



Fig. 1. — Localisation à Madagascar du Domaine phytogéographique du Sud.

C'est avec l'œil du morphologiste ou celui de l'écologiste qu'on peut tenter de définir les types structuraux liés à un milieu donné (cf. LEBRUN, 1966, p. 165). Toutefois, ces deux façons d'aborder le problème ne nous semblent pas fondamentalement différentes, la relation milieu/structures apparaissant comme symétrique en première approximation, et si c'est un système avant tout physionomique que nous proposons, sa signification écologique est réelle ainsi que l'attestent nos observations antérieures (M. THOMASSON, 1971, 1972a, 1972c, 1974, 1977).

Avant d'établir un système, il convient de bien « peser » chaque caractère en fonction de sa signification biologique (cf. à ce sujet SAUVAGE, 1966), et c'est ainsi par exemple que nous avons abandonné la distinction entre rameaux monopodiaux et rameaux sympodiaux (voir M. THOMASSON, 1972b). Il faut aussi s'efforcer de hiérarchiser les caractères, certains ayant une valeur écologique majeure, d'autres au contraire, subordonnés aux précédents, n'ayant guère

qu'un sens morphologique. Ceci nous a conduit à éliminer la distinction entre végétaux à tronc différencié unique et végétaux multicaules, sans tronc différencié (M. THOMASSON, 1977), cette subdivision faisant double emploi avec deux autres critères biologiquement plus importants, dimensions foliaires et densité de ramification des rameaux. Ne pas multiplier à l'extrême les types structuraux, tout en traduisant la diversité des solutions adoptées par la nature, tel a été notre principal souci.

Comme préalable à l'exposé de notre système, il nous paraît utile de récapituler les caractéristiques essentielles qui font l'originalité de la végétation du Sud malgache.

LES PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

La première évidence qui s'impose à l'observateur est le caractère foncièrement vivace des constituants de la végétation : les thérophytes sont rares et leur existence est très fugace. Ils correspondent à la notion d'éphémérophytes et ne se rencontrent que dans les parties éclaircies de la végétation (layons, clairières) où ils peuvent former un tapis clairsemé (*Cleome tenella* L., *Chloris boivinii* A. Camus, *Eragrostis capuronii* A. Camus, *E. chabouisii* Bosser,).

Si l'essentiel de la végétation est constitué d'espèces vivaces, certains types biologiques y sont très mal représentés :

— Les géophytes bulbeux sont peu nombreux. Une espèce assez fréquente est le *Dipcadi hyacinthoides* Bak., poussant sur des dunes de sables jaunes, parfois relativement abondante dans les zones où la végétation est ouverte, mais la durée d'existence de ses parties aériennes est brève. On peut également citer, beaucoup moins fréquents, le *Crinum firmifolium* Bak. var. *xerophilum* H. Perr. sur sols calcimorphes, et le *Gloriosa virescens* Lindl. sur sols rubéfiés décalcifiés.

— Les épiphytes phanérogamiques sont exceptionnels et nous n'en avons vu que dans la forêt à *Didierea madagascariensis* Baillon développée sur sables roux au nord de Tuléar (*Aerangis decaryana* H. Perr. ainsi qu'une autre espèce d'Orchidées de dimensions très réduites). Par contre, des lichens fruticuleux (*Roccella spp.*) peuvent exister, parfois relativement abondants à proximité du littoral. Nous avons également vu une Usnée dans les fourrés à *Alluaudia spp.* au sud d'Ampanihy. Nous ne considérons pas ici comme épiphytes les Vanilles aphylls lianescentes qui, dans les stades âgés, ont les parties basales de la tige qui se dessèchent et finissent par disparaître.

— Les hémicryptophytes sont également de peu d'importance et ne jouent pratiquement aucun rôle dans le paysage végétal.

— Les lianes par contre sont beaucoup mieux représentées (15 à 25 % du spectre biologique brut selon les groupements végétaux). Elles sont morphologiquement variées, avec des types herbacés comme le *Dioscorea fandra* H. Perr. (qui est une géophyte) et surtout ligneux, crassulescents ou non, aphylls ou feuillés.

— Chamaephytes et surtout phanérophytes sont, en définitive, les éléments dominants de la végétation (ils représentent 60 à 70 % du spectre biologique brut selon les groupements végétaux), avec une remarquable gamme de formes qui, chacune, représente un aspect de l'« adaptation » au xérophytisme.

PARTICULARITÉS RAMÉALES

RAMIFICATION.

Ce qui frappe avant tout est l'extrême abondance de la ramification chez un grand nombre d'espèces (M. THOMASSON, 1974).

La fréquence des rameaux courts ou de structures analogues est tout à fait remarquable (M. THOMASSON, 1974); par structures analogues, nous entendons les rameaux à croissance lente et susceptibles de se ramifier (*Holmskioldia microphylla* Mold.) et les extrémités à entrenœuds courts des articles sympodiaux de certains *Terminalia*.

Remarquable également est la fréquence des rameaux divariqués (M. THOMASSON, 1974), le zig-zag pouvant être d'origine monopodiale (*Commiphora monstrosa* (H. Perr.) R. Cap., *Decarya madagascariensis* Choux) ou sympodiale (*Terminalia divaricata* H. Perr., certains *Croton*). Parfois, la ramification se fait à 90° et ceci confère à la plante une physionomie très particulière. Ce phénomène intervient non seulement chez des lianes (*Helinus ovatus* E. Mey., *Loeseneriella rubiginosa* (H. Perr.) N. Hallé, *Reissantia angustipetala* (H. Perr.) N. Hallé¹) mais aussi chez des ligneux érigés (*Capuronia madagascariensis* Lourt., *Clerodendrum globosum* Mold., *Terminalia ulexoides* H. Perr., ...). Les espèces à rameaux divariqués représentent 16 % de l'échantillon de flore qui a servi de base à l'élaboration de ce travail (soit une trentaine d'espèces) et ce chiffre est d'autant plus remarquable que WENT (1971) signale le rameau divariqué comme une particularité néo-zélandaise, allant même jusqu'à affirmer : « ... the divaricate shrub ... does not occur anywhere else... » (p. 202). On peut par ailleurs noter l'absence d'affinités systématiques entre les espèces divariquées malgaches et néo-zélandaises.

CRASSULESCENCE.

Un certain nombre d'espèces présentent des axes crassulescents à des degrés divers. Même si ces espèces ne sont pas numériquement nombreuses, la place qu'elles tiennent dans la végétation est parfois importante (Euphorbes coralliformes) et confère au peuplement végétal une physionomie bien particulière.

Cette crassulescence peut n'affecter que le rameau, mais elle peut aussi s'étendre au tronc : espèces pachycaules. Toutes les plantes pachycaules ne sont pas crassulescentes, certaines espèces à tronc renflé étant fortement lignifiées (cf. KERAUDREN, 1966, p. 161). Nous n'avons pas jugé nécessaire de distinguer ici les pachycaules charnus des pachycaules ligneux.

SPINESCENCE.

La présence d'aiguillons reste un phénomène rare (*Zanthoxylum decaryi* H. Perr.) mais plusieurs espèces différencient des épines raméales. Généralement, il s'agit de rameaux courts transformés (*Lycium tenue* Willd.), mais parfois c'est l'extrémité d'un article sympodial qui se transforme en épine (*Terminalia ulexoides* H. Perr.). Des épines à valeur raméale existent chez certains Pachypodes (cf. *infra*).

1. Ces deux dernières espèces étaient anciennement rangées dans le genre *Hippocratea*; voir à ce sujet HALLÉ (1978).

PARTICULARITÉS FOLIAIRES

Les espèces à feuilles persistantes sont assez peu fréquentes; il s'agit soit d'espèces à feuilles charnues (*Aloe spp.*, *Kalanchoe spp.*, *Alluaudia comosa* Drake, ...), soit de plantes à feuilles plus ou moins coriaces (*Ficus pyrifolia* Lam. var. *meridionalis* H. Perr.) montrant parfois une nette tendance à la sclérophyllie (*Erythroxylum retusum* Baillon ex O. E. Schulz, *Tarenna spp.*).

La caducité foliaire est donc un phénomène général, mais qui s'exprime de façons fort diverses d'une espèce à l'autre, et on trouve tous les intermédiaires depuis des plantes à feuillage semi-persistant, coriace (*Comoranthus minor* H. Perr.), souvent très réduit (*Diospyros spp.*), jusqu'à des plantes à feuillage caduc dès que le manque d'eau commence à se faire sentir (*Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr.), les feuilles dans ce dernier cas étant généralement beaucoup plus grandes et de consistance molle.

Rappelons un cas très remarquable de caducité foliaire qui s'observe chez deux espèces de Capparidacées, le *Maerua filiformis* Drake et le *Thylachium pouponii* Aubrév. & Pellegr. : une zone d'abscission se différencie précocement au sommet du pétiole; le limbe est donc caduc et les pétioles, persistants, assurent seuls la fonction chlorophyllienne dans la suite du cycle végétatif. Il est intéressant de noter que les limbes du *Maerua filiformis*, apparemment dépourvus de tout dispositif de résistance à la sécheresse, sont beaucoup plus éphémères que ceux du *Thylachium pouponii*, plus ou moins charnus et coriaces.

DIMENSIONS.

La tendance générale est à la réduction des dimensions foliaires et la classe des nanophylles (au sens de RAUNKIAER, 1934) est nettement dominante dans la végétation (M. THOMASSON, 1971, 1974). Cette réduction de la feuille apparaît liée au port de la plante — arbustif ou buissonnant (M. THOMASSON, 1977) — et surtout à la densité de ramification (M. THOMASSON, 1974). Une corrélation semble exister entre les dimensions foliaires et la façon dont les feuilles se localisent sur le rameau, les feuilles les plus grandes étant bien souvent groupées en bouquets à l'extrémité des rameaux (*Erythrophysa aesculina* Baillon, *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., ...), les plus petites étant portées par des rameaux courts (*Diospyros spp.*, *Commiphora monstrosa* (H. Perr.) R. Cap.) ou des structures analogues (*Terminalia cyanocarpa* R. Cap., *T. divaricata* H. Perr., ...). Voir à ce sujet M. THOMASSON (1974).

Le cas très particulier du *Dicoma grandidieri* (Drake) H. Humb. vaut d'être rappelé : ses feuilles, très réduites et aciculaires, sont étroitement imbriquées sur les axes ce qui confère à la plante un port éricoïde tout à fait exceptionnel dans la végétation du Sud malgache.

APHYLLIE.

L'aphyllie n'est pas rare dans la végétation du Sud malgache et peut, en première approximation, être considérée comme un cas d'extrême réduction de la feuille. Toutefois, un

examen détaillé de quelques espèces « aphyllées » montre que ce phénomène relève de trois processus différents :

— Espèces ne différenciant jamais de limbe (*Decarya madagascariensis* Choux, *Euphorbia stenoclada* Baillon¹).

— Espèces à feuilles très réduites, écailleuses et non chlorophylliennes (*Maerua nuda* Scott Elliot, *Henonia scoparia* Moq., *Plumbago aphylla* Boj.).

— Espèces différenciant des limbes chlorophylliens, très réduits et très rapidement caducs (diverses espèces de *Cynanchum* et de *Decanema*, la majorité des Euphorbes coralliformes), parfois mieux développés (*Vanilla* sp. où le limbe, charnu, n'est pas immédiatement caduc et se dessèche sur l'axe).

Ce dernier cas pose le problème de la délimitation précise entre espèces aphyllées et espèces feuillées : doit-on ranger des plantes comme *Euphorbia orthoclada* Bak. ou *Notonia madagascariensis* H. Humb., qui peuvent conserver leurs feuilles assez longtemps, parmi les espèces feuillées ? Nous préférons les considérer comme un cas particulier d'aphyllie car l'essentiel de la fonction chlorophyllienne est ici assurée par la tige et la durée de vie de la feuille reste brève en regard de la durée du cycle de vie active de la plante.

CRASSULESCENCE.

Nombre d'espèces montrent une tendance à la crassulescence foliaire (*Boscia longifolia* Hadj-Moust.); toutefois, les feuilles véritablement charnues ne se rencontrent que chez un petit nombre d'espèces, mais celles-ci sont parfois spectaculaires (*Aloe* spp., *Xerosicyos danguyi* H. Humb., *Kalanchoe grandidieri* Baillon, *K. beharensis* Drake). La présence très fréquente d'un indumentum dense sur la feuille du *Kalanchoe beharensis* mérite d'être rappelée : c'est, à notre connaissance, la seule espèce crassifoliée du Sud malgache à présenter ce phénomène.

SPINESCENCE.

La transformation de tout ou partie de la feuille en épine s'observe chez un certain nombre d'espèces : chez les Didiéracées, ce sont la ou les premières feuilles des rameaux courts qui se transforment en épine ; chez les Légumineuses (*Mimosa delicatula* Baillon) ce sont les stipules qui peuvent se transformer en épines (celles-ci étant alors géminées) ; d'autres espèces de Mimosées ont des épines par trois axillant un rameau court (la feuille et les stipules sont ici transformées) ; des épines stipulaires se rencontrent également chez les Euphorbes du groupe *millii* Desmoul. (par exemple *E. millii* var. *tulearensis* Ursch & Léandri) et chez *Pachypodium rutenbergianum* Vatke² ; d'autres plantes différencient des dents épineuses sur la marge du limbe (*Aloe divaricata* Berger, *Blepharis calcitrata* Benoist : cette dernière espèce, dont R. BENOIST a reconnu plusieurs variétés, présente d'importantes variations de la spinescence en rapport semble-t-il avec l'aridité du milieu de végétation, les formes les plus épineuses se rencontrant dans les milieux les plus arides).

1. Il est à noter que « ... au niveau végétatif (il existe des feuilles) pouvant se développer dans des conditions exceptionnelles d'humidité atmosphérique » (G. TOMASSON, 1972).

2. Chez *Pachypodium geayi* Cost. & Bois et *P. lamerei* Drake, les épines sont groupées par trois : les deux latérales sont considérées comme ayant une valeur stipulaire, la centrale correspondant à un rameau court modifié (voir UHLARZ, 1975).

ÉPIDERMES

STOMATES.

Les observations que nous avons pu faire montrent que la présence de stomates sur les deux faces du limbe est en relation avec l'aridité; bien plus, pour un milieu donné, ce caractère est plus fréquent chez les espèces présentant certaines structures adaptatives à la sécheresse (feuilles de dimensions réduites, présence de rameaux courts par exemple).

CIRE.

De très nombreuses espèces ont leurs épidermes imperméabilisés par une importante couche cireuse, et ceci se traduit par une teinte vert glauque, voire grisâtre, de la végétation.

Une des espèces les plus remarquables à cet égard est le *Kalanchoe grandidieri* Baillon chez lequel l'enveloppe cireuse des axes peut dépasser 1 mm d'épaisseur (le même phénomène existe chez le *K. beharensis* Drake).

PARTICULARITÉS DE L'APPAREIL SOUTERRAIN

L'appareil souterrain est fort mal connu. Pour mémoire, nous rappellerons que des renflements divers de cet appareil ont été signalés chez quelques espèces (*Dioscorea spp.*, *Euphorbia françoisii* Léandri, *Dolichos fangitsy* R. Vig., *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., des Cucurbitacées, ...), mais aucun résultat n'est disponible concernant l'architecture des appareils racinaires.

REVIVISCENCE

Ce phénomène s'observe chez deux espèces de *Selaginella* qui, par places, peuvent être très abondantes et former un tapis subcontinu sur le sol. Certaines formes du *Xerophyta dasylirioides* Bak. semblent également capables de reverdir après avoir subi une importante dessiccation¹.

FLORAISON

Nombre d'espèces sont données pour fleurir vers le mois de novembre, soit quelque temps avant le maximum statistique des pluies qui se situe en janvier. On peut toutefois trouver des espèces fructifiées à n'importe quelle époque de l'année, y compris en saison froide, aux mois de juillet-août, au plus fort de la période sèche.

1. Rappelons par ailleurs la structure très particulière des *Xerophyta* qui constitue un remarquable exemple d'adaptation au xérophytisme (voir à ce sujet LADHA, 1967).

A côté d'espèces fleurissant à date fixe (*Oeceoclades sp.* en mai par exemple) et pour lesquelles on peut penser à un rythme endogène, il en existe d'autres dont l'époque de floraison, très fluctuante, est vraisemblablement à mettre en rapport avec les pluies. Enfin, beaucoup d'espèces ne fleurissent pas chaque année, la floraison paraissant même exceptionnelle chez certaines.

En définitive, on peut penser que, chez certaines espèces, la floraison dépend d'un rythme endogène, alors que chez d'autres — peut-être la majorité — cette floraison pourrait être sous la dépendance de facteurs climatiques (pluies, températures).

ESSAI TYPOLOGIQUE

Parmi les particularités rappelées ci-dessus, certaines peuvent être utilisées pour définir les types structuraux existant dans la végétation du Sud malgache : caractéristiques foliaires et raméales ou crassulences, qui sont directement visibles et ont une signification écologique nette. D'autres seront laissées de côté, qui sont insuffisamment connues (biologie de la floraison, structure des appareils souterrains) ou difficiles à observer (caractères épidermiques).

Nous n'avons pas fait intervenir l'existence éventuelle de rameaux divariqués. Leur présence dans la végétation est certes remarquable du point de vue physiologique. Toutefois, il ne semble pas que ce caractère ait une signification écologique particulière : en effet, il n'existe pas de différence, autre que morphologique, entre les espèces à rameaux en zig-zag et celles qui ont une ramification abondante et des feuilles réduites (M. THOMASSON, 1972c), et distinguer ce caractère n'aurait fait que multiplier inutilement le nombre de types que nous avons reconnus. Il n'en reste pas moins que nous jugeons nécessaire, du fait de sa rareté sur le plan mondial, d'insister sur la fréquence du rameau divariqué chez les xérophytes du Sud malgache.

La spinescence, qui intervient chez 20 % des espèces de l'échantillon de flore utilisé pour cette étude, n'a pas non plus été retenue comme caractère significatif au point de vue écologique du fait qu'il n'apparaît pas de corrélation marquée entre aridité et fréquence des espèces épineuses (M. THOMASSON, 1974). Ce caractère n'est donc qu'évoqué dans ce qui suit.

Les subdivisions majeures de notre classification font appel aux caractères foliaires et à la ramification ; la crassulences en fournit les subdivisions ultimes. Précisons enfin que notre travail ne concerne que les formes biologiques dominantes de la végétation (lianes, chamaephytes et phanérophytes).

LIANES

1. Appareil aérien annuel.

Exemples : *Corallocarpus perrieri* Keraudr., *Ipomoea sp.*, *Clitoria heterophylla* Lam., *Dioscorea spp.*

1'. Appareil aérien vivace.

2. Tiges feuillées.

3. Pas de rameaux courts ni de structures analogues.

4. Espèces non crassulentes.

Exemples : *Helinus ovatus* E. Mey., *Paederia sp.*, *Loeseneriella rubiginosa* (H. Perr.) N. Hallé, *Reissantia angustipetala* (H. Perr.) N. Hallé, *Capparis spinosa* var. *pyracantha*

Boj., *Aristolochia acuminata* Lam., *Cissus bosseri* Descoings, *Tristellateia greveana* Baillon, *Gonocrypta grevei* Baillon, *Leptadenia reticulata* Wight, *Marsdenia cordifolia* Choux, ...
Cas particulier : axes à entre-nœuds courts (*Leucosalpa* spp.).

4'. Espèces crassulescentes.

La crassulescence peut-être uniquement raméale (*Marsdenia* sp.) ou uniquement foliaire (*Xerosicyos danguyi* H. Humb., *Kalanchoe scandens* H. Perr.). Sont à classer ici certaines lianes pachycaules comme *Adenia* spp. ou *Cyphostemma laza* Descoings. Le *Cyphostemma elephantopus* Descoings est à la fois pachycaule et crassifolié.

3'. Des rameaux courts ou des structures analogues.

Exemples : *Dolichos* sp., *Combretum grandidieri* Baillon, *Secamone cristata* Jum. & H. Perr., ...

2'. Tiges aphyllées.

5. Espèces non crassulescentes.

Il s'agit là de représentants du genre *Asparagus* dont les six espèces existant dans le Sud malgache présentent les caractères suivants :

+ Axes aériens rectilignes.

— Plantes non épineuses : *Asparagus* sp., *A. calcicolus* H. Perr.

— Plantes épineuses.

• Epines foliaires : *A. vaginellatus* Boj. ex Bak.

• Epines raméales (cladodes aciculaires) : *A. schumanianus* Schltr.

+ Axes aériens en zig-zag.

— Plante non épineuse : *A. mahafalensis* H. Perr.

— Plante épineuse : *A. greveanus* H. Perr.

5'. Espèces crassulescentes.

Exemples : *Cynanchum* spp., *Decanema* spp., *Folotsia grandiflorum* Jum. & H. Perr., *Seyrigia gracilis* Keraudr., *Vanilla* sp., ...

VÉGÉTAUX ÉRIGÉS

1. Tiges feuillées.

2. Axes peu ramifiés.

3. Feuilles grandes (mésophylles en général ou microphylles)¹.

4. Espèces non crassulescentes.

5. Feuilles souvent molles, toujours caduques, grandes (mésophylles).

Exemples : *Millettia* sp., *Albizia polyphylla* Fournier, *Tetrapterocarpon geayi* H. Humb., *Zanha suaveolens* R. Cap., *Ficus marmorata* Boj. ex Bak., *Kosteletzkia diplocrater* Hochr., *Dombeya triumfettifolia* Boj., *Stereospermum variabile* H. Perr., *Fernandoa madagascariensis* (Bak.) Gentry, *Cedrelopsis grevei* Baillon, *Neobegonia mahafalensis* Leroy, *Genipa* sp., ...

5'. Feuilles plus ou moins coriaces et persistantes, généralement plus petites que les précédentes (microphylles).

Exemples : *Boscia longifolia* Hadj-Moust., *B. madagascariensis* Hadj-Moust., *Salvadora angustifolia* Turill, *Erythroxylum retusum* Baillon ex O. E. Schulz, *Ficus pyrifolia* Lam. var. *meridionalis* H. Perr., *Tarenna* spp., *Comoranthus minor* H. Perr., *Phyllarthron bernierianum* Seem., ...

Cas particulier : *Thylachium pouponii* Aubrév. & Pellegr.

4'. Espèces crassulescentes.

6. Feuilles persistantes (et crassulescence foliaire).

Ce type correspond essentiellement aux représentants des genres *Kalanchoe* (*K. grandidieri* Baillon, *K. beharensis* Drake, ...) et *Aloe*.

1. Les classes foliaires définies par RAUNKIAER (1934) sont les suivantes : Leptophylles (moins de 25 mm²); Nanophylles (de 25 à 225 mm²); Microphylles (de 225 à 2025 mm²); Mésophylles (de 2025 à 18225 mm²); Macrophylles (de 18225 à 164025 mm²); Mégaphylles (plus de 164025 mm²).

6'. Feuilles caduques (et crassulescence raméale ou pachycaulie).

Exemples : *Colvillea racemosa* Boj., *Delonix floribunda* (Baillon) R. Cap., *D. adansonoides* (R. Vig.) R. Cap., *Moringa drouhardii* Jum., *Commiphora aprevalii* (Baillon) Guillaumin, *C. lamii* H. Perr., *Adansonia* spp., *Euphorbia antso* Baillon, *Jatropha mahafalensis* Jum. & H. Perr., *Givotia madagascariensis* Baillon, *Gyrocarpus americanus* Jacq. *Uncarina stellulifera* H. Humb., *Poupartia minor* (Boj.) L. March.

Certaines espèces rattachées à ce type sont épineuses : *Zanthoxylum decaryi* H. Perr., *Euphorbia millii* var. *tulearensis* Ursch & Léandri, *Pachypodium* spp., ...

3'. Feuilles petites (lepto- et nanophylles en général, parfois microphylles).

7. Espèces non crassulescentes.

8. Port éricoïde (entre-nœuds très courts, feuilles aciculaires).

Exemple : *Dicoma grandidieri* (Drake) H. Humb.

8'. Port non éricoïde, entre-nœuds plus longs.

Exemples : *Lasiosiphon decaryi* var. *littoralis* Léandri, *Dicoma incana* (Bak.) O. Hoffm., *Psiadia altissima* (DC.) Benth. & Hook., *Koehneria madagascariensis* (Bak.) Graham, Tobe & Baas, *Polycline proteiformis* H. Humb., *Ruellia detonsa* Benoist, *R. misera* Benoist, *Lasiocladus anthospermifolius* Boj. ex Ness in DC., *Lepidagathis grandidieri* Benoist, *Anisotes madagascariensis* Benoist, *Ecbolium linneanum* Kurtz, *Grewia tulearensis* R. Cap., *Melhania perrieri* (Hochr.) Arènes, *M. tulearensis* Arènes, *Perrierophytum humbertii* var. *humbertii* Hochr., *Croton* spp., ...

Certaines des espèces rattachées à ce type sont épineuses : *Azima tetracantha* Lam., *Barleria humbertii* Benoist.

Cas particuliers : *Maerua filiformis* Drake, *Rhopalopilium perrieri* Cavaco & Keraudr. (cette espèce a des rameaux chlorophylliens et est donc capable de poursuivre son cycle végétatif après la chute des feuilles), *Brenierea insignis* H. Humb. (dont les axes sont cladodiformes).

7'. Espèces crassulescentes.

Exemples : *Zygophyllum madecassum* H. Perr., *Kalanchoe linearifolia* Drake, *Senecio crassissimus* H. Humb., *Ruellia albopurpurea* Benoist, *R. latisepala* Benoist, *Euphorbia francoisii* Léandri, ...

2'. Axes très ramifiés.

9. Pas de rameaux courts ni de structures analogues.

10. Espèces non crassulescentes.

Exemples : *Physena sessiliflora* Tul., *Grewia grevei* Baillon, *Vernonia sublutea* Scott Elliot, *V. antandroy* H. Humb., *Croton* spp., *Blepharis calcitrapa* Benoist, *Mundulea pungens* R. Vig., ...

10'. Espèces crassulescentes.

Exemple : *Zygophyllum depauperatum* Drake.

9'. Des rameaux courts ou des structures analogues.

11. Espèces non crassulescentes.

Exemples : *Rhigozum madagascariense* Drake, *Stereospermum nematocarpum* DC., *Clerodendrum globosum* Mold., *Holmskioldia microphylla* Mold., *Cordia* sp., *Colubrina alluaudii* (H. Perr.) R. Cap., *Securinega capuronii* Léandri, *Euphorbia obcordata* M. Denis, *Phyllanthus* sp., *Capurodendron androyense* Aubrév., *Indigofera compressa* Lam., *Chadsia grevei* Drake, *Bauhinia grandidieri* Baillon, *Cassia meridionalis* R. Vig., *Albizia atakataka* R. Cap., *A. commiphoroides* R. Cap., *A. divaricata* R. Cap., *Psilotrichum madagascariense* Cavaco, *Aerva triangularifolia* Cavaco, *A. madagassica* Suessenguth, *Mollugo decandra* Scott Elliot, *Talinella grevei* Baillon, *Tarenna* sp., *Gardenia* sp., *Megistostegium nodulosum* Hochr., *Neohumbertiella decaryi* Hochr., *Humbertiella quararibeoides* Hochr., *Grewia geayi* R. Vig., *Cadaba virgata* Boj., *Diospyros manampetsae* H. Perr., *D. humbertiana* H. Perr., *D. latispathulata* H. Perr., *Commiphora orbicularis* Engl. in DC., *C. sinuata* H. Perr., *C. monstruosa* (H. Perr.) R. Cap., *C. mahafalensis* R. Cap., *Operculicarya decaryi* H. Perr., *Terminalia divaricata* H. Perr., *T. cyanocarpa* R. Cap., *T. gracilis* R. Cap., ... Certaines espèces rattachées à ce groupe sont épineuses : *Capuronia madagascariensis* Lourt., *Flacourtia ramontchii* L'Hérit., *Commiphora simplicifolia* H. Perr., *Barleria* spp.,

Mimosa delicatula Baillon, *Terminalia ullexoides* H. Perr., *Maytenus polyacantha* (Sond.) Marais, *Ximenia perrieri* Cavaco & Keraudr., ...

11'. Espèces crassulescentes (et épineuses).

Exemples : *Didierea* spp., *Alluaudia* spp., *Alluaudiopsis* spp., *Lycium tenue* Willd.

1'. Tiges aphyllés.

12. Pas de rameaux courts.

13. Espèces non crassulescentes.

Exemples : *Henonia scoparia* Moq., *Maerua nuda* Scott Elliot, *Plumbago aphylla* Boj.

13'. Espèces crassulescentes.

Exemples : Euphorbes coralliformes en général (*E. laro* Drake, *E. fiherenensis* H. Poiss., *E. alluaudii* subsp. *onoclada* (Drake) Friedmann & Cremers, *E. plagiantha* Drake, *Stapelianthus* spp., ...

Cas particuliers (feuilles pouvant être tardivement caduques) : *Notonia madagascariensis* H. Humb., *Euphorbia orthoclada* Bak.

12'. Des rameaux courts; espèces crassulescentes et épineuses.

Exemples : *Euphorbia stenoclada* Baillon, *Alluaudia dumosa* Drake, *Decarya madagascariensis* Choux.

| | | | |
|--|------|--------|--------|
| 1 - Espèces annuelles | 15 % | | |
| 1'- Espèces vivaces | | | } 85 % |
| 2 - Espèces feuillées | | } 40 % | |
| 3 - Pas de rameaux courts | | | |
| 4 - Espèces non crassulescentes... 30 % | | } 50 % | |
| 4' - Espèces crassulescentes 10 % | | | |
| 3' - Des rameaux courts | 10 % | | |
| 2' - Espèces aphyllés | | } 35 % | |
| 5 - Espèces non crassulescentes 10 % | | | |
| 5' - Espèces crassulescentes 25 % | | | |

TABLEAU 1 : Fréquences des types morphologiques de *Lianes*.

La question qui se pose est de savoir quelle est l'importance relative des types énumérés ci-dessus dans la flore du Sud malgache. L'échantillon de flore ayant servi de base à l'élaboration de ce travail provient pour l'essentiel des environs de Tuléar; il est composé d'espèces des fourrés xérophiiles développés tant sur sables jaunes et sables roux que sur lithosols calcaires; quelques unités taxinomiques (dont des Didiéréacées) dont l'aire de répartition est plus méridionale y ont été adjointes. Au total, notre échantillon de référence compte 230 espèces, la plupart citées plus haut, dont une cinquantaine d'espèces lianescentes et 180 espèces chamaephytiques et phanérophytiques; à l'évidence, il n'est pas exhaustif, la flore xérophytique du Sud de Madagascar étant beaucoup plus riche. Nous pensons néanmoins que cet échantillon est suffisamment représentatif pour servir à l'évaluation des fréquences des divers types de xérophytes (il nous est toutefois impossible de préciser la part qu'il représente dans l'ensemble de la flore qui reste encore insuffisamment connue). Les chiffres que nous

fournissons (Tableaux 1 et 2) ont été arrondis, seul nous paraissent importer l'ordre de grandeur des résultats ; il va de soi que si on devait comparer entre elles les différentes stations du Sud, alors des chiffres beaucoup plus précis seraient nécessaires. Par ailleurs, nos chiffres sont bruts et ne tiennent pas compte de l'abondance relative des différentes espèces : ce sont les aspect du xérophytisme dans une flore que nous avons étudiés ; bien évidemment, la même étude menée dans un type de végétation donné devrait faire intervenir la fréquence des espèces.

| | | | | | |
|-----|---|---|--------|------|------|
| 1 | - | Espèces feuillées | | | |
| 2 | - | Espèces peu ramifiées | | | |
| 3 | - | Feuilles grandes | | | |
| 4 | - | Espèces non crassulescentes | | | |
| | | Espèces caducifoliées | 6 % | 12 % | |
| | | Feuilles plus ou moins persistantes .. | 6 % | | 28 % |
| 4' | - | Espèces crassulescentes ou pachycaules | | | |
| | | Feuilles persistantes | 3 % | 16 % | 44 % |
| | | Feuilles caduques | 13 % | | |
| 3' | - | Feuilles petites | | | |
| 5 | - | Espèces non crassulescentes | | | 92 % |
| 6 | - | Port éricoïde | 0,5 % | 13 % | 16 % |
| 6' | - | Port non éricoïde | 12,5 % | | |
| 5' | - | Espèces crassulescentes | 3 % | | |
| 2' | - | Espèces très ramifiées | | | |
| 7 | - | Pas de rameaux courts | | | |
| 8 | - | Espèces non crassulescentes | 8 % | 9 % | |
| 8' | - | Espèces crassulescentes | 1 % | | 48 % |
| 7' | - | Des rameaux courts | | | |
| 9 | - | Espèces non crassulescentes | 33 % | 39 % | |
| 9' | - | Espèces crassulescentes | 6 % | | |
| 1' | - | Espèces aphyllées | | | |
| 10 | - | Pas de rameaux courts | | | |
| 11 | - | Espèces non crassulescentes | 2 % | 7 % | 8 % |
| 11' | - | Espèces crassulescentes | 5 % | | |
| 10' | - | Des rameaux courts | | | 1 % |

TABLEAU 2 : Fréquences des types morphologiques de *Végétaux ligneux érigés*.

CONCLUSION

Parmi les chamaephytes et phanérophytes, le type dominant est un végétal très ramifié à feuilles petites portées par des rameaux courts (35 % des espèces). Chez les lianes, arrivant en deuxième position après des espèces feuillées, non crassulescentes et dépourvues de rameaux courts (30 % des espèces), c'est le type aphyllé crassulescent dont la fréquence (25 %) est particulièrement remarquable.

Il est également remarquable de constater que la répartition de la crassulescence est très variable selon les types physiologiques. Ce caractère a une fréquence comparable chez les espèces lianescentes (35 %) et chez les espèces érigées (32 %); chez les plantes aphyllés, qu'elles soient lianescentes ou érigées, la fréquence est encore à peu près constante (respectivement 71 % et 75 %). Par contre, chez les chamaephytes et phanérophytes feuillés, la crassulescence est beaucoup mieux représentée chez les espèces à grandes feuilles (dont 57 % sont charnues à des degrés divers, surtout au niveau des axes) que chez les espèces à petites feuilles (dont seulement 15 % présentent ce caractère).

Pour tenter d'expliquer une telle répartition de la crassulescence, on peut invoquer les arguments suivants :

— Une plante aphyllé, même si elle présente le meilleur rapport surface/volume, ne peut réduire ses surfaces transpirantes durant la période sèche, et disposer de réserves d'eau constituera pour elle un avantage : une espèce aphyllé et crassulescente se trouvera donc favorisée, mieux adaptée en somme qu'une espèce simplement aphyllé.

— Chez les plantes feuillées, l'économie d'eau suppose — sauf mécanismes particuliers — la caducité foliaire ou la réduction de la superficie foliaire; les surfaces transpirantes étant en rapport avec les dimensions foliaires, les espèces à grandes feuilles risquent d'avoir des déperditions d'eau importantes car, comme le font remarquer KILLIAN & LEMÉE (1956), « les xérophytes transpirent autant, ou même davantage, que les mésophytes et les hygrophytes en fonction de la surface lorsqu'elles sont bien approvisionnées en eau ». Ces plantes seront donc favorisées si elles sont capables de stocker l'eau. Cette nécessité de stocker l'eau est beaucoup moins vitale pour des espèces à petites feuilles, dont les surfaces transpirantes sont considérablement plus réduites. Il n'en reste pas moins que l'acquisition de la succulence constitue, pour ces dernières, un atout supplémentaire (cas de l'*Operculicarya decaryi* H. Perr., arbuste pachycaule très ramifié à feuilles petites portées par des rameaux courts).

Les quelques remarques ci-dessus concernant la succulence ne tiennent compte bien sûr que des appareils aériens. La crassulescence doit affecter bon nombre d'appareils souterrains (la partie la plus renflée de l'axe du *Cyphostemma elephantopus* Descoings est souterraine) et une connaissance approfondie des structures hypogées des xérophytes du Sud malgache serait certainement des plus intéressantes.

BIBLIOGRAPHIE

- HALLÉ, N., 1978. — Révision monographique des Hippocratéacées (Célastr.) : I. Les espèces de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 17 (4) : 397-414.
- HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., 1965. — Carte de la Végétation de Madagascar. Pondichéry, 3 coupures, notice 164 p.
- KERAUDREN, M., 1966. — Types biologiques et types de succulence chez quelques végétaux des « fourrés » du Sud-Ouest de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France, Mém. Colloque de morphologie* : 157-163.
- KILLIAN, C. & LEMÉE, G., 1956. — Les xérophytes : leur économie d'eau. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Springer Verlag ed., vol. III : 787-824.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L. & MORAT, P., 1974. — *Flore et Végétation de Madagascar*. J. Cramer ed. (Vaduz), 1 vol., 687 p.
- LADHA, R., 1967. — *Le genre Xerophyta à Madagascar*. Fac. des Sc., Tananarive, 56 p. multigr.
- LEBRUN, J., 1966. — Les formes biologiques dans les végétations tropicales. *Bull. Soc. Bot. France, Mém. Colloque de morphologie* : 164-175.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Musée Colon. Marseille*, 3^e sér., 9 : 1-268.
- POISSON, H., 1912. — *Recherches sur la flore méridionale de Madagascar*. Thèse, Paris, 1 vol.
- RAUNKIAER, C., 1934. — *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, 1 vol., 632 p.
- SAUVAGE, C., 1966. — Remarques sur la classification des types biologiques. *Bull. Soc. Bot. France, Mém. Colloque de morphologie* : 5-13.
- SCHNELL, R., 1970-71. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Gautiers-Villars, 2 vol., 951 p.
- THOMASSON, G., 1972. — Remarques sur l'*Euphorbia stenoclada* Baill. *Adansonia*, sér. 2, 12 (3) : 453-460.
- THOMASSON, M., 1971. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). I : Spectres biologiques foliaires. *Bull. Soc. Bot. France* 118 : 749-752.
- THOMASSON, M., 1972a. — *Idem*. II : Superficies foliaires et ramification chez les végétaux ligneux. *Candollea* 27 (1) : 7-13.
- THOMASSON, M., 1972b. — *Idem*. III : Modes de ramification des végétaux ligneux. *Bull. Soc. Bot. France* 119 : 207-214.
- THOMASSON, M., 1972c. — *Idem*. IV : Modèles de ramification et surface foliaire. *Adansonia*, sér. 2, 12 (3) : 447-452.
- THOMASSON, M., 1974. — Essai sur la physionomie de la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3^e sér., 250 : 1-27.
- THOMASSON, M., 1977. — Ecomorphologie et port des végétaux. Exemple de quelques formations ligneuses de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3^e sér., 460 : 49-69.
- UHLARZ, H., 1975. — Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Gattung *Pachypodium* Lindl. (Apocynaceae, Echitoideae). I. Die basalen Blattefigurationen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 15 : 145-201.
- WENT, F. W., 1971. — Parallel evolution. *Taxon* 20 (2-3) : 197-226.

Revision of the tropical African genus *Zygotritonia* (Iridaceae)

P. GOLDBLATT

Summary : Four species are included in the tropical African genus *Zygotritonia* Mildbr. Of the 7 species previously described, four are placed in synonymy and 1 new species, *Z. hysterantha* is recognized. *Zygotritonia bongensis*, including *Z. crocea*, occurs across West Africa from Senegal to Sudan, *Z. praecox*, extend from Senegal to the Central African Republic, *Z. hysterantha* is endemic to the Central African Republic, and *Z. nyassana* is restricted to western Tanzania, Malawi, Zambia and southern Zaïre. All species have similar, strongly zygomorphic flowers with a large, arched and hooded upper tepal, relatively small floral bracts with the inner usually larger than the outer, and plicate, folded or ridged leaves. This combination of characters combined with the undivided style with a terminal unexpanded stigma, unique in *Ixioideae*, defines the genus. The relationships of *Zygotritonia* within subfamily *Ixioideae* are obscure and it seems unlikely that it is allied to *Tritonia* and *Crocoshmia*, genera centred in southern Africa but extending into tropical Africa, as has been suggested in the past. A chromosome number, $2n = 14$ is recorded in *Z. nyassana*, this being the first count for the genus.

Résumé : *Zygotritonia* Mildbr., genre d'Afrique tropicale, renferme quatre espèces. Parmi les 7 espèces décrites précédemment, quatre sont mises en synonymie. Une nouvelle espèce, *Z. hysterantha*, est reconnue. *Zygotritonia bongensis*, y compris *Z. crocea*, se rencontre en Afrique de l'ouest du Sénégal au Soudan, *Z. praecox* du Sénégal à la République Centrafricaine, *Z. hysterantha* est endémique de la République Centrafricaine, et *Z. nyassana* est limité à la Tanzanie occidentale, le Malawi, la Zambie et le Zaïre méridional. Les fleurs de toutes les espèces sont semblables, très zygomorphes, avec un tépale supérieur de grande taille, arqué et en forme de capuchon, des bractées florales relativement petites, les internes fréquemment plus grandes que les externes, et des feuilles plissées, pliées ou striées. Cette combinaison de caractères, associée à un style entier terminé par un stigmatte non élargi, unique chez les *Ixioideae*, définit le genre. Les rapports de *Zygotritonia* au sein de la sous-famille des *Ixioideae* sont obscurs et il semble peu probable que ce genre soit allié à *Tritonia* et *Crocoshmia*, genres concentrés en Afrique méridionale mais s'étendant jusqu'en Afrique tropicale, comme cela a été autrefois suggéré. Le nombre chromosomique $2n = 14$ est rapporté pour *Z. nyassana*, ce qui constitue le premier recensement pour ce genre.

Peter Goldblatt, B. A. Krukoff Curator of African Botany, Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166, USA; and Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Zygotritonia is a small genus of *Iridaceae* subfamily *Ixioideae* restricted to tropical Africa and extending from Malawi and southern Tanzania in the southeast to Senegal in the northwest. Described by J. MILDBRAED in 1923 and endorsed by STAPP (1927), some 7 species and one variety have been assigned to the genus. The first species was initially referred to *Tritonia* by PAX in 1893 and was so treated by BAKER in Flora of Tropical Africa (BAKER, 1898). Four species are recognized in this treatment, *Z. bongensis*, *Z. nyassana*, *Z. praecox* and