DI - 31-12-1987 - 42348

CHEZ LE MÊME ÉDITEUR

Les milieux naturels du globe, par J. DEMANGEOT, 1986, 2e édition.
Les espaces naturels tropicaux, par J. DEMANGEOT, 1976.
Les régions naturelles du globe, par P. BIROT, 1970.
Biogéographie évolutive, par J. BLONDEL, 1986.
Précis de géomorphologie, par M. DERRUAU, 1988, 7e édition.

René BRAQUE
Professeur à l'Université de Paris VIII

57
15.1.6

BIOGÉOGRAPHIE DES CONTINENTS

Ouvrage publié avec le concours du Centre National des Lettres

MASSON
Paris Barcelone Milan Mexico
1988

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal.

© *Masson, Paris, 1987*

ISBN : 2-225-81122-9

MASSON S.A. 120, Bd Saint-Germain, 75280 Paris Cedex 06
MASSON ITALIA EDITORI S.p.A. Via Statuto 2, 20121 Milano
MASSON S.A. Balmes 151, 08008 Barcelona
MASSON EDITORES Dakota 383, Colonia Napoles, 03810 Mexico DF

BIBLIOTHÈQUE NATIONALE R.F. IMPRIMÉS

ERRATA
concernant les illustrations de cet ouvrage

Pages 119-120 :	Photos 13 et 15 Photo 13 : la steppe à alfa se trouve à la page 120, à la place de la steppe à *Anabasis aretioides*. Photo 15 : la steppe à *Anabasis aretioides* se trouve à la page 119, à la place de la steppe à alfa.
Page 154, Fig. 44 :	P (*Podocarpus*) et A (*Araucaria*) doivent être placés sur la figure entre forêt des brouillards et forêt froide humide.
Page 177, Fig. 51 :	A - en haut : méthode des dominantes B - en bas : méthode sigmatiste.
Page 187, Tableau 8 :	légende : +, 1, 2, 3, 4 sont les coefficients de fréquence des groupements; leur organisation sur le terrain est résumé par 3 symboles : point = groupement ponctuel trait = groupement linéaire carré = groupement occupant une surface plus ou moins étendue
Page 198, Fig. 58 :	C est au cœur du cercle noir (Fig. 198A); c_1, c_2, c_3, sont dans la couronne du cercle évidé (Fig. 198 B) : c_1, est l'aboutissement de la série s_1 ; c_2 est l'aboutissement des séries s_2 et s_3 ; c_3 est l'aboutissement des séries s_4 et s_5.
Page 298, Fig. 28 lire :	dans le cercle supérieur = biomasse, dans le cercle inférieur gauche = litière, dans le cercle inférieur droit = sol.
Page 431, Fig. 168 :	dates B.P. (avant 1950). sur la verticale de *4*, rétablir, entre 12 et 14mm au dessus de la base de la figure, un petit triangle représentant la brève apparition de *Nothofagus* (symbole 5) dans le diagramme.

R. BRAQUE. *Biogéographie des continents*, MASSON, 1987.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 1

LIVRE PREMIER
LA BIOSPHÈRE, BIOMES ET BIOCÉNOSES

Première partie : ORGANISATION GÉNÉRALE DE LA BIOSPHÈRE .. 4

Chapitre I : **La notion de formation végétale** 5

I – Critères classiques de reconnaissance 5
II – Approfondissement de la notion de formation 6
A – Inventaire des formes biologiques, 6
B – La notion de modèle architectural et ses conséquences, 13
C – Organisation verticale et horizontale des biomes, 26

Chapitre II : **La notion de sol** 32

I – Définition du sol 33
A – Le sol, milieu anisotrope, 33
B – Les constituants du sol, 33
II – Le sol, partie intégrante du biome 36
A – Les échanges de substances, 37
B – L'humus, facteur essentiel de la pédogenèse, 48
C – Conclusion : solidarité entre biome et sol, 51

Chapitre III : **Les grandes familles de biomes continentaux** 53

I – Le triptyque forêts, formations herbacées, formations arbustives . 54
A – Les forêts, 54
B – Formations herbeuses et autres groupements herbacés, 56
C – Formations arbustives et frutescentes, 58
II – Les écotones 65
A – Écotones entre formations continentales, 65
B – Le front des continents vers l'océan, 67
C – Les écotones fortement anthropisés, 71

Deuxième partie : TRAITS MAJEURS DE L'ORGANISATION ZONALE ET RÉGIONALE 75

Chapitre IV : **Les hautes latitudes** 76

I – La toundra boréale 76
A – Les conditions de vie dans la toundra, 76
B – Biocénoses et sols de la toundra, 78

II – Le domaine antarctique 84

Chapitre V : **Les régions forestières et steppiques des latitudes moyennes** .. 85

I – Caractères généraux 85

II – Les forêts 87
A – La forêt boréale, 87
B – Forêts mixtes et forêts caducifoliées, 91
C – La forêt Pacifique américaine, 97
D – Forêts de l'hémisphère Sud, 98

III – Steppes et prairies 98
A – Traits généraux, 98
B – Dispositif planétaire, 99

Chapitre VI : **Les marges subtropicales** 106

I – Caractères généraux 106

II – L'hémisphère Nord 107
A – Les régions de climat méditerranéen, 108
B – Les façades sud-orientales américaine et asiatique, 111

III – L'hémisphère Sud 113
A – Amérique du Sud, 113
B – Afrique australe, 113
C – Australie, 114

Chapitre VII : **Les domaines arides** 115

I – Conditions générales 115
A – L'aridité, 115
B – Les types de végétation, 116
C – La vie animale dans les régions arides, 121
D – Les sols des régions arides, 121

II – Dispositif planétaire des régions arides 125
A – Régions d'hyperaridité littorale, 125
B – Autres régions arides tropicales, 125
C – L'Asie continentale aride, 127
D – Déserts américains, 128

Chapitre VIII : **La zone intertropicale des forêts et des savanes** 132

I – Conditions générales 132
A – Les ambiances climatiques, 132
B – Géochimie et sols des tropiques humides, 133

II – Les grands types de végétation des tropiques humides 137
A – La forêt dense, 137
B – La mosaïque forêts-savanes, 145

Chapitre IX : **Les biomes et la troisième dimension de l'espace** 153

I – Transformation des milieux biologiques en altitude 153
A – Groupements végétaux des hauts niveaux, 153
B – Les étages de végétation, 154

II – Conditions de la vie en montagne 155
A – Le milieu climatique, 155
B – La pédogenèse, 158
C – Originalité des flores et des faunes montagnardes, 159

III – Les échelles d'organisation des types de végétation en montagne . 161
A – Échelle locale et échelle de l'ensemble montagneux, 161
B – Problèmes généraux de l'étagement, 164

Troisième partie : LOGIQUE DE LA BIOSPHÈRE .....

Chapitre X : **La biosphère, continuum de végétation, ou mosaïque ordonnée d'unités discrètes ?** 171

I – Le concept de continuum 171

II – Les formations, complexes d'unités discrètes 172
A – L'unité de végétation, définie par ses constantes-dominantes, 172
B – L'association, unité cardinale de végétation, définie par sa composition floristique globale, 173
C – Les séries de végétation, 187

Chapitre XI : **Principes de la dynamique de la phytosphère et du sol** 194

I – Le rôle directeur du milieu 194
A – Les stades pionniers, 194
B – Le temps des interactions, 195

II – Les régimes de la biosphère 196
A – Schéma général, 196
B – Aménagement de la notion de climax, 198
C – Les aspects contentieux du concept de climax, 203

LIVRE DEUXIÈME
L'ÉCOSPHÈRE

Première partie : BIOSPHÈRE ET NUTRITION 208

Chapitre XII : **Le concept d'écosphère** 209

I – L'écosystème 209
A – Structure de l'écosystème, 209
B – Les liens trophiques dans l'écosystème, 210

II – Écosystèmes et écosphère 215

Chapitre XIII : **Aspects et problèmes géographiques de la photosynthèse** ... 218

I – Termes généraux du bilan énergétique de l'écosphère 218
A – La radiation solaire, 218
B – Bilan énergétique de l'écosphère, 219
C – La radiation photosynthétique utile, 222

II – Les climats lumineux dans les écosystèmes 224
A – Les albédos des écosystèmes, 224
B – Éclairement énergétique à l'intérieur des écosystèmes, 228
III – L'usine photosynthétique 235
A – Présentation schématique de la photosynthèse, 235
B – Les facteurs du rendement photosynthétique, 240

Chapitre XIV : **L'écosphère et l'eau** 253

I – L'écosphère, un stock d'eau limité, un flux massif 253
A – L'eau, dans les êtres vivants, 253
B – Stocks et flux hydriques dans l'écosphère, 254
II – L'approvisionnement en eau de la biosphère 255
A – L'apport des précipitations, 255
B – La réserve d'eau du sol, 256
III – Les transferts de l'eau dans l'écosphère 264
A – Le système sol-plantes, 264
B – Les mouvements de l'eau dans le sol, 265
C – L'entrée de l'eau dans la végétation, 266
D – Les deux aspects du transit de l'eau, 267
IV – Les échelles des bilans hydriques 274
A – La transpiration à l'échelle de l'espèce ou de l'individu, 274
B – La transpiration à l'échelle des biomes, 275
V – La vie en conditions critiques d'humidité 279
A – Les végétaux et la sécheresse, 282
B – Les animaux et la sécheresse, 290
C – L'excès d'humidité, 292

Chapitre XV : **Les autres aspects de la nutrition** 293

I – Une longue liste d'éléments 293
A – Les macro-éléments, 293
B – Les oligo-éléments, 295
II – La nutrition azotée 296
A – La part des composés organiques, 296
B – La part de l'azote moléculaire de l'air et de l'azote minéral du sol, 296
III – Les cycles de nutriments 297
A – Flux internes et flux externes, 297
B – Géographie des cycles de nutriments, 300
IV – Milieux carencés, et milieux saturés en éléments 307
A – Les carences, 307
B – Calcicoles et calcifuges, 307
C – Végétation des sols salsodiques et des sols gypseux, 308

Deuxième partie : CONDITIONS DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT 310

Chapitre XVI : **Les données biologiques** 311

I – Croissance et développement 311
A – Définitions, 311
B – Processus de croissance et de différenciation, 311
C – Les interactions biotiques, 313

II – Les rythmes biologiques 315
A – L'alternance des périodes d'activité et des phases de vie latente, 315
B – Croissance continue et croissance rythmique durant l'été écologique, 318

Chapitre XVII : **Le rôle du milieu dans le développement** 322

I – Les influences photologiques 322
A – Perception de la lumière par les êtres vivants, 322
B – Les conditions limites d'éclairement, 323
C – Régulation du développement par la lumière, 324
II – Températures et développement 326
A – Les conditions thermiques dans l'écosphère, 326
B – Action de la température sur les êtres vivants, 341
III – Autres facteurs écologiques du développement 355
A – Facteurs climatiques, 356
B – Facteurs édaphiques et morphologiques, 358
C – Pollutions, 359
D – Facteurs anthropozoogènes traditionnels, 359
IV – Repères écologiques, répartition des biomes et des biocénoses, et et distribution individuelle des êtres vivants 361
A – Limites des biomes et corrélations climatiques, 361
B – Les aires des espèces et leurs significations écologiques, 363

LIVRE TROISIÈME
LES BIOMES, ÉVÉNEMENTS HISTORIQUES

Chapitre XVIII : **Signifiation historique des données chorologiques** 373

I – Espèce et spéciation 373
A – La notion d'espèce et la systématique des êtres vivants, 373
B – Variations et formation des espèces, 374
II – L'analyse chorologique, enseignements et problèmes 377
A – Les aires des différentes unités toxonomiques, 377
B – Les territoires toxonomiques, 401

Chapitre XIX : **Réflexion sur le développement historique de la biosphère** . 407

I – L'évolution des stratégies dans la biosphère 407
A – La Protobiosphère et la divergence des phylums, 407
B – Diversification des stratégies de la nutrition et du développement, 412
II – L'occupation de l'espace et la dynamique de la Biosphère 419
A – La biosphère aquatique, 419
B – La biosphère continentale, 420

Chapitre XX : **L'évolution quaternaire** 423

I – Méthodes d'étude du Quaternaire 423
A – Les fossiles, 423
B – Les datations, 425
II – Les modifications de la biosphère au Quaternaire 427
A – Le cadre morphoclimatique, 427
B – Termes principaux de l'évolution des biomes, 430

III – Anthropisation de la biosphère 446
A – Processus de l'anthropisation, 446
B – Les étapes de l'anthropisation, 449

Bibliographie 453
Table des figures, tableaux, photographies 457
Index 466

BIBLIOTHÈQUE NATIONALE R.F. IMPRIMÉS

INTRODUCTION

Les paysages végétaux et les populations animales qui constituent la Biosphère (βίος = vie) occupent une interface, pelliculaire à l'échelle de la planète, qui comprend l'épiderme de la lithosphère, la partie la plus basse de l'atmosphère, et l'hydrosphère dans son ensemble.

Pour maintenir le présent volume dans des limites raisonnables, son objet a été limité à la biogéographie des continents. Le plan retenu comprend trois grandes parties.

Le Livre premier correspond *grosso modo* aux thèmes réunis sous le titre « Biocénologie » (κοινός = en communauté). La biosphère est analysée dans son organisation générale, puis dans sa distribution et ses aspects zonaux et régionaux. En conclusion deux chapitres sont consacrés à la discussion de la « logique » des différentes unités de végétation et de leur faune.

Le Livre deuxième a pour titre « L'Écosphère », et représente une tentative pour comprendre les mécanismes complexes qui assurent la permanence, et l'évolution, des éléments de toutes tailles qui constituent la biosphère, considérés désormais dans leur aspect fonctionnel : cette partie du volume correspond donc, par sa matière sinon par son organisation, aux thèmes de l'écologie (οἶκος = habitat).

Le Livre troisième, intitulé « Les Biomes, événements historiques », reprend pour une large part les données de la Chorologie (χῶρος = contrée) classique (étude de la distribution des êtres vivants), avec pour souci de mesurer l'importance des héritages du passé, proche et lointain, dans l'organisation actuelle de la biosphère.

LIVRE PREMIER

LA BIOSPHÈRE, BIOMES ET BIOCÉNOSES

PREMIÈRE PARTIE

ORGANISATION GÉNÉRALE DE LA BIOSPHÈRE

Chacun sait que la couverture vivante de la planète n'est uniforme ni dans ses aspects ni dans sa répartition, et que les milliards d'individus qui la composent sont organisés en communautés d'étendue et de complexité très inégales.

Les « unités de végétation » qui constituent les cadres dans lesquels se déroule la vie des populations animales couvrent, selon le sens accordé à l'expression, de plusieurs millions de km^2 à quelques décimètres carrés. La connaissance des unités élémentaires, de taille d'ailleurs très variable, les *biocénoses,* intégrant les communautés végétales, les *phytocénoses,* et animales (*zoocénoses*), est indispensable à la compréhension de la logique de la biosphère.

Mais elle suppose que soient déjà définis les grands ensembles désignés sous le nom de *biomes* : ce terme a été créé pour rappeler qu'aux vastes complexes végétaux nommés *formations* sont associés des peuplements animaux, dont l'existence leur est plus ou moins inféodée.

CHAPITRE I

LA NOTION DE FORMATION VÉGÉTALE

Le concept de *formation* est né de la reconnaissance intuitive de la diversité de la couverture végétale de la planète, notamment à l'occasion des grands voyages des naturalistes au début du XIXe siècle. L'idée imprègne déjà l'œuvre de Humbolt, encore que le terme même ne soit, semble-t-il, utilisé qu'en 1838, par Grisebach. Il désigne désormais les grandes unités de végétation définies par leur physionomie.

Sans que les données biologiques soient alors ignorées, c'est surtout à la fin du siècle, dans les travaux de Schimper en particulier, que s'affirme la recherche des relations de cause à effet entre l'aspect et l'organisation des paysages végétaux et les conditions de milieu. Mais l'étude des formations ne repose plus aujourd'hui sur la seule utilisation de critères visuels élémentaires.

I. Les critères classiques de reconnaissance des formations

Les grandes unités paysagères ont d'abord été définies sur la base de données simples d'observation.

La dominance d'une silhouette morphologique. – L'observation n'exige aucun bagage scientifique, et se contente d'une approche sommaire des formes d'organisation des végétaux : arbre, buisson, herbe. La dominance de l'une d'entre elles détermine l'épaisseur de la couverture végétale. Sauf exception, il n'est pas tenu compte des végétaux inférieurs, bien que certains d'entre eux aient sur la physionomie des groupements une incidence non négligeable (toundra à lichens, forêt tropicale de montagne). Dans une première approche, les cas de codominance de deux ou plusieurs silhouettes morphologiques ne sont pas retenus, encore qu'ils soient souvent à l'origine de mosaïques dont le vocabulaire usuel traduit mal la complexité (savanes, toundras).

La stratification. – La première estimation du volume de la végétation est souvent nuancée par la reconnaissance d'une stratification. C'est au moins le cas pour les groupements sylvatiques, bien que la distinction du nombre de strates constitue, contrairement aux apparences, un problème difficile (cf. p. 26). L'identification des divers niveaux est complétée utilement par l'indication de leurs taux respectifs de couverture. La stratification de l'appareil souterrain des plantes est en général ignorée.

Le degré de continuité. – Un autre critère usuel réside dans l'appréciation du degré de continuité du couvert réalisé par la silhouette biologique dominante. Il conduit à la distinction classique entre formations ouvertes et formations fermées. Mais ce diptyque constitue une simplification exagérée de la réalité.

Les aspects saisonniers de la végétation. – La notation des aspects saisonniers de la végétation oppose enfin deux types de formations. Les unes conservent sensiblement le même aspect au cours de l'année ; c'est le cas de la lande à Légumineuses ; c'est aussi celui des forêts sempervirentes.

Les autres présentent un aspect saisonnier tranché ; l'alternance d'une phénophase feuillée et d'une phénophase de dénudation caractérise les forêts caducifoliées et des formations buissonnantes ; pendant la « saison de repos », les groupements herbacés peuvent se réduire à des touffes de Graminées, à des rosettes de feuilles collées au sol, voire à la nécromasse restée attachée aux souches. Un cas limite est représenté par celles des formations désertiques qui n'ont qu'une existence éphémère, et dont la disparition laisse le sol nu.

Ces aspects saisonniers, expression directe de la biologie des formations, montrent que les données écologiques ne sont pas seulement en cause, et qu'interviennent aussi les conditions endogènes de la croissance et des étapes du développement (cf. chapitre XVI).

La référence éventuelle à la systématique des végétaux. – Dans la description des formations, la part accordée à la systématique des végétaux est toujours menue. Au mieux, elle apporte l'indication d'une espèce, ou d'un genre, dominant, ou de quelques espèces ou genres codominants : steppe à alfa, pessière (= forêt d'épicéa), prairie à reine des prés ; elle se borne parfois à l'identification d'une famille ou d'une unité supérieure : forêt à Diptérocarpacées, lande à fougères, toundra à lichens.

II. Approfondissement de la notion de formation

La notion de formation s'enrichit à partir d'une meilleure connaissance de la morphologie des végétaux. Les travaux qui la font passer du stade de la perception intuitive à celui de concept scientifique peuvent être rapportés à deux grandes orientations de recherche ; celles-ci ne sont pas antinomiques, mais aboutissent à des classements qui ne se recouvrent qu'en partie.

A. L'inventaire des formes biologiques

L'une des orientations – il n'y a pas lieu de lui accorder l'antériorité historique – est née et s'est affirmée dans les régions où le développement des plantes doit s'accommoder de conditions hivernales défavorables. Elle s'est efforcée de déterminer les dispositions morphologiques qui permettent aux végétaux de supporter sans dommages irrémédiables les contraintes de cette période critique. Non seulement les

conditions hivernales entraînent la réduction ou l'arrêt de la croissance, mais elles peuvent provoquer des lésions graves, et mettre en danger l'existence même des méristèmes, – c'est-à-dire de tissus constitués de cellules indifférenciées à multiplication rapide –, dont le fonctionnement est responsable, selon les cas, de la germination de la graine, de l'éclosion des feuilles et des pousses nouvelles, de l'allongement des tiges et des branches.

L'utilisation du terme méristème est préférable à celle du mot bourgeon. Celui-ci désigne un organe bien caractérisé chez les végétaux ligneux tempérés, mais qui n'existe pas chez la plupart des Monocotylédones, et qui ne présente pas la même organisation chez beaucoup d'arbres tropicaux. Le rôle qui lui est prêté dans l'édification de la tige, des ramifications, des feuilles, des fleurs, est en réalité celui du méristème qu'il contient. Le point de départ de la croissance de la tige est l'entrée en activité du méristème de la gemmule de l'embryon (tandis que celui de la radicule a commencé en général l'élaboration de l'appareil souterrain). Ce méristème peut fonctionner indéfiniment, en donnant naissance aux tissus permettant l'allongement de la tige, et à des *primordia* foliaires, origine des feuilles situées au sommet d'un axe qui dans ce cas est unique. Mais l'activité du méristème apical peut en outre donner naissance à de petits massifs de cellules douées elles aussi de la capacité de se diviser et de se différencier, disposées latéralement, et qui se trouvent séparées du méristème apical par l'élongation de la tige : ainsi apparaissent les méristèmes axillaires, ainsi nommés parce qu'ils sont en principe situés à l'aisselle des feuilles (*axilla* = aiselle). D'autres tissus générateurs latéraux naissent à faible profondeur ou en surface du cortex, certaines cellules se révélant capables de perdre leur fonction différenciée et d'acquérir l'aptitude à la multiplication. Beaucoup des méristèmes sont en situation d'attente, inhibés par le fonctionnement du bourgeon apical ; leur activation est à l'origine de la ramification.

1. La classification de Raunkiaer

La réflexion sur les stratégies qui évitent la destruction des méristèmes pendant les périodes où les conditions de la croissance ne sont pas réalisées a conduit à l'établissement de plusieurs systèmes de classification des végétaux ; celui qui a eu le plus grand succès a été élaboré au début du XXe siècle par Raunkiaer, sur le principe du degré de réduction des plantes au cours de la mauvaise saison, donc de la morphologie de la partie pérenne.

La classification initiale ne concerne que les végétaux supérieurs, qu'elle divise en deux grandes catégories, selon que leurs méristèmes bénéficient ou non d'une protection contre le gel assurée par la couverture de neige qui couvre le sol. Le niveau de 25 cm, retenu comme épaisseur moyenne du manteau neigeux, constitue ainsi une limite importante (Fig. 1).

Au-dessus de ce niveau, les méristèmes des *phanérophytes* (φανερός = visible) sont directement exposés aux atteintes du froid, ce qui les exclut des climats les plus agressifs. Cette catégorie regroupe les morphologies désignées par les termes arbre, arbuste, buisson, liane du vocabulaire courant. Il est apparu nécessaire de subdiviser cet ensemble constitué de végétaux de tailles très différentes. Les *macrophanérophytes* sont les plantes dont les bourgeons sont situés à plus de 2 m de hauteur ; ils sont parfois répartis entre méga, méso et microphanérophytes. Arbustes et buissons dont la taille se situe entre 30 cm et 2 m sont les *nanophanérophytes*.

La collection des plantes auxquelles leur taille réduite permet d'être enfouies dans la neige est hétérogène. Les unes, parce que leurs organes pérennants sont situés au-dessus du sol, ne sont protégées qu'autant que dure le manteau neigeux. Elles forment le groupe des *chaméphytes* (de χαμαί = à terre). La litière, l'écran éventuel de strates plus élevées contribuent à améliorer le microclimat hivernal dans lequel elles sont situées. Si leur faible taille, 2 à 3 décimètres au *maximum*, est le trait commun

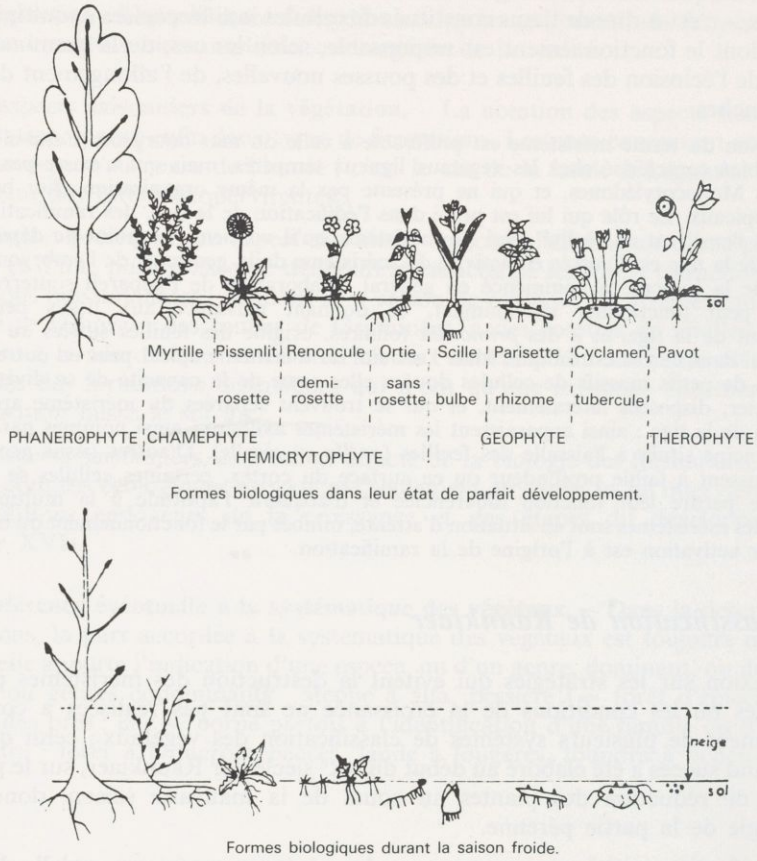

FIG. 1. – **Les formes biologiques.**
(D'après J.E. Loiseau, 1967, Cours de Géobotanique).

à tous les chaméphytes, ils n'en présentent pas moins une grande diversité de formes : les uns sont de petits buissons à tiges dressées rameuses, comme la callune (chaméphytes frutescents) ; d'autres sont réduits pendant l'hiver à une souche ligneuse d'où émerge la pousse herbacée de l'été, tel l'hélianthème (chaméphyte sous-frutescent) ; les chaméphytes rampants ont une tige herbacée traînant sur le sol (stellaire, trèfle rampant). La morphologie la plus remarquable est celle des chaméphytes en coussinet ou en boule ; elle est réalisée par une ramification dense, capable de créer un micro-climat interne, en même temps qu'elle atteint une haute résistance mécanique (au vent, au poids de la neige). Elle est commune en haute montagne, mais existe aussi dans d'autres milieux.

Sont nommés *hémicryptophytes* (de κρυπτός = caché) les végétaux dont les méristèmes, situés au ras du sol, bénéficient d'une meilleure protection que les

bourgeons des chaméphytes, grâce à la persistance, chez la plupart d'entre eux, d'une rosette de feuilles vertes ou d'une touffe de feuilles mortes (Fig. 1) ; beaucoup de Graminées sont des hémicryptophytes cespiteux.

Une réduction saisonnière extrême de la taille caractérise deux autres types de végétaux. Les *cryptophytes* ont leurs méristèmes dans le sol (*géophytes*) ou dans l'eau (*hydrophytes*), leur appareil aérien, fugace, disparaissant après la floraison, à une époque variable de l'année selon les espèces. On a distingué géophytes à rhizome (muguet, anémone sylvie), à bulbe (jonquille), à tubercule (orchis, ophrys...).

Les *thérophytes* (θέρος = été) représentent le cas limite des plantes à courte durée de vie, qui meurent après avoir produit leurs « semences » ; les méristèmes des graines ou des spores, organes très résistants, assurent le développement de la génération suivante.

Le classement de Raunkiaer, dans son schéma initial, ou dans sa forme amendée par l'auteur (1934) a, en raison même des conditions circonstancielles de sa mise au point, entraîné deux séries de réactions.

Des naturalistes ont regretté que la distribution ignore les lignes essentielles de la classification botanique des végétaux. D'autres ont émis les plus extrêmes réserves sur la valeur des catégories reconnues hors des régions tempérées, spécialement en milieu tropical.

L'acceptation des propositions de Raunkiaer, à l'inverse, a entraîné de nombreuses tentatives pour améliorer et compléter le catalogue des formes biologiques reconnues en domaine tempéré, et pour l'adapter aux autres zones de végétation. Mousses et Lichens ont été intégrés comme sous-types parmi les chaméphytes et les hémicryptophytes, les Champignons ont trouvé place parmi les géophytes.

La forme *épiphyte* (ἐπί = sur) rassemble les végétaux, pour la plupart de taille modeste ou petite, vivant à différents niveaux sur les phanérophytes, et dont les méristèmes se trouvent donc dans des conditions voisines de celles qui intéressent les tissus générateurs de leur hôte. Les épiphytes (Photo 1), qui ne sont guère représentés en zone tempérée que par des mousses et des lichens, sont très abondants et offrent une grande diversité dans la forêt tropicale humide.

La typologie s'est enrichie de catégories ou de sous-types nouveaux pour les basses latitudes et pour les régions arides. Dans ces domaines, le répertoire des formes de vie est établi par référence à l'« hiver écologique », défini toujours comme période défavorable à la croissance, mais dont le facteur traumatisant n'est pas toujours le froid ; la localisation dans l'année de ce moment critique peut se trouver déplacée, et un rythme diurne peut supplanter l'alternance saisonnière. La pérennité des méristèmes dépend tantôt de la durée de la sécheresse édapho-climatique, tantôt d'une durée de submersion, ou encore du gradient de tension de vapeur dans l'épaisseur de la végétation, ou de l'amplitude thermique. Les dangers du gel s'expriment en haute montagne tropicale, où le risque se répète de nuit en nuit.

Les *phanérophytes succulents* ou *céréiformes* (d'après le nom du genre *Cereus* englobent non seulement les Cactacées mais de nombreuses Euphorbiacées et les Didiéréacées.

Un sous-type *scapeux* (*scapus* = tige), marqué par la présence d'un bouquet de feuilles protégeant le méristème situé au sommet d'une hampe plus ou moins développée, apparaît parmi les phanérophytes et accessoirement les chaméphytes (dragonnier, yucca, séneçons, *Espeletia*... ; cf. Fig. 116).

PHOTO 1. – **Broméliacée épiphyte**
Tillandsia usnoides
La plante ne possède pas de racines, et capte l'eau par des poils ; ceux-ci, gonflés part temps humide, sont appliqués par temps sec contre les feuilles et limitent alors la transpiration ; l'espèce peut supporter des périodes sans pluie de l'ordre de 6 mois ; elle est capable de vivre aussi bien en forêt tropicale humide qu'en forêt tropicale sèche ; elle est couramment multipliée par des boutures transportées d'un arbres à l'autre par les oiseaux. (Photo J. Jérémie.)

2. Le spectre biologique

L'inventaire des formes biologiques permet d'établir le spectre d'une formation ou d'un territoire. Le spectre biologique peut être calculé de deux manières : le spectre brut ne tient compte que du taux de présence des diverses catégories de plantes identifiées ; le spectre pondéré fait intervenir leur abondance, par utilisation de coefficients établis empiriquement. Le tableau 1 fournit l'exemple d'une lande tourbeuse de Belgique septentrionale, d'après les données de Vanden Berghen.

L'établissement du spectre brut d'un territoire, abstraction faite du partage de l'espace entre formations, révèle en principe les formes biologiques qui dans les limites de cette aire sont les mieux adaptées aux conditions écologiques. Raunkiaer a ainsi proposé la distinction de 4 grands types de *phytoclimats* (Tableau 2) : climat phanérophytique des tropiques humides, climat hémicryptophytique des régions tempérées non arides, climat thérophytique des régions tempérées et chaudes à saison sèche, climat chaméphytique des hautes altitudes et des hautes latitudes.

Les pourcentages de distribution n'ont pourtant pas toujours une signification écologique assurée. La fréquence d'une forme biologique est pour une part un héritage de l'histoire ; elle est fonction de la composition, de la richesse de la Flore : les exemples ne manquent pas de spectres différents dans des conditions de milieu homologues (Tableau 3).

L'établissement du spectre d'une unité de végétation en précise la physionomie, mais aussi la structure. Le spectre brut suffit à opposer les forêts denses tropicales et les forêts tempérées (Tableau 4). Mais le spectre pondéré autorise une analyse plus poussée. Il restitue à la lande tourbeuse de Belgique son aspect chaméphytique, lié à l'abondance de la bruyère et de la callune, sans effacer l'aspect herbeux que privilégiait le spectre brut, en raison de la présence d'hémicryptophytes assez variés.

Tableau 1

SPECTRES BIOLOGIQUES BRUT ET PONDÉRÉ D'UNE LANDE TOURBEUSE DE BELGIQUE

	S. brut	*S. pondéré*
phanérophytes	14 %	1,4 %
chaméphytes	25	60,1
hémicryptophytes	57	37,9
géophytes	2	0,6
thérophytes	2	0

d'après les données de Vauden Berghen, 1966. Initiation à l'étude de la végétation, Bruxelles, les Naturalistes belges.

Tableau 2

TYPES DE PHYTOCLIMATS

	nombre d'espèces du territoire	%											
		phanérophytes	méga et méso phanérophytes	microphanérophytes	nanophanérophytes	succulents	épiphytes	chaméphytes	hémicryptophytes	cryptophytes	géophytes	hydrophytes	thérophytes
Îles Seychelles – 55° E, 5° S climat phanérophytique	258	*58*	10	23	24	1	3	6	12	5	3	2	16
Argentario – 11° E, 42° N climat thérophytique	866	12	12	.	.	.	.	6	29	11	11	.	*42*
Danemark – 10° E, 56° N climat hémicryptophytique	1 084	7	1	3	3	.	.	3	*50*	22	11	11	18
Spitzberg – 11° E, 80° N climat chaméphytique	110	1	.	.	.	.	.	*22*	*60*	15	13	2	2
Sierra Nevada – 120° W, 40° N, 3 000 m climat chaméphytique	14	.	.	.	.	.	.	*50*	*50*				

Tableau 3

SPECTRES BIOLOGIQUES DE 3 MILIEUX HOMOLOGUES

	nombre d'espèces du territoire	% de distribution								
		phanérophytes	dont nanophanérophytes	épiphytes	chaméphytes	hémicryptophytes	cryptophytes	géophytes	hydrophytes	thérophytes
Mont Lofty (Adélaïde – Australie)	362	32	22	13	10	21	16	15	1	9
Montagne de la Table (Le Cap)	93	41	37	.	14	18	19	19	.	7
Argentario (Italie)	866	12	.	.	6	29	11	11	.	42

Tabl. 2 et 3 d'après Emberger, 1966 (Bulletin de la Société Botanique de France), Tabl. 2 retouché.

Tableau 4
SPECTRES BIOLOGIQUES DE 3 FORÊTS

	%				
	phanérophytes	chaméphytes	hémicryptophytes	cryptophytes	thérophytes
Côte d'Ivoire (1)	92,4	3,8	3,8	.	.
Queensland (2)	96	2	.	2	.
Nord de la France (3)	26,1	8,2	45,2	16,4	4,1

(1) d'après Emberger, Mangenot et Miège, 1950 (C.R. Acad. Sc.)
(2) d'après Cromer et Pryor, 1942 (Proc. Linn. Sc. N.S. Wales)
(3) d'après Géhu, 1961 (*Vegetatio).*

B. LA NOTION DE MODÈLE ARCHITECTURAL ET SES CONSÉQUENCES

Une autre orientation de recherche, le classement des végétaux selon leur architecture, telle qu'elle se réalise pendant les périodes favorables à la croissance, apporte beaucoup à la description précise et à la compréhension des grands types de végétation.

L'observation peut certes s'accommoder de la distinction banale entre plantes herbacées, buissons, c'est-à-dire ensembles touffus d'axes ligneux nombreux, de faible diamètre, peu élevés et enchevêtrés, et arbres (Fig. 2). Le port arborescent, dans son aspect le plus courant aux latitudes moyennes, évoque la prédominance d'un tronc vertical, sur lequel se développent des branches, portant à leur tour des ramifications de 2e ordre, dont certains bourgeons donnent des ramifications de 3e ordre, etc... Dans cette classification, il s'avère difficile de placer des formes comme celles des bambous, des palmiers, des cactées...

Il existe en fait un véritable continuum de modèles architecturaux, qui de proche en proche ne diffèrent que par des détails, et qui sont construits selon les directives inscrites dans le génome (dans la garniture chromosomique) de chaque espèce. Néanmoins, sans simplification excessive, il est possible d'en limiter le nombre à deux douzaines.

1. Architecture des végétaux

a) Arbres non ramifiés

Un premier groupe rassemble donc les arbres dont l'architecture se réduit à un axe vertical, une couronne de feuilles et des racines, et dont un unique méristème assure le développement de l'appareil aérien.

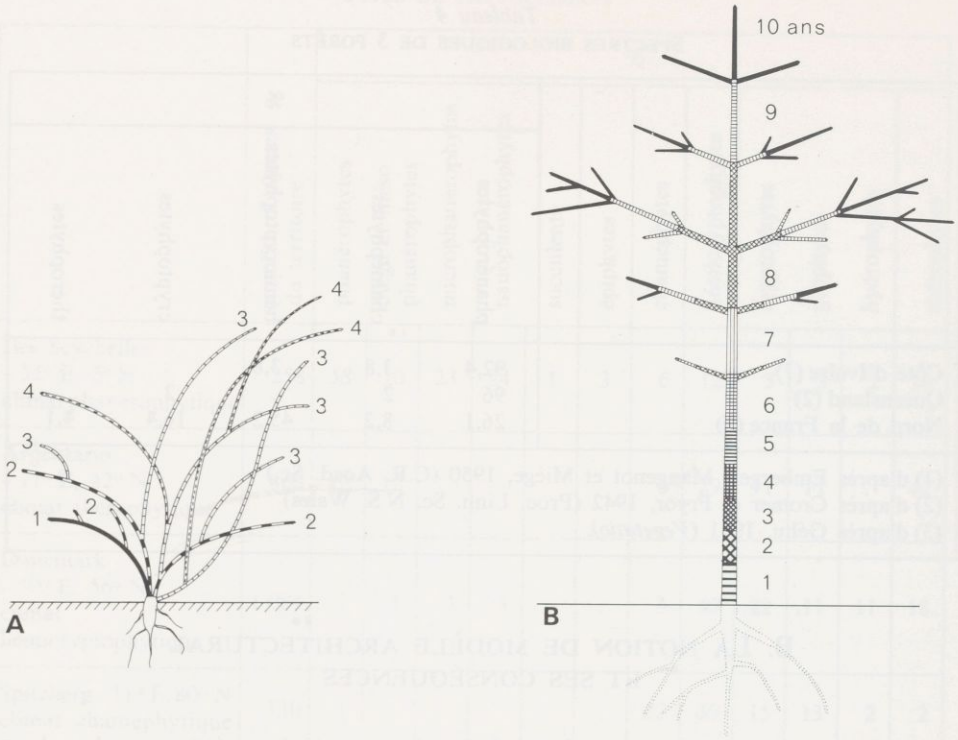

FIG. 2. – **La forme buisson et la forme arbre.**
(D'après Guinochet, 1965, Notions fondamentales de Botanique générale, Paris, Masson).
Les pousses d'une même année sont numérotées, et sont pour chaque forme représentées par le même symbole.

Dans le cas le plus simple, le méristème de la jeune pousse (de la gemmule) poursuit, seul, son activité pendant la vie entière de l'arbre. L'expression la plus achevée de cette stratégie est fournie par le groupe de végétaux dont le méristème apical, après avoir construit le tronc et les feuilles, donne une inflorescence terminale ; la croissance de l'organisme et son existence s'achèvent avec la production des fruits.

Les végétaux qui suivent ce modèle de croissance, modèle de Holltum [1], sont non seulement monocaules (non ramifiés), mais monocarpiques (ils ne fructifient qu'une fois) ; ils ne vivent guère que quelques dizaines d'années et restent de taille modeste (20 m pour *Sohnreyia excelsa* du Brésil). Appliquée par des Monocotylédones, notamment des palmiers de Madagascar et des îles du Pacifique, et des agaves, cette stratégie (Fig. 3) est peu fréquente chez les Dicotylédones arborescentes, mais plus répandue chez les herbacées.

Ce type architectural est considéré comme l'expression relictuelle d'un programme de développement rudimentaire, primitif. C'est un modèle fragile : la vie de l'individu est à la merci d'un accident détruisant son seul centre de croissance ; aussi la répartition des arbres qui suivent cette stratégie est-elle limitée aux régions où les risques de traumatismes climatiques sont réduits.

1. Hallé et Oldeman (1970), plutôt que de créer un vocabulaire nouveau, ont préféré dédier les modèles architecturaux reconnus à un botaniste célèbre.

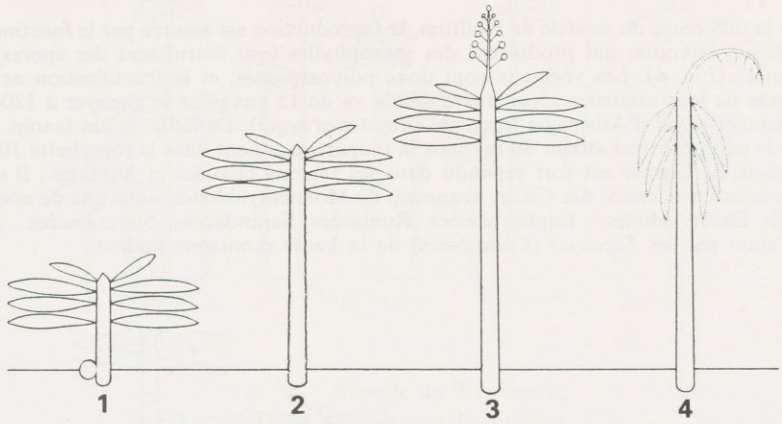

FIG. 3 a. – **Les étapes du développement dans le modèle de Holltum.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin).
1. stade juvénile – 2. développement végétatif – 3. fructification – 4. sénescence.

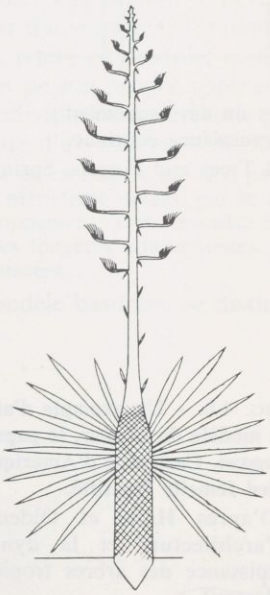

FIG. 3 b. – **Un exemple d'espèce suivant le modèle de Holltum, *Fourcroya gigantea* (Agavacée d'Amérique centrale)**
(D'après Hallé et Oldeman, 1970, l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris, Masson.)

Le modèle de Corner est proche parent du modèle de Holltum. L'unique méristème apical construit l'axe aérien et le bouquet sommital de feuilles. Le stade adulte est atteint quand un équilibre s'établit entre l'initiation et le développement de nouvelles feuilles et la chute des plus âgées.

Chez le cocotier, une feuille nouvelle se forme chaque mois ; elle tombera 5 ans plus tard ; l'arbre porte 30 feuilles bien développées et 30 en préparation. Chez le palmier à huile, il s'écoule 44 mois entre l'initiation d'une feuille (tous les 16 jours) et sa chute ; la couronne est constituée de 40 feuilles bien formées et de 40 en construction.

La croissance de l'axe est continue chez une partie des espèces *(Cocos nucifera, Elaeis guineensis)* ; chez d'autres, elle est rythmique, ce qui entraîne l'alternance de deux générations de feuilles, les unes assimilatrices, les autres réduites à des écailles protégeant l'apex pendant sa phase d'inactivité.

Mais à la différence du modèle de Holltum, la reproduction est assurée par le fonctionnement de méristèmes latéraux, qui produisent des sporophylles (qui fournissent des spores) ou des inflorescences (Fig. 4). Les végétaux sont donc polycarpiques, et la fructification ne marque pas le terme de leur existence ; leur durée de vie va de 15 ans pour le papayer à 120-150 ans pour le palmier royal d'Amérique tropicale (*Roystonea regia*). La taille de ces taxons est aussi variable ; le palmier royal atteint 30 m, mais la plupart se situent dans la fourchette 10 à 15 m.

Le modèle de Corner est fort répandu dans les régions chaudes et humides ; il concerne des fougères arborescentes, des *Cycas,* beaucoup de Monocotylédones, ainsi que de nombreuses familles de Dicotylédones : Euphorbiacées, Rubiacées, Sapindacées, Sterculiacées... ; mais il est aussi suivi par les *Espeletia* (Composées) de la haute montagne andine.

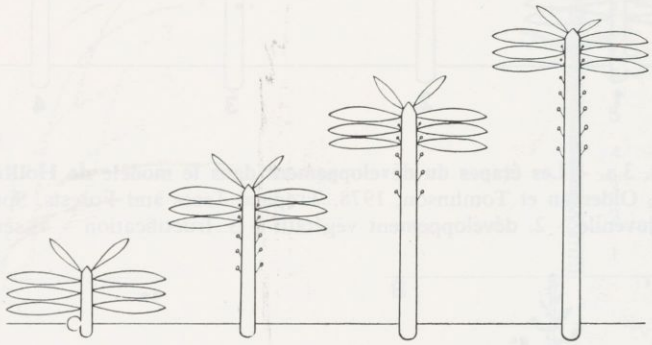

FIG. 4 a. – **Modèle de Corner : étapes du développement ; le schéma correspond au cas d'une croissance continue.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin).

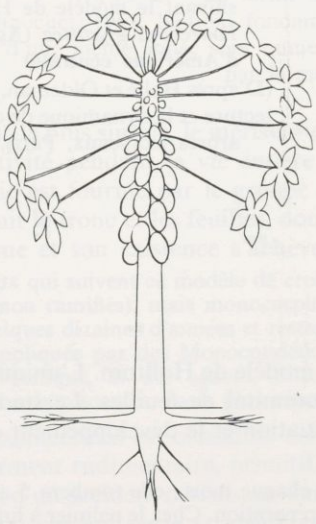

FIG. 4 b. – **Un exemple d'arbre suivant le modèle de Corner, le papayer, *Carica papaya*, Caricacée d'Amérique centrale ; pied femelle fructifié.**
(D'après Hallé et Oldeman, 1970, L'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris, Masson).

b) Arbres d'apparence monocaule

D'autres végétaux donnent aussi l'impression d'être monocaules, bien qu'ils soient constitués en réalité de plusieurs éléments dérivés les uns des autres ; mais ces axes aériens étant tous orthotropes, la distinction entre tronc et branches est impossible.

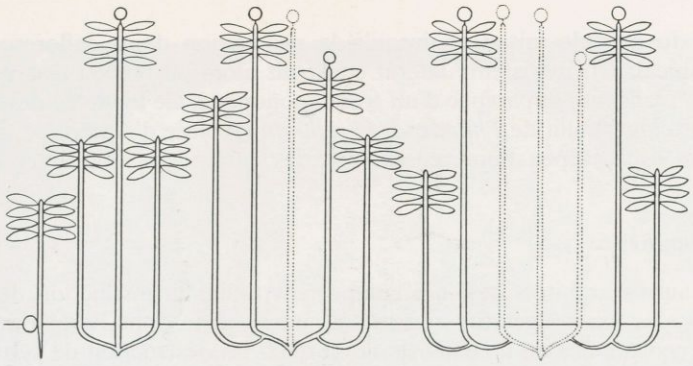

FIG. 5. – **Modèle de Tomlinson.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978,
Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin).

Axes aériens en apparence indépendants, en réalité issus d'une seule germination ; les axes en pointillés sont sénescents ou disparus.

Un premier cas répond à l'évolution suivante : à la base de la tige, née de la germination d'une graine, l'activation d'un méristème latéral, souterrain en général, produit un rejet ; ce module, identique à l'axe primitif acquiert son autonomie par constitution de son propre appareil racinaire. Le processus est répétitif. Le clone (la colonie d'individus) qui en résulte paraît constitué d'éléments indépendants, alors qu'il ne s'agit que d'un ensemble de ramifications (Fig. 5).

Ce modèle de croissance est suivi par le bananier, dont l'existence se termine avec l'évolution en fruit du méristème apical, par le dattier, dont les inflorescences latérales n'interrompent pas le développement. Très répandue chez les palmiers, la stratégie de Tomlinson se rencontre aussi chez les fougères arborescentes. Elle est commune chez les Graminées, les Cypéracées, les Euphorbiacées...

De ce modèle basitone, se distingue le modèle acrotone de Chamberlain (Fig. 6).

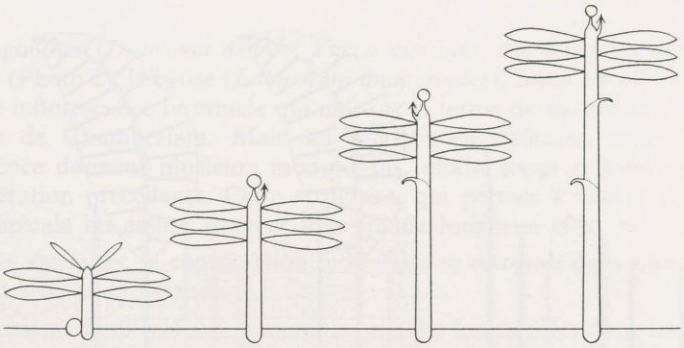

FIG. 6. – **Modèle de Chamberlain.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978,
Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin).

Construction d'un axe unique par activation de méristèmes latéraux.

L'évolution du module initial va jusqu'à la production d'une inflorescence par le méristème apical. Un méristème latéral construit alors un nouvel axe, qui prolonge le précédent, réalisant l'apparence d'un tronc monopode. Ce mode de développement, qui est par exemple celui de *Philodendron selloum* (Aracée d'Amérique tropicale) est suivi par des espèces peu nombreuses réparties entre deux douzaines de familles.

c) Arbres ramifiés

Dans les autres architectures, qui comportent toutes la distinction de tiges et de ramifications, les axes végétatifs constituent un système dont l'organisation résulte de l'activité coordonnée de méristèmes nombreux. La destruction de certains d'entre eux ne compromet pas l'existence de l'individu.

Selon les vues de Hallé, Oldeman et Tomlinson, trois grands groupes de stratégies se distinguent :

Le premier groupe réunit des végétaux qui gardent une structure modulaire. Par exemple les bambous suivent un processus de développement qui ressemble beaucoup à celui du bananier : sur l'axe orthotrope issu de la germination d'une graine, un méristème latéral souterrain donne une nouvelle pousse, sur laquelle prend naissance un autre rejet... ; ainsi croissent des tiges de diamètre progressivement plus grand et de plus grande hauteur. Ces tiges, ou chaumes, sont cloisonnées au niveau des nœuds, sur lesquels sont localisés les bourgeons qui donnent les rameaux feuillés. Les inflorescences apparaissent après une phase végétative qui peut durer plusieurs dizaines d'années ; après fructification, le chaume se dessèche, mais le rhizome peut continuer à donner de nouvelles générations de tiges. Le modèle de Mc Clure (Fig. 7), caractéristique des bambous, se retrouve chez quelques autres familles (Liliacées, Polygonacées).

La construction modulaire se définit par des axes ayant une même morphogenèse et assumant les mêmes fonctions. Il existe toute une série de modèles qui acheminent par transitions aux végétaux dont les axes sont morphogénétiquement distincts et présentent une spécialisation fonctionnelle. Dans le modèle de Leeuwenberg, illustré

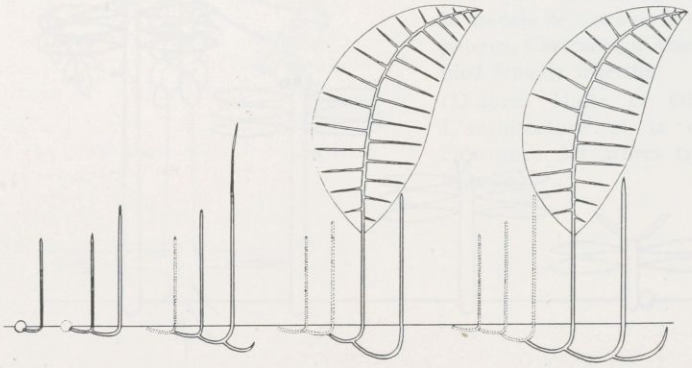

FIG. 7. – **Modèle de Mc Clure.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin).

PHOTO 2. – ***Euphorbia obtusifolia ssp. regis-jubaé***
Un exemple d'architecture végétale construite par articles successifs : une euphorbe arbustive d'environ 1,5 m de hauteur, *Euphorbia obtusifolia ssp. regis-jubae.* Chaque article donne, une seule fois, une inflorescence terminale ; puis l'activation des méristèmes situés sous cette inflorescence donne des modules-fils (branches au sens courant), qui se partagent l'espace disponible,... et fleurissent ; après chaque floraison, le processus se répète (modèle de Leeuwenberg). (Photo R. Braque.)

par le dragonnier (*Dracaena draco*), *Yucca aloifolia*, des séneçons arborescents, des euphorbes (Photo 2), le cytise (*Laburnum anagyroides*), *Erica tetralix*, chaque module donne une inflorescence terminale qui marque le terme de sa croissance, comme dans le modèle de Chamberlain. Mais les méristèmes latéraux, situés à la base de l'inflorescence donnent plusieurs modules-fils, moins longs et moins gros que ceux de la génération précédente. Cette structure, qui permet à l'arbre de survivre à la floraison apicale lui assure souvent une grande longévité (Fig. 8).

Avec des variantes, la construction modulaire se retrouve dans une demi-douzaine de stratégies de la croissance.

Une deuxième famille d'arbres ramifiés englobe les modèles dont les axes végétatifs répondent à la distinction courante entre tronc et branches. Le tronc se définit par sa fonction mécanique, et par son rôle physiologique : il assure l'harmonie des transferts de substances de la racine à la feuille, et réciproquement. Aux branches reviennent les fonctions d'assimilation chlorophyllienne et de reproduction.

Sur le tronc vertical et à symétrie axiale, les branches se développent de deux façons. Certaines plagiotropes, poussent obliquement au tronc, voire sont subhorizontales ; face supérieure et

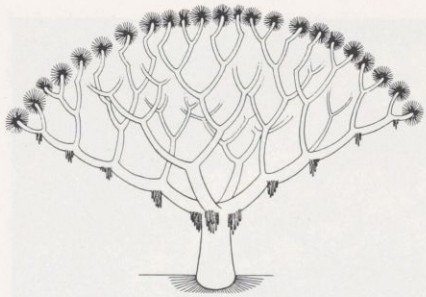

FIG. 8. – **Dragonnier.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Springer, Berlin.)
Modèle de Leeuwenberg : architecture modulaire ; des ébauches de racines se forment à la base des modules les plus gros.

face inférieure ne sont pas équivalentes ; par exemple, les ramifications secondaires sont de vigueur inégale selon qu'elles sont construites par des méristèmes adaxiaux (situés dessus) ou abaxiaux (dessous).

D'autres branches, après un trajet oblique initial, tendent à se redresser, et sont symétriques par rapport à leur axe au lieu de présenter une opposition dorsi-ventrale.

Le développement de véritables branches plagiotropes, et non plus de modules est réalisé dans trois modèles. Le tronc monopode du modèle de Massart connaît une croissance rythmique, ce qui détermine la disposition des branches en étages séparés par des intervalles. Les arbres qui réalisent cette architecture bénéficient d'une remarquable efficacité photosynthétique. Il s'agit de Gymnospermes (Araucariacées,

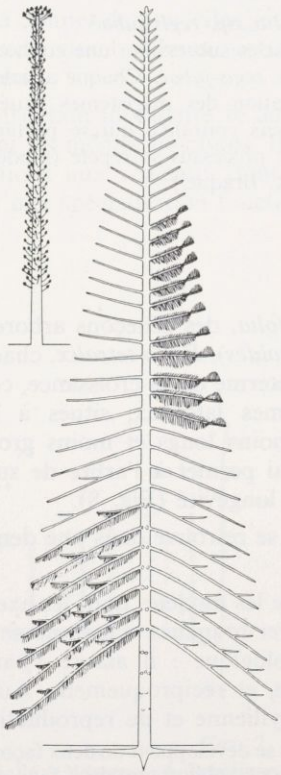

FIG. 9. – **Modèle de Massart :** ***Araucaria columnaris.***
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer).
(Jeune arbre et arbre adulte).

Abies, Sequoia, Taxus baccata) et aussi de nombreuses Dicotylédones tropicales : Bombacacées (*Ceiba, Chorisia*), Diptérocarpacées (*Shorea ovalis, Dipterocarpus sp.*), Ebénacées, Myristicacées... (Fig. 9).

La variante à croissance continue du tronc est caractérisée par une disposition diffuse des branches.

Le développement orthotrope, non seulement du tronc mais aussi des branches, s'exprime aussi dans plusieurs modèles, dont le plus répandu est celui de Rauh (Fig. 10). La croissance rythmique entraîne pour les différents ordres de ramification une disposition étagée. Le modèle de Rauh, très compétitif, présente des variations ; il est courant chez les Gymnospermes (les pins, certains araucarias), et abondant chez les Dicotylédones : *Acer, Quercus, Fraxinus, Ficus* (Moracée), Éricacées (*Erica arborea, E. vagans, Calluna*), Euphorbiacées (diverses euphorbes, *Hevea brasiliensis*).

Dans le modèle voisin de Attims, à croissance continue, les branches ont une distribution diffuse (*Avicennia germinans, Rhizophora mangle, Euphorbia canariensis*).

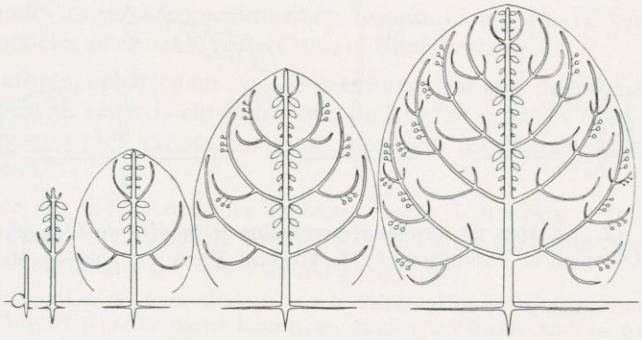

FIG. 10. – **Modèle de Rauh.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer).
Tronc et branches orthotropes ; disposition étagée des branches due à la croissance rythmique.

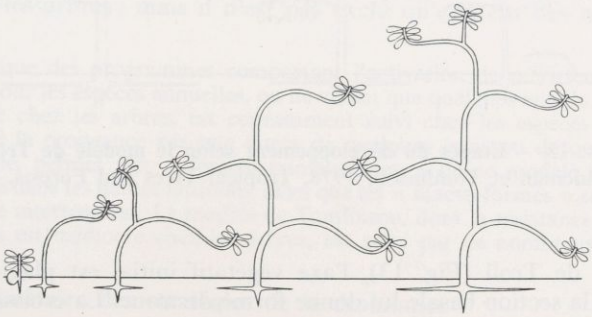

FIG. 11. – **Etapes du développement, selon le modèle de Champagnat.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer).

Il existe enfin des stratégies plus complexes, dans lesquelles la croissance en hauteur de l'arbre résulte de la superposition d'unités mixtes, dont la partie inférieure a valeur de tronc, la partie supérieure de branche, après une courbure de rayon variable. Dans le modèle de Champagnat (Fig. 11), c'est le manque de rigidité de l'axe qui permet sa courbure sous l'effet de son propre poids (églantier, ronce, bougainvillée...). Naissent alors de nombreux relais caractéristiques du port buissonnant. Dans le modèle de Mangenot (Fig. 12), le méristème apical construit une partie basale verticale, puis après une réorientation brutale, une partie subhorizontale. Cette stratégie n'est représentée que dans le domaine forestier tropical (Icacinacées, Mélastomatacées...).

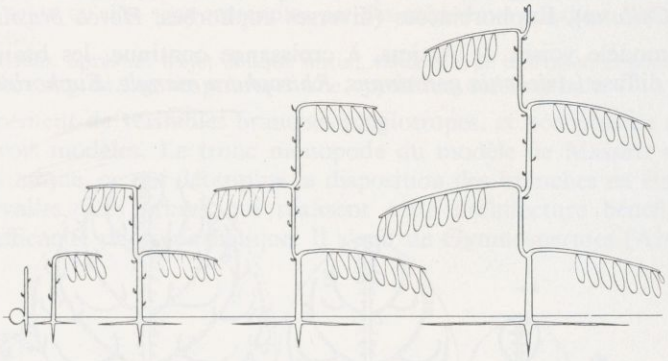

FIG. 12. – **Etapes du développement selon le modèle de Mangenot.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer).

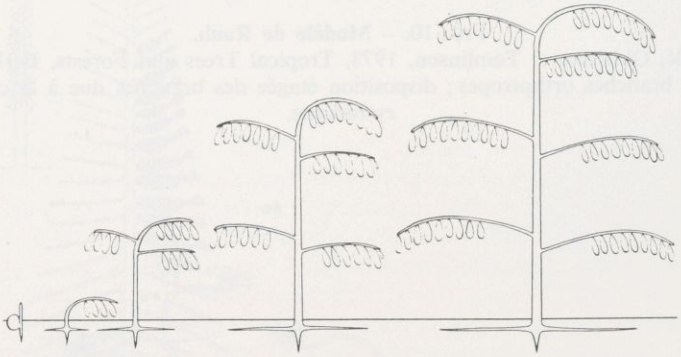

FIG. 13. – **Etapes du développement selon le modèle de Troll.**
(D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, 1978, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer).

Dans le modèle de Troll (Fig. 13), l'axe végétatif initial est plagiotrope, puis un redressement de la section basale lui donne forme de tronc. La croissance se poursuit par juxtaposition d'axes mixtes, jusqu'au moment où la cime atteint la voûte forestière ; la correction orthotrope cesse alors de se produire, et le houppier s'étend en largeur. Cette tendance à l'étalement se manifeste de façon précoce chez les espèces croissant

en savane. Un arbre sur quatre ou cinq suit le modèle de Troll, qui se montre très compétitif : Annonacées, Euphorbiacées, Ulmacées, Rosacées (*Parinari*), Fagacées (*Fagus*), Légumineuses (*Cassia, Delonix, Albizzia, Pterocarpus...*).

2. Part des différentes stratégies de la croissance

Même en tenant compte des variantes, il existe peu de « programmes de croissance » en comparaison du nombre d'espèces végétales. Des familles peu riches en espèces, comme les Ebénacées ou les Myristicacées, sont construites selon un modèle unique ; mais il en est de même de l'énorme famille des Légumineuses, dont les 14 000 espèces obéissent pratiquement à un seul programme, qui est celui du hêtre dans nos régions. Des programmes identiques existent dans des phylums éloignés, tandis que des programmes différents sont suivis au sein d'un phylum (les 600 espèces de Lécythidacées se partagent entre 6 modèles).

a) Modèles de croissance et systématique botanique

Chez les grandes fougères tropicales ont été reconnus 3 modèles (Corner, Tomlinson, Rauh), et 2 modèles chez les *Cycas* (Corner, Chamberlain).

Parmi les arbres appartenant au sous-embranchement des Angiospermes, les Monocotylédones se répartissent entre une dizaine de modèles. Les Dicotylédones ont les stratégies les plus variées, certaines reprenant les modèles répandus chez les Monocotylédones.

La croissance des Gymnospermes s'effectue selon 4 modèles, avec prédominance du modèle de Rauh et du modèle de Massart. Mais les enchaînements ne sont pas toujours aussi bien définis que chez les Angiospermes.

Parfois, il y a réunion de deux modèles sur le même arbre : *Sequoia sempervirens* répond au modèle de Massart dans sa partie basale, au modèle de Rauh dans sa partie sommitale. D'autres conifères suivent des stratégies intermédiaires entre deux modèles définis : l'épicéa se situe entre le modèle de Rauh et le modèle de Massart. Parfois un changement de stratégie intervient au cours du développement : le genre *Abies* (sapin) n'est réellement conforme au modèle de Massart que dans sa jeunesse ; avec l'âge, les branches tendent à devenir orthotropes.

b) Modèles de croissance chez les herbacées

La connaissance des stratégies de la croissance est moins avancée pour les herbacées que pour les essences forestières. La diversité des programmes est sans doute aussi grande que chez les arbres ; mais il n'est pas exclu qu'existent des modèles propres aux herbacées.

L'intérêt écologique des programmes comportant l'activation de méristèmes multiples est beaucoup atténué pour les espèces annuelles, ou ne vivant que quelques années. Ainsi, le modèle de Holltum, fragile chez les arbres, est couramment suivi chez les espèces thérophytiques ; la concentration de la croissance sur une durée de quelques mois ou de quelques semaines, en période favorable, permet aux « formes miniaturisées » de ce modèle de se développer normalement jusque dans les hautes latitudes, alors que les « macro-formes » sont pratiquement limitées au domaine intertropical. Le modèle de Tomlinson, dont la résistance à des conditions écologiques hostiles est médiocre chez les arbres, est suivi par de nombreuses herbacées.

c) Répartition planétaire des stratégies de la croissance

La répartition planétaire des stratégies de la croissance est marquée par l'existence d'un gradient latitudinal. Chez les arbres, arbustes et buissons, le nombre de modèles

diminue à partir des régions équatoriales, où tous sont représentés dans la forêt dense humide. Quelques modèles prédominent ; ils sont caractérisés par l'activation de méristèmes multiples, ce qui autorise le développement de l'appareil photosynthétique dans des conditions qui ne sont pas toujours proches de l'optimum écologique, et permet aussi le remplacement rapide d'organes endommagés.

Ces modèles de grande vitalité (Rauh, Troll, Massart) tendent à devenir exclusifs vers les latitudes élevées. Par exemple, le domaine forestier européen ne possède guère qu'une demi-douzaine de types architecturaux ; les arbres qui ne suivent pas le modèle de Rauh ou celui de Troll sont des conifères et un petit nombre de feuillus. Quelques autres programmes sont représentés par des arbustes ou des arbrisseaux.

3. Port génotypique, port phénotypique, port statistique

La réalisation du programme morphogénétique inscrit dans le génome d'un végétal se situe dans une séquence de temps très variable. Elle est couramment coupée de diapauses, qui interrompent la croissance mais permettent le rajeunissement des méristèmes. Elle comporte des étapes, plus aisées à discerner chez les végétaux pérennes, les diverses phases se distinguant par la possibilité, ou l'impossibilité d'exprimer certaines potentialités du programme : par exemple, la formation de nombreuses racines adventices caractérise la jeune plante, et la pratique horticole montre qu'il est difficile de réussir des boutures à partir de ramifications d'ordre élevé. Mais à l'inverse, la mise à fleur n'intervient qu'après un délai, qui peut se compter en dizaines d'années : la production de glands commence vers l'âge de 40 ans chez les chênes isolés, vers 60 à 80 ans en forêt ; le hêtre fructifie également à partir d'une quarantaine d'années.

a) Les réitérations du modèle de croissance

Dans le cas particulier où un unique méristème, fonctionnant pendant une durée déterminée assure toutes les étapes du développement du végétal, celui-ci demeure strictement conforme au programme de croissance ; sa silhouette ne s'écarte pas du modèle inscrit dans le génôme. La pérennité de l'espèce est assurée par l'initiation de nouveaux méristèmes, inclus dans les graines.

A ce processus de rajeunissement périodique de l'espèce par production de fruits, la plupart des végétaux pérennes joignent des mécanismes de rajeunissement de l'individu par *réitération*, c'est-à-dire par répétition du programme de développement.

La réitération fait parfois partie intégrante du modèle (modèles de Chamberlain, de Troll) ; elle est alors l'expression d'une croissance sympodiale, l'activation d'un bourgeon latéral suppléant la disparition du méristème apical.

De manière plus générale, la réitération constitue une réponse aux perturbations qui dérèglent le développement des plantes, atteintes extérieures ou phénomènes localisés de vieillissement.

Les ramifications proches de la base sont souvent victimes de la compétition pour la lumière, une meilleure insolation favorisant les niveaux supérieurs : ainsi se produit spontanément un élagage naturel, frappant chez les arbres, mais qui ne leur est pas

réservé. D'autre part, des axes végétatifs sont abîmés par des accidents climatiques (brisés par le vent par exemple), détruits par les animaux, ou dépérissent par suite de déséquilibres internes.

L'existence de méristèmes multiples apporte la capacité de réparer les dommages. Des organes de remplacement sont initiés par des centres générateurs qui, jusqu'alors latents, se trouvent activés par un processus hormonal, ou dont la vocation se trouve modifiée.

La seule variation du contexte écologique au cours de la croissance, par exemple chez les arbres forestiers le franchissement de l'écran constitué par un étage de végétation, provoque aussi l'initiation de réitérations du programme de croissance.

La réitération se limite le plus souvent à la partie aérienne du modèle architectural ; elle peut cependant être totale et comporter la production de racines : c'est le cas des rejets et celui des cépées formées après abattage. Dans quelques cas, la réitération comporte l'exécution d'un programme différent.

Ainsi, les branches, au sens commun du terme, sont soit des ramifications dont l'apparition ordonnée est conforme au développement normal du modèle, soit des réitérations ayant valeur de tronc, et sur lesquelles se développent de nouvelles branches.

b) Arbres du présent, arbres du passé, arbres de l'avenir

La morphologie des végétaux pérennes, spécialement celle des arbres, s'écarte donc au cours de leur existence du port génotypique initial, réalisé au cours de la phase juvénile et qui ne comporte que des ramifications séquentielles.

Par la suite, l'apparition de réitérations exprime l'adaptation du génotype aux circonstances de son développement et aux conditions du milieu. L'arbre acquiert son port phénotypique, qui n'est pas définitif. Mis à part certains Gymnospermes, la silhouette de l'espèce évolue sous le double effet de l'accomplissement répétitif des réitérations, et de la disparition de ramifications séquentielles et (ou) itératives. Le port statistique qui en résulte représente donc un compromis entre le programme inscrit dans le génome, les conditions écologiques, les phénomènes de concurrence.

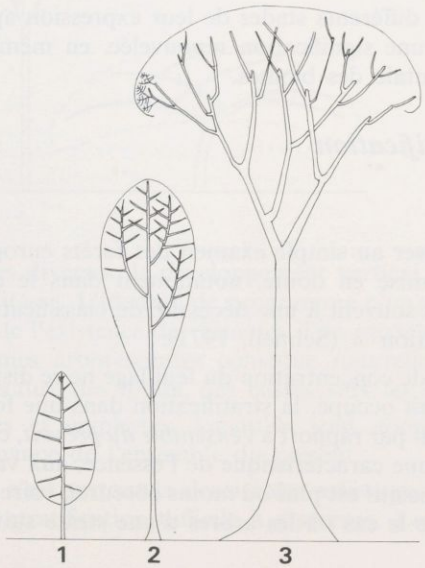

FIG. 14. – **Trois moments du développement d'un arbre :** 1. forme juvénile – 2. arbre de l'avenir – 3. arbre du présent. (D'après Hallé, Oldeman et Tomlinson, Tropical Trees and Forests, Berlin, Springer, 1978).

L'importance relative des phénomènes de vieillissement *lato sensu* et des processus de rajeunissement se modifie avec le temps. L'évolution de ce rapport distingue, selon les vues de Oldeman, trois générations d'arbres.

L'ensemble de l'avenir réunit les individus conformes au modèle génotypique, ou ayant effectué un petit nombre de réitérations, et qui présentent souvent une forme de fuseau (Fig. 14). Chaque année apporte en principe une augmentation de la biomasse des arbres. La capacité de croissance est en effet élevée ; mais elle peut demeurer en sommeil, dans la mesure où l'environnement, la concurrence biologique notamment, ne permettent pas un plein épanouissement des potentialités individuelles.

Chez une partie des Gymnospermes, le développement ultérieur conserve sensiblement la silhouette du génotype. Chez les autres et chez les Dicotylédones en général, la combinaison de l'élagage naturel, qui émonde les basses branches, et de la multiplication des réitérations, achemine les arbres vers leur forme de maturité. Le tronc, nu sur une grande hauteur, porte un houppier dont l'aspect varie entre la forme de pinceau et celle de parasol. Les dernières vagues de réitérations, au lieu d'atteindre de grandes dimensions, se limitent à la taille arbuste d'abord, puis à la pousse frutescente, enfin à la pousse herbacée. Elles réalisent un équilibre entre la chute des bois morts et la production de biomasse de remplacement : les *arbres du présent* se trouvent en situation d'homéostasie. C'est le moment où ils atteignent leur hauteur *maxima*, différente bien sûr pour chaque espèce.

Lorsque ramifications et réitérations cessent de compenser la mort et la chute des branches et des rameaux, la faillite du programme de rajeunissement permanent marque le début de la sénescence : l'arbre entre dans *l'ensemble du passé.* Son houppier se clairsème de plus en plus. A la limite, il ne reste qu'un tronc, mort sur pied avant de s'effondrer, auquel s'accrochent encore éventuellement des lianes et des épiphytes qui seront entraînés dans sa chute.

C. Organisation verticale et horizontale des biomes

Les stratégies de la croissance et les différents stades de leur expression apportent à la notion classique de stratification une signification renouvelée, en même temps qu'elles éclairent l'organisation horizontale des biomes.

1. Retour sur la notion de stratification

a) Le cas des forêts

L'idée de stratification paraît s'imposer au simple examen des forêts européennes. Sa valeur universelle a pourtant été mise en doute, notamment dans le domaine intertropical, où elle répondrait « plus souvent à une nécessité de classification qu'à une discontinuité spatiale de la végétation » (Schnell, 1971).

Or, même dans le cas où les niveaux de concentration du feuillage ne se distinguent pas clairement, et où tout l'espace paraît occupé, la stratification dans une forêt non anthropisée se définit toujours clairement par rapport à l'*ensemble du présent*, constitué d'arbres de différentes grandeurs, chacune caractéristique de l'essence, aux variations individuelles près (Fig. 15). Mais ce dispositif est plus ou moins obscurci, voire oblitéré par l'intervention de trois causes. Dans le cas où les arbres d'une strate suivent des

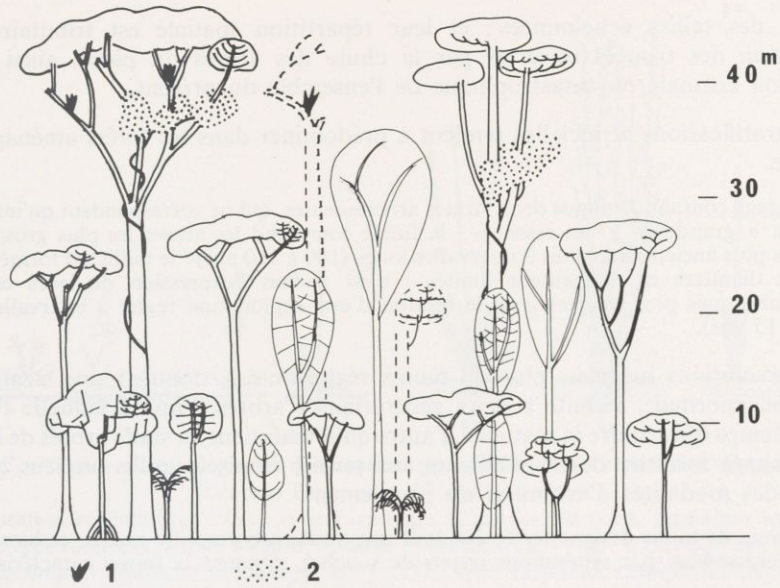

FIG. 15. – **Organisation verticale de la forêt tropicale sempervirente.**
(D'après Oldeman, 1974, L'architecture de la forêt guyannaise, Paris, ORSTOM).
Les arbres du présent sont en trait gras, les arbres de l'avenir en trait fin, les arbres du passé en tirets. Les modèles architecturaux ne sont qu'esquissés. (1 – épiphytes – 2 – lianes).

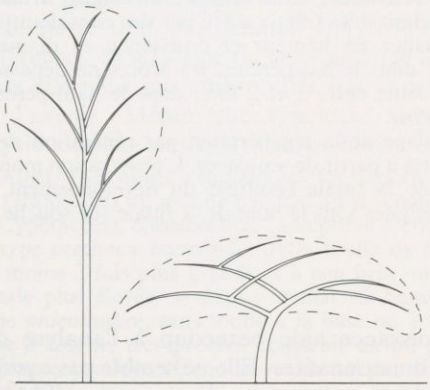

FIG. 16. – **Deux silhouettes d'arbres répondant au modèle de Troll.**

stratégies diverses, le développement vertical de leur houppier ne se réalise pas à la même vitesse. L'identité de programme n'implique pas une morphologie stéréotypée, du fait de l'existence de variantes d'un modèle (Fig. 16). La réduction de la diversité des formes arborescentes constitue naturellement un facteur de simplification de l'architecture des forêts, des basses vers les hautes latitudes.

Lianes et épiphytes, lorsqu'ils sont abondants, peuvent contribuer à masquer l'ordonnance de l'ensemble du présent.

Mais c'est surtout la densité des arbres de l'avenir qui, lorsqu'elle est importante, rend la stratification difficile à discerner. Les individus de cet ensemble présentent

en effet des tailles échelonnées ; et leur répartition spatiale est tributaire de la distribution des trouées ouvertes par la chute des arbres du passé, ainsi que de l'évolution normale ou catastrophique de l'ensemble du présent.

Les stratifications artificielles tendent à prédominer dans les forêts aménagées par l'homme.

Le langage courant distingue deux strates arborescentes, qui ne correspondent qu'imparfaitement aux « grandeurs » des essences : la futaie comprend les arbres les plus gros, les plus élevés, les plus anciens, exploités à intervalles longs (100 à 150 ans) ; le taillis est formé d'arbres de faible diamètre et de hauteur limitée : c'est parfois l'expression de leurs caractères intrinsèques, mais plus souvent c'est le résultat d'une exploitation réglée à intervalles courts (25 ans, 15 ans).

Ces révolutions inégales, plus ou moins réglementées, donnent une stratification simplifiée, anormale, réduite à deux générations d'arbres, l'une à laquelle l'homme laisse le temps d'atteindre la maturité, l'autre qu'il maintient au stade arbres de l'avenir.

Le langage forestier donne d'ailleurs aux termes futaie et taillis un sens qui tient compte des modalités d'évolution du peuplement.

Le régime de taillis désigne les forêts dont une strate arborescente unique et basse résulte d'un rajeunissement par réitérations (rejets de souche), donnant la forme caractéristique de cépée.

La futaie désigne les peuplements dont tous les arbres proviennent de semis. La structure de haute futaie, avec un sous-étage clairsemé, et des niveaux arbustif et surtout herbacé relativement denses, est l'aboutissement d'une succession qui, après le semis comporte 3 stades principaux : le fourré, d'aspect souvent hirsute est fait d'un grand nombre de jeunes pousses, de taille inégale, souvent enchevêtrées de ronces et d'arbrisseaux, ainsi que de grandes herbacées héliophiles ; le mot gaulis est employé quand les tiges des jeunes arbres atteignent 3 à 8 m de haut tout en restant grêles ; la compétition pour la lumière élimine les sujets les moins vigoureux, ainsi que la plupart des arbustes et des herbacées ; le cas échéant, un élagage artificiel fait disparaître les essences considérées comme indésirables (choix dicté par des considérations économiques) ; avec le stade du perchis, croissance en hauteur et croissance en diamètre s'affirment, la sélection par l'homme s'accentue ; dans le bas-perchis, les arbres ne dépassent pas encore 15 m de hauteur et leur diamètre se situe entre 1 et 2 dm ; dans le haut-perchis, la taille atteint 20 m et le diamètre jusqu'à 30 cm.

Le régime de taillis-sous-futaie résulte en principe de la régénération par réitération de la strate inférieure, et de la croissance des grands arbres à partir de semences. L'observation montre cependant que dans le T.S.F., certains arbres de la futaie résultent du développement de bourgeons proventifs. Et des taillis vieillis sont désignés sous le nom de « futaie sur souche ».

b) Le cas des formations herbacées

La connaissance des stratégies de la croissance aide beaucoup à l'analyse des structures forestières, et aussi des formations buissonnantes. Elle ne semble pas *a priori* aussi utile pour l'étude des groupements herbacés : leur stratification est considérée comme un caractère physionomique d'importance secondaire, du fait même qu'elle revêt un caractère saisonnier.

Les formes biologiques suffisent à expliquer les aspects du paysage en période de repos de la végétation : elles opposent deux types de groupements. Les uns, thérophytiques, laissent pendant un temps le substrat nu. Les autres, dominés par les hémicryptophytes, avec une part variable de chaméphytes herbacés ou suffrutescents, conservent au sol une couverture partielle ou totale. Leur stratification se réduit alors à deux niveaux de hauteur voisine : au ras du sol, le premier regroupe mousses et (ou) lichens, abondants ou rares, et les espèces à rosettes ; au-dessus s'élèvent les touffes des hémicryptophytes cespiteux.

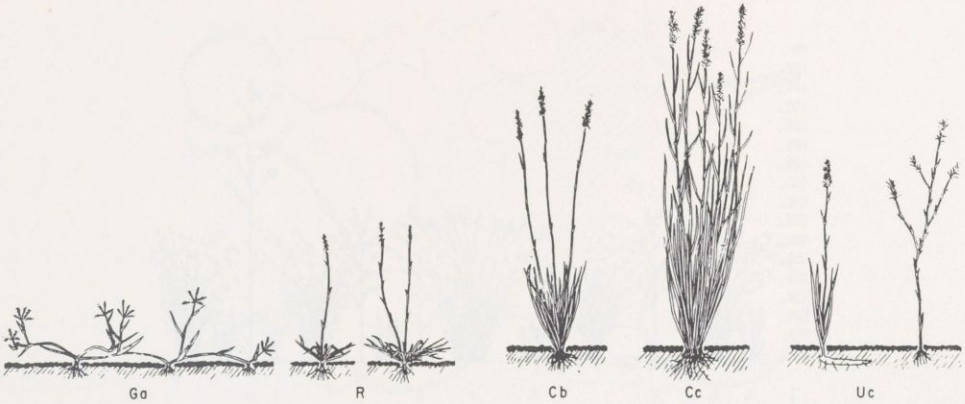

FIG. 17. – **Types morphologiques des espèces graminéennes (Graminées et Cypéracées).** (D'après Descoings, 1971, Candollea).

Représentation schématique : Ga : type gazonnant (*Cynodon dactylon, Paspalum vaginatum,* etc.) ; R : type rosette (*Ctenium elegans, Schismus barbatus,* etc.) ; Cb : type cespiteux basiphylle (*Loudetia simplex, Bulbostylis laniceps,* etc.) ; Cc : type cespiteux cauliphylle (*Hyparrhenia diplandra, Hyparrhenia* spp, etc.) ; Ue : type uniculmaire (*Imperata cylindrica, Schizachyrium platyphyllum,* etc.).

En saison de croissance, les groupements herbacés se fondent parfois en une masse sans organisation apparente. Mais un examen plus attentif permet souvent d'y reconnaître une stratification qui, comme dans le cas des forêts, correspond aux différences de stratégie de la croissance des espèces. Cette structure est certes fugace, mais elle n'est pas embrouillée par la coexistence de formes du présent, du passé et de l'avenir. Même une typologie simplifiée éclaire alors beaucoup la diversité physionomique des couvertures herbacées.

Ainsi, Descoings, étudiant les formations *herbeuses* (les types de végétation à dominance de Graminées) du monde tropical a-t-il retenu 5 types fondamentaux de Cypérales (Graminées et Cypéracées), classification susceptible d'être étendue à la plupart des autres herbacées. Dans le type *cespiteux basiphylle*, de la touffe de feuilles radicales émergent des chaumes florifères au moins 3 fois plus grands et à peu près nus ; dans le type *cespiteux cauliphylle*, de la touffe basale plus élevée, se dégagent mal les hampes florales, elles-mêmes densément feuillées. Le type *uniculmaire*, sans touffe à la base ou à touffe réduite, émet une tige ramifiée ou non. Le type *à rosette*, très proche, construit un ou quelques axes florifères. Dans le type *gazonnant*, la plante, prostrée s'étend au ras du sol par des stolons ; ses chaumes sont plus ou moins dressés (Fig. 17).

C'est la combinaison, en proportions variables, de ces types morphologiques qui engendre la stratification, changeante au cours de l'année, de la nappe herbeuse (Fig. 18).

2. *Stratégies de la croissance et structure horizontale des biomes*

La stratification de la phytomasse est indissociable de son organisation en plan, beaucoup moins étudiée, sauf en ce qui concerne la composition floristique des biocénoses, laquelle exige d'autres méthodes, et une autre échelle d'étude que celle des formations.

Les forêts fournissent l'expression la plus claire de l'influence des stratégies de la croissance sur la dynamique du couvert végétal. La distinction entre arbres du présent,

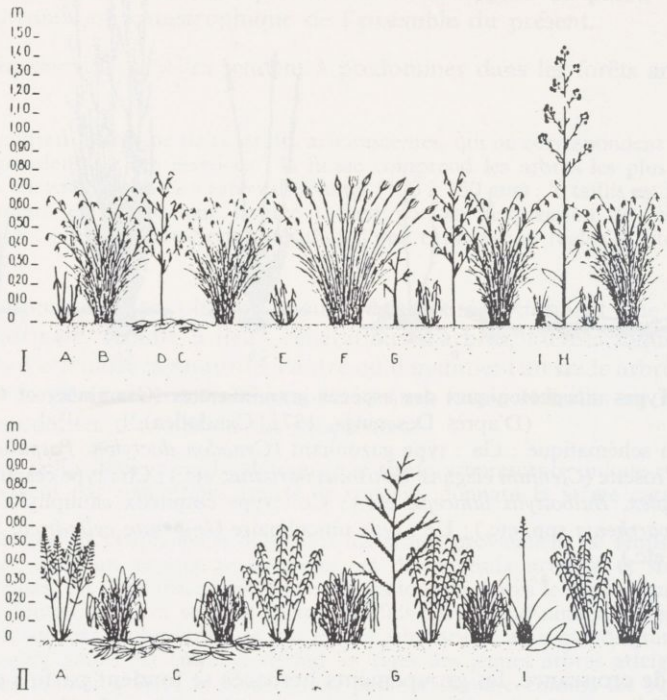

FIG. 18. – **Schéma montrant les deux principaux aspects saisonniers de la savane herbeuse à *Themeda et Heteropogon***

(D'après Lebrun, 1947, La végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Edouard, Bruxelles, Institut des Parcs nationaux du Congo belge).

I = Phase de développement optimum de la strate graminéenne à hémicryptophytes dominants (fin de saison pluvieuse).

II = Phase de développement optimum de la strate à chaméphytes et géophytes dominants (fin de saison sèche – début de saison des pluies).

A. *Orthosiphon australis* – B. *Themeda triandra* – C. *Cissus mildbraedii* – D. *Tephrosia linearis* – E. *Courbonia camporum.* – F. *Heteropogon contortus.* – G. *Asparagus africanus.* – H. *Laggera pterodonta.* – I. *Albucca fibrillosa.*

du passé et de l'avenir s'inscrit dans le plan par l'individualisation de secteurs forestiers, caractérisés par leur phase sylvigénétique : phase homéostasique dans les parties de la forêt constituées d'arbres du présent pour l'essentiel, à biomasse globale stabilisée ; phase sylvigénétique négative des surfaces occupées par des arbres du passé ; phase positive des superficies occupées surtout par des arbres d'avenir, où l'accroissement de la biomasse se marque d'année en année par la répétition des réitérations et le développement des cimes. Les arbres de l'avenir atteignent naturellement leur densité *maxima* dans les trouées, centrées sur les arbres sénescents, ou ouvertes par leur chute (Fig. 19).

Le sous-bois offre aussi un dispositif en mosaïque, qui physionomiquement se présente comme un négatif de l'organisation de la couche forestière, la densité des strates basses étant dépendante de celle du couvert ; cet arrangement est toutefois modulé par la succession éventuelle de phénophases.

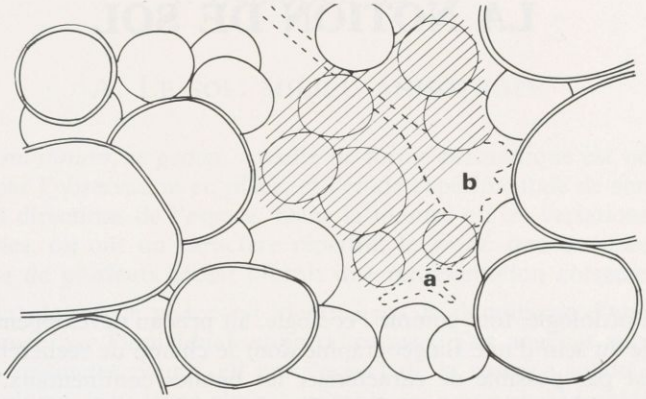

FIG. 19. – **Schéma de l'organisation horizontale d'un milieu forestier** (selon Oldeman, 1974, L'architecture de la forêt guyannaise, paris, ORSTOM).

Trait double : couronne des arbres du présent (1re grandeur)
Trait simple épais : arbres du présent (2e grandeur)
Trait fin : arbres de l'avenir
Tirets : arbres du passé : a) sénescent ; b) arbre tombé.
Les secteurs à biomasse sensiblement stabilisée sont sur fond blanc ; les secteurs en phase sylvigénétique positive sont hachurés.

La composition du niveau forestier n'est pas une donnée permanente, en dépit de son inertie apparente à échelle de la vie humaine : elle dépend du pouvoir de dissémination des espèces ; mais la densité de la couverture herbacée pèse sur le développement des germinations.

CHAPITRE II

LA NOTION DE SOL

Bien que la pédologie, tout comme l'écologie, ait pris un développement qui justifie son autonomie au sein d'une Biogéographie dont le champ de recherches a beaucoup grandi, il n'est pas possible de caractériser les biomes continentaux, non plus que les biocénoses qui les constituent sans référence précise aux conditions de sol [1].

Sous sa forme intituive, l'idée de sol est aussi vieille que la paysannerie ; mais dans la mesure où elle identifie sol et terre arable (les quelques décimètres travaillés par les instruments de culture) elle pervertit la réalité. En dépit d'importants travaux précurseurs, la pédologie[2], même si le mot apparaît dès 1862, ne prend son essor que dans le dernier quart du XIXe siècle avec l'œuvre de *Dokoutchaev*. Depuis cette époque, la définition scientifique du sol a fait l'objet de tout un ensemble de retouches, de corrections, de remaniements.

Peu à peu, l'accord s'est fait autour de formules qui évoquent à la fois un nombre, variable selon les auteurs, de traits caractéristiques du sol, et les conditions de sa genèse. De manière synthétique, on peut dire que le sol, partie intégrante de la biosphère, est un complexe minéral et organique, de nature plus ou moins meuble, constitué au contact de l'atmosphère et de la lithosphère. Sa différenciation et son organisation expriment la transformation d'une « roche-mère », en place ou non, simple ou composite, sous l'action de processus physiques, chimiques et biologiques, agissant en combinaisons diverses.

Dans son schéma le plus simplifié, la formation du sol associe deux phénomènes universels, mais dont les modalités et l'intensité sont diverses.

La météorisation réalise, principalement sous l'action des agents atmosphériques, la fragmentation et l'altération des roches, avec ou sans apparition de minéraux nouveaux. Elle rend meuble sur une certaine épaisseur les matériaux les plus durs et les plus cohérents. En roche meuble, la fragmentation est naturellement élidée.

Dans le même temps, des échanges de substances en suspension, solution, pseudo-solution, intéressent une partie ou la totalité de la tranche altérée. Il s'agit pour une part de migrations pendulaires entre le substrat et son couvert végétal ou l'atmosphère ; mais ces « cycles biochimiques » s'insèrent dans un ensemble de mouvements plus complexes (« cycles biogéochimiques »), comportant des exportations d'éléments par le drainage externe, la sédimentation... et le retour lointain, après diagenèse et (ou) métamorphisme, à une nouvelle phase de pédogenèse.

---

1. Pour plus ample information, on se reportera aux ouvrages spécialisés, Duchaufour, Boulaine, Fitzpatrick...
2. du grec πέδον = sol.

I. Définition du sol

A. Le sol, milieu anisotrope

Un volume *minimum*, le *pédon*, entaille de forme prismatique est nécessaire pour définir le sol, par l'observation en place, et l'étude expérimentale de son organisation dans toutes les directions de l'espace. Dans la mesure où les variations horizontales sont négligeables, ou ont un caractère répétitif, le *profil,* une des faces du prisme, (ou la synthèse de plusieurs faces) fournit une représentation correcte de ce sol.

En un instant donné, le pédon est identifié par la dominance d'une organisation verticale, marquée par l'individualisation d'horizons. Ces couches superposées sont plus ou moins distinctes pour l'œil par l'aspect de la matrice solide, qui constitue l'essentiel du volume, mais laisse place dans ses pores à une phase liquide et une phase gazeuse, dont les parts respectives varient en sens inverse.

Les horizons se distinguent par leur couleur, et par leur *structure,* c'est-à-dire leur distribution en éléments de grosseur et de géométrie distinctives. L'étude en laboratoire montre que ces unités structurales sont des agrégats, de particules dont le classement par tailles définit la *texture.* D'autres examens révèlent la micromorphologie des unités structurales, indiquent la teneur en matière organique du sol, ses propriétés chimiques...

La roche sur laquelle repose le sol est dans beaucoup de cas sa roche-mère : les constituants de la matrice solide en dérivent. Mais il arrive aussi que le sol se développe dans un matériel allogène recouvrant la roche en place. Et des situations plus complexes existent : parfois le matériel d'apport est si mince que la genèse du sol intéresse également le substrat sous-jacent ; et la pédogenèse actuelle s'exerce souvent sur des paléosols.

B. Les constituants du sol

Chaque horizon est constitué soit en totalité de minéraux, soit à la fois de minéraux et de substances organiques.

1. Le complexe minéral

La fraction minérale du sol se définit, toutes les fois que le sol ne remanie pas un paléosol, par comparaison avec la composition de la roche-mère, en place ou non. Il est commode de distinguer squelette minéral et complexe d'altération.

a) Le squelette minéral

Dans le squelette minéral, les éléments constitutifs de la roche-mère sont reconnaissables, même s'ils ont déjà subi une évolution. Il s'agit soit de fragments composites, soit de minéraux que la météorisation a séparés. Sur substrat cristallin, ce sont surtout des quartz ou des silicates. Sur matériel sédimentaire s'ajoutent selon les cas des carbonates, des phosphates, des sulfates, des chlorures... auxquels sont la plupart du temps associées des argiles minéralogiques, héritages d'altérations antérieures.

Le seuil de 2 μm de diamètre, conventionnel, est souvent retenu comme limite inférieure des particules [1] appartenant au squelette minéral, qui comprend donc les limons (2 à 50 μm), les sables (50 μm à 2 mm), les graviers et les cailloux. La référence à la taille n'apporte qu'une approximation du degré d'altération.

Le squelette minéral est un stock en renouvellement permanent. Il s'enrichit d'apports que la météorisation prélève sur la roche-mère ; dans le même temps, l'évolution de ses constituants alimente le complexe d'altération.

b) Le complexe d'altération

Le complexe d'altération comprend les particules très fines que la tradition englobe sous le nom d'argiles ou de colloïdes.

Les produits de l'altération se partagent entre substances solubles à l'état moléculaire ou à l'état ionique et substances colloïdales. Les premières sont susceptibles d'être entraînées par les eaux de percolation (*lixiviation*). Les secondes forment avec l'eau des pseudo-solutions : la présence sur leurs micelles (assemblages de molécules) de charges électriques permet leur dispersion homogène dans l'eau pure. Mais dans la solution ionique du sol, ces micelles sont, selon le signe de leur charge et de celle du milieu, dispersées ou floculées (c'est-à-dire agglutinées à des particules plus grosses, avec lesquelles elles forment des agrégats plus ou moins stables). L'entraînement des colloïdes dispersés dans le mouvement de l'eau de percolation est conditionné par leur taille et par le diamètre des canalicules du sol. Ce processus, distinct de la lixiviation, est désigné par le terme lessivage.

Depuis un demi-siècle, les progrès dans la connaissance du complexe d'altération ont montré qu'il est formé de deux grands ensembles de matériaux, les argiles au sens minéralogique du mot, et les amorphes.

► *Les Argiles.* – Sous le nom d'argiles, sont réunis des silicates micro-cristallins, dont l'organisation présente de nombreuses variantes. Dans la plupart des cas, la structure de base est celle de phyllosilicate (de φύλλον = feuille) : chaque feuillet est constitué dans le principe de l'association d'une couche de « mailles » octaédriques, à noyau d'aluminium coordonné avec des ions oxygène ou des radicaux hydroxyle (OH^-), et d'une ou deux couches de tétraèdres, dont le centre est occupé par un silicium, et les sommets par des « oxygène » (Fig. 20). On distingue une cinquantaine d'espèces d'argiles, réparties en 7 groupes : elles diffèrent par leur organisation cristalline, et par de nombreuses substitutions d'éléments.

Le feuillet le plus simple est celui de la kaolinite : une couche octaédrique et une couche tétraédrique ; le groupe des argiles te-oc (= argiles 1/1) comprend une dizaine d'espèces. Les argiles 2/1 (te-oc-te), à 2 couches tétraédriques sont les plus nombreuses. Le groupe des illites est le plus répandu ; les feuillets sont étroitement associés les uns aux autres par des ions potassium. Le groupe des smectites (de σμήχω = je nettoie) comprend des argiles (montmorillonite, beidellite, nontronite, saponite...) dont les feuillets peuvent s'écarter par intercalation d'eau, de matières organiques ou d'autres éléments. Les vermiculites (de *vermiculus* = ver) se rapprochent des illites, mais leurs feuillets ne sont plus fixés par des ions K, et portent des cations « mobiles ». Les feuillets des nombreuses chlorites (de χλωρός = vert) sont liés les uns aux autres par des groupements hydratés de fer, d'aluminium ou de magnésium (type 2/1/1 = te-oc-te-oc).

1. Il s'agit d'un diamètre non pas mesuré, mais estimé d'après la vitesse de chute des particules dans l'eau après dispersion complète.

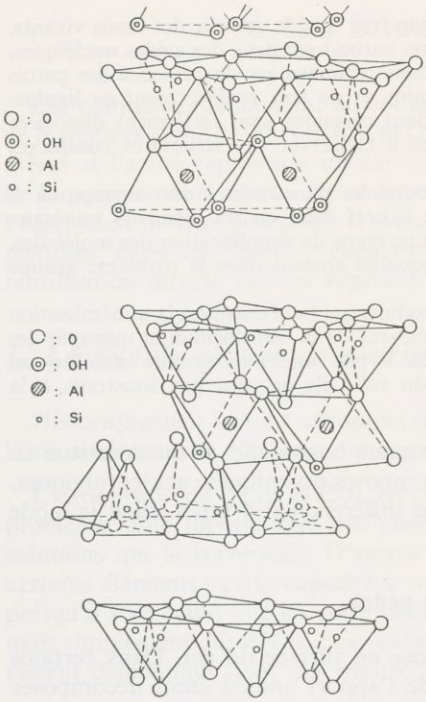

FIG. 20. – **Structure de 2 argiles, kaolinite et montmorillonite.** (Kaolinite d'après Gruner, montmorillonite d'après Hofmann, Endel, Wilm, in Grim 1953, Clay Mineralogy, Mc Graw Hill, Paris, New York).

► *Les amorphes.* – Les amorphes, de très petite taille (diamètre inférieur à 0,1 μm), de forme souvent subsphérique, sont aussi des édifices ioniques, mais dont l'organisation restée à un stade embryonnaire est limitée à des assemblages de 5 à 10 atomes séparés par des intervalles astructurés.

Il s'agit d'oxhydroxydes de fer ou d'aluminium ou de silicates. Dans le temps, l'état amorphe apparaît comme une situation transitionnelle (mais de longue durée) entre la forme ionique soluble et l'état cristallisé. Ainsi, la silice soluble (acide monosilicique) tend dans le sol à évoluer par polymérisation en un gel à ébauches cristalloïdes dispersées, puis en allophanes encore incomplètement organisés, et non structurés en feuillets, enfin, en conditions favorables en argile de néoformation (kaolinite).

2. *Les constituants organiques du sol*

a) Les trois sortes de constituants organiques du sol

En dépit de l'extrême complexité de la matière organique du sol, il est classique d'y distinguer 3 groupes de substances :

– *des résidus végétaux et animaux frais :* cadavres et excréments d'animaux, organes caducs des végétaux.

Ces matériaux appartiennent à l'immense famille des composés du carbone, constituée de corps dont la stabilité est limitée. Leurs molécules sont susceptibles de passer de proche en proche à des molécules voisines par des réactions diverses : de substitution, qui n'altèrent pas la forme de l'édifice, d'addition qui modifient la structure de la molécule, d'isomérisation (changement des liaisons entre atomes, la formule brute restant la même), de polymérisation (union de molécules semblables), de dissociation.

Les matières organiques fraîches ont une composition très voisine de celle des tissus vivants, qui contiennent des protides, des glucides (oses et autres carbo-hydrates), des acides nucléiques, des lipides... Les tissus végétaux se distinguent des tissus animaux par la présence des parois cellulosiques des cellules (la cellulose est un polyoside), et de leur renforcement de lignine.

Il s'agit dans tous les cas de macro-molécules, dont certaines sont facilement dissociées (sucres, protéines), tandis que d'autres ont tendance à conserver des structures complexes (lipides, lignines) :

– *des produits transitoires* : issus des macro-molécules les plus aisées à décomposer, ils se répartissent entre deux fractions : l'une est réduite à bref délai en ses éléments minéraux premiers, avec dégagement de chaleur ; l'autre après une étape de simplification des molécules, évolue vers la reconstitution de macromolécules, lesquelles entrent dans le troisième groupe de matières organiques ;

– *l'humus* : sous ce nom sont rassemblés, outre les produits qui ont échappé à la minéralisation primaire par « inversion de processus », ceux qui dérivent de la transformation ménagée des substances les plus résistantes. Tous acquièrent peu à peu une plus grande stabilité, en contractant des liaisons avec la fraction minérale du sol : ils ne sont pas soustraits à la minéralisation, mais celle-ci est très différée.

A l'analyse, l'humus n'est donc pas une substance homogène. Il est constitué en proportions variables de plusieurs catégories de composés organiques : acides fulviques, acides humiques, et humines, parmi lesquelles se différencient 4 types selon le mode de formation.

b) Répartition de la matière organique dans le pédon

La litière de feuilles et de bois morts se dépose en surface du sol. Dans certains cas, elle s'y accumule, seule une faible partie de l'apport annuel étant décomposée (forêts de conifères, tourbières et marécages).

L'incorporation de la matière organique au sol intéresse en principe l'horizon de surface, dans lequel se développent les processus antagonistes de minéralisation et d'humification. Le second détermine la coloration de l'horizon.

Cependant, sous les formations graminéennes, où les livraisons annuelles sont pour une bonne part fournies par les racines mortes, une équi-répartition approximative de l'humus peut marquer le profil ; le malaxage effectué par la faune du sol contribue à ce résultat. Les mouvements vertiques (brassage mécanique, par alternance de phases de dessication et d'engorgement en eau provoquant le gonflement de la fraction argileuse) engendrent aussi une distribution de la M.O. sur toute l'épaisseur du pédon.

Par ailleurs interviennent les migrations de produits humiques et de complexes organo-minéraux, solubles ou pseudo-solubles, qui déterminent la répartition de la M.O. sur l'ensemble du profil (andosols), ou au contraire sont à l'origine de la formation d'un horizon profond d'accumulation (podzols).

II. Le sol, partie intégrante du biome

En dehors du fait que les plantes sont ancrées dans le sol, la dualité de composition du matériau exprime son étroite connexion avec le couvert végétal. Mais elle laisse dans l'ombre le rôle directeur de la matière organique dans la pédogenèse.

A. Les échanges de substances

Les plantes ne demandent au sol ni le carbone qui représente à peu près la moitié de la matière sèche de leurs tissus, ni l'oxygène nécessaire à leur respiration. Cependant, même si l'azote représente un cas particulier (cf. chap. XV), le sol constitue pour la biosphère une réserve de substances nutritives (nutriments), indispensables à l'édification de leur biomasse. Il est aussi le lieu où s'opère le recyclage des éléments restitués dans les litières, engagés dans des combinaisons qui empêchent leur réutilisation directe par les végétaux.

1. Le rôle de réserve de nutriments et le complexe absorbant du sol

Historiquement se sont affrontées deux conceptions de la fonction nutritive du sol, l'une attribuant ce rôle aux minéraux, l'autre le réservant à l'humus.

L'expérience de Way (1850) représente la première étape de la solution de ce problème. Elle montre que des phénomènes d'échange ont lieu entre le sol et les solutions qui le traversent. D'autres travaux préciseront l'aptitude du sol à retenir certains éléments ; cette capacité a reçu le nom de *pouvoir absorbant,* fâcheusement, puisqu'il sera établi que les substances, à l'état ionique, ne sont pas en fait absorbées, mais simplement *adsorbées,* c'est-à-dire maintenues en surface des colloïdes, et qu'elles restent disponibles pour des mouvements.

Le pouvoir absorbant du sol s'explique par des phénomènes électrostatiques. Des charges électriques localisées en surface des particules de la matrice solide sont compensées par des charges de signe opposé des ions minéraux présents dans la solution du sol.

Le complexe absorbant est défini, du moins en ce qui concerne les cations, par la *capacité totale d'échange* (il serait plus correct d'utiliser l'expression anglo-saxonne capacité d'échange de cations = C.E.C.) : c'est la quantité maximale d'ions$^+$ que le sol est susceptible de retenir ; elle mesure le volume du réservoir, non la quantité qu'il contient réellement ; elle est rapportée généralement à 100 g de sol (ou d'un horizon du sol).

Comme elle est calculée pour l'ensemble des cations, qui ont des masses atomiques différentes, il est nécessaire de recourir à une unité abstraite, l'équivalent (ou plutôt le milli-équivalent) qui est le rapport entre la masse atomique et la valence du corps. 1 meq de calcium équivaut à 20 mg (40 : 2) de Ca par 100 g, 1 meq de sodium à 32 meg, 1 meq de potassium à 39 mg).

Les éléments du complexe minéral de taille supérieure à 2 μm interviennent peu dans la détermination des dimensions du complexe absorbant, qui dépend surtout de la composition du complexe d'altération, et de l'abondance des colloïdes organiques et des complexes organo-minéraux.

Les argiles ont des capacités d'adsorption très inégales.

Pour une présentation simplifiée, elles peuvent être réparties en 3 types (Fig. 21). La kaolinite ne présente de charges négatives que sur les surfaces de rupture des feuillets ; sa capacité d'adsorption est réduite (10 à 20 meq pour 100 g). Dans les argiles de type te-oc-te, les sites disponibles sont plus nombreux ; la substitution au silicium de certaines « mailles » des couches tétraédriques d'autres « noyaux » (Al par exemple) laisse disponibles des charges négatives pouvant retenir des cations sur toute la surface des feuillets. Dans un empilement de feuillets, les charges des surfaces intercalaires sont, pour l'illite, saturées par des ions potassium (qui bloquent l'écartement), énergiquement fixés. L'illite n'adsorbe donc de cations que sur la surface