

## Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L.

par

G. Cremers (\*)

*Résumé.* — Le Jardin Botanique de Tananarive possédant une abondante collection du genre *Euphorbia*, il nous a été possible d'observer l'architecture végétative de nombreuses espèces. Ces observations ont été complétées par une étude sur le terrain. Dans l'état actuel de nos connaissances, les espèces malgaches du genre *Euphorbia* réalisent 11 modèles architecturaux. Le genre *Euphorbia* est ainsi le plus polymorphe qui soit actuellement connu. La comparaison avec le polymorphisme du genre *Aeonium* (Crassulacées) aux Iles Canaries (Lems 1960), et celui du genre *Pandanus* (Pandanacées) à Madagascar (Guillaumet 1973) amène à considérer l'apparition d'architectures variées comme l'un des mécanismes de la spéciation en milieu insulaire.

*Summary.* — The Botanical Garden of Tananarive possesses numerous species of the genus *Euphorbia*. The study of the vegetative architecture of several of them has been done. These observations have been completed by a field study. Eleven architectural models have been recorded in the genus *Euphorbia*, which is consequently the most polymorphous genus actually known. The parallel between these observations and the polymorphism of the genus *Aeonium* (Crassulaceae) in the Canarian Isles (Lems 1960), and that of the genus *Pandanus* (Pandanaeae) in Madagascar (Guillaumet 1973) bring us to consider the coming up of various architectures as one of the mechanisms of speciation in islands.

### LE GENRE *EUPHORBIA* À MADAGASCAR

A peu près cosmopolite, ce genre très varié et fort complexe comporte environ 1600 espèces. A Madagascar, environ 150 espèces et variétés ont été répertoriées. Ces plantes sont endémiques à l'île, à part quelques herbacées qui sont pantropicales.

Le genre *Euphorbia* est encore mal connu à Madagascar, sa flore n'est pas établie, et son inventaire n'est vraisemblablement pas ter-

(\*) O.R.S.T.O.M., B.P. 165, F-97301 Cayenne (Guyane française). — Manuscrit déposé le 3 novembre 1975.

miné; nous trouverons donc dans cette note un certain nombre d'espèces indéterminées. Des herbiers ont été établis et déposés au Laboratoire de Botanique du Parc de Tsimbazaza à Tananarive (TAN), ainsi qu'au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (P).

Le Jardin Botanique de Tsimbazaza à Tananarive possède une très importante collection de plantes du genre *Euphorbia*. Malgré l'altitude (1260 m), le froid en hiver (3-4° en Juin-Juillet), l'humidité en été (1200 mm), les espèces qui y ont été introduites, depuis les différents domaines phytogéographiques de l'île, se sont généralement bien acclimatées et se reproduisent.

Ces plantes nous sont apparues comme un matériel intéressant pour l'étude architecturale, car elles poussent dans les milieux les plus divers et présentent manifestement des formes de croissance variées. Le début de ce travail s'est effectué au Jardin Botanique (J.B.), ensuite nous nous sommes efforcés de contrôler nos résultats en observant les espèces dans leur milieu naturel (M.N.).

Les espèces malgaches du genre *Euphorbia* ont été particulièrement étudiées au point de vue systématique, à partir de la fin du siècle dernier; citons notamment Baillon (1860-1886), Drake (1899, 1903), Costantin & Gallaud (1905a & b), Denis (1921), Leandri (1952, 1953 & 1966), Ursch & Leandri (1954), Rauh (1961, 1962 & 1967) et Croizat (1965, 1972).

Chez quelques auteurs récents, une orientation plus morphologique se fait jour.

Leandri (1962) étudie le port et la croissance d'*Euphorbia orthoclada* Baker; il différencie les individus croissant sur les Plateaux comme une sous-espèce type et ceux que l'on rencontre dans le Sud, comme une sous-espèce *vepretorum* (Drake) Leandri.

Croizat (1966 & 1967) expose les principes du calcul de la phylotaxie et de son indice, plus particulièrement chez *E. milii* Desm. var. *hislopii* Ursch et Leandri, ainsi que les liens qui existent entre les épines, les côtes et les feuilles.

Croizat (1972) dans son étude sur la classification du genre *Euphorbia* est plus orienté sur la morphologie de ces plantes, que sur leur architecture. Ce travail dont l'intérêt est indiscutable, permet d'avoir une meilleure idée de ce genre si complexe. L'auteur

est le premier, depuis Denis (1921), à avoir entrepris l'étude de ce problème si vaste.

Théodore (1969) met en évidence le caractère rythmique de la croissance de *E. onoclada* Drake et montre les relations qui existent entre le rythme endogène de croissance et les conditions mésologiques dans le développement des feuilles, des inflorescences et des axes latéraux.

Thomasson (1972) étudie la structure inflorescentielle et végétative de *E. stenoclada* Baillon. Etant donnée la variation de l'appareil végétatif, l'auteur pose le problème du polymorphisme chez cette espèce.

Il reste qu'une étude générale de l'architecture végétative des Euphorbes malgaches faisait défaut.

Nous remercions bien vivement Francis Hallé, Professeur à l'Université de Montpellier, de nous avoir conseillé d'entreprendre cette étude.

Les différentes espèces seront étudiées suivant un ordre croissant de complexité dans leur ramification. Nous décrirons une seule espèce correspondant à chaque modèle d'architecture; pour les autres espèces, seules les principales variations architecturales seront indiquées.

Notre étude sera subdivisée de la façon suivante :

A. Plantes non ramifiées.

B. Plantes ramifiées.

1. Axes végétatifs orthotropes, tous équivalents.
  - a. Inflorescences terminales.
  - b. Inflorescences axillaires.
2. Axes végétatifs différenciés.

## A. PLANTES NON RAMIFIÉES

***Euphorbia lophogona* Lam. (J.B.)**

C'est une espèce de 50-60 cm de hauteur (fig. 1A) des sous-bois de forêt dense sempervirente du Domaine de l'Est [cf. Fénériver, *Descoings* 226 (TAN); Fort Dauphin, *Humbert* 5977 (P, TAN)].

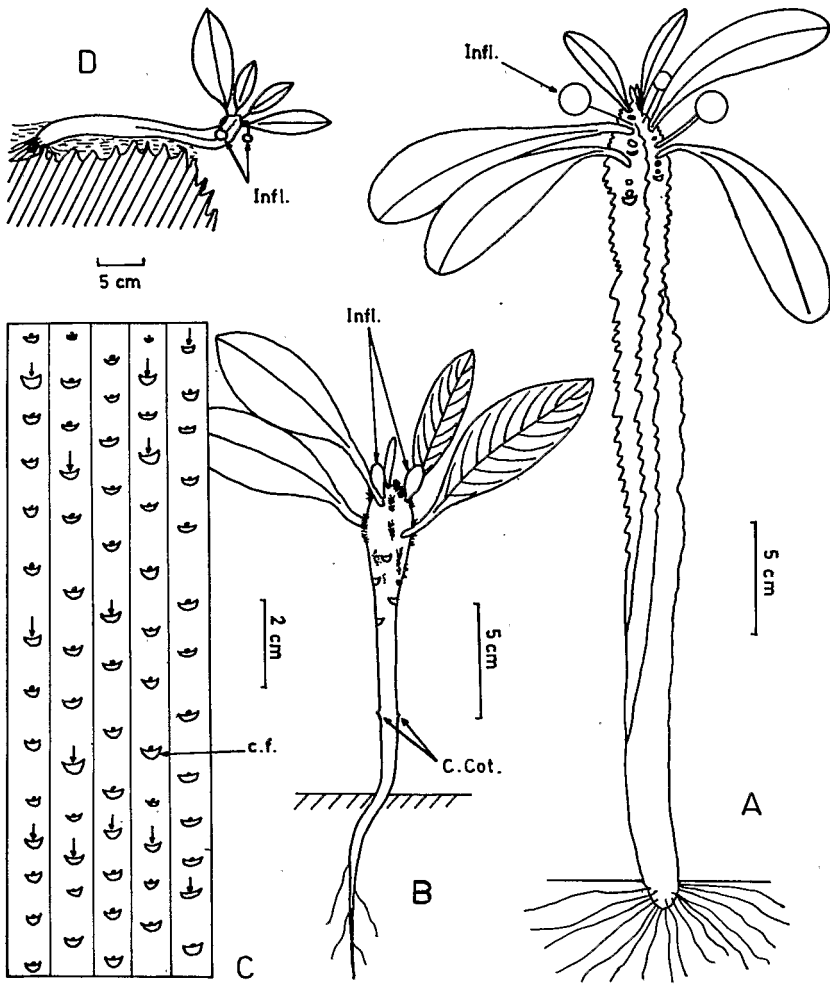


Fig. 1. — Modèle de Corner. — *Euphorbia lophogona* Lam. : A, schéma d'une plante de 10 à 15 ans, enracinement fasciculé très superficiel. *E. leuconera* Boiss. : B, schéma de la forme jeune; C, écorce de l'axe aplatie, montrant la répartition des bourgeons latents, phyllotaxie spiralée d'indice 2/5. c.f. : cicatrice foliaire; C. Cot. : cicatrice des cotylédons; Infl. : inflorescence représentée conventionnellement; noter l'alternance de zones à entre-nœuds longs et de zones à entre-nœuds courts, ces derniers correspondant aux hivers; les flèches indiquent la position des bourgeons latents, les points indiquent les cicatrices inflorescentielles. *E. ankarensis* Boit. : D, schéma d'une plante sur son rocher calcaire érodé ou « tsiogy ».

Les feuilles, exceptionnellement grandes pour les Euphorbes malgaches ( $20 \times 7$  cm), persistent toute l'année sur la plante, mais ont une durée de vie d'environ 2 ans. Leurs bourgeons axillaires se développent le plus souvent en rameaux inflorescentiels, mais quelques-uns, surtout au moment de la période hivernale sèche, restent à l'état végétatif; ces derniers pourront donner un axe de remplacement en cas de rupture de l'axe primaire.

Bien que ce soient des plantes monocaules, elles ne sont pas « monoblastiques strictes » au sens de Mangenot (1969), c'est-à-dire « ..., incapables de se ramifier, incapables de former des bourgeons adventifs, ... », mais plutôt des « oligoblastiques » qui « ... se ramifient, plus ou moins tardivement, certains faiblement (oligobastie) ... ». Si le méristème apical vient à disparaître, il est remplacé par un ou plusieurs méristèmes latéraux restés latents jusqu'alors.

Par un examen de la surface de l'axe unique, il est possible de déterminer l'âge de la plante en raison des variations que subissent les diamètres des pétioles et les dimensions des entre-nœuds, ainsi que par l'alternance de bourgeons latents et de cicatrices des rameaux inflorescentiels; ceci semble dû aux variations de température et d'humidité au cours de l'année (fig. 1C).

La floraison est constante toute l'année, car les 5 orthostiques ne comportent pas toutes des bourgeons latents, mais seulement 1 à 3 d'entre elles, les autres ne comportent que des méristèmes inflorescentiels.

Par son port monocaule et sa sexualité latérale, cette espèce est conforme au modèle de Corner (Hallé & Oldeman 1970) qui se retrouve chez les espèces suivantes : *E. leuconeura* Boiss. (fig. 1B), en sous-bois assez humide du Nord (Domaine de l'Ouest); *E. pachypodioides* Boiteau, en sous-bois des dômes calcaires du Nord (Domaine de l'Ouest); *E. neohumberti* Boiteau var. *neohumberti*, endroits éclairés, voire ensoleillés, des dômes calcaires du Nord (Domaine de l'Ouest); aucune de ces espèces ne dépasse 1 m de hauteur.

*Variations* : *Euphorbia ankarensis* Boiteau pousse en sous-bois dans les endroits calcaires des forêts du Nord (Domaine de l'Ouest). Elle est couchée dans la litière, mais l'apex est dressé (fig. 1D); elle présente parfois des rameaux latéraux.

*Euphorbia viguieri* M. Denis dont les différentes variétés présentent occasionnellement des rameaux latéraux. Elles croissent en sous-bois sur les dômes calcaires de la moitié Nord de la Côte Ouest.

*E. lophogona* et *E. leuconeura* vivant sous forêt sempervirente, le feuillage est permanent et la floraison l'est aussi. Par contre les espèces vivant dans un milieu xérique ne portent des feuilles développées qu'en saison des pluies; le développement de ces feuilles succède à la floraison chez *E. ankarensis*, *E. neohumberti* et *E. viguieri*, et s'effectue en même temps chez *E. pachypodioides*.

Il est à remarquer que les espèces vivant en milieu plus xérique présentent une croissance rythmique plus marquée et une possibilité plus grande de se ramifier (*E. ankarensis*, *E. viguieri*).

## B. PLANTES RAMIFIÉES

### 1. Axes végétatifs orthotropes tous équivalents

#### a. Inflorescences terminales

#### 1) *Euphorbia orthoclada* Baker ssp. *orthoclada* (J.B., M.N.)

C'est un arbrisseau, formant une touffe pouvant atteindre 1 m de diamètre, dans les endroits rocailleux ensoleillés des Plateaux du Centre [cf. Betafo, *Baron* 3555 (P), *Perrier de la Bathie* 9846 (P)].

Cette espèce est formée d'axes orthotropes qui ne se lignifient qu'à leur base. Chacun d'entre eux se ramifie à sa base, au-dessous ou au niveau du sol dans sa partie lignifiée (fig. 2A). Les axes secondaires, puis tertiaires, s'enracinent et acquièrent ainsi leur indépendance. La croissance de ces nouveaux axes a lieu au début de la saison des pluies. Ces axes, tous identiques morphologiquement, mesurent environ 80 cm de longueur; ils sont dressés puis décombants dans leur partie distale. Les feuilles sont rapidement caduques, à l'exception de celles qui sont formées les dernières, avant l'arrêt du fonctionnement du méristème et sa différenciation en inflorescence. Les entre-nœuds diminuent de dimension vers la fin de la croissance de l'axe et deviennent nuls sous l'inflorescence; on est donc en présence d'un subverticille de feuilles à l'extrémité

des axes. Le méristème se différencie en un cyathium terminal, ce qui est peu fréquent dans le genre *Euphorbia* à Madagascar. Cette transformation a lieu en fin de saison sèche et les graines sont mûres au moment des pluies.

Tous les axes sont monocarpiques et ont une vie d'environ 12 mois. Ces axes sont donc des articles, selon la définition qu'en donne Prevost (1968), reprise par Hallé & Oldeman en 1970 : « Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciation propre à une espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité ».

Par l'équivalence de ses articles, et sa ramification basitone, cette espèce correspond au modèle de Tomlinson.

## 2) *Euphorbia orthoclada* Baker ssp. *vepretorum* (Drake) Leandri (M.N.)

Cette sous-espèce a été observée en sous-bois sur les gneiss et sables du Domaine du Sud [cf. Antanimora, Massif de l'Angavo, Decary 4532 (P)].

Rappelons que la sous-espèce *orthoclada* vit dans les milieux ensoleillés; cette différence d'écologie est à mettre en relation avec les différences architecturales. Dans la sous-espèce héliophile, chaque article se dessèche, et meurt après la floraison; au contraire, dans la sous-espèce sciaphile, l'article ne meurt pas, car il est susceptible de produire un article relais, par le fonctionnement d'un méristème latéral situé au niveau du subverticille foliaire (fig. 2B).

Ce mécanisme, à rythme annuel, peut se répéter plusieurs années de suite, ce qui conduit à une structure articulée linéaire, dont l'allongement est indéfini. L'accroissement d'une telle structure se poursuit tant qu'il y a un support. La taille maxima rencontrée dans la nature est de plus de 4 m, comprenant 5 articles successifs.

Les articles de la base n'ayant pas trouvé de support sont décom-bants et donneront naissance à la saison des pluies suivante à des articles de remplacement.

Bien qu'équivalents, les articles ont donc deux comportements possibles :

— ceux qui ne trouvent pas de support ont une vie brève (1 an) et se ramifient à leur base. Ils forment une touffe dont l'architec-

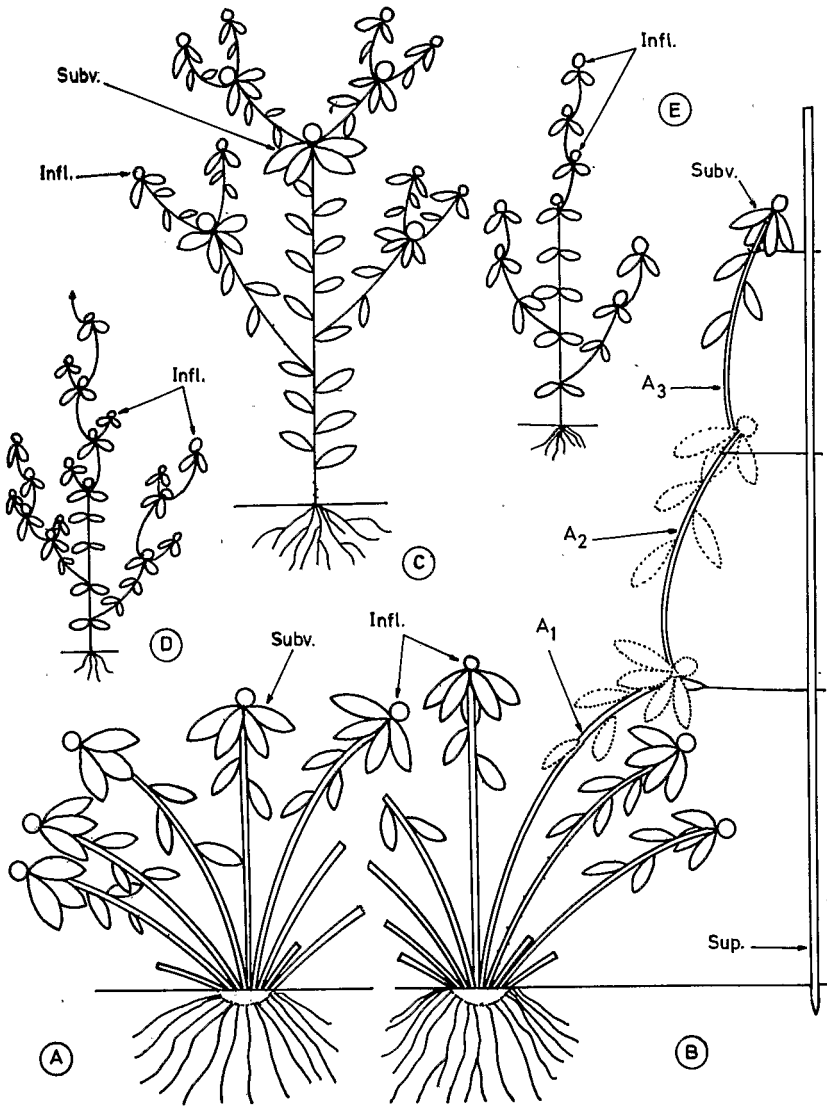


Fig. 2. — Modèle de Tomlinson. — A, *Euphorbia orthoclada* Bak. ssp. *orthoclada*; B, *E. orthoclada* ssp. *vepretorum* (Drake) Leandri : chez cette sous-espèce la présence d'un support (Sup.) permet l'apparition d'articles successifs, comme dans le modèle de Chamberlain. Modèle de Leeuwenberg. — C, *E. emirnensis* Bak.; D, *E. vezorum* Leandri; E, *E. pellegrini* Leandri. Infl. : inflorescence terminale; Subv. : subverticille de feuilles.



ture correspond au modèle de Tomlinson; comme nous l'avons vu pour la sous-espèce type;

— ceux qui trouvent un support, se ramifient juste sous l'inflorescence terminale, réalisant ainsi une structure sympodique, formée d'articles successifs monocarpiques, conforme au modèle de Chamberlain.

### 3) *Euphorbia emirnensis* Baker (M.N.)

C'est une herbe dressée de 40 à 60 cm de hauteur, qui a été observée dans les prairies de montagne de l'Ankaratra [cf. *Bosser* 8624 (P, TAN)], mais qui existe aussi dans l'Andringitra [cf. *Perrier de la Bathie* 9750 (P)].

Vers la fin de la croissance de l'axe primaire, les entre-nœuds diminuent et deviennent nuls. Les feuilles forment alors un subverticille qui précède le cyathium terminal (fig. 2C). De l'aisselle des feuilles du subverticille, les méristèmes fonctionnent et donnent une couronne de 4 à 8 axes secondaires, qui à leur tour différencieront un cyathium et donneront naissance aux axes III. Les feuilles des axes II et III ont la même forme que celles de l'axe I, mais elles sont plus petites. Il peut apparaître à la base et le long de l'axe primaire un certain nombre de rameaux II. La durée de vie d'une telle plante est d'un peu plus d'un an, car la germination a lieu pendant la saison des pluies et la plante meurt à la fin de la saison des pluies suivante.

Cette herbe présente une structure articulée tridimensionnelle conforme au modèle de Leeuwenberg.

*Variations* : *Euphorbia ensifolia* Baker croît aussi dans les prairies de montagne, mais les axes ne présentent, sous le cyathium terminal, que deux feuilles subopposées. L'axe primaire présente une base vivace susceptible de régénérer la plante chaque année.

*E. vezorum* Leandri, des dunes du bord de mer (Domaine du Sud Ouest) et *E. pellegrini* Leandri, des pelouses sur débris basaltiques (Domaine de l'Ouest) sont deux herbes à feuilles opposées. La première a été étudiée sur les dessins, descriptions et échantillons de Leandri (1947); la seconde d'après les récoltes de Morat [cf. 4560 (P, TAN)].

Sous le cyathium terminal on note seulement deux feuilles opposées; chez *E. vezorum*, la floraison apicale est accompagnée du

développement de deux articles relais (fig. 2D), tandis que chez *E. pellegrini* un seul relais se développe (fig. 2E).

Nous avons ici des systèmes articulés miniaturisés à l'extrême, les articles ne comprenant que les préfeuilles.

b. *Inflorescences axillaires*

1) *Euphorbia milii* Desm. var. *breoni* (Nois.) Ursch & Leandri (J.B.)

Cette espèce présente des axes dressés de 3 m de hauteur. Nous ne l'avons pas retrouvée dans la nature, bien que Rauh (1967) la signale dans les endroits rocaillieux aux environs d'Antsirabe (Domaine du Centre).

L'allongement annuel des axes est en moyenne de 7 cm. La ramification est basale, au niveau ou en dessous du sol (fig. 3A). L'ensemble peut former des touffes de plusieurs mètres de diamètre. Les axes présentent une croissance rythmique, en corrélation avec l'alternance des périodes chaudes et humides, puis froides et sèches. Cela se traduit par des différences de dimension des entrenœuds, des épines, des feuilles (marquées par les diamètres des cicatrices foliaires), ainsi que par la destinée des bourgeons axillaires, donnant des inflorescences durant toute l'année, à l'exception des périodes froides, où ils restent latents (fig. 3B). Ce sont ces bourgeons latents qui peuvent donner un axe de remplacement en cas de mort du méristème terminal. Les feuilles ont une vie d'environ 18 mois.

Ce mode de croissance correspond lui aussi au modèle de Tomlinson, qui se retrouve chez les espèces suivantes :

*Euphorbia fianarantsoae* Ursch & Leandri (J.B.), des endroits rocaillieux ensoleillés au Sud des Plateaux (Domaine du Centre);

*Euphorbia françoisii* Leandri (J.B.), des dunes sableuses à l'extrémité Sud du Domaine de l'Est.

*Variations* : Chez quelques autres espèces, les axes sont constitués d'une partie horizontale enterrée ou stolon, stérile et couverte de cataphylles, et d'une partie dressée, portant des feuilles assimilatrices et des inflorescences axillaires.

*Euphorbia cylindrifolia* Rauh & Marnier-Lapostolle ssp. *cylindrifolia* (J.B., M.N.), forme des touffes peu denses en sous-bois du bush

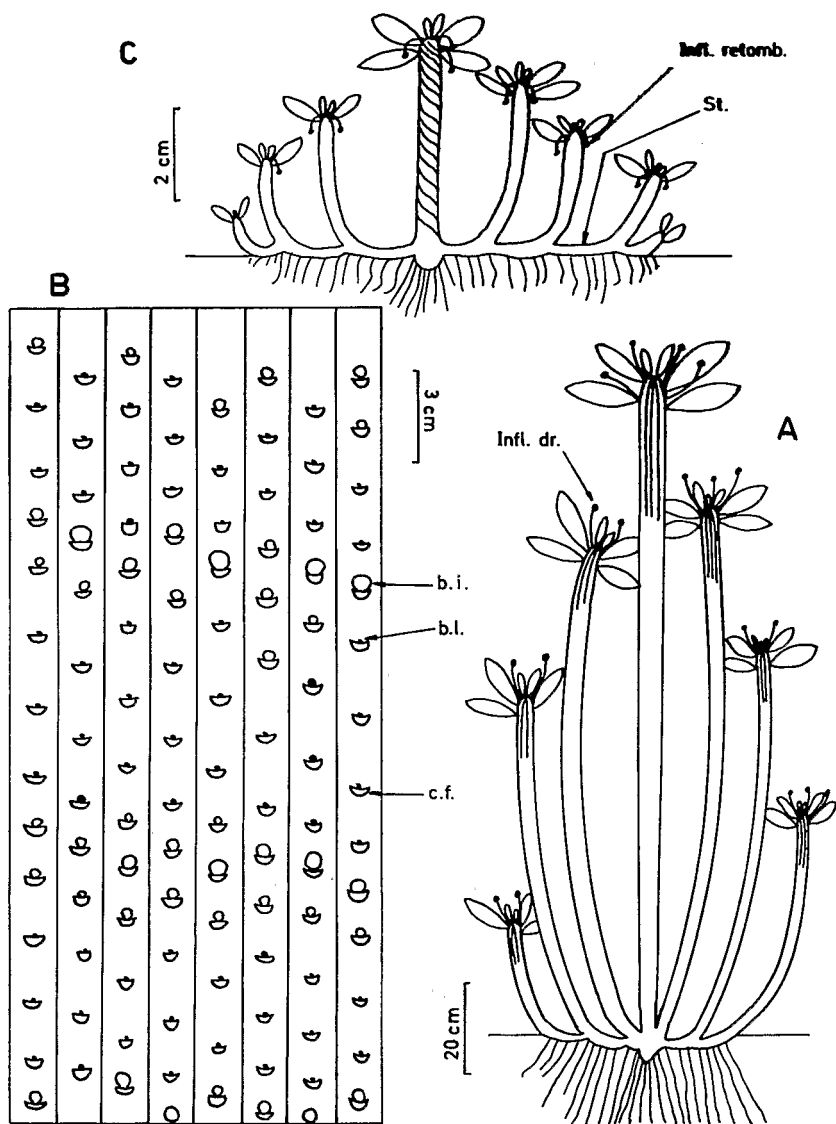


Fig. 3. — Modèle de Tomlinson. — *Euphorbia mili* Desm. var. *breoni* (Nois.) Ursch & Leandri : A, schéma du port de la plante; B, écorce de l'axe aplatie montrant la répartition des bourgeons latents (b.l.) et des bourgeons inflorescentiels (b.i.), phyllotaxie spiralée 3/8; noter la même alternance des entre-nœuds courts et des entre-nœuds longs. c.f. : cicatrice foliaire; Infl. dr. : inflorescence axillaire dressée. *Euphorbia decaryi* A. Guillaumin; C, port de la plante. Infl. retomb. : inflorescence axillaire retombante; St. : stolon.

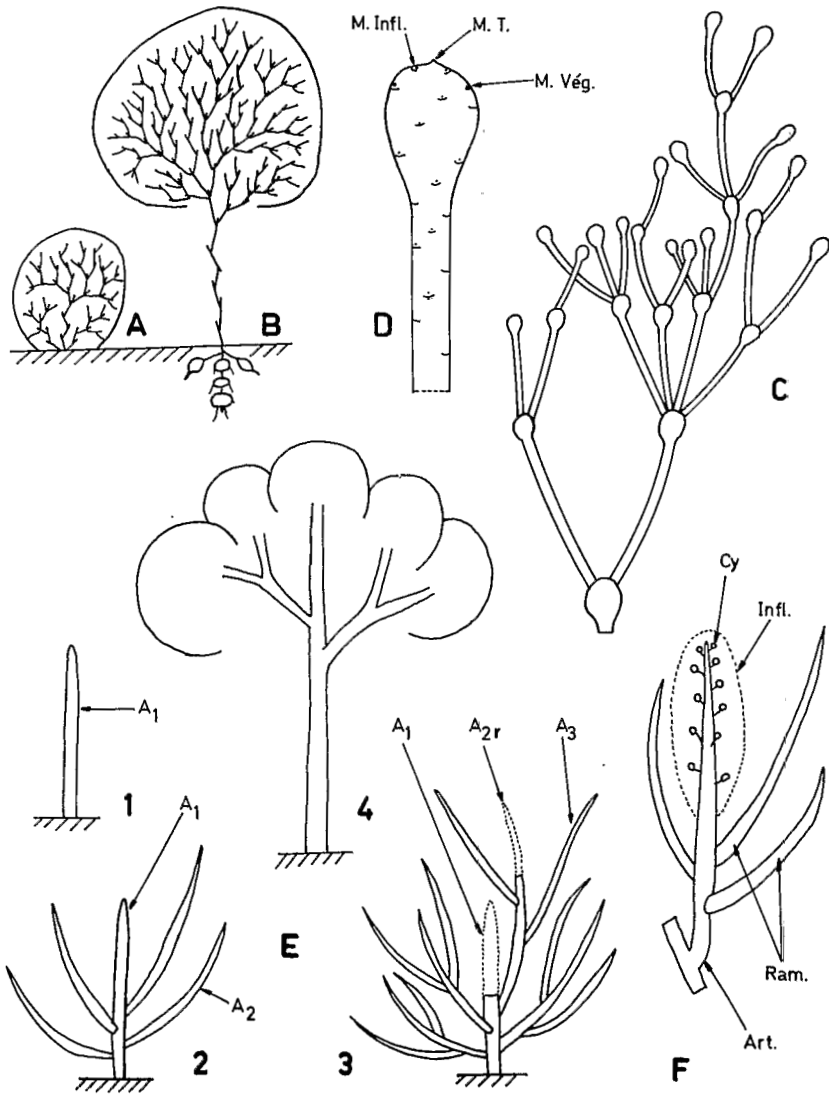


Fig. 4. — Modèle de Koriba. — *Euphorbia intisy* Drake : A, schéma d'une plante jeune avec des réitérations basales; B, plante adulte (pied de 3 m environ), le système racinaire est formé de grosses racines tubérisées, ainsi que d'un réseau de fines racines fasciculées; C, détail de la ramification; D, détail du sommet d'un article, la phyllotaxie est spiralee, d'indice  $2/5$ . M. Infl. : méristème inflorescentiel; M.T. : méristème terminal; M. Vég. : méristème végétatif qui donnera un article relais. *E. plagiantha* Drake : E, schéma de la croissance de la plante, 1, 2, 3, jeunes plantes, 4, pied adulte de 3 à 4 m; F, schéma de détail montrant la ramification basale et la position des cymes, la phyllotaxie est spiralee, d'indice  $2/5$ . Art. : article; A. r. : article secondaire assurant le relais dans la formation du tronc; Cy. : cymes axillaires; Infl. : inflorescence terminale constituée par la partie distale de l'article, portant les cymes axillaires; Ram. : ramifications basales.

xérophile du Sud [cf. Est Amboasary, *Friedmann & Cremers* 2351 (TAN)].

*Euphorbia decaryi* A. Guillaumin (J.B., M.N.), du bush xérophile du Domaine du Sud [cf. Nord Behara, *Friedmann & Cremers* 2353 (TAN)]. Les axes secondaires n'apparaissent plus dans le sol, mais à sa surface (fig. 3C). Ils seront d'abord couchés et enracinés, puis, à une certaine distance de l'axe émetteur ils se redressent. Les feuilles deviennent alors assimilatrices et l'axe est alors fertile.

## 2) *Euphorbia intisy* Drake (J.B., M.N.)

C'est une espèce atteignant 3 m de hauteur (fig. 4A, B), des terrains calcaires ou cristallins du Domaine du Sud [cf. Tsivory, *Friedmann* 1913 (TAN)].

Le premier article de cette plante sympodique se forme durant la période chaude et humide; le méristème terminal arrête ensuite tout fonctionnement pendant la saison sèche et ne le reprendra pas à la saison des pluies suivante. Les entre-nœuds diminuent de longueur au cours de la croissance de l'axe, jusqu'à devenir presque nuls dans la partie distale, qui grossit en forme de massue (fig. 4D), c'est à partir de la base du renflement que les méristèmes axillaires donneront les articles suivants (fig. 4C); l'un d'eux prendra secondairement la prépondérance sur les autres et constituera un article du tronc. Les autres se ramifieront plusieurs fois, puis seront caducs.

La floraison a lieu en fin de saison sèche à l'aisselle des dernières feuilles formées sur l'article, et elle entoure le méristème terminal qui ne reprendra jamais sa croissance.

Par sa structure sympodiale, par l'identité des articles lors de leur formation, l'un d'entre eux se différenciant ensuite en article de tronc, cette espèce rappelle le modèle de Koriba. Cependant, chez ce modèle, la floraison est terminale, ce qui n'est pas le cas ici, l'arrêt total du fonctionnement méristématique étant dû, vraisemblablement, au dessèchement lors de la saison sèche. Nous avons donc ici une variante du modèle de Koriba.

## 3) *Euphorbia plagiantha* Drake (J.B., M.N.)

C'est un petit arbre de 3 à 5 m de hauteur, que nous avons observé dans des terrains variés: gneiss, sable, appartenant au

Domaine du Sud [cf. Ambovombe, *Decary* 3760 (P, TAN); Item-polo, *Bosser* 14 409 (P, TAN)].

Le tronc est sympodique, formé d'une suite d'articles fusiformes, tous identiques morphologiquement et orthotropes. Il reste unique et grossit peu à peu chez les plantes jeunes (fig. 4E 1 à 3), mais chez les plantes de 2 à 3 m, de grosses branches apparaissent, ce qui signifie qu'il n'y a plus un relais unique, mais plusieurs (fig. 4E 4). De l'aisselle des feuilles, petites et rapidement caduques, naissent 3 à 6 rameaux dont la croissance s'effectuera durant la période chaude et humide. La ramification a lieu principalement dans la moitié basale de l'article, la moitié distale donnant des inflorescences latérales. Les articles mesurent de 25 à 40 cm et ont un diamètre de 5-10 mm. L'un d'entre eux assurera le relais dans la formation du tronc, les autres se ramifieront à leur tour, puis seront caducs.

La plante est donc constituée d'un tronc à structure sympodiale, chaque article étant issu de la moitié basale de l'article précédent et se différenciant secondairement en article de tronc. Les rameaux sympodiques, à ramification diffuse sont généralement issus de la base des articles du tronc.

Cette architecture peut être rapprochée du modèle de Koriba, si l'on considère la moitié distale de l'axe qui porte les inflorescences latérales comme formant une inflorescence terminale; dans l'état actuel de nos connaissances, ce rapprochement semble légitime (fig. 4F).

## 2. Axes végétatifs différenciés

### 1) *Euphorbia* sp. (J.B. n° 1298, originaire du Bemaraha) (J.B.)

Cette espèce est un arbre de 3 à 4 m de hauteur, abondant au Jardin Botanique de Tsimbazaza et qui s'y reproduit [cf. *Cremers* 2398 (P, TAN)]. Il a été signalé sur les dômes calcaires du Domaine de l'Ouest.

Le tronc est un monopode à croissance rythmique saisonnière, les entre-nœuds les plus longs se formant en période chaude et humide (fig. 5A). Les rameaux latéraux prennent naissance à l'aisselle des feuilles apparues au moment de la croissance lente de

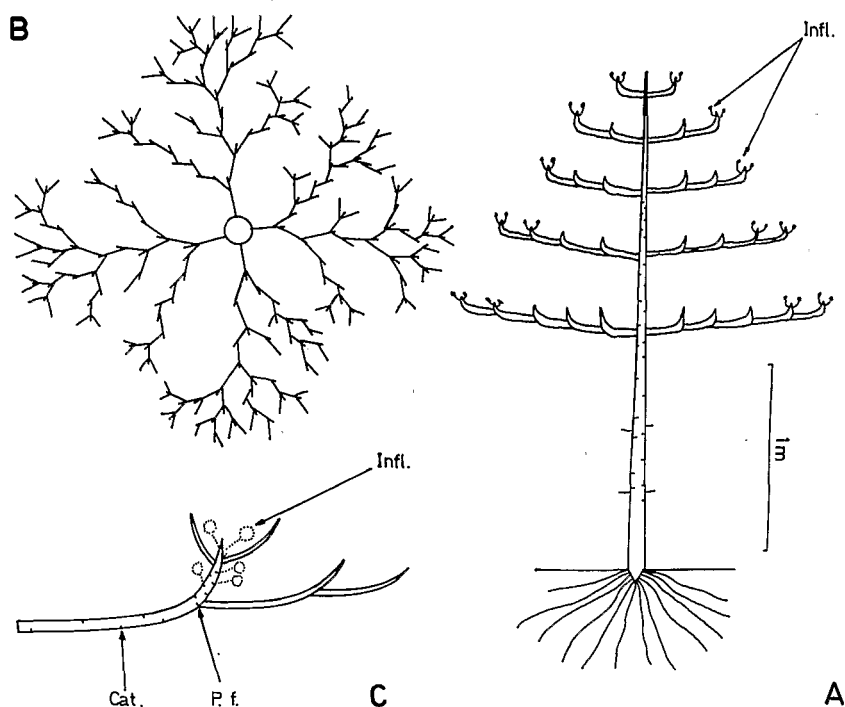


Fig. 5. — Modèle d'Aubréville. — *Euphorbia* sp. (originaire du Bemaraha) : A, schéma du port de la plante, la phyllotaxie est spiralee, d'indice 2/5; B, schéma d'un pseudoverticille de rameaux plagiotropes; C, schéma de quelques articles des axes plagiotropes. Cat. : cataphylles; Infl. : inflorescences; P.f. : partie feuillée.

l'axe primaire; ces rameaux sont des sympodes plagiotropes, constitués d'articles juxtaposés (fig. 5B). Chaque article est formé de deux parties, l'une basale, à croissance rapide, portant des cataphylles séparées par de longs entre-nœuds, l'autre distale, à croissance lente; sur cette dernière apparaissent deux sortes de feuilles, toutes séparées par des entre-nœuds courts : les premières petites et triangulaires, les secondes bien développées et assimilatrices. C'est le premier type de feuilles qui porte à son aisselle les inflorescences; la floraison a lieu au printemps austral, avant la feuillaison. Le deuxième type de feuilles porte à son aisselle 1 à 3 articles relais, les autres bourgeons restent latents.

Pendant quelques années, il peut y avoir une légère croissance des articles, si le rameau est vigoureux. Ces allongements annuels

sont peu importants (5-10 mm), les entre-nœuds étant extrêmement courts sur la partie distale redressée des articles.

Par son tronc monopodique à ramification rythmique, et ses branches plagiotropes par apposition, cet arbre est conforme au modèle d'Aubréville. On trouve ce même modèle chez un grand nombre d'espèces ligneuses d'Euphorbes malgaches, dont *E. hedyotoides* N.E.Br. (syn. : *E. decaryana* Croizat) (J.B.), qui est un buisson poussant dans le bush xérophile du Domaine du Sud [cf. Ambovombe, *Decary* 9289 (P); Anarafaly (Mandrare), *Bosser* 14 089 (P, TAN)]; Rauh (1961) donne une photo du système racinaire tubérisé de cette espèce. Nous l'avons étudiée dans le Jardin Botanique « Les Cèdres » à Saint Jean Cap Ferrat; nous réitérons nos remerciements à Monsieur Marnier-Lapostolle †, de nous avoir permis de travailler dans ses magnifiques collections.

## 2) *Euphorbia leucodendron* Drake (J.B., M.N.)

C'est un arbre de 7-8 m de hauteur dans son milieu optimum, constitué par des terrains sableux des Domaines du Sud et du Sud-Ouest. Cependant il pousse également sur les Plateaux [cf. Ambovombe, *Decary* 3043 (P, TAN)].

Le tronc est un monopode à croissance et à ramification rythmiques saisonnières (fig. 6A et B). C'est au printemps austral, lors de la reprise de la croissance, qu'a lieu la ramification, dont l'importance est variable suivant la vigueur du pied. Les rameaux sont des monopodes à croissance saisonnière; les étranglements marquent, sur ces rameaux, le moment de la croissance hivernale réduite (fig. 6C). Sur les pieds âgés, on remarque que les rameaux de la base ont cessé de croître, se sont desséchés et pendent le long du tronc. La floraison apparaît en position subapicale sur tous les rameaux, en fin de période hivernale; les inflorescences sont axillaires sur la partie rétrécie de l'axe qui a été formée durant la période sèche et froide.

Cette espèce présente donc des axes orthotropes tous morphologiquement identiques, ils ont un allongement saisonnier et des ramifications rythmiques. La floraison est latérale: ceci correspond au modèle de Rauh, qui semble être le modèle le plus fréquent chez les Euphorbes malgaches, et dont nous pouvons citer les exemples suivants :



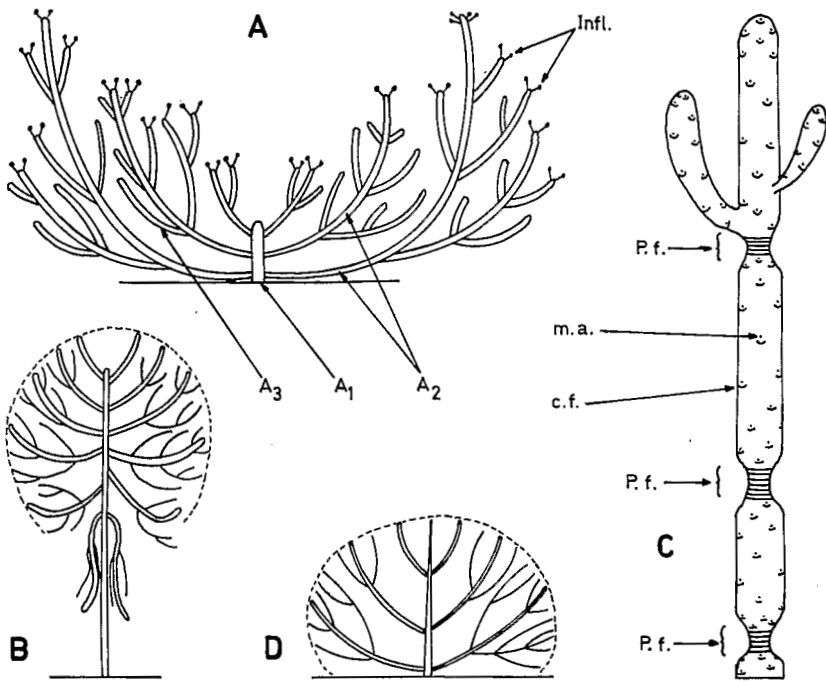


Fig. 6. — Modèle de Rauh. — *Euphorbia leucodendron* Drake : A, pied jeune en culture à Tananarive (1 m de hauteur, 2 m de diam.); B, port d'une plante âgée dans la nature, au Sud de Madagascar (3-4 m de hauteur); C, schéma d'une partie de l'axe montrant l'étranglement où a lieu la floraison, la phyllotaxie est spiralee, d'indice 2/5. c.f. : cicatrice foliaire : Infl. : inflorescence; m.a. : méristème axillaire; P.f. : partie florifère. *E. durani* Ursch & Leandri; D, schéma du port en boule de la plante (75-80 cm de haut, 120 cm de diam.).

*Euphorbia onoclada* Drake (J.B., M.N.), qui croît dans le bush xérophile du Domaine du Sud [cf. Tuléar, *Rakotozafy* 810 (TAN)]. Elle a été étudiée par Théodore (1969); c'est le premier auteur qui montre que la croissance rythmique existe chez les Euphorbes malgaches;

*Euphorbia durani* Ursch & Leandri (J.B., M.N.), arbrisseau hémisphérique (fig. 6D) des dalles rocheuses (Domaine des hautes montagnes). Le premier subverticille de rameaux est celui qui se développe le plus;

*Euphorbia guillauminiana* Boiteau;

*Euphorbia horombensis* Ursch & Leandri;

*Euphorbia razafinjohanii* Ursch & Leandri;

*Euphorbia pauliani* Ursch & Leandri;

*Euphorbia delphinensis* Ursch & Leandri;

*Euphorbia genoudiana* Ursch & Leandri.

*Variations* : *Euphorbia tirucalli* L. (J.B.) est un arbre de 8 à 10 m de haut conforme au modèle de Rauh, mais dont tous les rameaux sont recouverts d'axes courts à vie brève, sympodiques; la floraison est subterminale sur ces axes courts.

Il en est de même pour d'autres espèces, que nous avons étudiées en culture et dans la nature : *E. laro* Drake, *E. arahaka* Poisson ex Humbert & Leandri, *E. analalavensis* Leandri.

### 3) *Euphorbia stenoclada* Baillon (M.N.)

Cette espèce peut atteindre 4 à 5 m de hauteur, dans le milieu où elle atteint le plus grand développement, sur les terrains sableux et calcaires du bord de mer; on la retrouve aussi à l'intérieur (Domaine du Sud et du Sud-Ouest) [cf. Ambovombe, Decary 3014 (P, TAN); Betsioky, Cons. Rés. Nat. 4768 (TAN)]. L'appareil végétatif a été étudié par Thomasson (1972), à qui nous empruntons l'essentiel de la description ci-dessous (fig. 7).

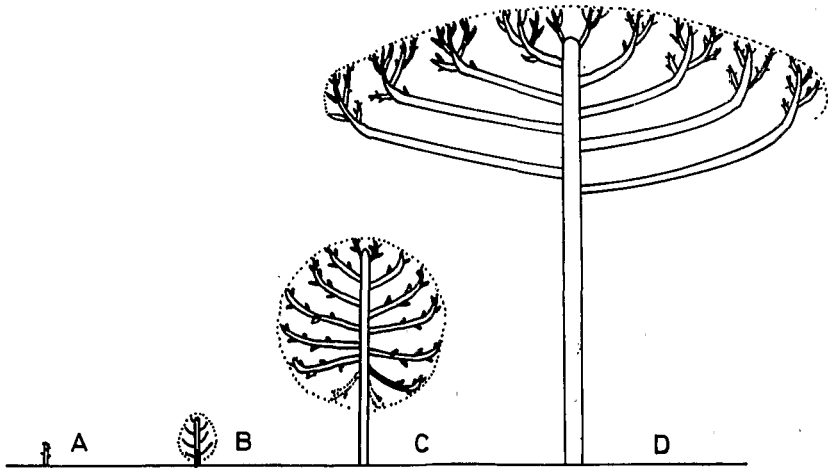


Fig. 7 — Modèle d'Attims. — *Euphorbia stenoclada* Baillon : A, B, C, D, schémas de la croissance de la plante (d'après Thomasson 1972).

Dans les stades jeunes, le tronc porte des «... axes secondaires épineux, plagiotropes et apparaissant régulièrement selon 3 hélices». A l'état adulte, c'est «... un petit arbre à port de « pin parasol » pouvant atteindre 4 à 5 m...», sur lequel « Seules persistent les ramifications latérales du tiers supérieur du tronc : leur partie proximale, plagiotrope, est d'autant plus développée qu'elles sont plus anciennes, leur partie distale étant orthotrope ». Les inflorescences sont «..., portées latéralement près de l'apex des rameaux terminaux».

Cet arbre présente un tronc et des axes à ramification continue, tous morphologiquement identiques; la floraison est latérale. Cette architecture est conforme au modèle d'Attimis. Il en est de même pour *E. ambatofinandrae* Leandri.

#### 4) *Euphorbia enterophora* Drake (J.B., M.N.)

C'est probablement la plus grande des Euphorbes malgaches. Elle peut atteindre 20 m de hauteur et adopte le port d'un pin parasol dans son milieu optimum, constitué par les sables du Sud-Ouest [cf. Zombitsy, *Cremers* 2857 (P, TAN)]; mais cette espèce croît aussi sur les dômes granitiques des Domaines du Sud, de l'Ouest et des Pentes Occidentales, où elle prend l'allure d'un arbuste [cf. Ambatofinandrahana, *Bosser* 17 247 (P, TAN); Nord Ihosy, *Cremers* 2809 (P, TAN); Tongobory, *Cremers* 2877 (P, TAN)].

L'axe primaire est un monopode à croissance rythmique qui présente des subverticilles de rameaux très proches les uns des autres (fig. 8A). Les axes secondaires sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie spiralee, recouverts d'axes florifères à section aplatie et à phyllotaxie distique (fig. 8B). Ces derniers sont placés d'une manière diffuse et ont une croissance limitée à un an, un allongement sympodique intervenant par la suite. La floraison a lieu à l'extrémité des rameaux aplatis, de part et d'autre du bourgeon terminal (fig. 8C). Après quelques années de croissance, ces rameaux florifères sont caducs.

A la germination on remarque que les jeunes plantes ont un axe primaire aplati à phyllotaxie distique, qui devient peu à peu cylindrique au cours de sa croissance et acquiert une phyllotaxie spiralee.

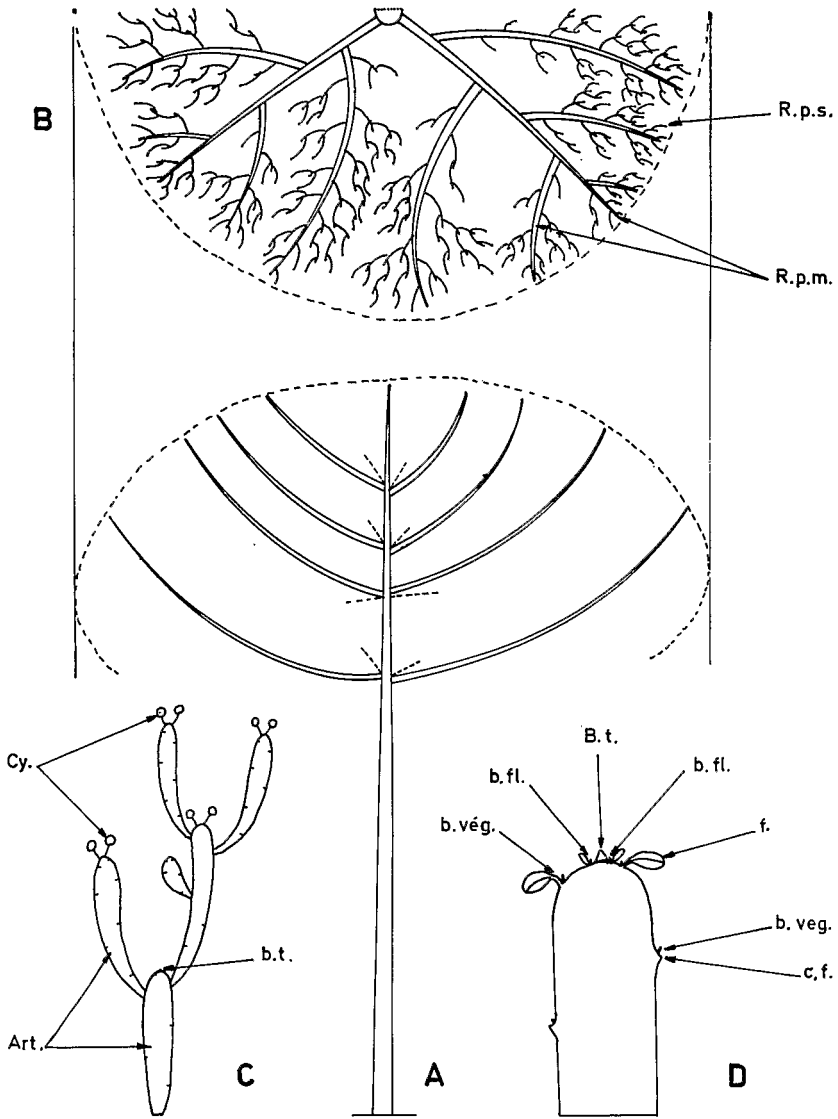


Fig. 8. — Modèle de Massart. — *Euphorbia enterophora* Drake : A, schéma général de la plante (pouvant atteindre une vingtaine de mètres); B, coupe transversale de la frondaison, la phyllotaxie du tronc et des axes II est spiralee, d'indice 2/5; C, schéma d'un sommet de rameau sympodique aplati, la phyllotaxie est ici distique; D, sommet d'un article du rameau plagiotrope aplati. Art. : article; b. fl. : bourgeon florifère; B.t. : bourgeon terminal; b.vég. : bourgeon végétatif; c.f. : cicatrice foliaire; Cy. : cyme; f. : feuille; R.p.m. : rameau plagiotrope monopodique et rond; R.p.s. : rameau plagiotrope sympodique et plat.

Cette similitude entre l'axe florifère et l'axe primaire traduit une disjonction entre la sexualité et la dédifférenciation végétative. Un exemple comparable a été décrit chez une Euphorbiacée américaine (Oldeman 1968).

*E. enterophora* est la seule présentant un tronc à croissance rythmique et des étages de rameaux plagiotropes. On peut rapprocher cette architecture du modèle de Massart.

Nous attirons l'attention sur les similitudes architecturales très étroites qui existent entre cette euphorbe et certaines espèces du genre *Araucaria* présentant des rameaux tertiaires florifères et caducs.

##### 5) *Euphorbia* sp. (J.B. n° 1300; origine inconnue) (J.B.)

C'est un arbuste de 60 cm de haut, en culture à un seul exemplaire au Jardin Botanique de Tananarive [cf. Jardin Botanique, *Cremers* 2399 (P, TAN)]. Cette espèce appartient à la section *Goniosstema* (Baillon 1860-1861) qui est répandue essentiellement à Madagascar, mais aussi en Afrique. Aucune espèce de cette section n'a, à notre connaissance, été introduite à Tsimbazaza, aussi pensons-nous qu'elle est bien d'origine malgache.

Le tronc est un monopode couvert de cataphylles, suivant une phyllotaxie spiralée (fig. 9A). La ramification a lieu d'une manière continue sur tout le tronc (fig. 9B). Les branches sont des sympodes plagiotropes à articles juxtaposés; au début de leur croissance elles ont une position plus ou moins verticale, mais peu à peu elles deviennent horizontales et avant leur élagage, elles sont légèrement retombantes. Chaque article comprend un entre-nœud basal très grand, puis des entre-nœuds distaux très courts; la partie distale de l'article est d'ailleurs redressée par rapport à la partie basale. Le nombre d'articles juxtaposés est au maximum de 4 sur la plante que nous avons en culture. Les branches sympodiques sont caduques au bout de 3 à 5 ans. C'est à l'aisselle des préfeuilles et de la f3 que prendront naissance 1 à 3 articles qui assureront le relais. Cependant la croissance de chaque article peut se poursuivre pendant 1 à 3 ans (fig. 9C). Pour chaque accroissement les premières feuilles sont petites, elles ont été formées l'année précédente et ont vu leur développement bloqué au moment de la mauvaise saison; ce sont elles, qui pourront éventuellement axiller des articles relais.

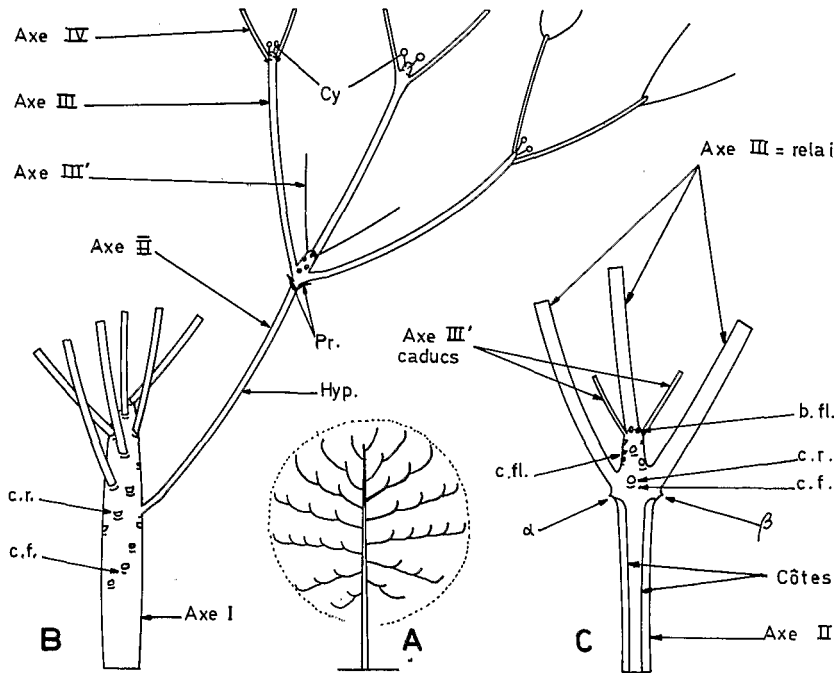


Fig. 9. — Modèle théorique I. — *Euphorbia* sp.: A, physionomie générale de la plante; B, schéma de la ramification; C, schéma de l'extrémité d'un article. b.fl.: bourgeon florifère; c.f.: cicatrice foliaire; c.fl.: cicatrice des inflorescences; c.r.: cicatrice d'un rameau végétatif; Cy.: cyathium; Hyp.: hypoprophylle; Pr.: pré-feuille.

Les bourgeons à l'aisselle des feuilles assimilatrices restent latents 1 an, puis se développent en inflorescence. La floraison dure 1 mois environ, entre août et novembre suivant la longueur de la période hivernale.

Par son tronc monopodique à ramification continue et ses branches plagiotropes par apposition, cette espèce semble conforme au modèle théorique I (Hallé & Oldeman 1970). Cependant, ces observations portant sur un exemplaire unique, aucune conclusion définitive ne peut être tirée.

#### 6) *Euphorbia prostrata* Aiton (J.B., M.N.)

Cette plante est une herbe rudérale poussant dans les endroits sableux de tous les domaines, sauf peut-être celui des Hautes Montagnes [cf. Tananarive, *Bosser* 13 090 (P, TAN)].

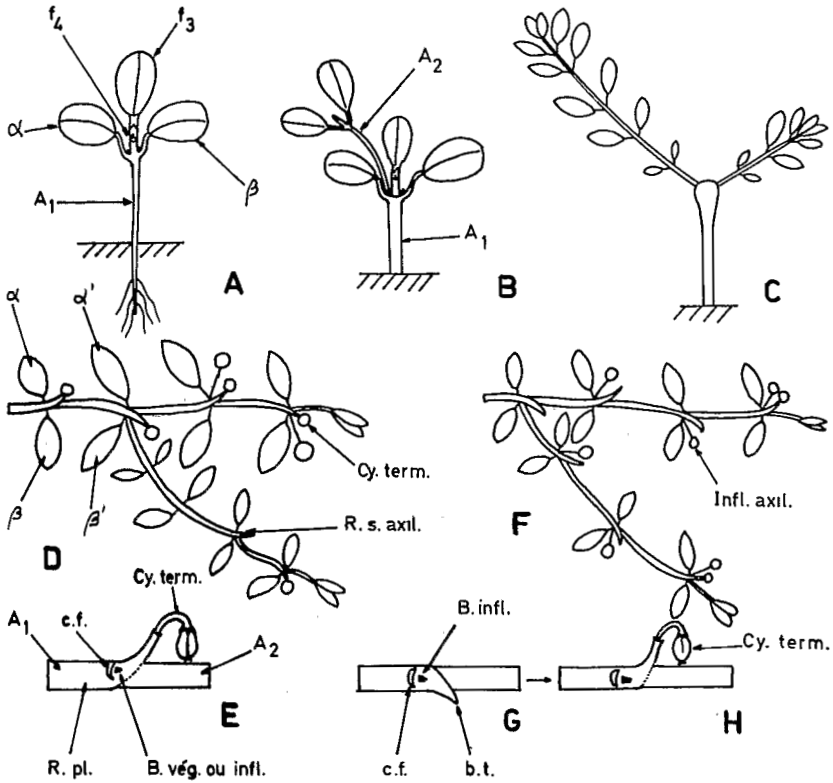


Fig. 10. — *Euphorbia prostrata* Aiton : A, B, C, schéma de la croissance de la plante; D, schéma d'un rameau plagiotrope sympodique; E, schéma d'un nœud. *E. hirta* L. : F, schéma d'un ramau plagiotrope sympodique; G, schéma d'un nœud en début de croissance de l'axe; H, schéma d'un nœud en période de floraison. B.infl. : bourgeon inflorescentiel; B.vég. : bourgeon végétatif; c.f. : cicatrice foliaire; b.t. : bourgeon terminal se parenchymatisant en début de croissance de l'axe sympodique; Cy. term. : cyathium terminal; Infl. axil. : inflorescence axillaire; R.pl. : rameau plagiotrope sympodique; R.s. axil. : rameau sympodique axillaire.

L'axe primaire est orthotrope, très court (3-4 mm de hauteur) et ne porte que les cotylédons; le méristème apical, après avoir édifié ces quatre feuilles, se parenchymatise et cesse de fonctionner. L'axe se renfle en massue à la suite de cette parenchymatisation de l'apex (fig. 10A). De l'aisselle des cotylédons d'abord, puis des feuilles, vont croître des rameaux plagiotropes sympodiques, grêles et couchés sur le sol. Les articles constituant ces sympodes ne portent que des préfeuilles, exception faite des premiers articles de chaque rameau qui présentent 2 à 3 paires de feuilles (fig. 10B, C

et D). Dans les jeunes stades, le méristème apical des articles arrête de fonctionner après la formation des préfeuilles, mais, lors de la maturité sexuelle, il se différencie en un cyathium qui est repoussé vers le haut par la croissance de l'article relais (fig. 10E). Les méristèmes se trouvant à l'aisselle des préfeuilles fonctionnent et donnent, soit un article relais, soit une cyme; il arrive aussi que les deux méristèmes donnent des relais.

La floraison a donc lieu en deux endroits, en position terminale par différenciation de l'apex de l'article, et à l'aisselle de l'une des préfeuilles.

Cette architecture d'herbe ne peut être homologuée à aucune architecture arborescente connue. Une forme analogue existe chez *E. hirta* L. (fig. 10F, G, H).

## CONCLUSION

Parmi les quelques cent cinquante espèces et variétés répertoriées à Madagascar, cinquante environ ont été analysées au point de vue architectural. Les plantes épineuses et les plantes charnues ont été plus particulièrement étudiées et ont révélé l'existence de six modèles. Les arbres non charnus à feuillage caduc, bien que nombreux, n'ont présenté qu'un seul modèle.

Hallé & Oldeman (1970) ont décrit 25 modèles d'architecture chez les arbres tropicaux. Les Euphorbiacées sont considérées par Hallé (1971) comme une famille riche en architecture avec 14 modèles. Les seules espèces malgaches du genre *Euphorbia* présentent actuellement 11 modèles, dont 4 n'avaient pas encore été rencontrés dans la famille. C'est le genre le plus polymorphe actuellement connu; il n'est d'ailleurs pas exclu que l'on trouve dans la nature d'autres modèles.

La présence de 11 modèles chez les espèces malgaches du genre *Euphorbia* confirme le polymorphisme architectural qu'acquièrent certains genres en situation insulaire: chez les *Aeonium* (Crassulacées) des Iles Canaries, Lems (1960) met en évidence au moins trois modèles architecturaux.

De la même façon, Guillaumet (1973) montre la présence de 4 modèles distincts chez les espèces malgaches du genre *Pandanus*.



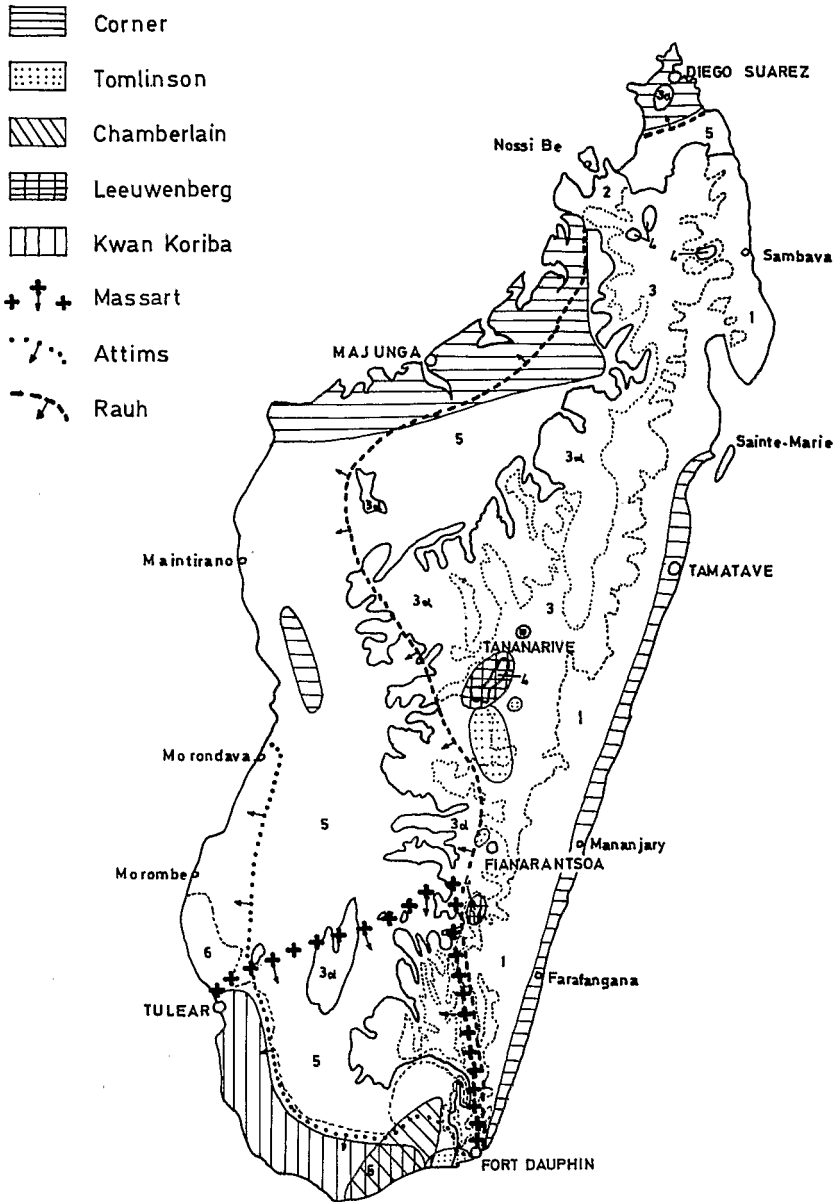


Fig. 11. — Carte de répartition des différents modèles d'architecture, excepté le théorique I, d'origine inconnue et celui d'Aubréville répandu à peu près dans toute l'île. Territoires phytogéographiques d'après H. Humbert (1955): 1, Domaine de l'Est; 2, Domaine du Sambirano; 3, Domaine du Centre; 3<sub>a</sub>, Pentcs Occidentales; 4, Domaine des Hautes Montagnes; 5, Domaine de l'Ouest; 6, Domaine du Sud.

L'apparition d'architectures diverses au sein d'un genre serait ainsi à considérer comme un mécanisme original de la spéciation en milieu insulaire.

Nous avons ébauché une carte de répartition des modèles architecturaux (fig. 11), inventoriés dans le genre *Euphorbia* à Madagascar; l'aire de répartition des espèces étant encore mal connue, et un tiers seulement des espèces ayant été observé, les limites ne sont données qu'en fonction des connaissances actuelles sur ce genre. Bien que très imparfaite cette carte montre que les zones Sud et Sud-Ouest de l'île présentent la plus grande diversification des modèles d'architecture; ils sont tous représentés dans ces zones à l'exception du modèle de Corner qui occupe les côtes Ouest, Nord et Est. Par ailleurs les zones Sud et Sud-Ouest sont aussi celles qui comportent le plus grand nombre d'espèces.

Un certain nombre d'hybrides interspécifiques ont été rencontrés et décrits par Ursch & Leandri (1954), malheureusement la parenté n'en est pas connue avec certitude. Il serait intéressant d'effectuer des croisements entre des modèles et d'analyser la descendance; ceci nous permettrait peut-être de connaître le mécanisme de l'hérédité des caractères architecturaux. Les Euphorbes malgaches constituent, semble-t-il, un matériel de choix pour une telle étude.

#### TRAVAUX CITÉS

- Baillon, H.** (1860-1861) *Species Euphorbiacearum*. A. Euphorbiacées africaines, II<sup>e</sup> partie. *Adansonia* 1 : 139-173.  
— (1886-1887) Liste des plantes de Madagascar. *Bull. Soc. Linn. Paris* 1 : 614-616, 623-624, 671-672.
- Costantin, J. & Gallaud, J.** (1905a) Note sur quelques Euphorbes nouvelles ou peu connues de la région du Sud-Ouest de Madagascar, rapportées par M. Geay. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* 11 : 345-354.  
— (1905b) Nouveau groupe du genre *Euphorbia* habitant Madagascar. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, ser. 9, 2 : 287-312.
- Croizat, L.** (1965 & 1972) An introduction to the subgeneric classification of *Euphorbia* L., with stress on the South African and Malagasy species. *Webbia* 20 : 573-706; 27 : 1-221.  
— (1966 & 1967) Les épines des Euphorbes. *Cactus* 87 : 16-20; 88 : 33-37.
- Denis, M.** (1921) Les Euphorbiées des Iles australes d'Afrique. Imprimerie Nemourienne.
- Drake del Castillo, E.** (1899) Note sur quelques plantes de la région du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* 5 : 305-309.  
— (1903) Notes sur les plantes recueillies par M. Guillaume Grandidier dans le Sud de Madagascar, en 1898 et 1901. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* 9 : 35.

- Guillaumet, J.-L.** (1973) Formes et développement des «*Pandanus*» malgaches. *Webbia* 28 : 495-519.
- Hallé, F.** (1971) Architecture and growth of tropical trees, exemplified by the *Euphorbiaceae*. *Biotropica* 3 : 56-62.
- Hallé, F. & Oldeman, R.A.A.** (1970) Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie 6 : 178 p., 77 fig. Paris, Masson & Cie.
- Leandri, J.** (1947) Contribution à l'étude des Euphorbiacées de Madagascar. XI. Euphorbes de la section *Anisophyllum*. *Not. Syst.* 13 : 110-118.
- (1952 & 1953) Les Euphorbes épineuses et coralliformes de Madagascar. *Cactus* 32 : 39-44, 33 : 95-100, 34 : 109-114, 35 : 141-146.
- (1962) Notes sur les Euphorbiacées malgaches. II. *Euphorbia decariana* L. Croizat synonyme de *E. hedyotoïdes* N.E.Br. *Adansonia*, ser. 2, 2 : 220-223.
- (1962) Notes systématiques, phénologiques et autoécologiques sur l'*Euphorbia orthoclada* Bak. *Adansonia*, ser. 2, 2 : 117-121.
- (1966) Observations sur l'*Euphorbia oncoclada* Drake et sur quelques euphorbes coralliformes malgaches. *Adansonia*, ser. 2, 6 : 331-349.
- Lems, K.** (1960) Botanical notes on the Canary Islands. II. The evolution of plant forms in the islands : *Aeonium*. *Journ. Ecol.* 41 : 1-17.
- Mangenot, G.** (1969) Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea* 24 : 279-294.
- Oldeman, R.A.A.** (1968) Une disjonction entre la sexualité et la dédifférenciation végétative chez le *Mabea piriri* Aubl. (*Euphorbiaceae*). *C.R. Acad. Sci., Paris* 267 : 1358-1360.
- Prevost, M.-F.** (1968) Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mém.* 1966 [Coll. physiol. arbre] : 23-36.
- Rauh, W.** (1961, 1962, 1967) Bemerkenswerte Sukkulente aus Madagascar. *Kakt. and. Sukk.* 12 : 146-148, 172-179 (1961), 13 : 2-3, 18-21, 34-35, 74-75 (1962), 18 : 13-15 (1967).
- Théodore, G.** (1969) Remarques sur la croissance de l'*Euphorbia oncoclada* Drake. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 116 : 39-48.
- Thomasson, G.** (1972) Remarques sur l'*E. stenoclada* Baill. *Adansonia*, ser. 2, 12 : 452-461.
- Ursch, E. & Leandri, J.** (1954) Les Euphorbes malgaches épineuses et charnues du Jardin botanique de Tsimbázaza. *Mém. Inst. Sci. Madag.*, ser. B, 5 : 109-185.

G. CREMERS

**Architecture végétative  
de quelques espèces malgaches  
du genre *Euphorbia* L.**

Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. / Bull. Nat. Plantentuin Belg.

vol 47<sup>no</sup>(1/2) — 55-81 — 30-6-1977

7 NOV. 1977  
O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

no<sup>B</sup> 8856 B. B. V. ex 1