

Le genre *Kalanchoe*, structure et définition (fr)

[PRINT](#)

Kalanchoe - Kalanchoe

Écrit par Bernard Descoings

Lundi, 10 Novembre 2008 18:14

Le genre *Kalanchoe* structure et définition

par Bernard Descoings

Première parution in "Le Journal de Botanique" de la Société Botanique de France, 33 : 3-28 (2006)

PLAN

HISTORIQUE DIAGNOSE DES TROIS GENRES

TYPOLOGIE DES CARACTERES GENERIQUES

DELIMITATION DES TROIS GENRES

POSITION DES AUTEURS ANTERIEURS

LES ESPECES INTERMEDIAIRES

SYSTEMATIQUE PROPOSEE POUR LE GENRE KALANCHOE

ORIGINE ET EVOLUTION DU GENRE

BIBLIOGRAPHIE

[Figure 3 - Ne sont cités que les caractères visibles sur les photos.

a : *Kalanchoe laciniata* (Linné) de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Afrique. b : *Kalanchoe sanctula* Descoings (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. c : *Kalanchoe schimperiana* A. Richard (subg. *Calophytia*) - Afrique ; d : *Kalanchoe beauverdii* Hamet (subg. *Calophytia*) - Madagascar. e : *Kalanchoe orgyalis* Baker (subg. *Calophytia*) - Madagascar. f : *Kalanchoe gracilipes* (Baker) Baillon (subg. *Calophytia*) - Madagascar. g : *Kalanchoe miniata* Hilsenberg & Bojer ex Tulasne (subg. *Calophytia*) - Madagascar. h : *Kalanchoe synsepala* Baker (subg. *Calophytia*) - Madagascar.

Toutes les photos ont été prises par l'auteur sur des plantes cultivées en serre (collection personnelle B. Descoings).]

[Figure 4 - Ne sont cités que les caractères visibles sur les photos.

a : *Kalanchoe pubescens* Baker (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. b : *Kalanchoe lanceolata* (Forsskål) Persoon (subg. *Calophytia*) - Afrique, Asie. c : *Kalanchoe spathulata* de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Asie. d : *Kalanchoe gastonis-bonnieri* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. e : *Kalanchoe* cf. *prittwitzii* Engler (subg. *Kalanchoe*) - Afrique. f : *Kalanchoe jongmansii* Hamet et H. Perrier (subg. *Calophytia*) - Madagascar. g : *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haworth (subg. *Calophytia*) - Afrique. h : *Kalanchoe fedtschenkoi* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar.

Toutes les photos ont été prises par l'auteur sur des plantes cultivées en serre (collection personnelle B. Descoings).]

RÉSUMÉ

Depuis deux siècles et pour le même groupe de *Crassulaceae*, les auteurs hésitent entre un genre unique *Kalanchoe* sensu lato ou deux à trois genres distincts, *Kalanchoe* sensu stricto, *Bryophyllum* et *Kitchingia*. Après un rapide historique, les diagnoses des trois genres sont reprises et commentées. Une

typologie détaillée des caractères de niveau générique est ensuite présentée avec l'aide de figures. Puis, les trois genres *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Kitchingia* sont analysés et délimités sur la base des caractéristiques précédemment définies. Les positions et les argumentations des principaux auteurs ayant traité de la classification du groupe sont discutées à la lumière des nouvelles données. La situation taxonomique des espèces intermédiaires est longuement exposée ; elle est illustrée par plusieurs tableaux comparatifs. Une nouvelle classification est proposée comprenant un genre unique *Kalanchoe* subdivisé en trois sous-genres, *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Calophygia* (sous-genre nouveau et intermédiaire). Enfin, un nouveau schéma de l'origine et de l'évolution du genre *Kalanchoe* sensu lato est proposé.

MOTS-CLÉS

Afrique - *Bryophyllum* - *Calophygia* - classification - *Crassulaceae* - *Kalanchoe* - *Kitchingia* - Madagascar - taxonomie.

ABSTRACT

Since two centuries and for the same group of *Crassulaceae*, the authors hesitate between only one genus *Kalanchoe* sensu lato and two or three separate genera, *Kalanchoe* sensu stricto, *Bryophyllum* and *Kitchingia*. After a brief history, the diagnosis of the three genera are given and discussed. A detailed typology of the generic characters is introduced and illustrated with diagrams. The three genera *Kalanchoe*, *Bryophyllum* and *Kitchingia* are then analysed and delimited from the characteristics defined in the typology. The positions and the arguments of the previous authors which have treated of the classification of the group are examined and discussed. The taxonomic position of the intermediate species is fully explained with several comparative boards. A new classification is proposed with the single genus *Kalanchoe* subdivided in three sub-genera, *Kalanchoe*, *Bryophyllum* and *Calophygia* (a new intermediate sub-genus). Finally, a new schema is proposed for the origin and the evolution of the genus *Kalanchoe* sensu lato.

KEY-words

Africa - *Bryophyllum* - *Calophygia* - classification - *Crassulaceae* - *Kalanchoe* - *Kitchingia* - Madagascar - taxonomy.

La trilogie des genres *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Kitchingia* a donné lieu, depuis deux siècles, à une abondante littérature, sans qu'une position définitive ait pu prévaloir dans la question de savoir s'il convenait de conserver les trois genres séparés ou de les regrouper en un seul taxon.

Pris dans son ensemble, ce groupe compte actuellement plus de 150 espèces, ce qui en fait le troisième en importance numérique dans la famille des *Crassulaceae*, après les genres *Sedum* et *Crassula*.

Une étude morphologique, essentiellement réalisée sur du matériel vivant, nous a permis d'obtenir un éclairage plus précis sur la structure du groupe et nous conduit à en proposer une classification partiellement nouvelle. L'originalité de la démarche exposée tient à la prise en considération de l'important lot d'espèces intermédiaires qui représentent le pont évolutif reliant les deux pôles classiquement retenus.

HISTORIQUE

La classification des *Kalanchoe* a beaucoup varié depuis la création du genre par Adanson (1763), en particulier avec la description du genre *Bryophyllum* par Salisbury (1805), puis du genre *Kitchingia* par Baker (1881) ; et les avis demeurent toujours partagés.

De Candolle estimait déjà (1828), repris par Dalzell (1852), puis par Hance (1873), qu'il serait préférable de réunir *Kalanchoe* et *Bryophyllum*.

Cependant, de nombreux auteurs ont maintenu la distinction entre les deux genres : Endlicher (1839), Bentham & Hooker (1865), Baker (1883, 1890), Schönland (1891), Trimen (1894), Cooke (1903), Palacky (1906), pour n'en citer que quelques-uns.

Peu après sa création en 1881, Baillon (1885), puis Baker (1887), son auteur, ramenèrent le genre *Kitchingia* à l'état de section du genre *Kalanchoe*. Ce qui n'empêcha pas Stapf, nettement plus tard (1908), de décrire une dernière espèce de *Kitchingia*.

Dans sa "Monographie du genre *Kalanchoe*", premier essai de synthèse, Hamet (1907, 1908) donne un historique du groupe et établit la synonymie d'une série de genres (*Crassuvia* Commerson ex Lamarck, *Vereia* H. Andrews, *Verea* Willdenow, *Kalanchoe* Haworth, *Physiocalycium* Vest). Avec divers arguments, il intègre le genre *Bryophyllum* dans le genre *Kalanchoe*. Cette position fut alors adoptée par différents auteurs.

En 1930, Berger, dans sa révision des *Crassulaceae*, rétablit la distinction des genres *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Kitchingia*. Pour *Kitchingia*, s'agissant d'un petit groupe malgache, il ne fut pas suivi. Par contre, de très nombreux auteurs après lui ont retenu la séparation des deux genres *Kalanchoe* et *Bryophyllum*.

Et, en 1974, Lauzac-Marchal, en se basant sur différentes observations (morphologie foliaire, anatomie florale, caryologie), a apporté quelques arguments destinés à conforter ce point de vue.

C'est celui qui prévaut actuellement d'une manière assez générale et qui a été suivi dans beaucoup de "Flores" plus ou moins récentes, en Afrique (Fernandes, 1982, 1983 ; Tölken, 1985 ; Wickens, 1987 ; Gilbert, 1989 ; etc.) et, en Asie (Gagnepain, 1920 ; Craib, 1931 ; Liu & Chung, 1993 ; Fu & Fu, 1984 ; Egli et al., 1995 ; etc.).

Cependant, quelques botanistes, en particulier ceux qui connaissaient bien les espèces malgaches sur le terrain (H. Humbert, H. Perrier, P. Boiteau, W. Rauh), mais aussi quelques autres (Koorders, 1918-1920 ; Backer, 1948 ; Backer & van den Brink, 1963 ; etc.), ont conservé l'optique de Hamet en ne retenant qu'un seul genre *Kalanchoe*.

Cette position implique néanmoins que des subdivisions soient maintenues à l'intérieur du genre unique *Kalanchoe* : sous-genres (Koorders, 1918-1920) ou sections (Baker, 1887). Dans les derniers travaux d'ensemble sur les *Kalanchoe* de Madagascar, Boiteau (1947), Boiteau & Mannoni (1948, 1949), puis Boiteau & Allorge-Boiteau (1995) présentent 3 sections (*Kitchingia*, *Bryophyllum* et *Eukalanchoe*). On retrouve également cette subdivision dans Jacobsen (1954, 1970) et dans Rauh (1995-1998).

Précisons encore, pour une meilleure compréhension, que tous les *Bryophyllum* sont endémiques de Madagascar, ainsi que tous les *Kitchingia*. Les *Kalanchoe*, eux, ont une aire couvrant Madagascar, l'Afrique méridionale, centrale et orientale, puis une partie de l'Asie tropicale (du Yémen à l'Inde et jusqu'à Taïwan).

DIAGNOSES DES TROIS GENRES

Le genre *Kalanchoe* Adanson

En 1763, Adanson a décrit, parmi la famille des Joubarbes un nouveau genre dénommé *Kalanchoe*. La description, donnée dans un tableau comparatif de plusieurs genres, en est succincte :

"Feuilles : Opposées, simples et ailées. Fleurs : Corymbe. Calice : 4 feuilles. Corolle : Tube long. 4 divisions. Étamines : 8 inégales sur 2 rangs. Pistil : 4 ovaires. Graines : Nombreuses, menues, cylindriques."

Les caractères génériques sont ainsi : feuilles opposées, inflorescences corymbiformes, fleurs tétramères, gamopétales et obdiplostémones, calice à sépales libres, corolle en tube surmonté de lobes.

Mais ce schéma est complété par différentes indications réparties dans le long texte descriptif de la famille :

- "Feuilles. Celles qui sont opposées se réunissent par leur pédicule, & forment un anneau autour des branches qui les enfilent.";
- "Étamines... Dans les fleurs à corolle monopétale, elles sont attachées au tube même de la corolle ; ...Lorsque leur nombre est double des divisions dans les corolles monopétales, elles sont attachées à son tube sur deux rangs, de manière que celles du rang supérieur ou les plus hautes sont opposées aux divisions de la corolle & alternes à celles du calice.";
- "Pistil. ...ovaires bien distincts les uns des autres jusqu'à leur base, & alternes avec les feuilles ou divisions du calice, lorsqu'ils sont en pareil nombre. 1 stiel cylindrique, assez court sur chaque ovaire partant de son extrémité supérieure ...";
- "On remarque au bas du dos de chaque ovaire ... une glande plus ou moins longue, qui ne leur est attachée en aucune façon. Cette glande est fort longue & ressemble à un filet d'étamines, mais jaunâtre dans le Cotyledon & le Kalanchoè."

Ces quatre rubriques fournissent les caractères suivants : feuilles amplexicaules, rang supérieur des étamines oppositipétales, ovaires libres entre eux et oppositipétales, styles courts, écailles longues, filiformes et jaunâtres.

Le nouveau genre *Kalanchoe* se trouve ainsi assez bien défini par une série de caractères fondamentaux. Quelques autres, trop limitatifs, devront être abandonnés, comme les feuilles amplexicaules ou les inflorescences corymbiformes.

L'espèce type de ce genre n'a été proposée que récemment par Tölken (1985) : *Cotyledon laciniata* L. (lectotype), devenu *Kalanchoe laciniata* (L.) DC. (Fig. 3a).

Le genre *Bryophyllum* Salisbury

En 1805, Salisbury décrit le genre nouveau *Bryophyllum*, dont le nom rappelle la production d'éléments vivants (bryo) sur les marges des feuilles (phyllum). De fait, c'est la description de l'espèce *Bryophyllum calycinum* qui crée le genre.

En voici la diagnose, parfaitement illustrée par une magnifique planche en couleurs : "Calyx longus vaginaeformis, diu vegetus. Corolla 1-petala ; Tubus rhombeus ore contracto ; Limbus 4-fidus ; marcescens. Filamenta 8, ad os tubi duplici serie inserta. Pericarpia 4, basi squamas tot melliferas exserentia. Suffrutex, facie Crassularum. Folia opposita, succulenta, prima ultimaque simplicia, reliqua ternata vel pinnata duobus paribus foliolorum, crenata ibidemque sobolifera. Flores terminales paniculati."

L'espèce type est *Bryophyllum calycinum* Salisb., actuellement inclus dans *Bryophyllum pinnatum* (Lamk.) Oken, lui-même synonyme (selon les auteurs) de *Kalanchoe pinnata* (Lam.) Pers.

Un peu plus tard (1811), sous le numéro 1409 (anonyme), le "Botanical Magazine" donne une illustration de la même plante et une description comprenant le texte suivant : "Generic Character. "Calyx 1-phyllus ; cylindricus. Corolla tubulosa, limbo 4-fido erecto. Filam. aequalia basi corollae inserta. Germina 4. Nectaria squamae 4, unicuique germi unica. Obs. A Kalanchoe Adansoni differt praecipue filamentis aequalibus, neque serie binaria dispositis."

On note que le genre *Bryophyllum* se distinguerait, en particulier (praecipue), du genre *Kalanchoe* par le fait que les étamines sont égales et non disposées en deux séries. Cette observation est inexacte et ne peut évidemment pas sous-tendre un caractère générique.

De fait, la description du genre ne fournit comme bon caractère générique que : calice entier.

Par contre, on trouve dans la description de l'espèce, cette fois-ci, l'indication de caractères génériques effectivement distinctifs du genre *Kalanchoe* : fleurs pendantes, nectaires (écailles) courtes (en forme de langue), styles longs (égalant les filets des étamines).

Le genre *Kitchingia* Baker

En 1881, Baker décrit le genre nouveau *Kitchingia*, dédié à L. Kitching, auteur, en particulier, de récoltes botaniques à Madagascar en 1879.

Voici la transcription de la description originale : "Flowers tetramerous. Calyx small, gamopetalous, campanulate, the deltoid or deltoid-orbicular segments as long as the tube. Corolla gamopetalous, tubuloso-campanulate, the 4 orbicular or deltoid-orbicular segments much shorter than the tube. Stamens 8, slightly biseriata, inserted at above the middle of the corolla-tube ; filaments filiform ; anthers minute, globose. Carpels of the pistil 4, free, diverging ; ovaries small, oblong, multiovulate ; styles filiform, long, slender ; stigma capitale ; hypogynous scales minute, quadrate, truncate. Follicles small, oblong, membranous, many-seeded. - Succulent perennial glabrous herbs, with flexuose stems, numerous opposite sessile or petioled fleshy cauline leaves, and large bright-red flowers in lax terminal cymes. Allied to *Bryophyllum*, from which it recedes by its small calyx and divergent carpels."

À la suite de la description du genre, Baker décrit deux espèces, *K. gracilipes* et *K. campanulata*.

À ce jour, l'espèce type du genre n'a pas été définie. La première espèce décrite, immédiatement après la diagnose du genre, est *Kitchingia gracilipes*. Sa description est accompagnée d'une planche comprenant 3 figures. *K. gracilipes* présente assez précisément tous les caractères du genre. Au contraire, *K. campanulata* diffère quelque peu de la description du genre : le calice montre une forme un peu spéciale et n'est pas vraiment "campanulé" ; la corolle est nettement plus campanulée que "tubuleuse-campanulée" ; la corolle est pubescente glanduleuse intérieurement et non glabre ; les tiges sont dressées et non flexueuses ; les fleurs sont souvent orangé rouge et non d'un rouge vif.

Ainsi, la première des deux espèces décrites est illustrée et elle correspond exactement à la diagnose du genre. La seconde espèce, plus brièvement décrite, diverge quelque peu de la diagnose. De plus, on verra dans ce qui suit que *K. campanulata* s'écarte, en fait, beaucoup du schéma de *K. gracilipes*.

Pour ces différentes raisons, nous proposons de retenir *Kitchingia gracilipes* Baker (Fig. 3f) comme le "type" du genre *Kitchingia* Baker.

Plusieurs espèces ont été ensuite décrites par Baker (1883, 1884) dans ce genre : *K. trichanta*, *K. peltata*, *K. parviflora*, *K. panduriformis*, *K. porphyrocalyx*, *K. amplexicaulis*, *K. schizophylla* ; ou rapportées par lui au genre *Kitchingia* (Baker, 1882) : *K. miniata* Hils. & Bojer (Fig. 3g).

Baillon (1885), dans une liste de plantes de Madagascar, semble bien mettre en synonymie dans le genre *Kalanchoe* une série de *Kitchingia* de Baker, en même temps qu'il décrit une nouvelle espèce "15. *K. multiceps*, spec. nov." à l'intérieur de la subdivision infragénérique *Kitchingia* dont le niveau n'est pas précisé.

Ce point de vue a été, en fin de compte, suivi par Baker lui-même qui, un peu plus tard (Baker, 1887) décrit 4 espèces nouvelles de "*Kalanchoe (Kitchingia)...*" : *K. sulphurea*, *K. streptantha*, *K. laxiflora*, *K. subpeltata*. On remarquera que, à cette occasion, Baker, lui aussi, maintient la distinction du taxon *Kitchingia*, mais également à un niveau infragénérique non défini. Stapf (1908), par contre, décrit encore une dernière espèce nouvelle de *Kitchingia* (*K. uniflora*).

Beaucoup plus tard, Berger (1930) a réhabilité le genre *Kitchingia*, tout en le démembrant. Pour lui, en effet, ce genre se réduit à *K. peltata*, *K. campanulata*, *K. gracilipes* et à leurs synonymes (reconnus ultérieurement), les autres *Kitchingia* de Baker ou de Stapf étant transférés dans le genre *Bryophyllum*. Il n'a pas été suivi dans cette voie.

TYPLOGIE DES CARACTÈRES GÉNÉRIQUES

Très classiquement, durant longtemps les descriptions des espèces de *Kalanchoe* ont été à la fois brèves, générales et répétitives, ouvrant de grandes difficultés pour la distinction de nombreuses formes affines. Hamet, dont le but avoué, mais non réellement atteint, était une révision complète du genre, présenta, au contraire, de très copieuses descriptions, marquées d'un style très personnel. Mais, il n'a pas poussé sa très longue étude, étalée de 1906 à 1963, jusqu'à l'élaboration d'un schéma d'ensemble permettant de comprendre la structure et les lignes évolutives du groupe.

Après lui, Raadts (1977) et Fernandes (1980) ont fourni, l'une et l'autre, d'excellentes et minutieuses analyses des espèces africaines. Mais, elles non plus, peut-être parce que contenues dans les limites de l'Afrique continentale, n'ont pas abordé la question de la classification interne du genre.

La complexité du genre rend nécessaire l'établissement d'une typologie des caractères, après avoir fait le tri entre ceux qui présentent un intérêt au niveau taxonomique générique et ceux n'ayant d'utilité qu'au niveau spécifique.

Dans ce groupe très varié, l'appareil végétatif ne fournit aucun caractère directement utilisable au niveau générique. Par contre, quelques caractères pourront présenter un intérêt certain dans les niveaux infragénériques (présence de bulbilles, type architectural, etc.).

L'architecture inflorescentielle (Cremers & Sell, 1986) montre des variations bien marquées, mais elle reste d'une pratique difficile et ne semble pas pouvoir être retenue au niveau générique. Les graines, minuscules, ont fait l'objet d'études (Allorge-Boiteau, 2000), mais ne peuvent pas être aisément observées.

C'est donc dans la morphologie de la fleur qu'il convient, essentiellement, de rechercher les caractères discriminants qui permettent d'étayer la définition des genres.

Rappel de la structure florale

Les trois genres intéressés (*Kalanchoe*, *Bryophyllum*, *Kitchingia*) font partie de la minorité des *Crassulaceae* qui sont tétramères. Ils possèdent des fleurs gamopétales, superovariées, obdiplostémones et pourvues d'un disque se présentant sous la forme de glandes distinctes dénommées ici "écailles".

Le calice est, le plus souvent, formé d'un tube de longueur très variable (parfois nul) surmonté de lobes. La corolle comprend toujours un tube, généralement constitué de deux parties distinctes, et toujours surmonté de lobes. Les étamines sont disposées en deux cycles, l'un oppositipétale et l'autre alternipétale ; les filets sont partiellement soudés à la corolle, avec une partie inférieure soudée et une partie supérieure libre, d'où un caractère usuel faussement dénommé "point d'insertion" qui indique à quel niveau de la corolle les filets staminaux deviennent libres ; les anthères montrent parfois une petite glande sommitale. Les écailles, situées entre la corolle et le pistil, ont l'aspect de petites languettes plus ou moins longues. Le pistil se compose de carpelles soudés entre eux à la base et surmontés de styles de longueur très variable, eux-mêmes terminés par des stigmates.

La position des fleurs (Fig. 1)

C'est l'un des points forts de la distinction classique entre *Kalanchoe* et *Bryophyllum*. Dans la pratique, on observe aisément deux modalités nettes :

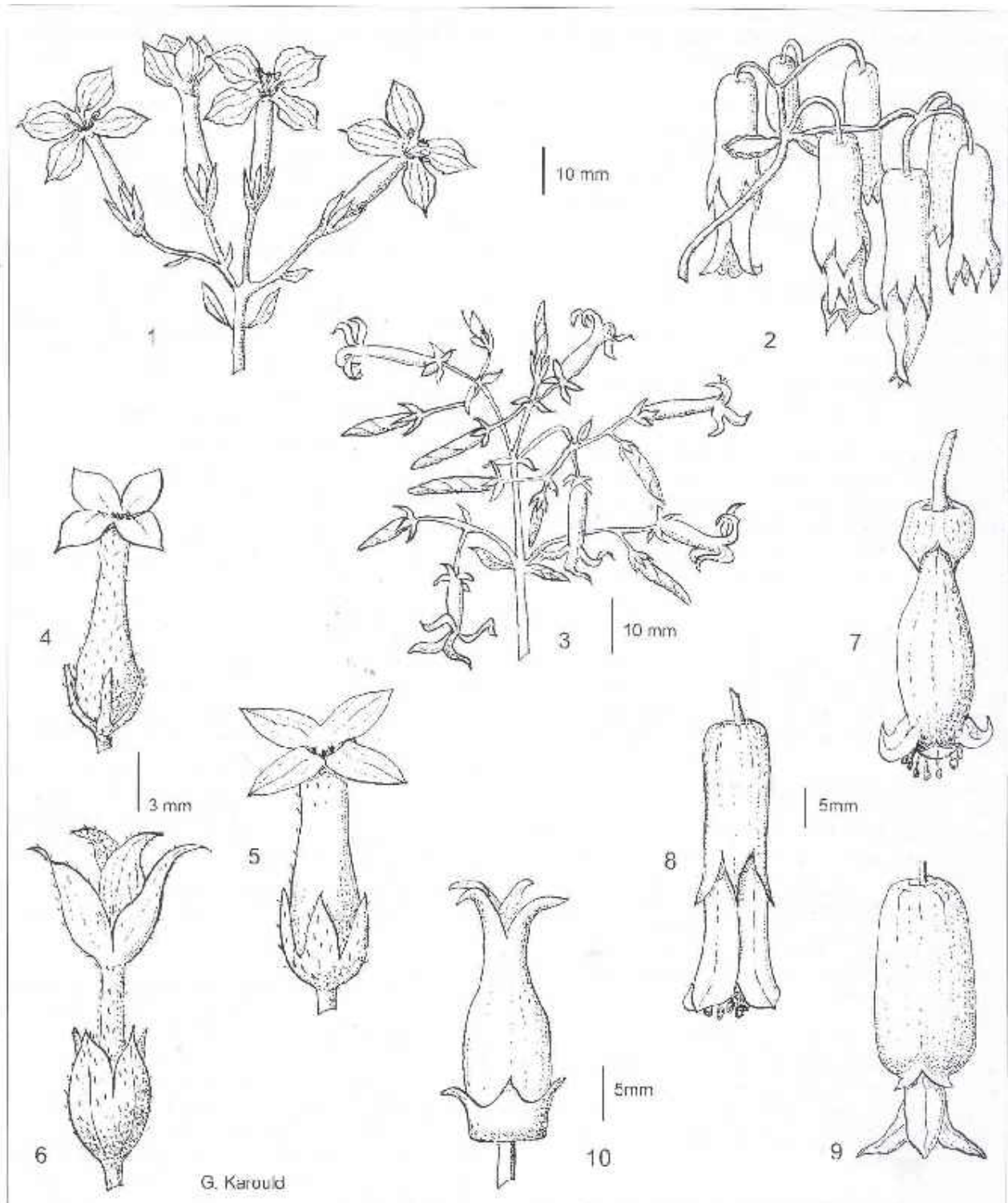
- fleur dressée, avec, en corrélation, un pédicelle rectiligne ou presque (*Kalanchoe*) ;
- fleur pendante, avec, en corrélation, un pédicelle recourbé (*Bryophyllum*).

Mais une intéressante discordance apparaît avec quelques espèces qui, sur leur inflorescence, présentent des fleurs orientées dans des directions différentes, dressées, pendantes, horizontales, obliques [*K. jongmansii* (Fig. 4f), *K. tetraphylla*, *K. rotundifolia*, *K. crenata* (Fig. 4g), etc.], avec, à l'extrême, *K. curvula* dont les fleurs vont dans toutes les directions. Et, encore plus curieux, *K. alternans*, dont les fleurs changent de position au cours de l'anthèse : pendantes en bouton, horizontales à la pleine

ouverture et même dressées, puis à la fin à nouveau pendantes.

Dans la pratique, un nombre non négligeable d'espèces montre des exceptions à la règle : quelques fleurs pendantes chez des *Kalanchoe*, des fleurs horizontales ou même dressées dans des inflorescences de certains *Bryophyllum*. Par exemple, chez le très commun *K. delagoensis* [= *K. tubiflora* (Harvey) Hamet], la cyme corymbiforme (de type *Bryophyllum*) comprend essentiellement des fleurs pendantes, mais elle est tellement dense que certaines fleurs restent latérales ou même dressées par manque de place. Chez les *Kalanchoe*, on peut citer *K. crenata* ou *K. thyrsiflora*, espèces africaines communes dont les denses inflorescences montrent une certaine proportion de fleurs pendantes.

De fait, ces variations paraissent bien être en relation avec la structure de l'inflorescence ou sa densité. Et, dans la pratique, en admettant un certain taux possible de fleurs non conformes, le caractère de position des fleurs ne pose pas de difficultés, sauf pour de rares espèces franchement intermédiaires.



[Figure 1 -

Position des fleurs. Subg. *Kalanchoe*. 1 : fleurs dressées (*K. quartitiana*) - Subg. *Bryophyllum*. 2 : fleurs pendantes (*K. gastonis-bonnierii*) - Subg. *Calophytia*. 3 : modalité intermédiaire, fleurs dans tous les sens (*K. alternans*).

Formes du calice. Subg. *Kalanchoe*. 4 : sépales libres (*K. citrina*) ; 5 : tube très court (*K. laciniata*) ; 6 : tube un peu plus court que les lobes (*K. lanceolata*). - Subg. *Bryophyllum*. 7 : tube un peu plus long que les lobes (*K. miniata*) ; 8 : tube nettement plus long que les lobes (*K. rosei*) ; 9 : lobes très réduits (*K. pinnata*). - Subg. *Calophytia*. 10 : modalité intermédiaire, tube et lobes de même longueur (*K. grandidieri*).]

Le calice (Fig. 1)

Le calice offre des variations très importantes et l'on peut distinguer plusieurs types assez distincts au long de ce qui pourrait être une ligne évolutive allant de "sépales libres" (absence de tube) jusqu'à "tube très développé, presque aussi long que la corolle et terminé par des lobes très petits relativement".

Au niveau générique, de nombreux auteurs ont utilisé un découpage artificiel mais pratique en deux modalités basées sur le rapport des longueurs entre le tube et les lobes :

- tube plus court que les lobes, caractérisant les *Kalanchoe* ;
- tube plus long que les lobes, caractérisant les *Bryophyllum*.

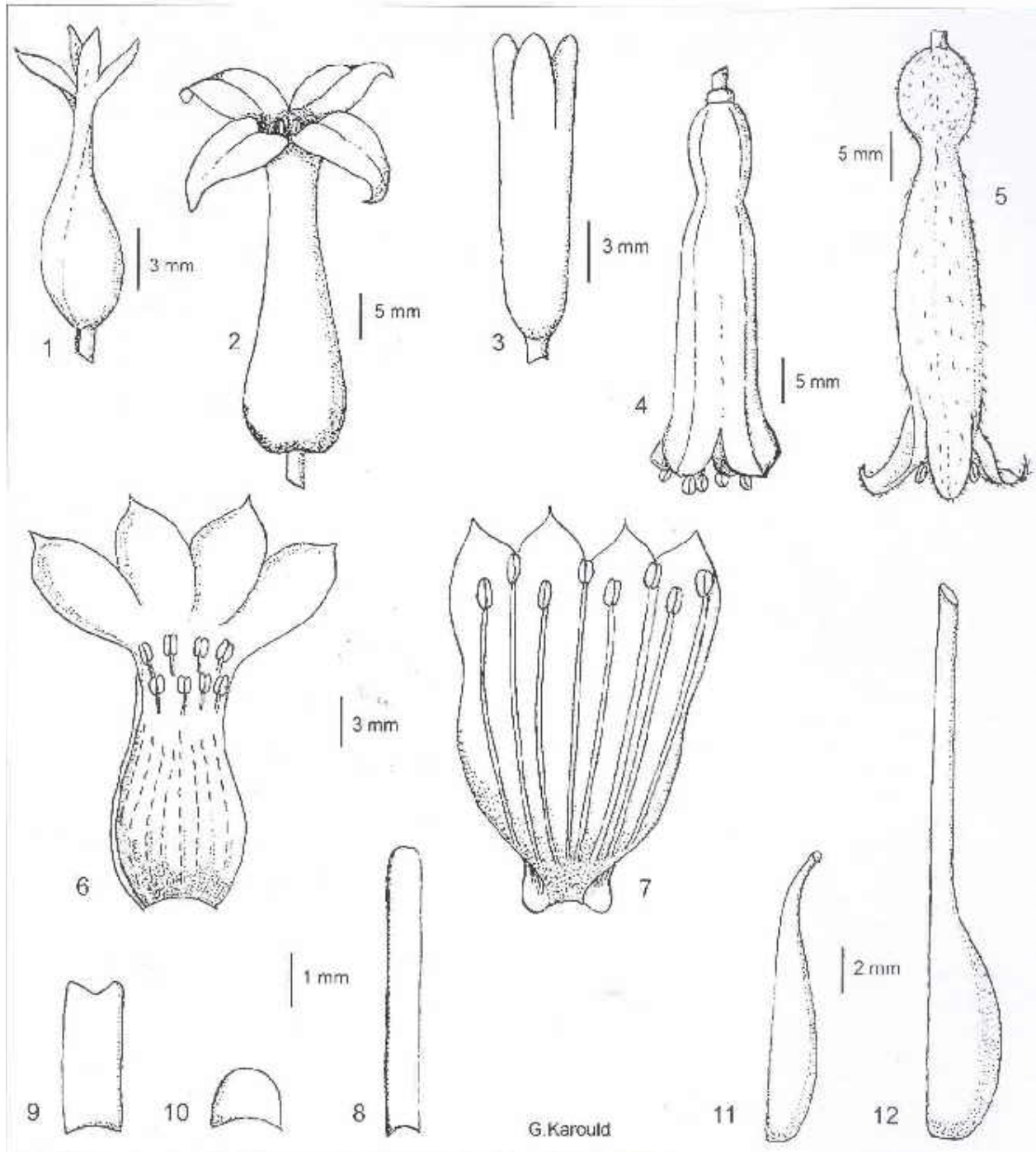
Logiquement, la limite entre les deux modalités du caractère "rapport de longueur lobes / tube du calice" se situe à 1, c'est-à-dire à l'égalité.

De fait, le calice fournit d'autres caractères, très utiles au niveau des subdivisions du genre ou au niveau spécifique, mais qui ne sont pas assez généraux. Il s'agit, en particulier de :

- la longueur totale du calice, en valeur absolue, et en valeur relative par rapport à la longueur de la corolle, les *Kalanchoe* présentant généralement de petits calices, tandis que les *Bryophyllum* montrent de grands et longs calices ;
- la structure du calice qui peut être, très épais et charnu (*Kalanchoe*), cupuliforme et mince (*Kalanchoe*), cupuliforme et rigide (*Bryophyllum*), tubulaire et parcheminé (*Bryophyllum*), etc.

Dans un certain nombre de cas, la définition de la modalité du calice par le seul rapport des longueurs "Lobes / Tube" est délicate à préciser et demande à être confortée par les autres caractéristiques évoquées ci-dessus.

On notera encore quelques éléments du pédicelle (amincissement net vers le sommet ou vers la base, ou isodiamétrie, fort épaississement du sommet, etc.), intéressants à l'intérieur de groupes d'espèces, mais dépourvus de valeur au niveau générique.



[Figure 2 -

Formes de la corolle. Subg. *Kalanchoe*, tube sans gorge. 1 : tube à partie inférieure très renflée (*K. rotundifolia*) ; 2 : tube à partie inférieure sensiblement renflée (*K. bentii*) ; 3 : tube droit isodiamétrique (*K. farinacea*). - Subg. *Bryophyllum*, tube en forme de sablier dissymétrique, avec un fort resserrement (gorge). 4 : aspect courant (*K. rosei*) ; 5 : tube à partie inférieure en boule (*K. pinnata*).

Position des étamines. Subg. *Kalanchoe*. 6 : filets insérés au-dessus du milieu de la longueur du tube de la corolle (*K. crenata*). - Subg. *Bryophyllum*. 7 : filets insérés en dessous du milieu de la longueur du tube de la corolle (*K. cymbifolia*). Formes des écailles. Subg. *Kalanchoe*. 8 : écaille linéaire longue (*K. crenata*). - Subg. *Bryophyllum*. 9 : écaille courte, rectangulaire (*K. pubescens*) ; 10 : écaille semi-circulaire (*K. marnieriana*).

Formes du pistil. Subg. *Kalanchoe*. 11 : styles plus courts que les carpelles (*K. pumila*). - Subg. *Bryophyllum*. 12 : styles plus longs que les carpelles (*K. waldheimii*.)]

La corolle (Fig. 2)

Elle demande un examen précis, après enlèvement du calice le cas échéant, mais elle donne des informations très intéressantes par leur fixité.

La corolle comprend toujours deux éléments : le tube et les lobes. Les caractères des lobes ne sont ni assez fixes, ni assez généralisables pour être retenus ici. L'intérêt se situe sur le tube.

Ce tube montre, le plus généralement, deux parties nettes : une partie inférieure, plus courte, et une partie supérieure nettement plus longue, séparées par une limite plus ou moins marquée, de très faiblement (léger amincissement) à très fortement (resserrement fort, qualifié de gorge, donnant une forme générale très particulière).

Les deux modalités se définissent ainsi :

1. partie inférieure du tube corollin d'un diamètre sensiblement plus grand que celui de la partie supérieure ; limite entre les deux parties visibles mais non sous la forme d'un fort resserrement ; la partie inférieure subsphérique ou \pm ellipsoïde et appliquée sur l'ovaire (qui lui donne de sa forme) ; la partie supérieure \pm isodiamétrique ;
2. corolle en forme générale de "sablier dissymétrique" : partie inférieure du tube corollin plus courte que la partie supérieure et d'un diamètre toujours nettement plus faible que celui de la partie supérieure ; un net resserrement (gorge) séparant les deux parties ; la partie inférieure, en tronc de cône ou de pyramide, est plus large à la base qu'au sommet ; la partie supérieure est également plus ou moins évasée vers le sommet.

Si la description de ces deux formes n'est pas très explicite, par contre leur différence est aisée à voir, au moins sur le frais.

Le premier cas est celui de la plupart des *Kalanchoe* d'Afrique et de certaines espèces de Madagascar.

Le second cas est celui de tous les *Bryophyllum* et de certaines espèces intermédiaires.

Il faut cependant ajouter une troisième modalité, rare, dans laquelle le tube de la corolle est pratiquement simple, d'une forme régulière de la base au sommet : tube isodiamétrique, \pm aminci à sa base, \pm aminci ou \pm évasé vers le haut, toujours à section tétraogonale.

Quelques espèces de *Kalanchoe* d'Afrique, comme *K. farinacea*, présentent cette modalité qui pourrait être l'aboutissement d'une évolution ou au contraire un caractère archaïque, à moins qu'il ne s'agisse d'une forte affinité avec un genre voisin, *Adromischus* en l'occurrence.

Les étamines (Fig. 2)

Les filets des étamines ne sont jamais entièrement libres. Ils sont toujours plus ou moins longuement soudés à la corolle. La longueur de la partie libre est extrêmement variable, de très faible à très grande, en valeur absolue et en valeur relative (rapport partie libre / partie soudée).

De la longueur de la partie soudée du filet dépend directement la position, sur la longueur du tube corollin, du point dit "d'insertion" (le point à partir duquel ledit filet devient libre).

Dans l'ensemble du groupe, on observe une variation considérable, le point d'insertion allant de la base du tube corollin au sommet de ce tube (à la base des lobes corollins) et même, exceptionnellement, directement sur les lobes de la corolle.

Toute la littérature retient comme caractère discriminant majeur entre *Kalanchoe* et *Bryophyllum* la position du point d'insertion par rapport au milieu de la longueur du tube de la corolle. Mais, en fait, cet énoncé n'est qu'un dérivé d'une situation morphologique plus précise et plus nuancée.

Chez les *Bryophyllum*, le point d'insertion se situe à la base de la partie supérieure du tube corollin, soit juste au-dessus du resserrement marquant la limite entre les deux parties de la corolle. Ce resserrement indique également le sommet des carpelles qui sont toujours, dans ce groupe, beaucoup plus courts que les styles.

Comme les carpelles sont très courts, la partie inférieure du tube de la corolle (qui les entoure) est toujours plus courte que la partie supérieure, et le point d'insertion des étamines se situe toujours en dessous du milieu de la longueur totale du tube corollin considéré dans son ensemble.

Chez les *Kalanchoe*, le point d'insertion se situe normalement vers le haut de la partie supérieure du tube corollin, parfois presque au niveau de la base des lobes corollins, généralement plus bas, à des niveaux très variables.

Dans ce groupe, les carpelles sont plus longs que les styles ; il n'y a pas de resserrement du tube corollin et la partie supérieure du tube est plus mince que la partie inférieure. Le point d'insertion des étamines se situe alors au-dessus du milieu de la longueur totale du tube corollin.

Mais, chez certains *Kalanchoe*, et apparaît là une notable nuance, le point d'insertion peut être suffisamment bas sur la partie supérieure du tube corollin pour passer en dessous du milieu de la longueur totale.

Une autre variante subtile peut se rencontrer : l'écart entre les niveaux d'insertion des deux cycles d'étamines (cycle des oppositipétales et cycle des alternipétales), qui est généralement faible (relativement) à très faible, peut devenir fort. À ce moment-là, les deux cycles d'étamines nettement écartés l'un de l'autre peuvent se trouver insérés de part et d'autre du milieu du tube, comme dans *K. welwitschii*.

On voit, par ces variantes, que si le caractère "position du point d'insertion des étamines par rapport au milieu de la longueur du tube de la corolle" est, en principe et généralement, facile d'observation, il soulève quand même parfois des difficultés d'interprétation. Il s'agit néanmoins d'un caractère fondamental, car lié à la structure de la corolle et à celle du pistil.

Les anthères

L'observation des anthères est à réaliser avant l'ouverture des thèques, c'est-à-dire, dans la pratique, sur les boutons floraux.

Des caractères spécifiques intéressants peuvent être relevés (forme, couleur, taille). Au niveau générique, on peut retenir le caractère de présence ou d'absence d'une glande sommitale.

Mais, il s'agit, en fait, d'un caractère complémentaire. Les glandes sommitales ne se rencontrent que chez certains *Kalanchoe*, mais n'en n'ont pas tous, tandis que les *Bryophyllum* n'en n'ont jamais.

Les écailles (Fig. 2)

La forme générale des écailles montre deux modalités essentielles, entre lesquelles apparaissent quelques intermédiaires. Une certaine variabilité intraspécifique existe, mais faible et qui ne masque pas les types de base.

On a ainsi :

1. écaille "allongée", linéaire, longue et très étroite relativement, à rapport longueur/largeur élevé, généralement supérieur à 3 ;
2. écaille "courte", carrée, rectangulaire, parfois hémicirculaire, à rapport longueur/ largeur faible, inférieur à 1 ou ne dépassant pas 2.

Dans le premier cas, se retrouvent les *Kalanchoe* d'Afrique et une partie des *Kalanchoe* de Madagascar. Dans le second cas, se situent tous les *Bryophyllum*.



a : *Kalanchoe laciniata* (Linné) de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Afrique.
Fleurs dressées



b : *Kalanchoe sanctula* Descoings (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs
pendantes ; calice à tube nettement plus long que les lobes ; corolle à gorge
très marquée



c : *Kalanchoe schimperiana* A. Richard (subg. *Calophygia*) - Afrique. Fleurs dressées ; calice à tube subnul ; corolle sans gorge, à tube régulièrement rétréci de la base au sommet (caractères du subg. *Kalanchoe*)



d : *Kalanchoe beauverdii* Hamet (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube plus long que les lobes (caractères du subg. *Bryophyllum*)



e : *Kalanchoe orgyalis* Baker (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; calice sans tube ; corolle isodiamétrique sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*)



f : *Kalanchoe gracilipes* (Baker) Baillon (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes (caractères du subg. *Bryophyllum*) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*)



g : *Kalanchoe miniata* Hilsenberg & Bojer ex Tulasne (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; corolle à gorge bien marquée (caractères du subg. *Bryophyllum*) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*)



h : *Kalanchoe synsepala* Baker (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; corolle à tube sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*) ; calice à tube plus long que les lobes (caractère du subg. *Bryophyllum*)

[Figure 3 - Ne sont cités que les caractères visibles sur les photos.

a : *Kalanchoe laciniata* (Linné) de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Afrique. Fleurs dressées ; b : *Kalanchoe sanctula* Descoings (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube nettement plus long que les lobes ; corolle à gorge très marquée ; c : *Kalanchoe schimperiana* A. Richard (subg. *Calophygia*) - Afrique. Fleurs dressées ; calice à tube subnul ; corolle sans gorge, à tube régulièrement rétréci de la base au sommet (caractères du subg. *Kalanchoe*) ; d : *Kalanchoe beauverdii*

Hamet (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube plus long que les lobes (caractères du subg. *Bryophyllum*) ; e : *Kalanchoe orgyalis* Baker (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; calice sans tube ; corolle isodiamétrique sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*) ; f : *Kalanchoe gracilipes* (Baker) Baillon (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes (caractères du subg. *Bryophyllum*) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*) ; g : *Kalanchoe miniata* Hilsenberg & Bojer ex Tulasne (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; corolle à gorge bien marquée (caractères du subg. *Bryophyllum*) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*) ; h : *Kalanchoe synsepala* Baker (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; corolle à tube sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*) ; calice à tube plus long que les lobes (caractère du subg. *Bryophyllum*).

Toutes les photos ont été prises par l'auteur sur des plantes cultivées en serre (collection personnelle B. Descoings).]

On rencontre parfois des écailles rectangulaires un peu longues qui font comme un terme de passage entre les deux modalités ci-dessus définies.

Viennent ensuite d'autres caractéristiques plus ou moins nettes qui peuvent être utiles au niveau des groupes d'espèces, mais non au plan générique : forme en vasque, position de l'insertion sur les carpelles, forme de la coupe transversale, etc.

Le pistil (Fig. 2)

Le pistil comprend 4 carpelles, toujours soudés entre eux à leur base sur une faible à très faible longueur. Chaque carpelle est prolongé par un style lui-même terminé par stigmate.

Le plus généralement, les carpelles sont coalescents ou convergents dans leur partie supérieure, mais, chez quelques rares espèces, ils sont divergents.

Le caractère le plus intéressant réside dans les longueurs relatives des carpelles et des styles. Pratiquement, on n'observe que deux modalités :

1. carpelle nettement plus long que le style, rapport C/S supérieur à 1 ;
2. carpelle nettement plus court que le style, rapport C/S inférieur à 1 et faible.

Dans le premier cas, on trouve les *Kalanchoe* d'Afrique et certains *Kalanchoe* de Madagascar ; dans le second cas, les *Bryophyllum* et certaines espèces intermédiaires.

Dans l'examen de ce caractère, il convient d'être prudent, car la longueur des styles est sujette à de grandes variations, d'une fleur à l'autre, mais aussi tout particulièrement au cours du développement de la fleur. Cependant, globalement, ce caractère ne prête guère à confusion, surtout lorsqu'il est observé sur des fleurs mûres (anthères ouvertes).

Le caractère de divergence ou de convergence des carpelles a été utilisé par différents auteurs. Notamment, Baker (1881) l'a retenu pour distinguer le genre *Kitchingia*.

Il faut prendre ce caractère avec précaution. En premier lieu, car il n'est pas toujours évident à observer. Entre des carpelles résolument divergents, comme les montre le dessin illustrant la diagnose du *Kitchingia gracilipes*, l'espèce type du genre *Kitchingia*, et des carpelles coalescents on observe des positions intermédiaires, souvent dans une même espèce.

Boiteau & Mannoni (1947, p. 150) écrivaient déjà : "La présence d'un terme de transition tel que la nouvelle *K. pseudo-campanulata*... diminue beaucoup la valeur attribuée par certains systématiciens (Baker, Berger) à la divergence des carpelles."

Par ailleurs, ce caractère n'intéresse que 4 espèces avec certitude. Il paraît, en conséquence, plus sage de ne le considérer qu'au niveau des subdivisions de genre.

Appréciation des caractères

Dans la plupart des cas, la modalité (*Kalanchoe* ou *Bryophyllum*) des différents caractères génériques

est facilement déterminée. Mais on peut parfois se trouver devant des difficultés d'appréciation qui tiennent à plusieurs causes.

Certains caractères peuvent présenter des valeurs difficiles à interpréter parce que proches de la limite séparant les deux groupes. Par exemple ; une écaille carrée et une écaille linéaire se distinguent parfaitement, mais une écaille non réellement linéaire, mais longuement rectangulaire peut poser un problème. Ou encore, la position des étamines réparties de part et d'autre du milieu de la longueur du tube corollin.

Se rencontre également le cas où la variabilité d'un caractère générique à l'intérieur de l'espèce rend difficile l'attribution à cette espèce de la modalité pour ce caractère. Où placer l'espèce dont les fleurs sont dressées en début de floraison et pendantes en fin de floraison ? Que faire d'un calice dont les dimensions le situent à cheval sur l'égalité dans le rapport des longueurs "Lobes/Tube" ?

D'une manière générale, les difficultés d'interprétation que nous avons rencontrées proviennent du fait que les descriptions existantes sont imprécises et que, d'autre part, nous n'avons pu voir de matériel vivant, seul apte, bien souvent pour ces succulentes, à permettre une observation utile.

DÉLIMITATION DES TROIS GENRES

En reprenant les données de la typologie exposée ci-dessus, il est possible de fixer les caractéristiques essentielles des trois groupes (*Kalanchoe*, *Bryophyllum*, *Kitchingia*) et de préciser leur délimitation.

On aura noté que, pour chacun des 6 caractères génériques retenus, n'ont été définies que 2 modalités de base. Deux caractères complémentaires sont également cités ci-dessous, avec la réserve qu'ils peuvent confirmer un groupe, mais ne sont pas présents dans toutes les espèces dudit groupe. Il s'agit des caractères : glande apicale au sommet de l'anthère et bulbilles présentes sur les feuilles ou/et dans les inflorescences.

Kalanchoe

Le groupe *Kalanchoe* se définit par les caractères suivants :

- fleurs dressées ;
- calice à tube moins long que les lobes ; tube nul ou très court à court, donnant un rapport "Lobes/Tube" toujours supérieur à 1 ;
- corolle à tube en deux parties, la partie inférieure nettement plus large que la partie supérieure, la limite entre les deux parties non marquée par un fort resserrement ; parfois tube plus ou moins isodiamétrique et paraissant simple ;
- insertion des étamines au-dessus du milieu de la longueur totale du tube de la corolle, c'est-à-dire nettement au-dessus de la base de la partie supérieure du tube corollin, et généralement vers le haut du tube corollin ;
- écailles linéaires, nettement (plusieurs fois) plus longues que larges ;
- carpelles plus longs que les styles, en général nettement plus longs ;
- anthères pouvant présenter une glande à leur sommet (caractère complémentaire non général).

Les espèces qui répondent entièrement à cette définition du groupe *Kalanchoe* sensu stricto se répartissent comme suit (voir tableau 5) :

- à Madagascar, 7 espèces seulement sur un total de 75 taxons (hybrides naturels compris) ;
- en Afrique, une majorité de 37 espèces sur un total de 60.
- en Asie, 14 espèces sur un total de 15, sachant que, pour 4 espèces, on ne peut se prononcer de manière sûre, les descriptions étant incomplètes ;
- en ce qui concerne les 5 hybrides artificiels : *K. x kewensis* se range dans ce groupe, mais, pour les autres taxons, on ne possède pas de descriptions suffisamment détaillées.

Bryophyllum

Le groupe *Bryophyllum* se définit par les caractères suivants :

- fleurs pendantes ;
- calice à tube long, depuis aussi long jusqu'à beau-coup plus long que les lobes ; rapport "Lobes / Tube" égal ou inférieur à 1 ;
- corolle en forme de "sablier dissymétrique", à tube toujours en deux parties bien distinctes, la partie inférieure à la fois beaucoup plus courte et nettement moins large que la partie supérieure, la limite entre les deux parties généralement très marquée par un net resserrement (gorge) ;
- insertion des étamines tout à fait à la base de la partie supérieure du tube corollin, soit juste au-dessus de la gorge, c'est-à-dire en dessous du milieu de la longueur totale du tube de la corolle ;
- écailles courtes à contour carré, rectangulaire, hémicirculaire, etc., jamais linéaires ;
- carpelles très nettement plus courts que les styles ;
- les feuilles ou /et les inflorescences pouvant produire des bulbilles (caractère complémentaire non général).

Le genre *Bryophyllum* est endémique de Madagascar. La liste des espèces qui répondent entièrement à la définition ci-dessus du groupe *Bryophyllum* compte 25 espèces, dont 2 hybrides naturels (voir le tableau 5). Une espèce supplémentaire (*K. humifica*) demande confirmation.

Kitchingia

Sur la base des mêmes caractères discriminants, l'analyse de la diagnose générique de *Kitchingia* par Baker et des diagnoses des deux premières espèces décrites en même temps, se fait de la manière suivante, avec toutefois l'appui de quelques observations complémentaires :

- la position des fleurs n'est pas indiquée ; la figure de *K. gracilipes* montre des fleurs plutôt dressées, mais, en fait, elles sont pendantes, comme celles de *K. campanulata* ;
- le calice est petit ; le tube est aussi long (*K. gracilipes*) ou plutôt plus court (*K. campanulata*) que les lobes, selon les diagnoses ;
- la corolle est dite "tubuleuse campanulée" ce qui ne donne aucune indication sur la structure du tube en 2 parties ; sur la figure de *K. gracilipes*, le tube est simple (corolle tubuleuse) et ne montre pas de resserrement ; pour *K. campanulata*, on observe une corolle avec une gorge, et dont la partie supérieure est effectivement campanulée ;
- les étamines sont insérées au-dessus du milieu du tube de la corolle, selon la diagnose du genre ; la figure de *K. gracilipes* les montre insérées très haut sur la corolle ; pour *K. campanulata*, elles sont dites insérées environ au milieu du tube de la corolle ;
- les écailles sont dites carrées et tronquées ;
- les carpelles sont dits plus courts que les styles ; la figure de *K. gracilipes* les montre comme beaucoup plus courts ; pour *K. campanulata*, les carpelles sont plutôt plus courts.

La comparaison entre ce schéma des caractères génériques de *Kitchingia* et les caractéristiques exposées pour *Kalanchoe* et pour *Bryophyllum* éclaire le problème posé par le genre *Kitchingia* et explique son devenir.

Dans le genre *Kitchingia*, les écailles et les carpelles sont de type *Bryophyllum*, mais le calice est de type *Kalanchoe* ; tandis que les caractères concernant la position de la fleur, la forme de la corolle et la position de l'insertion des étamines semblent hésiter ou être intermédiaires entre les types *Bryophyllum* et *Kalanchoe*. Les espèces décrites ultérieurement, par Baker (1882, 1883, 1884, 1887) et Stapf (1908) confirment, pour la plupart, le statut intermédiaire et incertain du groupe.

Cette hétérogénéité originelle a conduit Berger (1930), tenant de la séparation des 3 genres, à répartir les espèces de *Kitchingia* entre le genre *Kitchingia* réduit à 3 espèces (actuellement, après application des synonymies) et le genre *Bryophyllum*. Mais, même dans cette acception réduite, avec *K. gracilipes* (espèce type), *K. campanulata* et *K. peltata*, il demeure hétérogène et intermédiaire.

Sur le tableau 1 sont rassemblées les 10 espèces (retenues) décrites comme *Kitchingia* (genre ou section), soit 8 par Baker et 1 par Stapf (*K. uniflora*), et encore 1 par Humbert comme *Kalanchoe* (*K. ambolensis*) mais à rapprocher de *Kitchingia campanulata*.

Le groupe est nettement disparate : 2 espèces (*K. laxiflora* et *K. streptantha*) répondent entièrement aux caractéristiques de *Bryophyllum* ; les 8 autres présentent 1 à 3 caractères (sur 6) de *Kalanchoe* ; sur ces 8 espèces, 4 seraient des *Bryophyllum* sauf pour le calice, 2 présentent 2 caractères de *Kalanchoe*. Et le caractère de divergence des carpelles n'intéresse, au total, que 4 espèces sur 10.

Le genre *Kitchingia*, tel que redéfini par Berger et limité à 3 espèces, concentre l'hétérogénéité observée ci-dessus.

En effet, le tableau 1 montre que : *K. campanulata* est un *Bryophyllum*, mais avec un calice de type *Kalanchoe* et *K. peltata* est une espèce intermédiaire plutôt *Bryophyllum* avec 2 caractères de type *Kalanchoe* (forme de la corolle et position des étamines). Le cas du troisième taxon, *K. gracilipes*, espèce type du genre *Kitchingia*, est assez remarquable : 3 caractères *Bryophyllum*, 3 caractères *Kalanchoe*, plus le caractère complémentaire mais typiquement *Kalanchoe* africain (présence d'une glande sur les anthères).

Il ressort de ce qui précède que le genre *Kitchingia*, tel que défini par son auteur ou même tel que redéfini par Berger, ne peut effectivement pas être maintenu. Les espèces qui le composent ou qui y ont été rattachées sont à répartir, soit dans le groupe *Bryophyllum*, soit dans le lot des espèces dites intermédiaires (entre *Bryophyllum* et *Kalanchoe*).

Certains auteurs, comme Boiteau (1947), Boiteau & Allorge-Boiteau (1995) et Rauh (1995-1998) ont conservé *Kitchingia* au niveau d'une section du genre unique *Kalanchoe* et pour quelques espèces.

Pour Boiteau, cette section se divise en deux sous-sections (Boiteau, 1947) ou groupes (Boiteau & Allorge-Boiteau, 1995) : groupe I (*Sylvaticae*) avec *K. gracilipes* et *K. peltata*, et groupe II (*Campanulatae*) avec *K. campanulata* et *K. ambolensis*. Le seul caractère discriminant de cette section étant, selon l'auteur, la divergence des carpelles.

Mais Boiteau & Allorge-Boiteau (1995) présentent des commentaires contradictoires sur l'intérêt du caractère discriminant et de la classification proposée : "...le caractère..., la divergence des carpelles, est très net et très satisfaisant du point de vue de la systématique. Mais il ne semble pas définir un groupe véritablement naturel..." et au sujet de ses deux groupes "...il y a un groupe très homogène... un autre groupe constitué de deux espèces, dont une... : *K. campanulata*. Par toutes sortes de caractères, cette espèce se rapproche beaucoup de certaines espèces de la deuxième section...".

En définitive, il ressort des considérations précédentes que le taxon *Kitchingia*, très hétérogène, visiblement intermédiaire entre *Kalanchoe* et *Bryophyllum*, et utilisé dans des acceptions variées, ne peut être conservé, ni au niveau générique, ni même au niveau de section du genre *Kalanchoe* sensu lato.

POSITION DES AUTEURS ANTÉRIEURS

Hamet

Le Dr Raymond Hamet fut l'un des meilleurs connaisseurs des *Crassulacées* et plus particulièrement du genre *Kalanchoe* auquel il consacra, sur plusieurs dizaines d'années, un nombre considérable d'articles souvent en collaboration avec H. Perrier de la Bathie.

Dès le début de ses travaux, dans sa "Monographie du genre *Kalanchoe*", Hamet (1907, 1908) prend une position très claire et bien documentée : les genres *Bryophyllum* et *Kitchingia* sont très hétérogènes et doivent être intégrés dans le genre *Kalanchoe*.

En même temps, il propose un découpage du genre en 13 groupes auxquels il ne donne pas de niveau taxonomique. Malgré ses imperfections évidentes, cette division très artificielle a été suivie par quelques auteurs.

Boiteau et Mannoni

Dans le premier de sa série d'articles sur "Les plantes grasses de Madagascar", Boiteau (1947) propose une clef du genre *Kalanchoe* divisé en sections *Kitchingia*, *Bryophyllum* et *Eukalanchoe*, elles-mêmes subdivisées en 14 sous-sections.

Les nombreux articles suivants, par Boiteau & Mannoni (1948, 1949), donnent la description des espèces, mais s'arrêtent malheureusement à la huitième sous-section. Ce travail a été repris, complété et publié dans son intégralité par Madame L. Boiteau-Allorge, fille de P. Boiteau (voir plus avant).

Berger

Dans le "Die natürlichen Pflanzenfamilien" de Engler, Berger (1930) traite des *Crassulaceae* d'une manière originale.

Il crée une sous-famille *Kalanchoideae* qui comprend les 3 genres discutés : *Kalanchoe* Adanson, subdivisé en 10 groupes reprenant ceux établis par Hamet (1907, 1908), *Kitchingia* Baker réduit à quelques espèces, et *Bryophyllum* Salisbury, qui inclue un certain nombre d'espèces initialement décrites comme *Kitchingia*.



a : *Kalanchoe pubescens* Baker (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube plus long que les lobes



b : *Kalanchoe lanceolata* (Forsskäl) Persoon (subg. *Calophygia*) - Afrique, Asie. Fleurs dans tous les sens (caractère alternatif intermédiaire) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*)



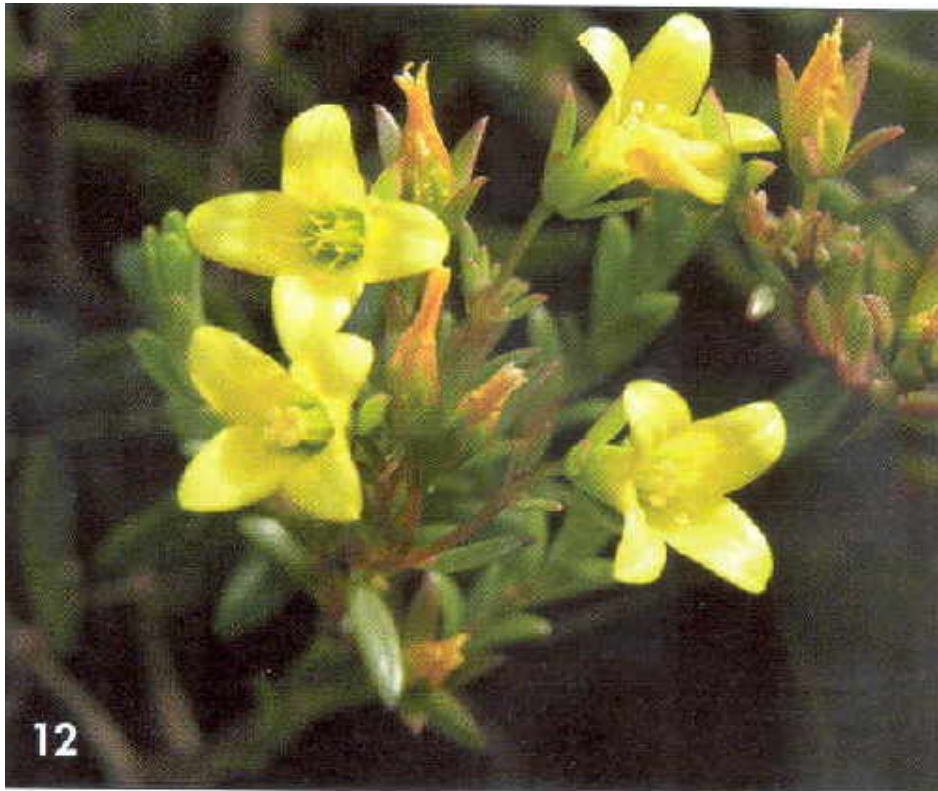
c : *Kalanchoe spathulata* de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Asie. Fleurs dressées ; calice à tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge



d : *Kalanchoe gastonis-bonnieri* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube beaucoup plus long que les lobes



e : *Kalanchoe* cf. *prittwitzii* Engler (subg. *Kalanchoe*) - Afrique. Fleurs dressées ; calice à tube beaucoup plus court que les lobes ; corolle sans gorge



f : *Kalanchoe jongmansii* Hamet et H. Perrier (subg. *Calophygia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; calice à tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*)



g : *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haworth (subg. *Calophygia*) - Afrique. Fleurs dans tous les sens (caractère alternatif intermédiaire) ; calice à tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*)



h : *Kalanchoe fedtschenkoi* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes, calice à tube beaucoup plus long que les lobes.

[Figure 4 - Ne sont cités que les caractères visibles sur les photos.

a : *Kalanchoe pubescens* Baker (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube plus long que les lobes ;

b : *Kalanchoe lanceolata* (Forsskäl) Persoon (subg. *Calophytia*) - Afrique, Asie. Fleurs dans tous les sens (caractère alternatif intermédiaire) ; calice à tube plus court que les lobes (caractère du subg. *Kalanchoe*) ;

c : *Kalanchoe spathulata* de Candolle (subg. *Kalanchoe*) - Asie. Fleurs dressées ; calice à

tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge ; d : *Kalanchoe gastonis-bonnieri* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes ; calice à tube beaucoup plus long que les lobes ;

e : *Kalanchoe* cf. *prittwitzii* Engler (subg. *Kalanchoe*) - Afrique. Fleurs dressées ; calice à tube beaucoup plus court que les lobes ; corolle sans gorge ;

f : *Kalanchoe jongmansii* Hamet et H. Perrier (subg. *Calophytia*) - Madagascar. Fleurs dressées ; calice à tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*) ;

g : *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haworth (subg. *Calophytia*) - Afrique. Fleurs dans tous les sens (caractère alternatif intermédiaire) ; calice à tube plus court que les lobes ; corolle sans gorge (caractères du subg. *Kalanchoe*) ;

h : *Kalanchoe fedtschenkoi* Hamet et H. Perrier (subg. *Bryophyllum*) - Madagascar. Fleurs pendantes, calice à tube beaucoup plus long que les lobes.

Toutes les photos ont été prises par l'auteur sur des plantes cultivées en serre (collection personnelle B. Descoings).]

Tableau 1

Répartition des caractères génériques discriminants chez les espèces classées dans le genre *Kitchingia* (X : caractère net et fixe ; (=) : caractère alternatif à modalité pouvant passer d'un groupe à un autre ; div. : carpelles nettement divergents) (cal.=calice; cor.=corolle; éta.= étamine; éca.= écaille carp.= carpelle)

La clef des genres donne une idée des caractères utilisés pour distinguer les 3 genres de la sous-famille des *Kalanchoideae*. La voici traduite :

a) Filets des étamines insérés à la base du tube de la corolle. Fleurs généralement pendantes, grandes. Calice (sépales) grand, souvent tubulaire ou enflé. Plante presque –toujours avec des bulbilles.

Bryophyllum

b) Filets des étamines insérés au milieu ou au-dessus du milieu du tube de la corolle.

I. Carpelles divergents, styles longs. Tube de la corolle campanulé, lobes courts. Fleurs \pm inclinées.

Kitchingia

II. Carpelles convergents, styles souvent plus courts qu'eux. Tube de la corolle différent, souvent en forme de cruche à la base. Fleurs généralement dressées. ***Kalanchoe***

Les caractères utilisés sont :

- 1 - la position des fleurs, pendantes, \pm inclinées (étalées) ou dressées ;
- 2 - la taille et la forme du calice
- 3 - la forme de la corolle ;
- 4 - le point d'insertion des étamines, à la base du tube, au milieu ou au-dessus du milieu du tube de la corolle ;
- 5 - la position des carpelles, divergents ou convergents ;
- 6 - la longueur relative des styles par rapport aux carpelles ;
- 7 - l'existence de bulbilles.

Les caractères 2 et 3 sont difficiles à interpréter tels qu'ils sont exposés. Le caractère 5 n'a qu'un intérêt limité, il est délicat à observer et pas forcément stable. Le caractère 7 est intéressant, mais ne couvre qu'une partie du genre. Les caractères 1, 4 et 6 sont de bons caractères génériques, constants, stables et d'observation aisée.

Le maintien du genre *Kitchingia*, même réduit à 3 espèces (*K. gracilipes*, *K. peltata* et *K. campanulata*) rend la clé difficile d'usage :

- les fleurs des *Kitchingia* sont pendantes et non \pm inclinées, ce qui renvoie au genre *Bryophyllum*,
- la distinction entre fleur campanulée et fleur d'une autre forme reste très difficile,
- une petite moitié des *Bryophyllum* n'a pas de bulbilles,
- chez *K. campanulata*, l'insertion des filets staminaux se fait au-dessous du milieu du tube de la corolle et non au-dessus.

À noter enfin, pour le genre *Kalanchoe*, l'indication de la forme en cruche de la base du tube de la corolle. S'il n'a pas de valeur générique tel qu'il est exprimé, ce caractère pourrait servir dans la subdivision du genre.

M. Lauzac-Marchal

Dans une note à l'Académie des Sciences, Madame M. Lauzac-Marchal (1974) a soutenu la réhabilitation du genre *Bryophyllum*. Ce travail appelle ici une analyse détaillée, car ses conclusions ont été largement suivies.

En premier lieu, l'auteur cite les arguments avancés par Hamet pour conserver un genre unique : pour le calice et les écailles, l'existence de formes intermédiaires entre les *Kalanchoe* et les *Bryophyllum*.

Elle conclut : "Ces deux arguments ne nous paraissent pas probants... Ils montrent seulement que la morphologie du calice et des écailles épigynes n'a pas l'importance diagnostique qu'on lui avait attribuée."

Le calice et les écailles constituent 2 des 5 organes principaux de la fleur. Les rejeter, comme dépourvus d'intérêt, d'une simple phrase et sans aucune démonstration, est plutôt léger. D'autant qu'une étude un peu plus poussée aurait montré à l'auteur que les 3 autres organes présentent la même particularité de l'existence de formes intermédiaires.

Sur les arguments avancés par Berger, pour distinguer 3 genres, Lauzac-Marchal indique, entre autres :

- "le port des fleurs : le plus souvent pendantes... chez B" = il eut été intéressant de savoir ce qu'il y avait sous le terme "le plus souvent" ; sans doute des exceptions ou des intermédiaires ;
- "leur taille, nettement plus importante chez B." = cet argument, qui peut déjà difficilement être retenu à un niveau générique, ne tient pas, par la simple constatation que les fleurs les plus grandes [de très loin, jusqu'à 20 cm : *K. marmorata*, *K. schimperiana* (Fig. 3c)] et les plus petites (*K. rhombopilosa*, *K. humilis*) sont fournies par des *Kalanchoe* ;
- les formes du calice sont plus nombreuses et plus précises que celles qui sont citées, d'une part, et, d'autre part, il est une forme de calice que l'on trouve chez quelques espèces des deux taxons : calice cupuliforme à tube \pm égal aux lobes en longueur [par ex. *K. beauverdii* (Fig. 3d), *K. peltata* pour les *Bryophyllum* ; *K. grandidieri*, *K. arborescens* pour les *Kalanchoe* s.s.] ;
- pour le niveau d'insertion des filets staminaux, schématiquement l'indication est valable, mais demande à être nuancée : formes différentes des corolles, existence d'intermédiaires ;
- pour les carpelles, l'observation concernant les tailles relatives des carpelles et des styles est exacte, mais, là aussi, on note l'existence d'intermédiaires ;
- "la présence de bourgeons foliaires adventifs chez B. seulement." : cet argument ne peut être retenu au niveau générique que de façon secondaire et complémentaire dès lors qu'il n'intéresse qu'une partie des *Bryophyllum* ; l'existence d'une glande au sommet des anthères constitue un autre caractère de même intérêt (une partie seulement des *Kalanchoe*).

Lauzac-Marchal ajoute encore un argument cité par Boiteau (1947) : "...le rétrécissement du tube de la corolle au-dessus des carpelles chez *Bryophyllum*". Effectivement, chez les *Bryophyllum*, le tube de la corolle comprend 2 parties séparées par un rétrécissement généralement marqué (gorge). Cependant, chez la plupart des *Kalanchoe* sensu stricto, le tube de la corolle comprend aussi 2 parties nettes, mais dont la limite n'est pas soulignée par un fort rétrécissement.

Ensuite, dans l'article de Lauzac-Marchal vient un argument basé sur l'anatomie florale et tiré d'une étude de Tillson (1940) : "La disjonction entre les filets staminaux et corollins a lieu à la base de la corolle chez les B. et au-dessus du milieu du tube pour les *Kalanchoe* et les *Kitchingia*."

Peut-être, en premier lieu, pourrait-on discuter de l'intérêt de ce caractère concomitant qui se trouve découler directement de la position de l'insertion des filets des étamines. D'évidence, les filets staminaux se séparent des filets corollins au moment où les étamines deviennent libres de la corolle.

Par ailleurs, si ce caractère permet de regrouper *Kalanchoe* et *Kitchingia*, il ne facilite pas la démonstration quand on sait que le plus grand nombre des *Kitchingia* est passé dans le genre *Bryophyllum*, selon Berger.

La caryologie apporte ses éléments et Lauzac-Marchal reprend la constatation de Friedman (1971) selon laquelle les nombres de base sont de 17 pour les *Bryophyllum* et de 18 pour les *Kalanchoe*, ce qui constitue un "argument de plus pour justifier une coupure générique".

Mais, on ne peut pas suivre ainsi la démonstration de Friedman. En premier lieu, car il n'a traité que la moitié des espèces de Madagascar, soit moins du quart du nombre total des *Kalanchoe* sensu lato.

Et, en second lieu, parce que l'on note un nombre de base de 20 pour *K. uniflora* (*Kitchingia* passé en *Bryophyllum*), de 17 pour *K. blossfeldiana* (*Kalanchoe* s.s.), pour *K. globulifera* (*Kalanchoe*) et pour *K.*

aromatica (*Kalanchoe* intermédiaire), tandis que l'on a 18 pour *K. pinnata* (*Bryophyllum* vrai).

Sans entrer dans le détail, on observera encore que Baldwin (1938) présente un point de vue opposé à celui de Friedman. Enfin et surtout, Raadts (1989) donne une base de 17 pour un lot d'une trentaine d'espèces de *Kalanchoe* sensu stricto d'Afrique, soit la moitié des espèces du continent.

Les arguments avancés sous la rubrique chorologique auraient demandé une analyse poussée de la répartition de toutes les espèces des deux taxons, car la situation n'est pas aussi simple que l'exposé de Lauzac-Marchal le laisserait croire.

Tous les *Bryophyllum* sont des endémiques malgaches, y compris *K. pinnata* largement introduit sous les tropiques (plante ornementale et plante médicinale). Les *Kalanchoe* sensu stricto ne s'étendent pas à "presque toute l'Afrique continentale", très loin de là. Par contre, ils vont jusqu'en Extrême-Orient. Enfin et surtout, à Madagascar, les aires des *Kalanchoe* et des *Bryophyllum* s'interpénètrent largement dans toute la région du Centre-Sud et, de plus, sont juxtantes dans l'extrême sud-est de l'île, dans la région de Fort-Dauphin, sans compter *K. pareikiana*, un *Kalanchoe* s.s., récemment décrit dans le nord c'est-à-dire dans l'aire des *Bryophyllum* les plus évolués.

Enfin, revenant à son sujet d'étude initial (les bourgeons épiphylls chez les Phanérogames), Lauzac-Marchal propose à nouveau l'argument du bourgeonnement foliaire.

Ce caractère présente un intérêt certain. Beaucoup de *Bryophyllum* produisent des bulbilles, mais pas tous, et selon des modalités différentes : bulbilles foliaires sur les marges foliaires ou sur des porte-bulbilles, bulbilles d'inflorescences. A l'inverse, les *Kalanchoe* n'en produisent pas, en principe.

Mais, il n'est pas possible d'utiliser comme discriminant au niveau générique un caractère qui n'est pas présent sur toutes les espèces du genre.

Au total, toute l'argumentation de Madame Lauzac-Marchal apparaît assez fragile et parfois même comme orientée, faute visiblement d'une connaissance assez poussée de ce groupe particulièrement difficile. Car, en fait, la compréhension des *Kalanchoe* et des *Bryophyllum* passe inévitablement par la prise en compte des nombreuses formes intermédiaires que justement cet auteur a rejetées d'emblée.

Les auteurs récents

Dans l'ouvrage sur les "*Kalanchoe* de Madagascar" de Boiteau & Allorge-Boiteau (1995), on note : "...l'unité du genre, tel que l'avait compris Adanson, à Madagascar du moins, ne fait guère de doute : il y a, on le verra, toutes les formes de transition qu'on peut souhaiter entre les *Bryophyllum* Berg., les *Kitchingia* Berg. et les *Kalanchoe* Berg."

Il est intéressant de souligner ici l'accent mis sur "les formes de transition" qui constituent précisément l'une des grandes difficultés du genre. Par contre, la référence à Adanson reste discutable, ce dernier étant l'auteur, en 1763, du premier des trois genres intéressés qu'il n'a donc pas pu comparer aux deux suivants datant de 1805 et 1881.

Dans cet ouvrage, les *Kalanchoe* sont répartis en 3 sections et 15 groupes, le niveau taxonomique de ces derniers n'étant pas précisé. Cette subdivision reprend largement celle de Boiteau (1947) et de Boiteau & Mannoni (1948, 1949).

Dans son magnifique ouvrage sur "Succulent and Xerophytic plants of Madagascar", Rauh (1995-1998) opte pour un seul genre *Kalanchoe*, mais reprend les 3 sections *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Kitchingia* proposées par Boiteau & Mannoni.

Enfin, dans notre contribution au "Illustrated Handbook of Succulent Plants : *Crassulaceae*" de Eggli (Descoings, 2003), nous avons conservé, dans le cadre du seul genre *Kalanchoe*, les sections *Kalanchoe* et *Bryophyllum* (Salisbury) Boiteau (incl. *Kitchingia* Baker). Il s'agissait là, comme précisé, d'une position pratique dans l'attente d'une meilleure connaissance de la structure du genre.

LES ESPÈCES INTERMÉDIAIRES

Les tenants des (2 ou 3) genres distincts, *Kalanchoe* sensu stricto, *Bryophyllum*, *Kitchingia*, et ceux d'un genre *Kalanchoe* unique, sensu lato et éventuellement subdivisé, ne sont pas si éloignés qu'il y paraît.

Il s'avère, en effet, que la plupart des auteurs ayant abordé le sujet sont d'accord pour décrire et

concevoir, comme nous l'avons fait après eux, une unité taxonomique bien définie *Kalanchoe*, d'une part, et une autre unité également bien définie *Bryophyllum*, d'autre part.

La difficulté, qui n'a pas été réellement abordée jusqu'ici, découle de l'existence de nombreuses espèces qui ne rentrent pas correctement, c'est-à-dire pas entièrement, dans l'une ou dans l'autre des deux définitions.

Chez ces espèces, les 6 caractères génériques discriminants (définis ci-dessus) se trouvent répartis entre les deux groupes *Kalanchoe* et *Bryophyllum*. Ces taxons peuvent ainsi être qualifiés d'intermédiaires, plutôt *Kalanchoe* pour les uns et plutôt *Bryophyllum* pour les d'autres, et de manière variable selon le nombre de caractères dont la modalité exprimée renvoie à l'une ou à l'autre entité.

De sorte que, au fond et jusqu'ici, les auteurs se sont surtout divisés sur la prise en compte ou sur le rejet de ces espèces intermédiaires. Si on les méconnaît, la séparation en deux genres devient aisée et s'impose ; mais, si on les considère, il faut bien les mettre quelque part, ce qui conduit vers le maintien d'un seul genre.

Parmi les tenants de la séparation, Berger a essayé de tourner la difficulté en maintenant le genre *Kitchingia*, réduit mais encore hétérogène, et en plaçant les autres espèces (intermédiaires) de ce genre parmi les *Bryophyllum*, ce qui a sensiblement diminué l'unité de ce groupe.

Lauzac-Marchal, pour pouvoir soutenir sa thèse, a simplement fait une impasse totale et volontaire sur les espèces intermédiaires.

Boiteau a suivi le schéma unitaire, mais, quoique très conscient de la grande variabilité intrinsèque de nombreuses espèces, il ne s'est pas dégagé d'une subdivision très artificielle du genre unique conservé.

Analyse du groupe intermédiaire

La liste des espèces utilisée dans le présent article est tirée de notre première synthèse (Descoings, 2003), complétée par les parutions ultérieures de nouveaux taxons (Descoings, 2004a, 2004b, 2004c, 2005 a, 2005 b, 2005c).

Les tableaux 2, 3 et 4 donnent la liste des espèces qui sont à considérer comme "intermédiaires", c'est-à-dire ayant leurs 6 caractères génériques discriminants répartis entre les deux entités *Kalanchoe* sensu stricto et *Bryophyllum*. La répartition va évidemment de 1/5 à 3/3, dans un sens ou dans l'autre et s'opère, pratiquement, entre les deux parties gauche et droite des tableaux.

Rappelons les conventions de ces tableaux :

- le signe X indique la présence du caractère net (et fixe) dans la modalité du groupe (*Kalanchoe* ou *Bryophyllum*) ;
- le signe (=) signifie que la modalité du caractère est instable (caractère alternatif), juste à la limite (par exemple : égalité de longueur pour le tube et les lobes du calice ou pour le carpelle et le style) ou à cheval sur les deux groupes (par exemple : un rang d'étamines fixé au-dessus du milieu du tube corollin, l'autre rang étant fixé en dessous ; ou encore des fleurs orientées dans toutes les directions) ;
- "div" dans la colonne "carpelles" signale que les car-pelles sont nettement écartés (divergents).

Le tableau 2 rassemble les espèces classées jusqu'ici dans les *Bryophyllum* (*Kitchingia* inclus), mais qui sont, en fait, intermédiaires. Elles sont au nombre de 19.

Toutes ces espèces présentent un calice du type *Kalanchoe* (en caractère fixe ou parfois alternatif), ce qui est assez remarquable. Ainsi, dans l'évolution supposée de *Kalanchoe* vers *Bryophyllum*, la forme du calice serait le dernier caractère à se modifier.

Une part importante (12 espèces) ne comprend qu'un seul caractère *Kalanchoe* (le calice), les autres en ont deux (3 espèces) ou trois (4 espèces). Tous les autres caractères que le calice sont concernés.

K. inaurata, espèce récemment décrite (Descoings, 2005 a), offre la caractéristique unique dans le genre de présenter, à la fois, les caractères complémentaires de *Kalanchoe* (glande sur l'anthère) et de *Bryophyllum* (bulbilles).

On notera encore le cas particulier de *K. gracilipes* qui est pleinement intermédiaire avec 3 caractères de chaque groupe, mais qui penche cependant vers *Kalanchoe* à cause du caractère complémentaire (glande

sur l'anthère). Rappelons que cette espèce est le type du genre *Kitchingia*.

Enfin, on observera que le groupe *Bryophyllum*, pris au sens large, paraît assez homogène. On décompte 26 *Bryophyllum* purs, 12 *Bryophyllum* intermédiaires avec un seul caractère divergent (*Kalanchoe* ou alternatif) et seulement 7 espèces nettement intermédiaires (2-3 caractères divergents). Ce qui donne un chiffre de 37 espèces pures ou presque sur un total de 45 espèces classées jusqu'ici en *Bryophyllum*.

Tableau 2

Répartition des caractères génériques discriminants chez les espèces intermédiaires rovenant du groupe (genre) *Bryophyllum* X : caractère net et fixe ; (=) : caractère alternatif à modalité pouvant passer d'un groupe à l'autre ; div.: carpelles nettement divergents) (cal.=calice; cor.=corolle; éta.= étamine; éca.= écaille carp.= carpelle)

Espèces	KALANCHOE							BRYOPHYLLUM						
	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	glande	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	bulbille
<i>BEAUVERDII</i>		(=)						X	(=)	X	X	X	X	X
<i>XRICHAUDII</i>		(=)						X	(=)	X	X	X	X	X
<i>CAMPANULATA</i>		X						X		X	X	X	X div.	X
<i>DELAGOENSIS</i>		X						X		X	X	X	X	X
<i>MINIATA</i>		X						X		X	X	X	X	X
<i>SCHIZOPHYLLA</i>		X						X		X	X	X	X	X
<i>ADELAE</i>		X						X		X	X	X	X	
<i>PSEUDOCAMPANULATA</i>		X						X		X	X	X	X	
<i>ROLANDI-BONARPARTEI</i>		X						X		X	X	X	X	
<i>UNIFLORA</i>		X						X		X	X	X	X	
<i>POINCAREI</i>		X						X		X	X	X	X	
<i>INAURATA</i>		X					X	X		X	X	X	X	X
<i>MANGINII</i>		X			(=)			X		X	X	(=)	X	
<i>AMBOLENSIS</i>		X	X					X			X	X	X div.	
<i>VIGUIERI</i>		X	X					X			X	X	X	
<i>PELTATA</i>		(=)	X	X				X	(=)			X	X div.	
<i>BERGERI</i>	(=)	X				X		(=)		X	X	X		
<i>PORPHYROCALYX</i>		X			X	(=)		X		X	X		(=)	
<i>GRACILIPES</i>		X	X	X			X	X				X	X div.	

Le tableau 3 rassemble les espèces endémiques de Madagascar classées jusqu'ici dans les *Kalanchoe* mais qui sont, en fait, intermédiaires. Elles sont au nombre de 22.

Dans l'ordre décroissant du nombre d'espèces, les caractères divergents sont : les écailles (13 espèces), les carpelles (9 espèces), les étamines (8 espèces), le calice (8 espèces) et les fleurs (6 espèces). Aucun caractère divergent ne se retrouve chez toutes les espèces. Le plus fréquent est celui des écailles. Le caractère de la corolle n'apparaît pas.

Sur les 22 espèces intermédiaires, 9 ne présentent qu'un seul caractère divergent, 8 en possèdent deux. Les 5 autres, *K. arborescens*, *K. aromatica*, *K. bouvetii*, *K. grandidieri* et *K. mandrarenensis*, en ont trois à cinq (fixes ou alternatifs).

Ces dernières espèces sont particulièrement intéressantes parce qu'elles sont pleinement intermédiaires, leurs caractères divergents étant presque tous alternatifs. Autrement dit, ces espèces se situent à cheval sur les deux groupes *Kalanchoe* et *Bryophyllum*. Elles forment ainsi, avec *K. gracilipes*, le noyau central du groupe des espèces intermédiaires.

Tableau 3

Répartition des caractères génériques discriminants chez les espèces intermédiaires rovenant du groupe (genre sensu stricto) *Kalanchoe* à Madagascar X :caractère net et fixe ; (=) :caractère alternatif à modalité pouvant passer d'un groupe à l'autre) (cal.=calice; cor.=corolle; éta.= étamine; éca.= écaille carp.= carpelle)

Espèces	KALANCHOE							BRYOPHYLLUM						
	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	glande	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	bulbille
<i>ERIOPHYLLA</i>	X	X	X	(=)	X	X					(=)			
<i>SYNSEPALA</i>	X		X	X	X	X			X					
<i>TETRAPHYLLA</i>	X		X	X	X	X			X					
<i>HILDEBRANDTII</i>	X	X	X	X		X						X		
<i>XFLAURANTIA</i>	X	X	X	X		X						X		
<i>ORGYALIS</i>	X	X	X	X		X						X		
<i>BRACTEATA</i>	X	X	X	X		X						X		
<i>CHAPOTOTII</i>	X	X	X	X	X		X						X	
<i>TUBEROSA</i>	X	X	X	X	X								X	
<i>PUMILA</i>	X	X	X	(=)		X	X				(=)	X		
<i>DINKLAGEI</i>	(=)	X	X	X		X		(=)				X		
<i>QUADRANGULARIS</i>	(=)	X	X	X	X			(=)					X	
<i>JONGMANSII</i>	X	X	X			X					X	X		
<i>TOMENTOSA</i>	X	X	X			X					X	X		
<i>BEHARENSIS</i>	X	X	X	X								X	X	
<i>RHOMBOPILOSA</i>	X	X	X	X								X	X	
<i>MILLOTII</i>	X		X	X		X			X			X		
<i>GRANDIDIERI</i>	(=)	(=)	X	X		X		(=)	(=)			X		
<i>BOUVETII</i>	??		X	(=)	X		X	??	X		(=)		X	
<i>ARBORESCENS</i>	(=)	(=)	X	(=)	X	(=)		(=)	(=)		(=)		(=)	
<i>AROMATICA</i>	(=)	(=)	X	(=)	X	(=)	X	(=)	(=)		(=)		(=)	
<i>MANDRARENSIS</i>	(=)		X	(=)		(=)		(=)	X		(=)	X	(=)	

Le tableau 4 rassemble les espèces africaines et asiatiques de *Kalanchoe* qui sont, en fait, intermédiaires. Elles sont au nombre de 24, dont une seule asiatique (*K. grandiflora*). De fait, les espèces asiatiques sont plutôt mal connues et quatre d'entre elles ont été classées dans le sous-genre *Kalanchoe* à titre provisoire.

Dans l'ordre décroissant du nombre d'espèces, les caractères divergents sont : les fleurs (12 espèces), les carpelles (9 espèces), les écailles (7 espèces), les étamines (5 espèces) et le calice (2 espèces). Aucun caractère divergent ne se retrouve chez toutes les espèces. Les plus fréquents sont ceux des carpelles et des écailles. Le caractère de la corolle n'apparaît pas.

Sur les 24 espèces intermédiaires, 17 ne présentent qu'un seul caractère divergent, 7 en possèdent deux ou trois. Une seule espèce, *K. elizae*, en offrant cinq caractères divergents dont quatre alternatifs, rejoint le noyau central des espèces intermédiaires.

Tableau 4

Répartition des caractères génériques discriminants chez les espèces intermédiaires provenant du groupe (genre sensu stricto) *Kalanchoe* en Afrique et en Asie : caractère net et fixe ; (=) : caractère alternatif à modalité pouvant passer d'un groupe à l'autre) (cal.=calice; cor.=corolle; éta.= étamine; éca.= écaille carp.= carpelle)

Espèces	KALANCHOE							BRYOPHYLLUM						
	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	glande	fleur	cal.	cor.	éta.	éca.	carp.	bulbille
<i>CRENATA</i>	(=)	X	X	X	X	X	X	(=)						
<i>HUMILIS</i>	(=)	X	X	X	X	X	X	(=)						
<i>ALTERNANS</i>	(=)	X	X	X	X	X		(=)						
<i>FARINACEA</i>	(=)	X	X	X	X	X		(=)						
<i>LANCEOLATA</i>	(=)	X	X	X	X	X		(=)						
<i>HAMETIORUM</i>	X	(=)	X	X	X	X			(=)					
<i>OBTUSA</i>	X	X	X	(=)	X	X	X				(=)			
<i>NDOTOENSIS</i>	X	X	X	(=)	X	X					(=)			
<i>WELWITSCHII</i>	X	X	X	(=)	X	X					(=)			
<i>ALTICOLA</i>	X	X	X	??		??						X		
<i>WILDII</i>	(=)	X	X	X		X						X		
<i>QUARTINIANA</i>	(=)	X	X	X	X	(=)							(=)	
<i>PETERI</i>	X	X	X	X	X	(=)	X						(=)	
<i>MARMORATA</i>	X	X	X	X	X		X						X	
<i>AUBREVILLEI</i>	X	X	X	X	X		X						X	
<i>LATISEPALA</i>	X	X	X	X	X								X	
<i>SCHIMPERIANA</i>	X	X	X	X	X		X						X	
<i>GRANDIFLORA</i>	(=)	X	X	X	X	(=)	X	(=)					(=)	
<i>DYERI</i>	(=)	X	X	X	X		X	(=)					X	
<i>CRUNDALII</i>	(=)	X	X	X		X		(=)				X		
<i>LUCIAE</i>	(=)	X	X	X		X		(=)				X		
<i>THYRSIFLORA</i>	(=)	X	X	X		X		(=)				X		
<i>ROBUSTA</i>	(=)	X	X	(=)		X		(=)			(=)	X		
<i>ELIZAE</i>	(=)	(=)	X	(=)	(=)			(=)	(=)		(=)	(=)	X	

Récapitulation

Le tableau 5 donne, selon l'ordre alphabétique et au seul niveau spécifique, la liste complète des taxons qui entrent dans le genre *Kalanchoe* pris sensu lato (hybrides compris). Cette liste est subdivisée en trois parties successives correspondant aux grandes zones géographiques que recouvre l'aire du genre

(Madagascar, Afrique, Asie). Nous l'avons complétée par la petite liste des hybrides artificiels. Les espèces sont réparties dans trois colonnes correspondant : à gauche, aux *Kalanchoe* sensu stricto (Kala. = sous-genre *Kalanchoe*), au milieu, aux taxons intermédiaires (Calo. = sous-genre *Calophygia*), à droite, aux *Bryophyllum* sensu stricto (Bryo. = sous-genre *Bryophyllum*) ; à l'extrême droite, une colonne dénommée (Kit), pour Madagascar seulement, correspond au genre *Kitchingia*.

Dans ce tableau, le signe "-" placé dans les colonnes Kala., Bryo. et Kit. indique, pour les espèces classées dans le sous-genre intermédiaire *Calophygia* (plus 2 dans le sous-genre *Bryophyllum*), le taxon d'origine d'où elles sont issues (genre *Kalanchoe*, genre *Bryophyllum*, genre *Kitchingia*).

Le genre *Kalanchoe* sensu lato compte aujourd'hui 155 espèces. Le groupe *Kalanchoe* sensu stricto en rassemble 58, tandis que le groupe *Bryophyllum* en possède 26. Les espèces intermédiaires sont au nombre de 66. Le complément à 155 est assuré par les hybrides artificiels. *K. humifica*, espèce très mal connue, a été classée dans les *Bryophyllum* à titre provisoire.

On voit ainsi que le groupe le plus important, avec 43 % des taxons, est le groupe des espèces intermédiaires. Vient ensuite, immédiatement derrière, le groupe des *Kalanchoe* avec 39 % des espèces. Les *Bryophyllum* se contentent de 18 % des espèces, soit 1/5 environ du genre. Mais nous avons vu ci-dessus qu'une analyse fine permet d'avoir une vue plus précise du poids relatif de chaque groupe, en particulier des *Bryophyllum*, en prenant en considération les espèces intermédiaires "presque" *Bryophyllum* (un seul caractère divergent).

Au niveau du genre entier, la répartition géographique des espèces se fait, à ce jour, à stricte égalité entre Madagascar (75 espèces) et le reste de l'aire, Afrique et Asie (75 espèces). La répartition des espèces intermédiaires s'avère, par contre, déséquilibrée, avec 42 espèces à Madagascar et seulement 24 espèces pour Afrique et Asie.

En Afrique et en Asie, n'existe que le groupe *Kalanchoe* relativement homogène, avec toutefois un tiers des taxons ressortissant au groupe des espèces intermédiaires.

À Madagascar, la situation est beaucoup plus complexe. Le groupe *Kalanchoe* est réduit à quelques espèces (7), tandis que le groupe *Bryophyllum* comprend 25 espèces et que le groupe des espèces intermédiaires domine avec 42 espèces provenant des *Kalanchoe* et des *Bryophyllum* dans des proportions voisines.

Ce panorama montre à l'évidence l'importance numérique et phylogénique du groupe des espèces intermédiaires. Cet ensemble constitue un très large terme de passage entre le groupe *Kalanchoe* sensu stricto et le groupe *Bryophyllum* sensu stricto. Mais il forme également, entre ces deux groupes, un lien très fort et riche d'une remarquable diversité.

Ainsi, dans la pratique, maintenir deux seuls genres distincts conduirait à des solutions peu acceptables : ou créer un troisième et nouveau genre lui-même intermédiaire ; ou réhabiliter le genre *Kitchingia* plus hétérogène qu'auparavant ; ou encore répartir les espèces intermédiaires entre les 2 genres *Kalanchoe* et *Bryophyllum* en les rendant, chacun, très hétérogènes.

En fin de compte, il nous paraît préférable de ne conserver qu'un seul genre, *Kalanchoe* sensu lato, mais en le subdivisant. On peut ainsi garder bien définis et homogènes les deux groupes *Kalanchoe* sensu stricto et *Bryophyllum* sensu stricto. Mais on préserve, entre eux et directement liés à eux, un troisième groupe rassemblant les espèces intermédiaires qui expliquent l'histoire et l'évolution interne du genre unique. Car, l'analyse de ces intermédiaires montre à l'évidence le passage progressif, dans le temps et dans l'espace, de *Kalanchoe* vers *Bryophyllum*.

Subdivision du genre unique *Kalanchoe*

Les deux entités *Kalanchoe* sensu stricto et *Bryophyllum*, telles que nous les avons définies ci-dessus, sont suffisamment distinctes pour être placées au niveau de sous-genres. Le choix de ce niveau tient au fait que, en l'absence du lot des espèces intermédiaires, ces deux groupes constitueraient sans problème des genres à part entière.

Quant au groupe des espèces intermédiaires, on est obligé de lui ouvrir une place au même niveau, en créant pour lui un sous-genre nouveau.

On pouvait se poser la question de la reprise du taxon *Kitchingia* au niveau de sous-genre. Mais les développements précédents ont montré que la définition initiale de ce taxon couvre mal le groupe

intermédiaire, et que ce taxon a fait l'objet de plusieurs acceptions et redéfinitions non satisfaisantes. Il nous semble préférable, dans ces conditions, et afin d'éviter toute ambiguïté, de définir un taxon nouveau.

Tableau 5

Répartition des espèces du genre *Kalanchoe* sensu lato dans les 3 sous-genres, *Kalanchoe*, *Bryophyllum* et *Calophytia*

Kala.: sous-genre *Kalanchoe*, 58 sp.

Calo.: sous-genre *Calophytia*, 66 sp.

Bryo.: sous-genre *Bryophyllum*, 26 sp.

Kit.: ancien genre *Kitchingia*

----- : indique le taxon générique d'origine de l'espèce

		Kalo.	Calo.	Bryo.	Kit.
Madagascar	Total 75 sp.	7	42	26	
<i>ADELAE</i>	Hamet		X	-----	
<i>AMBOLENSIS</i>	Humbert		X		-----
<i>ARBORESCENS</i>	Humbert	-----	X		
<i>AROMATICA</i>	H. Perrier	-----	X		
<i>BEAUVERDII</i>	Hamet		X	-----	
<i>BEHARENSIS</i>	Drake	-----	X		
<i>BERGERI</i>	Hamet & H. Perrier		X	-----	
<i>BLOSSFELDIANA</i>	von Poellnitz	X			
<i>BOGNERI</i>	Rauh			X	
<i>BOISII</i>	Hamet & H. Perrier	X			
<i>BOUVETII</i>	Hamet & H. Perrier	-----	X		
<i>BRACTEATA</i>	Scott Elliott	-----	X		
<i>BRIQUETII</i>	Hamet	X			
<i>CAMPANULATA</i>	(Baker) Baillon		X		-----
<i>CHAPOTOTII</i>	Hamet & H. Perrier	-----	X		
<i>CURVULA</i>	Descoings		X	-----	
<i>CYMBIFOLIA</i>	Descoings			X	
<i>DAIGREMONTIANA</i>	Hamet & H. Perrier			X	
<i>DELAGOENSIS</i>	Ecklon & Zeyher		X	-----	
<i>DINKLAGEI</i>	Rauh	-----	X		
<i>ERIOPHYLLA</i>	Hilsenberg & Bojer ex Tulasne	-----	X		
<i>FEDTSCHENKOI</i>	Hamet & H. Perrier			X	
<i>XFLAURANTIA</i>	Descoings	-----	X		
<i>GASTONIS-BONNIERI</i>	Hamet & H. Perrier			X	
<i>GLOBULIFERA</i>	H. Perrier	X			
<i>GRACILIPES</i>	(Baker) Baillon		X		-----
<i>GRANDIDIERI</i>	Baillon	-----	X		
<i>HILDEBRANDTHII</i>	Baillon	-----	X		
<i>HUMIFICA</i>	Descoings			X ?	
<i>INAURATA</i>	Descoings		X	-----	
<i>INTEGRIFOLIA</i>	Baker	X			
<i>JONGMANSII</i>	Hamet & H. Perrier	-----	X		
<i>LAETIVIRENS</i>	Descoings			X	
<i>LAXIFLORA</i>	Baker			X	-----

<i>LINEARIFOLIA</i>	Drake	X			
<i>XLOKARANA</i>	Descoings			X	
<i>MACROCHLAMYS</i>	H. Perrier			X	
<i>MANDRARENSIS</i>	Humbert	-----	X		
<i>MANGINII</i>	Hamet & H. Perrier		X	-----	
<i>MARNIERIANA</i>	H. Jacobsen			X	
<i>MAROMOKOTRENSIS</i>	Descoings & Rebmann			X	
<i>MILLOTII</i>	Hamet & H. Perrier	-----	X		
<i>MINIATA</i>	Hilsenberg & Bojer ex Tulasne		X		
<i>MORTAGEI</i>	Hamet & H. Perrier			X	
<i>ORGYALIS</i>	Baker	-----	X		
<i>PAREIKIANA</i>	Descoings & Lavranos	X			
<i>PELTATA</i>	(Baker) Baillon		X		
<i>PELTIGERA</i>	Descoings			X	
<i>PINNATA</i>	(Lamarck) Persoon			X	
<i>POINCAREI</i>	Hamet & H. Perrier		X	-----	
<i>PORPHYROCALYX</i>	(Baker) Baillon		X		-----
<i>PROLIFERA</i>	(Bowie ex Hooker) Hamet			X	
<i>PSEUDOCAMPANULATA</i>	Mannoni & Boiteau		X	-----	
<i>PUBESCENS</i>	Baker			X	
<i>PUMILA</i>	Baker	-----	X		
<i>QUADRANGULARIS</i>	Descoings	-----	X		
<i>RECHINGERI</i>	Hamet & Rauh & Hebbing			X	
<i>RHOMBOPILOSA</i>	Mannoni & Boiteau	-----	X		
<i>XRICHAUDII</i>	Descoings		X	-----	
<i>ROLANDI-BONARPATEI</i>	Hamet & H. Perrier		X	-----	
<i>ROSEI</i>	Hamet & H. Perrier			X	
<i>RUBELLA</i>	(Baker) Hamet & H. Perrier			X	
<i>SANCTULA</i>	Descoings			X	
<i>SCHIZOPHYLLA</i>	(Baker) Baillon		X	-----	
<i>SERRATA</i>	Mannoni & Boiteau			X	
<i>STREPTANTHA</i>	Baker			X	-----
<i>SUAREZENSIS</i>	H. Perrier			X	
<i>SYNSEPALA</i>	Baker	-----	X		
<i>TENUIFLORA</i>	Descoings			X	
<i>TETRAPHYLLA</i>	H. Perrier	-----	X		
<i>TOMENTOSA</i>	Baker	-----	X		
<i>TUBEROSA</i>	H. Perrier	-----	X		
<i>UNIFLORA</i>	(Stapf) Hamet		X		-----
<i>VIGUIERI</i>	Hamet & H. Perrier		X	-----	
<i>WALDHEIMII</i>	Hamet & H. Perrier			X	

		Kala.	Calo.	Bryo.	Kit.
Afrique	60 sp.	37	23		
<i>ALTERNANS</i>	(Vahl) Persoon	-----	X		
<i>ALTICOLA</i>	Compton	-----	X		
<i>ANGUSTIFOLIA</i>	A. Richard	X			
<i>ANTENNIFERA</i>	Descoings	X			
<i>AUBREVILLEI</i>	Hamet ex Cufodontis	-----	X		
<i>BALLYI</i>	Hamet ex Cufodontis	X			
<i>BENTHII</i>	Wright ex Hooker	X			
<i>BIPARTITA</i>	Chiovenda	X			
<i>BORANAE</i>	Raadts	X			
<i>BRACHYLOBA</i>	Welwitsch ex J. Britten	X			
<i>CITRINA</i>	Schweinfurth	X			
<i>CRENATA</i>	(Andrews) Haworth	-----	X		
<i>CRUNDALII</i>	I. Verdoon	-----	X		
<i>DEFICIENS</i>	(Forsskäl) Ascherson & Schweinfurth	X			
<i>DENSIFLORA</i>	Rolfe	X			
<i>DYERI</i>	N.E. Brown	-----	X		
<i>ELIZAE</i>	A. Berger	-----	X		
<i>FADENIORUM</i>	Raadts	X			
<i>FARINACEA</i>	Balfour fil.	-----	X		
<i>FERNANDESII</i>	Hamet	X			
<i>GERMANAE</i>	Hamet ex Raadts	X			
<i>GLAUDESCENS</i>	Britten	X			
<i>HAMETIORUM</i>	Hamet	-----	X		
<i>HUMILIS</i>	Britten	-----	X		
<i>LACINIATA</i>	(Linné) de Candolle	X			
<i>LANCEOLATA</i>	(Forsskäl) Persoon	-----	X		
<i>LATERITIA</i>	Engler	X			
<i>LATISEPALA</i>	N.E. Brown	-----	X		
<i>LEBLANCIAE</i>	Hamet	X			
<i>LINDMANII</i>	Hamet	X			
<i>LOBATA</i>	R. Fernandes	X			
<i>LONGIFLORA</i>	Schlechter ex J.M. Wood	X			
<i>LUBANGENSIS</i>	R. Fernandes	X			
<i>LUCIAE</i>	Hamet	-----	X		
<i>MARMORATA</i>	Baker	-----	X		
<i>MIGIURTINORUM</i>	Cufodontis	X			
<i>MITEJEA</i>	Leblans & Hamet	X			
<i>NDOTOENSIS</i>	L.E. Newton	-----	X		
<i>NEGLECTA</i>	Tölken	X			
<i>NYIKAE</i>	Engler	X			
<i>OBTUSA</i>	Engler	-----	X		
<i>PANICULATA</i>	Harvey	X			
<i>PETERI</i>	Werdermann	-----	X		

<i>PETITIANA</i>	A. Richard	X			
<i>PRITTWITZII</i>	Engler	X			
<i>QUARTINIANA</i>	A. Richard	-----	X		
<i>ROBUSTA</i>	Balfour fil.	-----	X		
<i>ROTUNDIFOLIA</i>	(Haworth) Haworth	X			
<i>SALAZARII</i>	Hamet ex Cufodontis	X			
<i>SCAPIGERA</i>	Welwitsch ex J. Britten	X			
<i>SCHIMPERIANA</i>	A. Richard	-----	X		
<i>SEXANGULARIS</i>	N.E. Brown	X			
<i>STENOSIPHON</i>	Britten	X			
<i>SUBROSULATA</i>	Thulin	X			
<i>TEIXEIRAE</i>	Hamet ex R. Fernandes	X			
<i>THYRSIFLORA</i>	Harvey	-----	X		
<i>USAMBARENSIS</i>	Engler & Hamet	X			
<i>VELUTINA</i>	Welwitsch ex J. Britten	X			
<i>WELWITSCHII</i>	Britten	-----	X		
<i>WILDII</i>	Hamet ex R. Fernandes	-----	X		

		Kala.	Calo.	Bryo.	Ka.
Asie	Total 15 sp.	14	1		
<i>ANNAMICA</i>	Gagnepain	X			
<i>BHIDEI</i>	T. Cooke	X			
<i>CHERUKONDENSIS</i>	Subba Rao & Kumari	X ?			
<i>CHEVALIERI</i>	Gagnepain	X			
<i>CRAIBII</i>	Hamet	X			
<i>DIXONIANA</i>	Hamet	X			
<i>GARAMBIENSIS</i>	Kudo	X ?			
<i>GRANDIFLORA</i>	Wright & Arnott	-----	X		
<i>LONGIFOLIA</i>	Geddes	X			
<i>OLIVACEA</i>	Dalzell	X ?			
<i>SPATHULATA</i>	de Candolle	X			
<i>TASHIROI</i>	Yamamoto	X			
<i>TETRAMERA</i>	Geddes	X			
<i>YEMENSIS</i>	(Deflers) Schweinfurth	X			
<i>YUNNANENSIS</i>	Gagnepain	X ?			

		Kala.	Calo.	Bryo.	Kit.
Hybrides artificiels					
<i>XCANTABRIGIENSIS</i>	Hort. Cantabr. ex Guillaumin	?			
<i>XENA</i>	Hort. ex Schneider	?			
<i>XFELTHAMENSIS</i>	Hort. Veith ex Mottet	?			
<i>XKEWENSIS</i>	Dyer	X			
<i>XVADENSIS</i>	Boom & Zeilinga	?			

Ultérieurement, à l'intérieur des sous-genres, il sera nécessaire d'organiser des sections destinées à prendre en compte les lignes évolutives et les regroupements naturels : par exemple, le groupe central autour de *K. laxiflora* ou le groupe ultime de *K. gastonis-bonnieri* (Fig. 4d) dans le sous-genre *Bryophyllum*, la tendance asiatique dans le sous-genre *Kalanchoe*.

SYSTÉMATIQUE PROPOSÉE POUR LE GENRE KALANCHOE

Dans la conception exposée ci-dessus, la structure du genre *Kalanchoe* s'établit de la manière suivante.
KALANCHOE Adanson (Fam. Pl. 2 : 248, 1763).

Type : *Cotyledon laciniata* L. (selon Tdlken, M. South Afr. 14:61, 1985).

Inclus :

- *Crassuvia* Commerson ex Lamarck (Encycl. Méth. Bot. 2 : 141, 1786). Type : non défini.
- *Vereia* H. Andrews (Bot. Rop. 1 : t. 21, 1798). Type : *Vereia crenata* H. Andrews [Typification selon Index Nominorum Genericorum].
- *Verea* Willdenow (Sp. Pl. 2 : 471, 1799). [Nom inval., Art. 61.1]. Type : *Vereia crenata* H. Andrews.
- *Kalanchoe* Persoon (Syn. Pl. 1 : 445, 1805). [Nom inval., Art. 61.1]. Type : *Cotyledon laciniata* Linné.
- *Bryophyllum* Salisbury (Parad. Londin. t. 3, 1806).
Type : *Bryophyllum calycinum* Salisbury.
- *Kalanchoe* Haworth (Synops. Pl. Succ.: 109, 1819). [Nom inval., Art. 61.1]. Type : *Cotyledon laciniata* Linné.
- *Physocalycium* Vest (Flora 3 : 409, 1820). [Nom. illeg., Art. 52.1]. Type *Vereia crenata* H. Andrews
- *Baumgartenia* Trattinnick (Ausgew. Gartenpfl. 1 109, t. 59, 1821). [Nom. illeg., Art. 52.1]. Type : *Bryophyllum calycinum* Salisbury.
- *Crassouvia* Commerson ex De Candolle (Prodr. 3 95, 1828). [Nom inval., Art. 61.1]. Type : non défini.
- *Meristostylus* Klotzsch (in Peters, Reise Mossamb. ot. 1 : 269-270, 1861). Type : non défini.
- *Kitchingia* Baker (J. Linn. Soc. Bot. 18 : 268, 1881). Type : *Kitchingia gracilipes* Baker (voir ci-dessus page 5).
- *Geaya* Costantin & Poisson (C.R. Acad. Sci. 147 635, 1908). Type : *Geaya purpurea* Costantin & Poisson.

La nouvelle définition du genre s'exprime comme suit.

Plantes succulentes pérennes, sous forme de suffrutex, de frutex ou rarement de petits arbres, ou plantes herbacées succulentes pérennes; bisannuelles ou rarement annuelles, terrestres ou rarement épiphytes ; tiges dressées ou procumbentes, rarement lianoïdes, charnues ou parfois ligneuses à la base, généralement ramifiées.

Feuilles pétiolées à sessiles, normalement opposées et décussées, rarement alternes ou verticillées, parfois en rosettes basales ou terminales, à pétiole ou 'à base des limbes parfois largement amplexicaules, les opposés parfois soudés entre eux et formant un plateau ; limbe foliaire généralement simple, parfois ± profondément incisé ou 3 - folioté et jusqu'à 5-pinnatifide, parfois variable en forme et en taille de la base au sommet de la tige, généralement plan mais ± charnu ou rarement t cylindrique, à marges habituellement crénelées, serrées ou dentée, rarement entières ; feuilles persistantes ou caduques, pouvant porter des bulbilles sur les marges.

Inflorescences terminales ou rarement axillaires, ± florifères, corymbiformes, cymeuses à paniculées, parfois thyrsoides, à pédoncule habituellement présent, présentant souvent un passage graduel entre les feuilles supérieures de la tige et les courtes bractées sous les fleurs ; les axes terminaux de l'inflorescence pouvant parfois porter des bulbilles.

Fleurs 4-mères, dressées ou pendantes, parfois étalées, pédicellées, généralement brillamment colorées. Calice réduit à très développé, plus court que le tube de la corolle à, rarement, l'égalant presque ; sépales libres ou sépales ± longuement soudés entre eux à la base en un tube plus court que les lobes ou les égalant ou plus long à beau-coup plus long qu'eux.

Corolle gamopétale, droite, rarement un peu courbe et à symétrie dans un plan, comprenant un tube terminé par des lobes ; le tube rarement simple, généralement composé de deux parties ± distinctes, de forme et de longueur variées ; les lobes généralement plus courts que le tube, dressés, étalés ou réfléchis, rarement égaux au tube ou plus longs que lui.

Étamines 8 en 2 verticilles, exsertes ou incluses ; filets ± longuement soudés sur le tube de la corolle, la partie libre "insérée" à différents niveaux, de la base au sommet du tube corollin ; anthères portant parfois une glande au sommet du connectif.

Écailles nectarifères 4, paraissant libres, de forme et de taille variées.

Carpelles 4, un peu soudés entre eux à la base, libres au dessus, coalescents, rarement ± divergents ; styles plus courts à beaucoup plus longs que les carpelles ; fruits en follicules ; graines nombreuses, très petites, à tégument habituellement irrégulier.

Sous-genre *Kalanchoe*

= Section *Kalanchoe* auct. p.p.

= Section *Eukalanchoe* in Boiteau & Mannoni (1947) p.p. = Sous-genre *Eukalanchoe* in Koorders (1920)

Espèce type : *Cotyledon laciniata* L. (1753) = *Kalanchoe laciniata* (L.) DC.

Inflorescences à fleurs dressées, parfois mêlées de fleurs étalées ; calice généralement petit et nettement plus court que le tube de la corolle, à sépales entièrement libres ou à sépales soudés à la base en un tube plus court que les lobes ou parfois les égalant presque ; corolle à tube ± nettement en deux parties distinctes non séparées par un fort resserrement (gorge), la partie inférieure plus courte et nettement plus large que la partie supérieure, parfois à tube simple ± isodiamétrique ; étamines à filets insérés normalement au-dessus du milieu de la longueur du tube de la corolle, souvent en haut du tube corollin, parfois aux environs du milieu du tube corollin ; anthères présentant parfois une petite glande au sommet du connectif ; écailles linéaires, au moins 3 à 4 fois plus longues que larges ; styles nettement plus courts que les carpelles, rarement égaux ou presque ; feuilles et inflorescences ne portant jamais de bulbilles.

Ce sous-genre correspond, pro maxima parte, au genre *Kalanchoe* sensu Adanson, au genre *Kalanchoe* sensu stricto dans l'acception de certains auteurs comme Berger, à la section *Eukalanchoe* au sens de Boiteau et d'autres auteurs, toujours à l'exception des espèces intermédiaires.

Globalement, entrent dans ce sous-genre près des deux tiers des *Kalanchoe* s.l. africains (37 espèces) et asiatiques (14 espèces), mais seulement quelques *Kalanchoe* s.l. malgaches (7 espèces) : voir le tableau 5.

Sous-genre *Bryophyllum* (Salisb.) Koorders

Beitrag sur Kenntniss der Flora von Java n° 18. Bull. fard. Bot. Buitenz. 3. 1 : 169-180, fig. 14,15 (1918-1920).

= *Bryophyllum* Salisb. (1805) p.p.

= Section *Bryophyllum* (Salisbury) Boiteau (1947) p.p. = *Kitchingia* Baker (1881) p.p.

= Section *Kitchingia* (Baker) Boiteau (1947) p.p.

Espèce type : *Bryophyllum calycinum* Salisbury (1806)

Inflorescences à fleurs pendantes, parfois mêlées de fleurs étalées ; calice plus court à parfois presque aussi long que le tube de la corolle, parfois très développé, à sépales toujours soudés en un tube plus long que les lobes ou parfois les égalant ; corolle à tube composé de deux parties nettement distinctes séparées par un fort resserrement (gorge), la partie inférieure plus courte et moins large que la partie supérieure, celle-ci souvent diversement évasée ; étamines à filets insérés nettement au-dessous du milieu de la longueur du tube de la corolle, soit à la base de la partie supérieure du tube corollin ; anthères ne portant jamais de glande au sommet du connectif ; écailles courtes, de forme variée, semi-circulaires, ± trapézoïdales à rectangulaires, jamais linéaires, normalement moins de 3 fois plus longues que larges ; styles toujours plus à beau-coup plus longs que les carpelles ; bulbilles souvent présentes sur les feuilles ou/et sur les inflorescences.

Ce sous-genre correspond, pro parte, au genre *Bryophyllum* Salisbury et à la section *Bryophyllum* selon l'acception de divers auteurs, toujours à l'exception des espèces intermédiaires. Il comprend également quelques espèces décrites comme *Kitchingia*.

Globalement, entrent dans ce sous-genre la moitié (23) des espèces du genre *Bryophyllum* (45 espèces) et une petite partie du genre *Kitchingia* (2 espèces) : voir le tableau 5.

Sous-genre *Calophygia* Descoings subgen. nov.

Plantae inter subgenus *Kalanchoe* et subgenus *Bryophyllum* interpositae ; praeditae eodem tempore subgeneris *Kalanchoe* et subgeneris *Bryophyllum* demonstrationes qui sunt : florum situm, calicis tubi longitudinem, corollae conformationem, staminarum positionem, squamarum conformationem, carpelli longitudinem.

Espèce type : *Kalanchoe arborescens* Humbert

Cette espèce présente 4 caractères alternatifs (fleur, calice, étamines, carpelles) et 2 caractères fixes de type *Kalanchoe* (corolle et écailles). C'est l'une des deux espèces semi-arborescentes du genre, avec *K. dinklagei*. Son port, sa morphologie, sa biologie, son autoécologie la font classer dans le groupe des "vieilles" espèces, à faible dynamisme biologique.

Le nom de ce sous-genre, sans signification particulière, est formé à partir de syllabes détachées du nom de chacun des 3 genres initiaux : *Kalanchoe* (graphie ancienne), *Bryophyllum* et *Kitchingia*.

Plante répondant à la définition ci-dessus du genre *Kalanchoe*, mais dont les caractères génériques discriminants (position des fleurs, structure du calice, structure de la corolle, position de l'insertion des étamines, forme et taille des écailles, structure du pistil) présentent les modalités correspondant à l'un ou à l'autre des 2 autres sous-genres, *Kalanchoe* et *Bryophyllum*, selon une répartition variable dans le nombre et la nature de ces caractères. L'aspect général de la plante et ses caractéristiques morphologiques peuvent exprimer sa plus ou moins grande affinité avec l'un ou l'autre des 2 autres sous-genres.

Ce sous-genre rassemble toutes les espèces intermédiaires entre les deux sous-genres *Kalanchoe* et *Bryophyllum*. C'est-à-dire toutes les espèces dont les 6 caractères génériques discriminants ne se rattachent pas tous au même sous-genre, *Kalanchoe* ou *Bryophyllum*, la répartition pouvant être de 1-5,2-4 ou 3-3.

Voici rappelés schématiquement les caractères génériques discriminants :

	Modalités <i>Kalanchoe</i>	Modalités <i>Bryophyllum</i>
Fleurs	. dressées	. pendantes
Calice	. tube nul ou plus court que les lobes	. tube plus long que les lobes (ou égal)
	. partie inférieure du tube plus large que la partie supérieure	. partie inférieure du tube plus étroite que la partie supérieure
Corolle	. tube en 2 parties limitées par un faible resserrement ou tube isodiamétrique	. tube en 2 parties séparées par une gorge marquée, soit en forme de sablier dissymétrique
Étamines	. insérées au-dessus du milieu de la longueur totale du tube corollin	. insérées au-dessous du milieu de la longueur totale du tube corollin
Écailles	. longues, linéaires	. courtes, non linéaires
Pistil	. carpelles plus longs que les styles	. carpelles plus courts que les styles
complément	. parfois une glande sur l'anthere	. souvent des bulbilles sur les feuilles ou dans les inflorescences

Le sous-genre *Calophygia*, avec 66 espèces, englobe une partie des *Kalanchoe* s.l. africains (24 espèces), la plus grande partie des *Kalanchoe* s.l. malgaches (22 espèces), une partie du genre *Bryophyllum* (12 espèces) et la plus grande partie du genre *Kitchingia* (8 espèces) : voir le tableau 5.

Dans les tableaux 1, 2, 3 et 4, on peut observer, selon la répartition des caractères génériques discriminants, les affinités de chaque taxon avec les deux autres sous-genres. Avec une répartition de 3/3, l'espèce considérée est tout à fait intermédiaire, avec une répartition de 2/4 ou de 1/5 l'espèce est proche ou affine de l'un ou l'autre sous-genre.

Ces mêmes tableaux montrent parfaitement l'étendue et les nuances des variations qui vont du sous-genre *Kalanchoe* au sous-genre *Bryophyllum* et qui assurent entre les deux un large continuum.

Rappelons également qu'un petit lot d'espèces forme comme le noyau central du sous-genre *Calophygia* du fait que plusieurs de leurs caractères bien partagés sont de plus alternatifs (à cheval sur les modalités *Kalanchoe* et *Bryophyllum*). Ce sont : *K. arborescens*, *K. aromatica*, *K. mandrarenensis*, puis *K. bouvetii* et *K. grandidieri*, qui tous paraissent pencher plutôt du côté *Kalanchoe* que du côté *Bryophyllum*, ce qui pourrait peut-être en faire le point de départ de l'évolution de la souche *Kalanchoe* vers la forme *Bryophyllum*. S'y ajoutent *K. gracilipes* dont les caractères partagés à égalité sont cependant fixes et *K. elizae*, espèce africaine, dont 4 caractères sont alternatifs, les 2 autres étant fixes.

ORIGINE ET ÉVOLUTION DU GENRE

Sans vouloir ici étudier cette question en profondeur, il semble intéressant de confronter les idées avancées par les auteurs précédents avec les données du présent exposé.

Dans un article sur l'élément non endémique de la flore malgache, Dejardin et al. (1973), fondent leur analyse sur la classification de Berger (1930) et sur celle de Boiteau (1947). En observant la répartition générale des espèces du genre, ils en déduisent que l'on doit considérer Madagascar "comme le centre de gravité de la sous-famille" des Kalanchoïdées créée par Berger (1930). Et, en prenant argument de la répartition des espèces des 3 sections (*Kalanchoe*, *Bryophyllum*, *Kitchingia*) à l'intérieur de l'île de Madagascar, ils concluent : "Les *Bryophyllum-Kitchingia* ont donc évolué à l'écart des *Kalanchoe* dont "ils sont phylogénétiquement séparés depuis très longtemps (Friedmann, 1971)".

Une meilleure connaissance du genre et la description de nombreuses espèces depuis 1971 permettent de préciser plusieurs éléments.

Dans le genre *Kalanchoe* sensu lato (150 espèces, hybrides artificiels exclus), on dénombre autant d'espèces dans l'île de Madagascar (75) que dans le reste de l'aire (Afrique du Sud, Afrique orientale et arc asiatique par le Yémen, l'Inde, le Japon). Le dynamisme de la spéciation a été identique dans l'île et

sur le continent, en nombre tout au moins. Mais, en fait, la diversification a été beaucoup plus forte dans l'île qui a vu se développer un groupe nouveau de valeur générique (*Bryophyllum*).

Dans le sous-genre *Kalanchoe*, sur près de 60 espèces, on en compte 7 à Madagascar, 37 en Afrique et 14 en Asie. Cependant, en plus, les espèces intermédiaires (sous-genre *Calophygia*) à tendance *Kalanchoe* sont au nombre de 20 à Madagascar et de 23 en Afrique. Ce qui signifie que le phylum *Kalanchoe* (sous-genre *Kalanchoe* + partie du sous-genre *Calophygia* à tendance *Kalanchoe*) est environ trois fois plus puissant en Afrique qu'à Madagascar.

Ces observations font douter de l'hypothèse du centre de gravité situé à Madagascar. On constate en effet, dans le phylum *Kalanchoe*, une très forte branche qui, d'Afrique méridionale et orientale, a diffusé jusqu'en Extrême-Orient. À côté, la branche malgache est demeurée faible en nombre, mais, en contrepartie, elle a rapidement et fortement divergé vers la forme *Bryophyllum*. Toutefois une tendance à évoluer vers la forme *Bryophyllum* existe aussi chez les *Kalanchoe* africains, puisque 23 espèces (sur 60) l'ont exprimée mais de manière plus limitée (voir le tableau 4).

Sur la conclusion de Friedman (1971) reprise par Dejardin et al. (1973) consistant à dire que les *Bryophyllum-Kitchingia* sont séparés depuis très longtemps des *Kalanchoe* sur le plan phylogénétique, nous sommes obligé de revenir complètement. Notre analyse montre, en effet, comment la souche initiale *Kalanchoe* présente à Madagascar a, très fortement mais très progressivement, évolué vers la forme *Bryophyllum*. Et ceci, d'autant plus aisément que les données réelles sur la répartition des espèces s'écartent nettement de celles que ces auteurs ont fournies.

Les liens phylogénétiques entre le sous-genre *Kalanchoe* et le sous-genre *Bryophyllum* sont très forts comme le montrent les tableaux 2 et 3. On a vu ainsi que sur 75 espèces de *Kalanchoe* à Madagascar, 42 espèces intermédiaires ressortissent au sous-genre *Calophygia*, pour seulement 7 au sous-genre *Kalanchoe* et 25 au sous-genre *Bryophyllum*.

À l'intérieur de l'île de Madagascar, la répartition des espèces fait apparaître une juxtaposition de différentes formes du nord au sud et non pas du tout la séparation d'un groupe *Kalanchoe* au sud séparé d'un groupe *Bryophyllum* au nord comme l'ont écrit plusieurs auteurs.

Sur les 7 espèces du sous-genre *Kalanchoe* : 4 sont du Nord, les 3 autres sont respectivement du Centre; de l'Ouest et du Sud. Pour les espèces du sous-genre *Calophygia* à tendance *Kalanchoe*, on a en gros : 50% du Sud, 30% du Centre et 20% du Nord. Sur les espèces du sous-genre *Bryophyllum*, on note en gros : 55% d'espèces du Centre, 25% du Nord et 20% du Sud. Pour les espèces du sous-genre *Calophygia* à tendance *Bryophyllum*, on a : 60% d'espèces du Centre, 30% du Sud et 10% du Nord.

En synthétisant, les espèces du sous-genre *Calophygia*, toutes tendances confondues, se répartissent largement dans l'île, avec 45% d'espèces du Centre, 40% du Sud et 15% du Nord.

Et en définitive, en considérant les 75 espèces malgaches du genre *Kalanchoe*, on observe que la plus grande densité d'espèces (50%) se situe dans la région centrale, celle des plateaux, que le large domaine du sud en compte sensiblement moins (30%) et que la petite région du nord en compte 20%. Par contre, le domaine oriental de la forêt humide et le domaine occidental central des grands tsingy en sont presque dépourvus.

Ainsi, le genre *Kalanchoe* occupe très largement l'île de Madagascar, du nord au sud, avec une réelle continuité géographique, tandis que, à l'intérieur de son aire, les 3 sous-genres sont tout à fait mélangés. L'évolution, la spéciation et la diversification semblent s'être opérées dans toute l'aire, de manière plus ou moins simultanée et sur la base d'éléments déjà répartis.

Dans un article assez récent, Allorge-Boiteau (1996) reprend les conclusions des auteurs précédents et présente Madagascar comme le centre d'origine et de spéciation du genre *Kalanchoe*. Toutefois, aucune argumentation n'est avancée à l'appui de la seule affirmation du titre.

Dans les conclusions, on peut lire : "Les espèces les plus primitives étant *K. tetraphylla* et *K. synsepala* (Fig. 3h), d'où sont issues à la fois les espèces africaines et malgaches." Cette affirmation n'est soutenue par aucune explication.

Dans un genre aussi complexe, il est bien difficile d'établir des lignées et des hiérarchies. Il apparaît toutefois que les deux espèces citées ne peuvent guère prétendre à la qualification d'ancêtres fondateurs. Elles ont un port en rosette paucifoliée, caractère rare dans le genre ; elles donnent des stolons, cas unique dans le genre ; ce sont des *Kalanchoe* à calice de *Bryophyllum*, ce qui les classe dans le sous-genre *Calophygia*. Ces deux espèces constituent un petit groupe à part, paraissant se situer au tout début de la voie évolutive de *Kalanchoe* vers *Bryophyllum* et montrant un modèle resté sans suite.

Au présent stade de notre étude du genre *Kalanchoe* sensu lato, et sur la base des données de la morphologie, de la biologie, de l'écologie et de la biogéographie, voici le schéma que nous proposons :

- existence d'un phylum ancien de Crassulacées tétramères dont l'aire s'étendait sur l'Afrique sud-orientale et sur Madagascar, avant la séparation de l'île ;
- après la séparation, en Afrique, à partir de la plus grande masse de la souche *Kalanchoe*, une lente évolution dans le même cadre morphologique, avec une extension géographique par le nord-est ; puis une expansion vers l'est, par l'Arabie, les Indes et jusqu'en Extrême-Orient, avec, dans ces régions orientales, l'apparition d'une forme nouvelle encore mal individualisée ;
- après la séparation, à Madagascar, à partir du reliquat de la souche *Kalanchoe*, une évolution très forte et rapide, intéressant encore actuellement la moitié des espèces présentes et conduisant à la nouvelle forme *Bryophyllum* issue d'un lot important d'espèces intermédiaires (sous-genre *Calophytia*) ;
- dans ce groupe malgache (le sous-genre *Bryophyllum* et une partie du sous-genre *Calophytia*), plusieurs voies de diversification déjà bien engagées qui permettront la distinction de sections et qui dessinent déjà les contours des formes futures.

La forte évolution des *Kalanchoe* malgaches s'explique par l'isolement géographique, par la très large palette des types de milieux (du xérique au perhumide) rencontrés sur l'île et par le remarquable dynamisme génétique d'une partie de la population du genre. Par contre, la question de l'époque du début de cette évolution peut être posée, sachant que certains petits groupes, à l'intérieur des sous-genres *Bryophyllum* et *Calophytia*, sont actuellement dans une phase d'intense spéciation.

Perrier de la Bathie (1928), dans un tableau d'une grande clarté issu de ses observations du terrain, avait déjà esquissé le schéma des grandes lignes de l'évolution passée du genre *Kalanchoe*. Il est possible d'aller plus loin par une analyse fine de la structure interne des trois sous-genres séparés ci-dessus. Cette analyse, déjà largement réalisée pour Madagascar, demande encore à être élargie à l'Afrique et à l'Asie.

En effet, les *Kalanchoe* africains et asiatiques offrent une situation générale qui n'est pas sans rappeler celle des *Kalanchoe* malgaches. Il existe, en effet, un lot non négligeable, mais minoritaire, d'espèces faciles à caractériser, bien distinctes et stables, s'étendant sur toute l'aire africaine, de la Namibie au Yémen. A côté, se trouve un second lot constitué d'espèces très affines entre elles (caractères floraux), mais très variables (couleurs, formes, pilosité), et qui représente une large population en cours de spéciation. Et, déjà, dans ce dernier groupe, s'esquisse une séparation entre la branche asiatique et la branche africaine.

BIBLIOGRAPHIE

- Adanson M., 1763 - Familles des Plantes. Vincent Impr. - Libraire, Paris, 297 p.
- Allorge-Boiteau L., 1996 - Madagascar centre de spéciation et d'origine du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae). In : Lourenço W.R. (éd.), Biogéographie de Madagascar : 137-145. ORSTOM, Paris.
- Allorge-Boiteau L., 2000 - Étude des graines de *Kalanchoe* malgaches au microscope électronique à balayage. In : Lourenço W.R. & Goodman S.M. (éds), Diversité et Endémisme à Madagascar : 83-92. Mémoire Société Biogéographie, Paris.
- Anonyme, 1811 - Curtis's Bot. Mag. n° 1409, 1 fig.
- Backer C.A., 1948 - Crassulaceae. In : van Steenis C.G.G.J. (ed.), Flora malesiana 4 (1) : 197-202, 2 fig.
- Backer C.A. & Bakhuizen van den Brink R.C. Jr., 1963 - Crassulaceae. Flora of Java 1 : 201-202.
- Baillon H., 1885 - Liste des plantes de Madagascar. Bull. Soc. Linn. Paris 59 : 467-469.
- Baker J.G., 1881 - Notes on a Collection of Flowering Plants made by L. Kitching Esq., in Madagascar in 1879. J. Linn. Soc. Bot. 18 : 268-269, pl. 7.
- Baker J.G., 1882 - Contributions to the Flora of central Madagascar. Trimen's J. Bot. 11 : 109-111.
- Baker J.G., 1883 - Contributions to the Flora of Madagascar. J. Linn. Soc. Bot. 20 : 139-143.
- Baker J.G., 1884 - Further Contributions to the Flora of Central Madagascar. Part I. Polypetalae. J. Linn. Soc. Bot. 21:340.
- Baker J.G., 1887 - Further Contributions to the Flora of Madagascar. J. Linn. Soc. Bot. 22 : 470-473.
- Baker J. G., 1890 - Further Contributions to the Flora of Madagascar. J. Linn. Soc. Bot. 25 : 314.
- Baldwin J.T., 1938 - *Kalanchoe* : the genus and its chromosomes. Amer. Journ. Bot. 25 : 572-579, fig. 1-40.
- Bentham G. & Hooker J.D., 1865 - Genera Plantarum. Lovell

Reeve, London.

Berger A., 1930 - Crassulaceae. In : Engler & Prantl. (eds.), *Naturl. Pflanzenf.* éd. 2, 18a 402-412, fig. 184, 185 KL-M, 196, 197.

Boiteau P., 1947 - Les plantes grasses de Madagascar. *Cactus (Paris)* 12 : 5-10, fig. 1-4.

Boiteau P. & Allorge-Boiteau L., 1995 - *Kalanchoe* (Crassulacées) de Madagascar. *Systématique, écophysiologie et phytochimie*. Paris. Karthala. 252 p. (partie systématique), 7 pl., 40 pl. coul., 24 cart.

Boiteau P. & Mannoni O., 1947 - Quatre *Kalanchoe* nouveaux de Madagascar. *Not. syst.* 13 : 149-154, fig. 1.

Boiteau P. & Mannoni O., 1948 - Les *Kalanchoe* (suite). *Cactus (Paris)* 13 : 7-10, fig. 1-6 ; 14 : 23-28, 6 fig. ; 15-16 : 37-42, 5 fig. ; 17-18 : 57-58, 2 fig.

Boiteau P. & Mannoni O., 1949 - Les *Kalanchoe* (suite). *Cactus (Paris)* 19 : 9-14, 7 fig. ; 20 : 43-46, 5 fig. ; 21 : 69-76, 6 fig. ; 22 : 113-114, 2 fig.

Candolle A.P. de, 1828 - Crassulaceae. *Prodr.* 3 : 348-365, 381-477.

Cooke T., 1903 - Crassulaceae. *Flora of the Presidency of Bombay* 1 : 464-468.

Craib W.G., 1931 - Crassulaceae. *Florae siamensis enumeratio* 1 : 586-588.

Cremers G. & Sell Y., 1986 - Architecture végétative et structure inflorescentielle du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae) à Madagascar. *Adansonia* 1 : 63-76, fig. 1-6.

Dalzell N.A., 1852 - Contributions to the botany of Western India. *Hook. Journ. Bot.* 4 : 346-347.

Dejardin J., Guillaumet J. L. & Mangenot G., 1973 - Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea* 28 : 325-391.

Descoings B., 2003 - *Kalanchoe*. In : U. Eggli (ed.), *Illustrated Handbook of Succulent Plants. Crassulaceae* : 143-181, 8 ph. coul., Springer, Berlin.

Descoings B., 2004a - *Kalanchoe tenuiflora*, Crassulacée nouvelle de Madagascar. *Acta Bot. Gallica* 151 (2) : 233-237, 1 fig.

Descoings B., 2004b - *Kalanchoe antennifera*, Crassulacée africaine nouvelle. *Acta Bot. Gallica* 151 (4) : 441-444, 1 fig.

Descoings B., 2004c - Note sur les *Kalanchoe* (Crassulaceae) de Madagascar : deux espèces peu connues, *K. laetivirens* et *K. sanctula*. *Succulentas* 4. 2004 : 9-16, 9 ph. coul.

Descoings B., 2005a - Crassulaceae *madecassae novae*. *Soc.bot. Ardèche (éd.) Aubenas*, 18 p., 4 pl. coul.

Descoings B., 2005b - Sur quelques *Kalanchoe* (Crassulaceae) hybrides de Madagascar. *J. Bot. Soc. bot. France* 30 : 3-18, 3 fig.

Descoings B., 2005c - Note sur les *Kalanchoe* (Crassulaceae) de Madagascar : une espèce nouvelle, *K. tenuiflora*. *Succulentas* 3. 2005 : 21-24, 3 ph. coul.

Eggli U. et al., 1995 - Toward a consensus classification of the Crassulaceae. In : Hart H. & Eggli U. (eds), *Evolution and systematics of the Crassulaceae* : 173-192. *Backhuys Publ. Leiden (NL)*.

Endlicher S.L., 1839 - *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. S. Beck, Vindobonae, t.1, p. 810.

Fernandes R.B., 1980 - Notes sur quelques espèces du genre *Kalanchoe* Adans. *Bol. Soc. Broter.* 2 (53) : 325-442. Fernandes R.B., 1982 - Crassulaceae. In : Fernandes R.B. &

Mendes E.J. (eds), *Conspectus Florae angolensis fam.*

70 : 15-34, pl. 2.

Fernandes R.B., 1983 - Crassulaceae. In : Launert E. (ed.), *Flora Zambesiaca* 7 (1) : 3-74, t. 2-8. + pl. sur page de garde vol. 4.

Friedmann F., 1971 - Sur de nouveaux nombres chromosomiques dans le genre *Kalanchoe* (Crassulacées) A Madagascar. *Candollea* 26 : 103-107, Tab. 1.

Fu S.H. & Fu K.T., 1984 - Crassulaceae. In : Fu S.H. & Fu K.T. (eds), *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* 34 (1) : III, 34-39, pl. 12 (11-23), pl. 13 (1-6).

Gagnepain F., 1920 - Crassulacées. In Lecomte H. (éd.), *Flore de l'Indochine* 2 : 697-705, fig. 71-72.

Gilbert M.G., 1989 - Crassulaceae. In : Hedberg I. & Edwards S., *Flora of Ethiopia* 3 : 5-26, fig. 88.1-88.9.

Hamet R., 1907 - Monographie du genre *Kalanchoe*. *Bull. Herb. Boissier* 2. 7 : 869-900.

Hamet R., 1908 - Monographie du genre *Kalanchoe*. *Bull. Herb. Boissier* 2.8 : 17-48.

Hance H.F., 1873 - *Florae Hongkongiensis Supplementarum*. *J. Linn. Soc. Bot.* 13 : 103.

Jacobsen H., 1954 - *Handbuch der sukkulenten Pflanzen* : 306-307, 810-859, abb. 747-799, 861. Jena, G. Fischer Verlag.

- Jacobsen H., 1970 - Das Sukkulente Lexikon : 249-257, tafeln 106, fig. 2, 3, G. Fischer Verlag, Stuttgart
- Koorders S.H., 1918-1920 - Beitrag zur Kenntniss der Flora von Java n° 18. Bull. Jard. Bot. Buitenz. 3. 1 : 169-180, fig. 14,15.
- Lauzac-Marchal M., 1974 - Réhabilitation du genre Bryophyllum Salisb. (Crassulacées-Kalanchoïdées). C.R. Acad. Sc. 278, D : 2505-2508.
- Liu T.-S. & Chung N: J., 1993 - Crassulaceae (Bryophyllum and Kalanchoe). Fl. Taiwan 2 ed. 3 : 10-12, 14-15, pl. 5. Palacky J., 1906 - Catalogus Plantarum Madagascariensium. T. 4.
- Perrier de la Bathie H., 1928 - Observations nouvelles sur le genre Kalanchoe. Arch. Bot. 2, 2 : 17-31.
- Raadts E., 1977 - The genus Kalanchoe (Crassulaceae) in tropical East Africa. Willdenowia 8 : 101-157.
- Raadts E., 1989 - Cytotaxonomische Untersuchungen an Kalanchoe (Crassulaceae) 3. Chromosomenzahlen ostafrikanischer Kalanchoë-Sippen. Willdenowia 19 : 169-174, fig. 1-2.
- Rauh W., 1995-1998 - Succulent and xerophytic plants of Madagascar. 1 (1995), 343 p., 1011 fig. II (1998), 385 p., 1266 fig. Strawberry Press, Mill Valley, Californie (USA).
- Salisbury R.A., 1805 - The Paradisus Londinensis : or coloured Figures of Plants cultivated in the Vicinity of the Metropolis. London.
- Schönland S., 1891 - Crassulaceae. In : Engl. & Prantl. (eds.) Naturl. Pflanzenf. 3, 2a : 34-35, fig 20.
- Stapf O., 1908 - Kitchingia uniflora. Kew Bull. 1908 : 258-Tillson A.H., 1940 - The floral anatomy of the Kalanchoideae. Amer. J. Bot. 27 : 595-600, fig. 1-20.
- Tölken H.R., 1985 - Crassulaceae. In : Leistner O.A. (ed.), Flora South. Africa. 14. 244 p., 21 fig.
- Trimen H., 1894 - Crassulaceae. Flora of Ceylon 2 : 143-145. Wickens G.E., 1987 - Crassulaceae. In : Polhill R.M. (ed.), Fl. trop. East Afr.: 1-66, fig. 1-10.

LISTE DES ESPÈCES DE KALANCHOE FIGURÉES DANS L'ARTICLE

Kalanchoe alternans
Kalanchoe beauverdii
Kalanchoe bentii
Kalanchoe citrina
Kalanchoe crenata
Kalanchoe cymbifolia
Kalanchoe farinacea
Kalanchoe fedtschenkoi
Kalanchoe gastonis-bonnierii
Kalanchoe gacilipes
Kalanchoe grandidieri
Kalanchoe jongmansii
Kalanchoe laciniata
Kalanchoe lanceolata
Kalanchoe marnieriana
Kalanchoe miniata
Kalanchoe orgyialis
Kalanchoe pinnata
Kalanchoe cf. prittwitzii
Kalanchoe pubescens
Kalanchoe pumila
Kalanchoe quartitiana
Kalanchoe rosei
Kalanchoe rotundifolia
Kalanchoe sanctula
Kalanchoe schimperiana
Kalanchoe spathulata
Kalanchoe synsepala
Kalanchoe waldheimii

LAST_UPDATED2