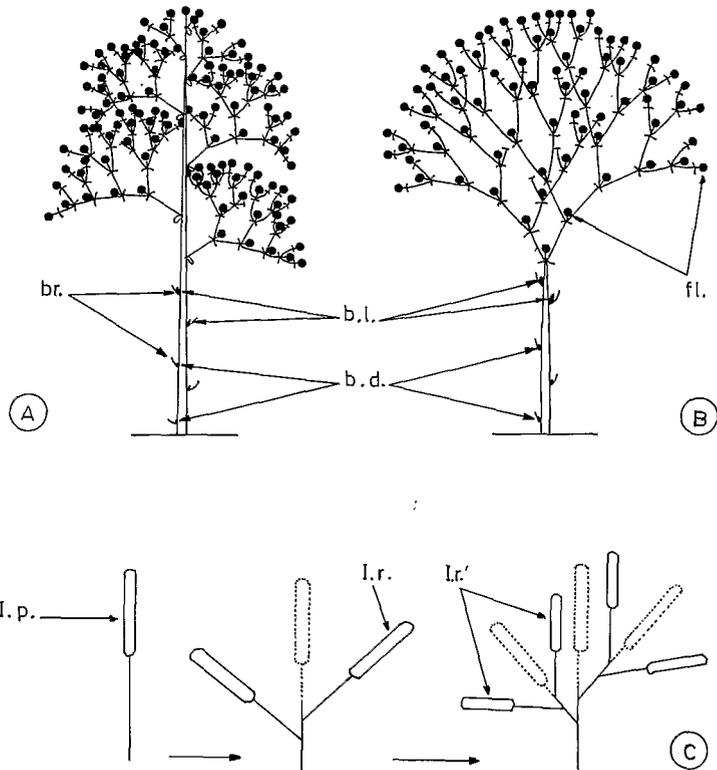


Fig. 6. *Schéma des inflorescences*: A. Thyrses simple défini. B. Thyrses uninodal (voir texte). C. Evolution des inflorescences par développements successifs («floraison échelonnée»). b. d.: bourgeon dormant donnant une nouvelle inflorescence, lors d'une période de floraison ultérieure ou se différenciant en un axe végétatif; b. l.: bourgeon latent pouvant donner une inflorescence en cas de cassure de l'axe principal; br.: bractée; fl.: fleur; I. p.: inflorescence principale ou unité de floraison. I. r. et I. r': inflorescences de renfort de 1er et de 2e ordre.

cymes que l'on appellera des *bourgeons latents* et ceux insérés tout à la base qui sont des *bourgeons dormants*.

Les premiers ne se développent qu'occasionnellement dans le cas où, pour une raison ou une autre, le thyrses terminal ne pourrait se mettre en place; en situation normale, ils restent à l'état de bourgeons et disparaîtront avec l'inflorescence.

Les seconds ne fonctionnent qu'au cours de la saison suivante pour fournir de nouveaux thyrses (Fig. 6 C) de telle sorte qu'ils sont responsables de ce que nous appellerons la «floraison échelonnée».

Le thyrses s'observe chez toutes les espèces analysées. Il peut toutefois être l'objet de variations plus ou moins importantes.

1. Le thyrses défini

Il s'observe sous sa forme caractéristique chez *Alluaudia ascendens*, *A. montagnacii*, *A. procera* et *Decarya madagascariensis*. On notera que seul *Alluaudia ascendens* présente des bourgeons dormants à la base du rameau et se trouve donc être le seul susceptible d'assurer une floraison échelonnée. Rappelons la forme en zig-zag des rameaux longs ultimes de *Decarya madagascariensis* qui portent à chaque angle nodal, un thyrses de taille relativement faible. Celui-ci peut devenir pauciflore par le fait d'une réduction du nombre de noeuds produisant latéralement des cymes. Dans certains cas, un tel thyrses peut être réduit à ses deux dernières cymes latérales entourant la fleur terminale, l'ensemble prenant l'aspect d'une cyme bipare plus ou moins florifère. On peut parler de «thyrses uninodal» (Fig. 6B).

2. Le thyrses indéfini

L'axe principal du thyrses peut s'épuiser sans produire de fleur terminale. Ce phénomène est connu sous le nom de «troncature» (SELL, 1976) et témoignerait d'une situation plus évoluée. *Alluaudiopsis fiherenensis* et *A. marnieriana* possèdent de tels thyrses indéfinis (Fig. 7, A et B). La première espèce est dépourvue de bourgeons dormants, alors que la seconde en possède.

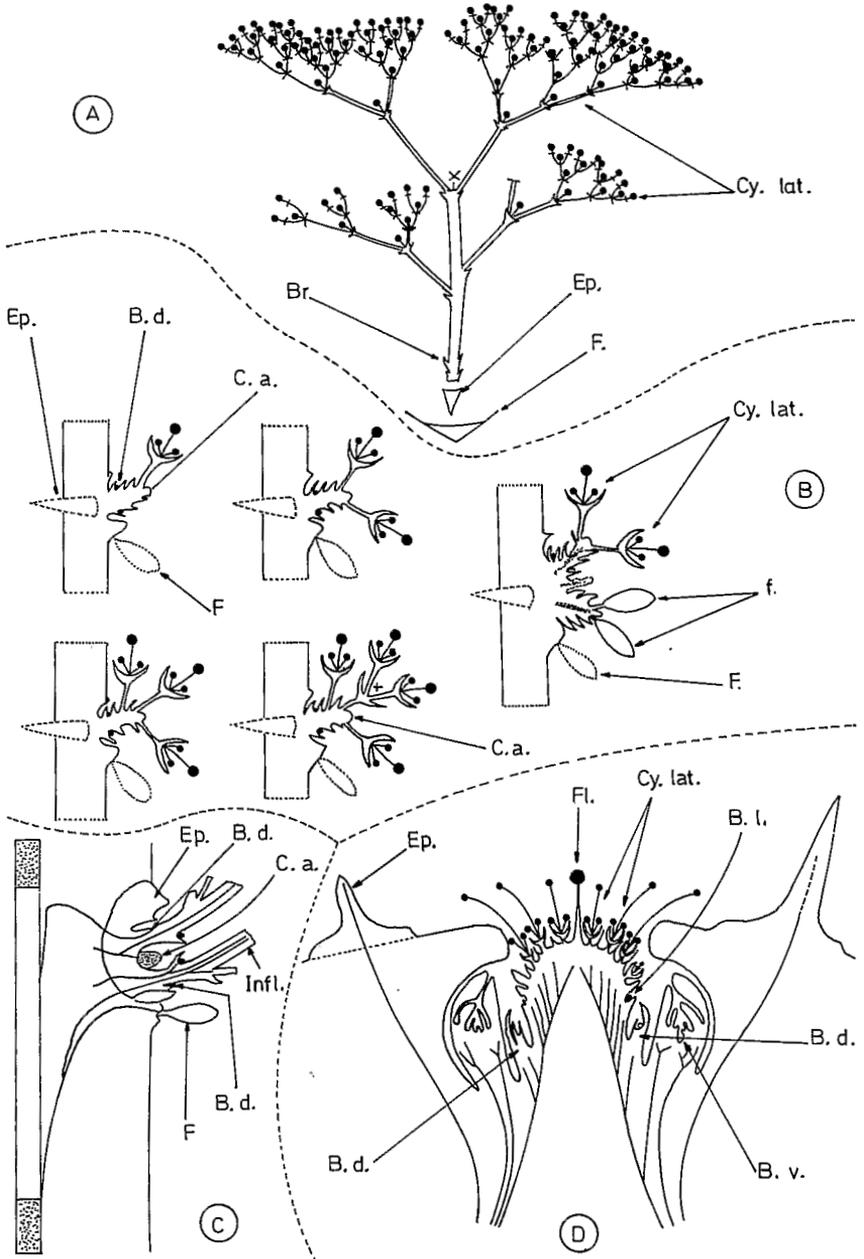
Le thyrses d'*Alluaudiopsis marnieriana* est nettement pauciflore (1 à 5 fleurs épanouies); son axe principal est très réduit à subnul, ce qui confère à cette inflorescence un aspect ombelliforme. En effet, les cymes latérales sont le plus souvent réduites à 3 fleurs. Parfois, les 2 fleurs situées à l'aisselle des préfeuilles de la fleur primaire demeurent à l'état de boutons floraux qui périssent tôt ou tard. Dans quelques rares cas, on peut observer la réduction des cymes latérales à leur fleur primaire; le thyrses devient donc une petite grappe simple indéfinie.

3. Grappe indéfinie de thyrses définis

Les rameaux courts d'*Alluaudia dumosa* et *A. humbertii* sont très réduits et abrités dans une fossette aréolaire (Fig. 7C).

Le bourgeon terminal de chaque rameau court avorte sans produire, comme il le fait habituellement, de thyrses terminal. Ce sont les bourgeons latéraux situés dans la région tout à fait distale, c'est-à-dire les bourgeons latents, qui vont se développer en thyrses définis pauciflores (2 à 5 fleurs) et ombelliformes. L'ensemble constitue en quelque sorte une grappe indéfinie de thyrses.

A la base de chacun de ces thyrses latéraux, existent des bourgeons dormants qui produiront de nouvelles inflorescences au cours de la saison suivante (floraison échelonnée).



4. La condensation du thyrses

La contraction aussi bien du rameau court que de l'axe principal et de tous les autres axes secondaires du thyrses est extrême chez les *Didierea* (*D. madagascariensis* (Fig. 7 D) et *D. trollii*). Le thyrses défini terminal très condensé est enfoui dans une fossette aréolaire; il est pauciflore et ombelliforme. L'avortement très fréquent des 2 premières fleurs latérales de chaque cyme conduit à une structure comparable à celle d'une grappe simple. On relèvera encore la présence de bourgeons dormants.

L'inflorescence d'*Alluaudia comosa* est d'un aspect tout à fait identique, mais comporte un plus grand nombre de fleurs. Cependant, la présence d'une fleur terminale n'a pu être déterminée avec certitude. RAUH et SCHÖLCH (1965) opteraient en faveur d'une structure définie, au regard de celle décrite pour les *Didierea*.

Le thyrses est donc l'unité de floraison des Didiereaceae. Chez 4 espèces, il est défini, c'est-à-dire couronné par une fleur terminale alors que chez 2 espèces, il est indéfini, c'est-à-dire sans fleur terminale.

La tendance vers la condensation de ces thyrses par le non-développement du rameau court fournissant l'axe principal et de tous les autres axes secondaires du thyrses, est nettement marquée chez 5 espèces où l'inflorescence, plus ou moins pauciflore, devient ombelliforme.

Deux espèces présentent la particularité de rameaux courts à bourgeon terminal avorté, ce bourgeon donnant chez toutes les autres espèces un thyrses terminal. Dans ces deux cas, la floraison est assurée par de petits thyrses latéraux issus des bourgeons latents.

Des bourgeons dormants situés tout à la base des rameaux courts assurent la floraison échelonnée chez 7 des 11 espèces observées. Pour ces espèces, l'ensemble des productions saisonnières constitue une grappe composée de thyrses.

Fig. 7. Structures inflorescentielles (d'après RAUH et SCHÖLCH)

- A. *Alluaudiopsis fiherenensis* Humbert et Choux: l'inflorescence correspond à un thyrses indéfini, la fleur terminale ne se développant pas (x).
- B. *Alluaudiopsis marnieriana* Rauh: plusieurs thyrses indéfinis (l'apex ne produit pas de fleur terminale) et pauciflores (de 1 à 4 cymes latérales réduites chacune à 3 fleurs).
- C. *Alluaudia dumosa* Drake: fosse aréolaire abritant le rameau court dont l'apex avorte sans produire de thyrses terminal; les inflorescences (thyrses latéraux pauciflores) sont produites par les bourgeons latents.
- D. *Didierea madagascariensis* Baillon: thyrses défini terminal très condensé et enfoui dans une fossette aréolaire.
Br.: bractée; Ep: épine; F: feuille insérée sur l'axe long; f: feuille insérée sur l'axe court; Cy. lat.: cyme bipare latérale; B.d.: bourgeon dormant; B.l.: bourgeon latent; B.v.: bourgeon végétatif; C.a.: apex sénescant; Infl.: inflorescence.

Discussion et conclusion générale

Les Didiereaceae, famille très curieuse du sud malgache, ont fait l'objet de nombreux travaux, dont les plus récents sont ceux de RAUH et SCHÖLCH (1965) déjà cités, qui comportent par ailleurs une analyse des caractères floraux et carpologiques, ceux de STRAKA (1965) sur la morphologie du pollen, ceux de RAUH et DITTMAR (1970) portant sur l'anatomie des rameaux et enfin, ceux de SCHILL, RAUH et WIELAND (1974) qui donnent les nombres chromosomiques.

Si l'on se réfère à l'idée que se fait STRAKA (1974) sur la base de nombreux critères à propos de la filiation entre les 11 espèces de Didiereaceae actuellement déterminées, le *Decarya madagascariensis* serait la plante la moins évoluée, d'où dériveraient toutes les autres espèces. Les *Alluaudia* pour leur part seraient les plus spécialisées, alors que les *Didierea* et les *Alluaudiopsis* constitueraient des phylums intermédiaires mais indépendants, directement issus du *Decarya*.

On peut se demander dans quelle mesure les données sur l'architecture végétative et sur les structures inflorescentielles peuvent s'insérer dans un tel schéma évolutif.

Si l'on superposait les modèles architecturaux à la filiation établie par STRAKA, les Didiereaceae montreraient une tendance vers la simplification de l'architecture végétative. Ainsi, le modèle de CHAMPAGNAT serait archaïque et celui de CORNER serait évolué. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de prendre position. On peut encore remarquer, que les nombres chromosomiques sont variables pour un même modèle. Ainsi, les 3 espèces relevant du modèle de CORNER comptent soit 48 (*Didierea madagascariensis*), soit 240 (*Alluaudia ascendens* et *A. montagnacii*) chromosomes. Mais il serait également hasardeux de tirer parti de ces données.

Pour ce qui est des structures inflorescentielles, on peut relever que le thyrses typique (grappe définie de cymes) s'observe toujours dans le phylum *Decarya - Alluaudia*. Les *Alluaudiopsis* sont caractérisés par la troncature (perte de la fleur terminale) qui est généralement reconnue comme un caractère évolué, alors que les *Didierea* manifestent une nette tendance vers la condensation des inflorescences. A cet égard, la filiation proposée STRAKA se trouve confortée.

Bibliographie

- BAILLON, H.: Sur le *Didierea*. Bull. Soc. Linn., Paris, 1: 258 - 259 (1880).
 — Sur un nouveau *Didierea*. Bull. Soc. Linn., Paris, 2: 1182 - 1184 (1895).
 — Les *Didierea* de Madagascar. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 1: 22 - 24 (1895).

- CHOUX, P.: Les Didieriacées xérophytes de Madagascar. Mém. Acad. Malg. 17: 1 - 69 (1934).
- CREMERS, G.: Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L. Bull. Jard. Bot. natn. de Belgique 47 (1/2): 55 - 81 (1977).
- CROIZAT, L.: Que faut-il entendre par «branches courtes» dans les Didiereaceae, etc. Att. Dell'Ist. Bot. e Lab. Critto. dell' Univ. di Pavia, sér. 6, vol. 11: 33 - 95 (1966).
- CRONQUIST, A.: Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. Bull. Jard. Bot. natn. de Belgique 27: 13 - 40 (1957).
- DRAKE DEL CASTILLO, E.: Note sur les plantes recueillies par M. Guillaume GRANDIDIER dans le sud de Madagascar en 1898 et 1901. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris: 35 - 36 (1903).
- GUILLAUMET, J. L. et KOECHLIN, J.: Sur un *Didierea* original de la région de Tuléar. Adansonia, sér. 2 9 (4): 559 - 565 (1969).
- HALLE, F. et OLDEMAN, R. A. A.: Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie n° 6, Masson et Cie, Paris, 178 p., 77 figs (1970).
- HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B.: Tropical trees and forests. Springer Verlag, 441 p., 111 figs (1978).
- HUMBERT, H. et CHOUX, P.: *Alhuaudiopsis fiherenensis*, Didiereaceae nouvelle de Madagascar. C. R. Ac. Sc., Paris 199: 1651 bis - 1653 (1934).
- PERROT, E. et GUERIN, P.: Les *Didierea* de Madagascar. Historique, morphologie externe et interne, développement. Journ. Bot. de France 17: 233 - 251 (1903).
- RADLKOFFER, L.: Sapindaceae. In Nat. Pfl. Fam., 1. Aufl., III, 5: 277 - 366, 461 et 462 (1896).
- RAUH, W.: Morphologische, entwicklungsgeschichtliche, histogenetische und anatomische Untersuchungen an den Sprossen der Didiereaceen. Abh. Akad. Wiss. u. Litt. Mainz, Math.-Natur. Kl., 6: 345 - 444 (1956).
- Weitere Untersuchungen an Didiereaceen. Teil 1: Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der Didiereaceen, unter besonderer Berücksichtigung neuer Arten. S. B. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., 7: 1 - 118 et 185 - 300 (1960/61) (1961).
- in HUMBERT: Flore de Madagascar et des Comores: 121ème Fam.: les Didiéracées, 37 p. (1963).
- RAUH, W. et SCHÖLCH, H. F.: Teil 2: Infloreszenz, blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen mit Ausblick auf die systematische Stellung der Didiereaceen. Sb. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., 3: 221 - 434 (1965).
- RAUH, W. et DITTMARK, K.: Teil 3: Vergleichend anatomische Untersuchungen an den Sprossachsen und den Dornen der Didiereaceen. Sb. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-Nat., Kl. 4: 163 - 246 (1970).
- SCHILL, R., RAUH, W. et WIELAND, H. P.: Teil 4: Die Chromosomenzahlen der einzelnen Arten. Sb. Heidelb. Akad. Wiss. u. Litt., Mainz, 11: 5 - 14 (1974).
- SELL, Y.: Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. Rev. Gén. Bot. 83: 247 - 267 (1976).
- STRAKA, H.: Die Pollenmorphologie der Didiereaceen. Sb. Heidelb. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl. 3: 435 - 443 (1965).

- Palynologie et différenciation systématique d'une famille endémique de Madagascar: les Didiéréacées. *Boissiera* 24 a: 245 - 248 (1974).
- TAKHTAJAN, A.: Flowering plants. Origin and dispersal. 310 p. Oliver and Boyd, Edinburgh (1969).
- TROLL, W.: Die Infloreszenzen. Ed. Gustav. Fischer, Jena. 1er tome, 615 p., 553 figs., 2e tome, part 1, 630 p., 510 figs (1964 et 1969).

Adresse des l'auteurs:

GEORGES CREMERS
Centre ORSTOM
BP 165
93323 Cayenne
Guyane Française
et

YVES SELL
Institut de Botanique
28 rue Goethe
F-67000 Strasbourg

Sonderdruck aus:

Beiträge
zur
Biologie der Pflanzen

Herausgegeben von

Prof. Dr. Helmut Schraudolf

Prof. Dr. Stefan Vogel

Prof. Dr. Focko Weberling

61. Band · Drittes Heft



DUNCKER & HUMBLLOT / BERLIN 1986

19 FEB. 1996

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B 43819 Ex: 1