

Description des végétations forestières tropicales, approche morphologique et structurale

Jean-Louis Guillaumet & Francis Kahn

RÉSUMÉ

GUILLAUMET, J.-L. & F. KAHN (1979). Description des végétations forestières tropicales, approche morphologique et structurale. *Candollea* 34: 109-131. En français, résumé anglais.

Les auteurs proposent une nouvelle méthode de description des végétations forestières tropicales, basée sur deux volumes de référence: le volume minimal structuralement homogène de végétation, et ses unités structurales, volumes observés déterminés et qualifiés par une série de diagnoses portant sur la nature et la quantification relative, sur la structure des éléments végétaux, ainsi que sur la structure d'ensemble des volumes observés.

Différents éléments de diagnose, toujours identifiables par leur morphologie, distinguent les ensembles assimilateurs et conducteurs lorsqu'ils sont spatialement disjoints. Ces éléments sont décrits par des néologismes dont la structure permet une articulation des termes qui assure le traitement des cas intermédiaires et la quantification relative.

ABSTRACT

GUILLAUMET, J.-L. & F. KAHN (1979). Description of tropical forest vegetation, morphological and structural approach. *Candollea* 34: 109-131. In French, English abstract.

A new method of description of tropical forest vegetation is proposed. It is founded on two reference volumes: the minimal volume of vegetation homogenous in structure and its structural units, the observed volumes, determined and qualified by a series of diagnoses of nature of plant elements and the relative quantification according to their volume, of the whole structure of the observed volumes (air, water, soil, plant elements) and of the proper structure of the plant elements.

The vegetation is cut into different diagnosis elements discernible by their morphology. They distinguish the assimilatory and conducting systems when they are spatially separated. These diagnosis elements are described by neologisms. Their structure allows an articulation of terms providing the treatment of intermediate cases and the relative quantification.

CODEN: CNDLAR ISSN: 0373-2967 34(1) 109 (1979)

CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1979

13 OCT. 1983

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

No: 3345 ex1

Cote : B

B-3345 ed

Préliminaire

A partir de la typologie présentée par RICHARD & al. (1977) pour l'étude du milieu naturel, nous développons une méthode descriptive et structurale des formations forestières tropicales.

Depuis toujours, les botanistes se sont attachés à décrire les formations végétales (communautés végétales ou phytocénoses); DESCOINGS (1976) traitant de leur classification rappelle les différents types de critères utilisés: structuraux, physionomiques, évolutifs, floristiques et écologiques:

- les critères écologiques procèdent d'une définition d'un objet par son support et son environnement et non par ses caractères propres;
- les critères floristiques sont inutilisables hors du cadre des unités territoriales floristiques et présentent trois écueils majeurs que sont la méconnaissance floristique de certaines régions, la difficulté d'acquisition de cette connaissance, l'impossibilité pratique de communication de cette information à d'autres disciplines;
- les critères évolutifs ne peuvent être utilisés pour décrire les états statiques;
- les critères physionomiques, morphologie d'ensemble, apparence, etc., se situent à un niveau de synthèse subjective et subconsciente et ne sont pas quantifiables;
- les critères structuraux, proportions relatives des composantes de la végétation et leur disposition dans l'espace, restent les moins entachés de subjectivité, ils sont "intrinsèques à la végétation, quantifiables et généralisables" contrairement aux critères physionomiques, évolutifs et floristiques non quantifiables et aux critères écologiques qui, s'ils sont "diversément quantifiables et généralisables" sont "extrinsèques à la végétation".

Pour décrire une végétation, des critères morphologiques peuvent être utilisés, ils ne s'appliquent pas à l'aspect d'une formation végétale (comme les critères physionomiques) mais à des structures végétales: ils rendent alors compte de la forme des volumes végétaux, de leur proportions relatives et de leur disposition dans l'espace.

Notre approche se veut un essai de description globale des structures végétales; elle doit permettre une transcription aussi exacte que possible de la réalité, qui, sans être interprétative, peut servir de base à toute interprétation; les tendances structurales des études des végétations ont été marquées par les travaux de OLDEMAN (1974), de WEBB (1968), et de DESCOINGS (1976). Ces botanistes, parmi tant d'autres, ont tenté une approche comparable à la nôtre, et tout particulièrement KIKKAWA & WEBB

(1976) dans leur niches écologique

L'analyse str études ultérieu: méthodologie s entre la collect tions, des hypot données. En d'a de l'information les corps ou volt signes interprét cependant bien sa discipline, et végétation, elle celui de l'indivic

Le 1

Aux étymol celles des quelc Les définitic être comprises toutes à des ens

Phytoplexion (structuraler

Hoplexol (gr. ő_l observé.

Suffixe

LES FEUILLAGE

Paliphyse (gr. expansion r

Prophyse (gr. :

(1976) dans leur essai d'intégrer la vie animale, en fait de définir habitats et niches écologiques dont l'essentiel est offert par la végétation.

L'analyse structurale que nous proposons, schéma de base à toutes les études ultérieures, fait appel à des concepts nouveaux entraînant une méthodologie spécifique et une typologie qu'il est "nécessaire d'insérer... entre la collecte des données élémentaires et l'élaboration des interprétations, des hypothèses, des théories. Cette typologie facilite l'intégration des données. En d'autres termes, elle permet de réunir immédiatement la totalité de l'information objective. Il faut lui imposer pour cela de représenter tous les corps ou volumes présents, et non de retenir uniquement ceux pris comme signes interprétatifs ou comme éponymes" (RICHARD & al., 1977). Il est cependant bien évident que le botaniste ne peut faire table rase de l'acquis de sa discipline, et si cette typologie mène à une description rigoureuse de la végétation, elle est interprétative au niveau des ensembles végétaux comme à celui de l'individu végétal.

Le vocabulaire: étymologie et définition

Aux étymologies déjà parues dans RICHARD & al. (1977), nous ajoutons celles des quelques mots qui ont dû être créés (marqués d'un astérisque).

Les définitions données ici ne le sont qu'en guise de rappel et ne sauraient être comprises sans le texte; pour les éléments de diagnose, elles s'adressent toutes à des ensembles.

LES VOLUMES DE RÉFÉRENCE

Phytoplexion (gr. φύτον: plante, et πλέκειν: souder). — Volume minimal structuralement homogène de végétation.

Hoplexol (gr. δρίζεω: borner, et πλέκεω: souder). — Continuum spatial latéral observé.

LES ÉLÉMENTS DE DIAGNOSE

Suffixe -physe. - Systèmes assimilateurs spatialement isolés

LES FEUILLAGES

Paliphyse (gr. πάλω: de nouveau). — Feuillages des arbres présentant leur expansion maximale.

Prophyse (gr. $\pi\rho\delta$: avant). — Feuillages des arbres en cours de croissance.

Monophyse (gr. μόνος: seul). — Feuillages des arbres mono- et oligoblaste. Pléiophyse (gr. πλεῖος: abondant). — Feuillages des lianes.

LES CHEVELUS RACINAIRES OU BRACHYRHIZES

*Rhizophyse (gr. ρίζα: racine). — Racines assimilatrices.

Suffixe -agé (gr. ἀγωγός: qui conduit). — Systèmes conducteurs spatialement isolés

Stylagé (gr. στύλος: colonne). - Troncs ligneux droits.

Dendrigé (gr. δ ένδρον: arbre). - Branches principales.

Stipiagé (lat. stipes: tige). - Tiges des plantes arborescentes non ligneuses.

Ophiagé (gr. ὄφις: serpent). — Tiges des lianes.

*Rhizagé (gr. βίζα: racine). — Axes racinaires conducteurs ou macrorhizes.

Les préfixes hypso (gr. $\delta \psi o_{S}$: hauteur), supra (lat. supra: plus haut) et hypo (gr. $\delta \pi \delta$: dessous) ont été utilisés pour les ensembles d'éléments suivants:

- *Hypsorhizagé: racines traçantes.
- *Hypsorhizophyse: pneumatophores.
- *Suprarhizagé: racines échasses.

Hypodendrigé: contreforts.

Systèmes assimilateurs et systèmes conducteurs non individualisés dans l'espace

Néophytion (gr. νέος: nouveau). — Germinations et jeunes plantes arborescentes.

Gramen (lat. gramen). — Plantes graminiformes.

Phorophytion (gr. $\varphi o \rho \in \widetilde{w}$: porter). — Végétaux étalant leurs organes assimilateurs à la surface du sol ou de la litière.

Kortode (gr. χόρος: foins, herbe). — Ensemble des herbes ou plantes molles n'appartenant pas aux ensembles précédents.

La matière végétale morte

Nécrophytion (gr. νεκρός: mort). — Matière végétale morte non décomposée. Nécrumite (fr. humifère). — Matière végétale morte décomposée. Aéropi Stomaj imp Isophic Cléisto inté

Amérol Nésoïde Taxoïde

Horiclo.
Laticloï
Hémicle
Dictyoïe
Phlogoï

Astéroïc

Erécloïa

Les ve

Pour

téristique — le vol

le volminin

STRUCTURE DE L'HOPLEXOL

Importance relative entre l'air et les volumes végétaux

Aérophique (gr. ἀήρ: air). — Air dominant.

Stomaphique (gr. στόμα: bouche). — Air et végétaux sensiblement de même importance.

Isophique (gr. 7005: égal). — Végétaux dominants.

Cléistophique (gr. κλειστός: fermé). — Les volumes végétaux occupent intégralement l'hoplexol.

Disposition des volumes végétaux

Améroïde (gr. ἀμερής: non divisé). — Organisation indiscernable.

Nésoïde (gr. $\nu \widetilde{\eta} \cos$: île). — Disposition en îlots.

Taxoïde (gr. τάξις: ordre). — Agencement ordonné.

STRUCTURE DES ÉLÉMENTS VÉGÉTAUX

Erécloïde (lat. erigere: dresser). — Verticale.

Horicloïde (gr. δρίζειν: borner). — Horizontale.

Laticloïde (lat. latus: côté). - Stratifiée.

Hémicloïde (gr. ήμισυς: à moitié). — Globuleuse.

Dictyoïde (gr. δίκτυον: filet). — En réseau.

Phlogoïde (gr. φλόξ: flamme). — En touffe.

Astéroïde (gr. ἀστήρ: étoile). — Etoilée.

Les volumes de référence: phytoplexion et hoplexol

Pour analyser la végétation, nous envisageons différents volumes caractéristiques d'une échelle d'observation (fig. 1):

 le volume de référence pour l'étude des végétation, c'est-à-dire le volume minimal structuralement homogène de végétation que nous appellerons:

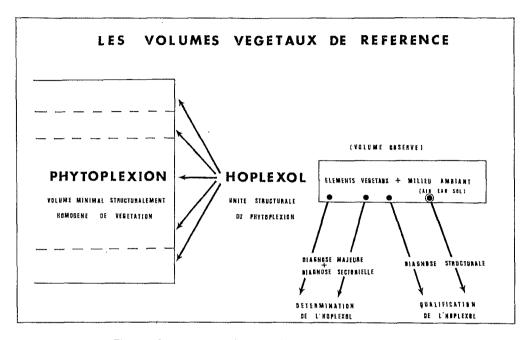


Fig. 1. — Les volumes végétaux de référence et le jeu des diagnoses. Le volume observé est l'hoplexol. Sa détermination est assurée par les diagnoses majeures et sectorielle qui se rapportent aux éléments végétaux le constituant. Sa qualification résulte de la diagnose structurale qui porte sur l'ensemble de l'hoplexol (rapport des volumes végétaux au volume d'air; répartition des éléments végétaux) et sur la structure des éléments végétaux. Les diagnoses complémentaires ne sont pas figurées. Leurs développements sont variés et peuvent se rapporter tant à l'échelle de l'hoplexol qu'à celui du phytoplexion, voire de la séquence. Par ailleurs, elles ne sont pas spécifiques de cette méthode.

phytoplexion. Ce volume correspond conceptuellement au pédon des pédologues. Les phytoplexions s'assemblent fonctionnellement pour constituer le volume d'ordre supérieur, le segment;

l'unité structurale de ce volume: hoplexol. Si nous considérons un volume de végétation structuralement homogène, il apparaît constitué d'une série verticale de couches horizontales qui sont formées et délimitées par les éléments végétaux eux-mêmes. Ces couches s'observent et ne résultent pas du placage d'un canevas artificiel sur la végétation, ce sont les hoplexols, unités structurales du phytoplexion. Nous les présenterons comme des continuums spatiaux latéraux d'éléments végétaux dont la qualité et le volume les différencient entre eux. L'hoplexol est essentiellement horizontal et recouvre plus ou moins les notions de strate, interstrate, et celles de "canopy, layer, story",... du vocabulaire anglosaxon. Sa définition inclut la disposition des éléments végétaux entre eux et la présence du milieu ambiant (air, eau, éléments du sol).

La sectorie végétau qui por

de l'ho
conditi
suivan
Rei
de la vi
disséqi
notre (
Lei
par de
symbo
convei
mettra

se ren

végéta

mots.

La

de de systèn

"les L sens c ment haltèr ou m

de l'ér Spring racina

La détermination d'un hoplexol résultera des diagnoses majeure et sectorielle qui consistent en l'identification et la quantification des éléments végétaux constituant l'hoplexol; il sera qualifié par une diagnose structurale qui portera sur sa structure d'ensemble et sur celle des éléments végétaux.

La diagnose majeure

La diagnose majeure consiste en la reconnaissance des éléments végétaux de l'hoplexol qu'il faut nommer et quantifier les uns par rapport aux autres, conditions *sine qua non* pour déterminer un hoplexol et le distinguer du suivant.

Reconnaître des éléments végétaux procède directement de l'observation de la végétation. Encore faut-il préalablement définir ces éléments, c'est-à-dire disséquer la végétation en différents ensembles. Il s'agit là d'un choix lié à

notre compréhension de la végétation et de l'organisme végétal.

Les différents ensembles choisis doivent être nommés. Ils peuvent l'être par des symboles ou par des mots. L'utilisation de symboles nécessite une symbolique relationnelle pour les combiner entre eux. Les mots, s'ils sont convenablement formés, assurent eux-mêmes leur combinaison qui permettra de quantifier relativement les éléments dans un même hoplexol et de se rendre compte, à partir des entités structurales définies, des structures végétales intermédiaires ou transitoires, sans pour autant créer de nouveaux mots.

IDENTIFICATION DES ÉLÉMENTS DE DIAGNOSE

La plante arborescente présente une organisation symétrique constituée de deux systèmes assimilateurs (feuilles et chevelus racinaires)¹ reliés par un système conducteur (axes conducteurs aériens et racinaires).

A ce schéma d'organisation, rigoureux dans le cas des Lépidodendracées: "les Lepidodendron sont des organismes à corps végétatif symétrique, en ce sens que la couronne aérienne et la partie souterraine sont morphologiquement identiques, reliées par un axe, le tronc, comme les deux boules d'une haltère" (EMBERGER, 1968: 176), nous rattachons toute plante arborescente, ou mieux tout phanérophyte érigé ou lianescent, ligneux ou herbacé,

¹Nous entendons par systèmes assimilateurs, les systèmes d'absorption et de transformation de l'énergie. Pour ZIMMERMAN, M. H. & C. L. BROWN (1971: *Tress. Structure and function.* Springer, Berlin.) il y a bien deux entrées d'énergie chez la plante, au niveau foliaire et au niveau racinaire.

développant un système conducteur reliant les systèmes assimilateurs spatialement disjoints.

Nous considérons donc pour ces plantes deux entités structurales et fonctionnelles:

- les systèmes assimilateurs;
- les systèmes conducteurs.

Si chez la majorité des plantes ces deux entités existent, les végétaux non ligneux, de dimensions souvent réduites, ont un système conducteur moins bien différencié, par sa physionomie, sa structure et ses fonctions, et surtout une signification écologique, du fait de leur occupation et situation spatiales, fondamentalement différentes. Les zones de conduction sont intimement liées aux zones d'assimilation, nous considérons alors un autre découpage envisageant la totalité de la partie aérienne du végétal, et portant sur la morphologie d'ensemble de la plante.

Les systèmes racinaires de toutes les plantes se diviseront en axes de conduction et axes d'assimilation.

Enfin, une description de la végétation serait incomplète si elle ne tenait compte des plantules (germinations et jeunes plants), de la matière végétale morte et de la matière végétale décomposée.

Nous soulignerons que les éléments de diagnose sont des ensembles et qu'ils ne peuvent être appliqués à un individu ou à une partie d'individu végétal.

Partie aérienne des végétations

LES ENSEMBLES LIGNEUX ET ARBORESCENTS

Les systèmes assimilateurs aériens que sont l'ensemble des feuillages et les axes associés¹ porteront le suffixe *-physe*.

Les systèmes conducteurs constitués de l'ensemble des tiges (tronc ou stipes) et de leur ramification (branches principales) porteront le suffixe -agé.

Un dernier ensemble relatif aux parties aériennes des végétations arborescentes se rapportera aux germinations et jeunes plantes.

a) Les systèmes assimilateurs

La catégorie des -physes comprend quatre éléments de diagnose.

1. Les feuillages des arbres présentant leur expansion maximale: Paliphyse.

Morphologie. — Ces feuillages ont généralement une forme plus large que haute, globuleuse, en cœur ou en tronc de cône renversé évasé vers le haut.

acquileur den or rare desemble utilis réité pour 2. I

large

haut

leur forê la fc les é trau jeur Pali

cell

leui

acc

mo fou

> gra sup ligi

pas

ca plu

 $^{^1\}mathrm{Les}$ mots cimes, couronnes, houppiers, ramures, frondaisons du langage courant correspondent à peu près à cette notion.

Ecologie et stratégie. — De telles formes indiquent que ces arbres ont acquis leur hauteur maximale et se sont étendus latéralement. Pour acquérir leur expansion maximale, ces arbres ont réitérés (OLDEMAN, 1974) lorsqu'ils en ont eu la faculté. Ce phénomène spécifique, fréquent en forêt, s'avère plus rare dans les végétations secondaires comme les friches: la faculté de réitérer semble liée à la dynamique de croissance de l'espèce. En effet, si une espèce utilise son espace maximal par la réalisation de son modèle de croissance, la réitération, c'est-à-dire la réalisation de nouveaux modèles totaux ou partiels pour conquérir l'espace maximal, n'a plus de signification.

2. Les feuillages des arbres en cours de croissance: Prophyse.

Morphologie. — Ces feuillages ont une forme en fuseau plus haute que large.

Ecologie et stratégie. — Une telle forme indique que l'arbre croît en hauteur, limitant son expansion latérale. Ces arbres sont en train de réaliser leur modèle de croissance et ne sont pas réitérés sinon par traumatisme. En forêt, les arbres en cours de croissance traumatisés sont fréquents et parfois la forme en fuseau du feuillage n'apparaît plus. Cependant, la confusion avec les éléments d'un Paliphyse du sous-bois n'est guère possible: les réitérations traumatiques montent vigoureusement, rétablissant la dynamique spatiale du jeune arbre alors que les branches noueuses supportant le feuillage d'un Paliphyse tendent vers l'horizontale.

3. Les feuillages des arbres mono- et oligoblastes: 1 Monophyse.

Morphologie. — Ces feuillages constituent des touffes au sommet des axes caulinaires. Les feuilles sont généralement de grande taille comparée à celle de la plante.

Ecologie et stratégie. — La croissance de ces plantes est souvent lente et leur occupation spatiale, limitée par leur mode de croissance, se trouve accrue par la taille des feuilles.

Nous incluons dans cette catégorie, les feuillages des Dicotylédones monocaules, ceux des Monocotylédones arborescentes ou peu ramifiées, des fougères arborescentes, des Cycadales.

4. Les feuillages des lianes: Pléiophyse.

Morphologie. — Deux types se rencontrent, d'une part les feuillages des grandes lianes, généralement ligneuses, qui se développent dans les hoplexols supérieurs, d'autre part les lianes le plus souvent non ligneuses ou subligneuses qui s'épanouissent dans les hoplexols inférieurs. Dans ce cas, il n'est pas possible d'isoler les deux entités structurales et fonctionnelles de base,

¹Ces termes, introduits par MANGENOT (1969), correspondent aux pachycaules et leptocaules de Corner, mais prenant en considération le nombre de bourgeons, ont une signification plus générale au plan biologique et au plan morphologique.

systèmes assimilateurs et conducteurs peuvent être confondus et l'ensemble de la plante est alors considéré comme appartenant au Pléiophyse.

Ecologie et stratégie. — Il semble exister une compensation entre feuillage des lianes et feuillage de l'arbre support, qui fait que la totalité des feuilles tend à s'approcher de ce que serait la masse des feuilles de l'arbre ne portant pas de liane. Les feuillages des lianes interfèrent donc de façon importante sur l'occupation spatiale des arbres. Dans les végétations secondaires (friches), les lianes non ligneuses occupent souvent un espace considérable et modifient la dynamique de ces végétations. Bien que non ligneuses, leur développement spatial intimement lié à la présence de végétaux érigés permet d'y reconnaître un Pléiophyse individualisé.

b) Les systèmes conducteurs

La catégorie des -agé comprend également quatre éléments de diagnose.

1. Les troncs ligneux droits: Stylagé.

Le Stylagé regroupe tous les troncs ligneux droits correspondant au Prophyse, Paliphyse et une partie du Monophyse (troncs de Dicotylédones monocaules).

2. Les branches principales: Dendrigé.

Le Dendrigé comprend toutes les branches ligneuses qui se distinguent spatialement des feuillages. Il est généralement lié au Paliphyse et correspond soit aux principales vagues de réitérations, soit à des branches séquentielles ou ramifications développées lorsque la plante ne réitère pas. Il peut également être lié au Prophyse si les arbres en croissance ont été traumatisés.

3. Les tiges ou stipes des plantes arborescentes non ligneuses: Stipiagé.

Le Stipiagé est constitué des tiges ou stipes des Monocotylédones arborescentes, fougères arborescentes, des Cycadales; il ne correspond donc qu'en partie au Monophyse. La texture de leur écorce, souvent écailleuse ou fibreuse, les différencie des constituants du Stylagé.

4. Les tiges des lianes: Ophiagé.

L'Ophiagé se distingue par la structure externe et interne et le comportement spatial de ses constituants.

- c) Les germinations et jeunes plantes
- 1. Germinations et jeunes plantes des formes arborescentes: Néophytion.

Cet élément est aisément reconnaissable sur le terrain. Il s'applique à l'ensemble des germinations et jeunes plantes lorsqu'un maximum d'entre elles amorcent leur modèle de croissance sans pleinement réaliser la séquence architecturale. La distinction entre Néophytion et Prophyse ne pose généralement pas de difficultés, lorsque la majorité des jeunes plantes

dans l'h lorsque Prophy Dans le

LES ENS

Not logie d

1. Les

Ce cespite Cypér conno dans le

2. Le

sol o Bryop sapro

3. L

Control Ptérie forme ident quelo

chez la mi plant si la la co

late

a) I

dans l'hoplexol considéré ont réalisé les premières ramifications, c'est-à-dire lorsque le modèle architectural peut être reconnu, il constitueront un Prophyse, si les modèles ne sont pas suffisamment ébauchés, un Néophytion. Dans les cas flous, la diagnose structurale lèvera toute ambiguïté.

LES ENSEMBLES HERBACÉS

Nous distinguerons trois éléments de diagnose déterminés par la morphologie d'ensemble de ces formes herbacées.

1. Les plantes graminiformes: Gramen.

Ce sont toutes les plantes herbacées au port dressé, souvent en touffes cespiteuses, à feuilles linéaires, étroites et à nervures parallèles: Graminées, Cypéracées et autres Monocotylédones. Le terme Gramen n'a aucune connotation taxonomique et des Graminées peuvent ne pas être incluses dans le Gramen.

2. Les plantes s'épanouissant à la surface du sol: Phorophytion.

Il s'agit de tous les végétaux étalant leurs organes végétatifs au niveau du sol ou de la litière: Phanérogames et Cryptogames de type prostré, Bryophytes, Lichens... On y inclura aussi les organes reproducteurs des saprophytes ou parasites.

3. Les plantes non graminiformes et non prostrées: Kortode.

Cet ensemble comprend toutes les Dicotylédones, Monocotylédones et Ptéridophytes ne présentant pas l'organisation des précédents, mais qui forment un complexe très riche de morphologie variée bien que toujours identifiable. Le Kortode correspond au "phorbe", utilisé en français dans quelques dérivés tels que la "mégaphorbiae", et à l'américanisme: "forb".

Ces trois groupes comprennent respectivement leurs plantules. En effet, chez ces plantes, les formes jeunes sont mêlées aux formes adultes. De plus, la multiplication végétative est un processus courant et la distinction de leurs plantules n'aurait pas la signification dynamique du Néophytion. Cependant, si la distinction de ces formes jeunes s'avère nécessaire, elle sera réalisée par la combinaison qualitative des termes.

Parties souterraines: les systèmes racinaires

Nous distinguerons le système conducteurs (-agé) et le système assimilateur (-physe).

a) Le système conducteur: Rhizagé.1

Il s'agit des axes racinaires conducteurs, les macrorhizes.

¹Voir note page suivante.

Les racines traçantes, parties aériennes de macrorhizes ligneux deviendront un *Hypsorhizagé*; les racines échasses qui diffèrent des racines traçantes par leur physionomie et leur signification morphogénétique constitueront un *Suprarhizagé*.

Enfin, sur le plan morphologique, les contreforts offrent le symétrique de la base du Dendrigé et sur le plan fonctionnel, nous les relions aux principales vagues de réitération aériennes (KAHN, 1977). Nous en ferons un *Hypodendrigé*.

b) Le système assimilateur: Rhizophyse. 1

Il s'agit des chevelus racinaires constitués par les brachyrhizes.

Les pneumatophores sont des ensembles fonctionnels composés de macrorhizes spécialisés dans l'absorption gazeuse et des chevelus racinaires qu'ils produisent. L'oxygène assimilé étant nécessaire à la fonction d'absorption des chevelus racinaires en zone hydromorphe asphyxique. Nous en ferons un *Hypsorhizophyse*.

La matière végétale morte

Nous distinguerons deux éléments de diagnose:

- la matière végétale morte non décomposée: Nécrophytion. Le Nécrophytion peut être foliacé s'il s'agit de feuilles, ou ligneux s'il s'agit de branches ou de troncs tombés. La forme initiale est toujours reconnaissable;
- la matière végétale décomposée: Nécrumite. Cet élément représente toute matière végétale décomposée lorsqu'il n'est plus possible d'en reconnaître la forme initiale.

LES CAS INTERMÉDIAIRES ET TRANSITOIRES

Il est possible de combiner les termes pour qualifier les cas intermédiaires ou transitoires entre les éléments définis précédemment. Nous présenterons une série d'exemples pour montrer comment ces cas peuvent être résolus sans qu'il soit nécessaire de créer de nouveaux termes.

Eléments végétaux ayant double nature

Les palmiers lianes ont un comportement de lianes et une nature de palmier. Leur feuillage sera un *Pléiomonophyse* et leur stipe, un *Ophiastipiagé*.

Le M divisé en descripti présenta feuillage préfèrera monocau nature di en croiss

Les for occupation occupation occupation occupation forme er principal s'étendre

Les b un Nécro par l'env végétale pas à une

Les primportant systèmes

- ducte
- une b
- les stedu Gr
- enfin, du Gr

Ainsi, ments de rencontré

¹Ces deux éléments de diagnose ont été respectivement nommés Dendrilagé et Grumorhize par RICHARD & al. (1977) pour des raisons exposées alors. L'expérience du terrain et aussi le souci d'homogénéiser la typologie botanique nous ont conduit à leur attribuer de nouvelles appellations.

Le Monophyse, feuillages des plantes mono- et oligoblastes pourra être divisé en fonction de la nature de ses constituants dans un souci de précision descriptive: les feuillages des Monocotylédones et fougères arborescentes,... présentant leur expansion maximale deviendront un *Palimonophyse* et leurs feuillages en cours de croissance un *Promonophyse*. Alors que nous préfèrerons le terme de *Monopaliphyse* pour les feuillages des Dicotylédones monocaules qui présentent leur expansion maximale afin de souligner leur nature dicotylédonienne, et le terme de *Monoprophyse* pour leurs feuillages en croissance.

Eléments en transition

Les feuillages des arbres en cours de croissance qui tendent vers leur occupation maximale de l'espace, sans toutefois la réaliser, constituent un *Propaliphyse*. De tels arbres ont dépassé le stade de Prophyse et ils ont souvent réitéré, mais tant la forme de leur feuillage, intermédiaire entre une forme en fuseau et une forme globuleuse, que l'aspect de leurs branches principales de dimension encore faible indiquent qu'ils peuvent encore s'étendre spatialement.

Les bois morts en cours de décomposition, c'est-à-dire en transition entre un Nécrophytion et un Nécrumite seront un Nécrumécrophytion caractérisé par l'envahissement par les chevelus racinaires qui l'exploitent. La forme végétale initiale est reconnaissable bien que souvent altérée. Elle ne résiste pas à une action mécanique légère.

Eléments de certains ensembles herbacés

Les plantes herbeuses présentent parfois un développement spatial important et il peut être nécessaire, lors d'une description, de distinguer les systèmes assimilateurs et conducteurs ainsi que leurs formes jeunes:

- une bambuseraie se décomposera en *Gramagé*, ensemble des axes conducteurs, et *Gramophyse*, ensemble des feuilles;
- une bananeraie en Kortagé et Kortophyse;
- les stolons et rhizomes du Kortode deviendront un Hypokortagé, et ceux du Gramen, un Hypogramagé;
- enfin, les formes jeunes du Kortode deviendront un Néokortode, et celles du Gramen, un Néogramen.

Ainsi, la combinaison qualitative de ces termes permet de préciser les éléments de diagnose choisis et de définir toutes les structures végétales rencontrées.

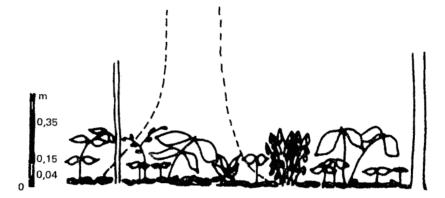


Fig. 2. — A titre d'exemple, nous représenterons graphiquement une série d'hoplexols d'un phytoplexion forestier (forêt de TAI, sud-ouest de la Côte-d'Ivoire).

Cette figure illustre les trois hoplexols inférieurs essentiellement constitués de la litière, de plantes herbacées et de germinations...

Nous soulignerons que le dessin ne peut rendre compte de l'importance relative des volumes et de leur disposition dans l'espace. Il n'a pour but que de faciliter la lecture des diagnoses.

Détermination de l'hopiexol Diagnoses majeure et sectorielle. Identification et quantification relative des éléments majeurs (1.) et des éléments dépendants (2.)			Qualification de l'hoplexol Diagnose structurale De l'hoplexol: 1. Rapport Vvégétaux/Vair 2. Répartition des végétaux Des éléments végétaux: 3. Disposition dans l'espace Densité des feuillages						
						0.15 m/0.35 m			
						1. Korto-Stylagé, néophytique	à phases	suprarhizagée	1. Stomaphique
							à stigme	hypodendrigée ophiagé	 Kortode: phlogoïde Feuilles (korto-, néo-): éréhoricloïde
0.04 m/0.15 m									
1. Néo-Stylagé	à phases à stigme	kortodée suprarhizagée hypodendrigée nécrophytique ophiagé	 Isostomaphique Phase kortodée: phlogoïde (korto-, néo-): érécloïde à phase horicloïde 						
0 m/0.04 m									
Nécrophytion-Stylagé	à phases	phorophytique kortagée	 Cléistophique (nécro-): horicloïde à phase érécloïde 						
	à stigme	hypodendrigée ophiagé	(-agés)						
2. Phase phorophytique sur le Stylagé		-							



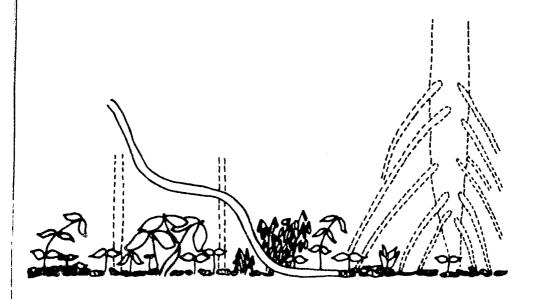
Diagnos

Nous ne

Kortode: mannii, E bosia gla

Néophyt Drypetes Tarrietia tabouens

Phase pl



Diagnoses complémentaires

Nous ne présenterons ici que les principales données floristiques.

Kortode: Cephaelis yapoensis, Marantochloa filipes — Néophytion: Trichoscypha arborea, Salacia erecta, Diospyros mannii, D. chevalieri, Craterispermum caudatum, Hugonia afzelii, Baphia bancoensis, Memecylon lateriflorum, Strombosia glaucescens, Pancovia bijuga, Canthium hispidum, Strychnos aculeata, Cola heterophylla.

Nėophytion: Strombosia glaucescens, Dialum aubrevillei, Diospyros mannii, D. soubreana, Ptychopetalum anceps, Drypetes gilgiana, Cola humilis, Piptadeniastrum africanum, Memecylon laterifolium, Xylopia quintasii, X. parviflora, Tarrietia utilis, Cnestis ferruginea, Strychnos aculeata... — Phase kortodėe: Marantochioa filipes, Cephaelis tabouensis.

Phase phorophytique: Geophila hirsuta, G. afzelii.

Phase phorophytique: Trichomanes erosum (sur le stylagé).

50 m

30

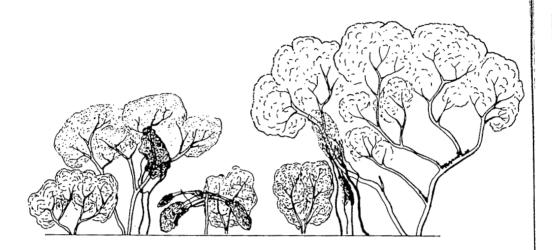


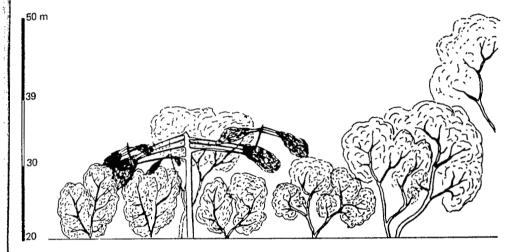
Fig. 3. — A titre d'exemple, nous représenterons graphiquement une série d'hoplexols d'un phytoplexion forestier (forêt de TAI, sud-ouest de la Côte-d'Ivoire).

Cette figure représente les hoplexols du sommet qui forment la canopée.

Nous soulignerons que le dessin ne peut rendre compte de l'importance relative des volumes et de leur disposition dans l'espace. Il n'a pour but que de faciliter la lecture des diagnoses.

		ŧ	
Détermination de l'hoplexol	Qualification de l'hoplexol	i	Diagnoses complé
Diagnoses majeure et sectorielle.	Diagnose structurale		Nous ne présente
Identification et quantification relative des éléments majeurs (1.) et des éléments dépendants (2.)	De l'hoplexol: 1. Rapport Vvégétaux/Vair 2. Répartition des végétaux		
	Des éléments végétaux 3. Disposition dans l'espace Densité des feuillages		
39 m/50 m		-	Parinari excelsa.
1. Paliphyse	Aérophique Paliphyse: hémicloïde, feuillages clairs	į	
30 m/39 m		- :	Paliphyse: Entanc
Dendri-Paliphyse à phase pléiophysée	1. Stomaphique		thus angolensis
2. Phase épìphytique sur le Dendrigé	 Dendrigé: hériérécloïde à phase horicloïde, feuillages clairs à denses 		Phase pléiophysé
20 m/30 m		- i -	Paliphyse: Coula
1. Dendri-Paliphyse, propaliphysé à phase ophiagée à stigmes stylagé pléiophysé	Isostomaphique Dendrigé: horicloïde Paliphyse: hémicloïde Propaliphyse: ééhémicloïde, feuillages denses		Propaliphyse: Stre





Diagnoses complémentaires

Nous ne présenterons ici que les principales données floristiques.

Parinari excelsa.

Paliphyse: Entandrophragma utile, Aningueria robusta, Oldfieldia africana, Parinari excelsa, Tarrietia utilis, Pycnanthus angolensis...

Phase pléiophysée: Tetracera potatoria.

Paliphyse: Coula edulis, Tetrapleura chevalieri, Corynanthe pachyceras.

Propaliphyse: Strombosia glaucescens, Chrysophyllum taiense, Pycnanthus angolensis.

LA QUANTIFICATION RELATIVE

La diagnose majeure consiste en l'identification des éléments végétaux de l'hoplexol et la quantification relative de leur volume.

Cette quantification relative s'effectue à cinq niveaux:

- 1er niveau quantitatif représenté par le nom de l'élément de diagnose;
- 2^{me} niveau représenté par le préfixe du terme, avec trait d'union, et qui précède le nom de l'élément spatialement dominant;
- 3^{me} niveau donné par l'adjectif dérivé du terme;
- les 4^{me} et 5^{me} niveaux sont respectivement la phase (présence mais non abondance) et le stigme (développement spatial très limité).

Exemple: Dendri-Paliphyse, propaliphysé, à phase ophiagée et stigmes stylagé et pléiophysé (fig. 3, Hoplexol 20 à 30 m).

La diagnose sectorielle

La diagnose sectorielle consiste en l'identification et la quantification d'éléments végétaux tels les épiphytes, les hémi-épiphytes, les épiphylles dont l'occupation spatiale est toujours réduite, mais dont la signification écologique est souvent importante. Il peut également s'agir d'éléments de diagnose majeure, d'extension spatiale limitée qui ont pour support d'autres éléments de diagnose majeure.¹

Les éléments de la diagnose sectorielle se quantifient non pas relativement aux éléments de la diagnose majeure, mais se rapportent à leur support:

- en exemple: stigme dendrigé (épiphytique), c'est-à-dire quelques rares branches principales dans l'hoplexol couvertes d'abondants épiphytes, les épiphytes se rapportent alors au stigme dendrigé. Nous pourrions également avoir: stigme dendrigé (à phase épiphytique), présence mais non abondance d'épiphytes, ou (à stigme épiphytique), quelques rares épiphytes sur les branches principales;
- de même, une phase néophytique peut être rapportée à un Nécrophytion: Nécrophytion ligneux (à phase néophytique), qui traduit la présence de germinations de formes arborescentes sur les bois morts.

La di de quant En o ces élér caractér Une structure

> La d des élér Cett celle de

> > L'ho taux et évident réalisat fréquer ce nive

> > > quatre — si l'

L'iı

- si

tiq — si]

- en

¹Pléiophyse et Ophiagé ne peuvent être considérés comme éléments de diagnose sectorielle en raison de leur développement spatial tant dans l'hoplexol que dans la série verticale des hoplexols. Ils sont certes tributaires d'un support, mais ils ne sont pas directement liés à un élément de diagnose majeure, ils dépendent en fait de l'ensemble structural.

¹B domina "plages

La diagnose sectorielle associée à la diagnose majeure permet de situer et de quantifier les formes épiphytiques et autres sur leur support.

En outre, cette diagnose prend toute sa signification si l'on considère que ces éléments végétaux sont des marqueurs biologiques et écologiques caractéristiques de certaines formations végétales.

Une telle diagnose, en resituant précisément ces formes végétales dans la structure forestière, favorise la compréhension de leur signification.

La diagnose structurale

La diagnose structurale a pour but de décrire l'organisation et la structure des éléments végétaux de l'hoplexol.

Cette diagnose portera sur la structure d'ensemble de l'hoplexol et sur celle des éléments végétaux eux-mêmes.

STRUCTURE D'ENSEMBLE DE L'HOPLEXOL

L'hoplexol résulte de l'organisation et de la combinaison de volumes végétaux et d'un élément fluide (air, eau) ou solide (sol). Pour des raisons évidentes, les observations sur la structure d'ensemble sont aisément réalisables dans les milieux fluides, par ailleurs, l'air est l'élément le plus fréquemment représenté dans les hoplexols et il sera spécialement envisagé à ce niveau de diagnose.

Importance relative de l'air et des volumes végétaux

L'importance relative de l'air et des volumes végétaux sera donnée par quatre adjectifs:

- si l'élément dominant dans l'hoplexol est l'air, l'hoplexol sera aérophique;
- si les volumes respectifs de l'air et des végétaux sont sensiblement identiques, l'hoplexol sera stomaphique;
- si les volumes végétaux sont prépondérants, l'hoplexol sera isophique;¹
- enfin, les volumes végétaux occupant intégralement l'hoplexol, celui-ci sera cléistophique.

¹Bien que l'étymologie de ce terme traduise l'égalité, nous l'avons utilisé pour marquer la dominance spatiale des volumes végétaux. Ceci en regard à l'impression d'égale répartition des "plages" d'air et de feuillages (vues du sol, en contre-jour) dans un hoplexol isophique.

Ce rapport des volumes végétaux au volume d'air permet de considérer le volume végétal absolu de l'hoplexol. Ce dernier doit en effet être évalué pour comparer les niveaux quantitatifs d'un même élément de diagnose d'un hoplexol à l'autre, puisque les éléments végétaux sont quantifiés relativement les uns aux autres dans un même hoplexol.

Disposition des volumes végétaux

Si la végétation dans l'hoplexol constitue un ensemble structural continu sans qu'il soit possible de distinguer une organisation particulière, la disposition des éléments végétaux sera améroïde.

Si les volumes végétaux se répartissent en îlots, la disposition sera nésoïde.

Si enfin, cette végétation présente un agencement ordonné (plantations), l'organisation sera taxoïde.

Ces structures peuvent également caractériser la répartition des différentes zones structurales au sein de l'hoplexol: si un hoplexol est stomaphique sur l'ensemble et isophique par endroit, il pourra être nécessaire de qualifier la répartition des zones isophiques — hoplexol stomaphique à phase isophique (phase isophique nésoïde), si les zones isophiques se répartissent en îlots.

Entre les niveaux structuraux précédemment définis, tous les cas intermédiaires se rencontrent et doivent être traités. La combinaison des termes rendue possible par la structure des néologismes utilisés qualifiera ces jalons.

Ainsi un hoplexol pourra être intermédiaire entre les pôles stomaphique et isophique. On aura alors un hoplexol isostomaphique s'il est plus proche du pôle stomaphique, ou stomaisophique si c'est l'inverse.

Il pourra aussi présenter différents types structuraux (pôles ou intermédiaires) qu'il faut quantifier relativement les uns aux autres: un hoplexol stomaphique pourra être isophique ou cléistophique par endroit. La combinaison des termes avec trait d'union, hoplexol iso-stomaphique ou cléistostomaphique, rendra compte de la juxtaposition spatiale de deux structures et de leur importance relative (les zones stomaphiques de l'hoplexol sont spatialement plus importantes que les zones iso- ou cléistophiques).

STRUCTURE DES ÉLÉMENTS VÉGÉTAUX

Structure d'ensemble de l'élément végétal

Les structures envisagées sont les suivantes:

- structure verticale: érécloïde;
- structure horizontale: horicloïde;

néc rela fair

hor

don mai

de

aéri

cara par text

des

phy phy qui diag et d

bota

stru

structure stratifiée: laticloïde;

structure globuleuse: hémicloïde;

- structure en réseau: dictyoïde;

n

ıt

- structure en touffe: phlogoïde;

- structure étoilée: astéroïde...

Comme précédemment, la combinatoire résultant de la structure des néologismes permettra de traiter les cas intermédiaires et de quantifier relativement les structures les unes par rapport aux autres, ce que ne peut faire le langage courant.

Ainsi, une structure éréhoricloïde marquera une tendance vers le pôle horizontal; une structure horiérécloïde, une tendance vers le pôle vertical.

Et un Prophyse pourra être éré-horicloïde (la structure horicloïde dominant spatialement la structure érécloïde) à phase éréhoricloïde (présence mais non abondance d'une structure intermédiaire).

Structure des constituants de l'élément végétal

La description s'attachera à des caractères intimes des éléments végétaux de l'hoplexol. On distinguera entre caractères des organes assimilateurs aériens des ensembles arborescents (-physes) et herbacés (Gramen, Phorophytion, Kortode) et des organes conducteurs (-agé).

Organes assimilateurs aériens: il s'agit des feuillages qui pourront être caractérisés par leur densité (très claire, claire, peu dense, dense, très dense), par leur périodicité, par les caractères de leurs feuilles (forme, dimension, texture).

Organes conducteurs: ils se caractériseront par la structure et la couleur des rhytidomes, par la présence d'épines, par la cauliflorie,...

Au terme de ces trois diagnoses, l'unité structurale (hoplexol) du phytoplexion est déterminée et décrite, et d'hoplexol en hoplexol, c'est le phytoplexion lui-même qui est décrit.

Les diagnoses majeure et sectorielle constituent une diagnose primaire qui se rapporte à la nature et à la quantification des éléments végétaux, une diagnose structurale ou secondaire se rapporte à la qualification de l'hoplexol et de ces éléments végétaux.

Les diagnoses complémentaires

Ces diagnoses se rapportent aux développements spécifiques de la botanique et de l'écologie végétale autres que l'approche descriptive et structurale.

C'est à ce niveau qu'interviendront les études floristiques et phytosociologiques, les observations d'ordre biologique: phénologie, fructification et dissémination des diaspores,... ou d'ordre quantitatif: évaluation de biomasse et de productivité,...

Les diagnoses complémentaires peuvent ne faire l'objet que de simples

observations ou au contraire, prendre une importance majeure.

Nous ne prétendons offrir que le seul cadre descriptif et structural de la végétation, les relations entre la typologie et ces études spécifiques devront être développées.

Conclusion

Lors de la présentation des éléments de diagnose, nous n'avons insisté que sur leur forme. En effet, pour identifier l'élément de diagnose, seuls les critères morphologiques sont utilisés sans d'ailleurs que la signification de la structure végétale considérée soit envisagée. Ainsi nous proposons une méthode rigoureusement descriptive et non interprétative au départ. Les significations écologiques, chargées d'hypothèses et de théories peuvent évoluer sans pour autant modifier l'utilisation de cette typologie dont les termes se rapportent tout d'abord à des formes reconnaissables par tout observateur.

Par ailleurs, un autre point nous semble essentiel: toutes les unités structurales ou hoplexols sont décrites sans qu'aucune ne soit privilégiée. Toutes les structures végétales seront notées et resituées spatialement dans l'ensemble végétal.

Cette méthode ne s'oppose à aucune autre méthodologie existante, elle offre un cadre descriptif et structural préliminaire à d'autres voies de recherche et en ce sens, elle constitue un système réellement ouvert. En particulier, les études floristiques réalisées hoplexol par hoplexol permettront de comprendre la stratégie des espèces dans l'élaboration du paysage végétal.

Initialement basée sur la forêt dense humide de Côte-d'Ivoire et ses formes de reconstitution, elle est adaptable à tous les types de végétation. Une série de travaux est actuellement en cours sur la base de cette méthode, ils serviront à montrer les applications.

Enfin, elle offre un cadre descriptif qui permet l'articulation de la

botanique avec d'autres disciplines.

Nous décrivons la végétation couche structurale après couche structurale, ces hoplexols sont des entités structurales de l'unité paysagique car constitués et délimités par les éléments végétaux eux-mêmes. Lors de la description, aucun n'est privilégié. Autrement dit, nous considérons toutes les structures de l'unité paysagique, nous les situons spatialement et les quantifions relativement selon leur volume. D'autre part, les éléments

végétat princip animal. structu végétat dans ur

Nou structu fait que les rela plus qu forestie

DESCOI gra EMBERG

KAHN, tro

XV MANGE 24:

OLDEM RICHAI (tre

WEBB, ve

V 51-

végétaux retenus ne sont autres que des feuillages, des troncs, des branches principales, c'est-à-dire autant de structure végétales qui définissent l'habitat animal. Nous proposons donc aux zoologistes un réel cadre descriptif et structural. De même, le fait de considérer les pleins et les vides de la végétation devrait permettre aux bioclimatologues d'intégrer leurs travaux dans un tel cadre.

Nous soumettons aux différents spécialistes cette méthode morphostructurale d'étude des végétations forestières tropicales, en insistant sur le fait que ces ouvertures possibles sont en réalité essentielles pour appréhender les relations entre les végétaux et leur milieu et que cette méthode permet, plus que toute autre, une articulation entre les études relatives à l'écosystème forestier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIOUES

- DESCOINGS, B. (1976). Pour une conception structurale et ouverte des classifications phytogéographiques. *Adansonia* 16: 93-105.
- EMBERGER, L. (1968). Les plantes fossiles dans leur rapport avec les végétaux vivants. Paris.
- KAHN, F. (1977). Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. *Candollea* 32: 321-358.
- KIKKAWA, J. & L. J. WEBB (1976). Identification and classification of wildlife habitats. *Proc. XVI IUFRO World Congress, Division* 1: 744-762.
- MANGENOT, G. (1969). Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea 24: 279-293.
- OLDEMAN, R. A. A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. ORSTOM 73.
- RICHARD, J. F., F. KAHN & Y. CHATELIN (1977). Vocabulaire pour l'étude du milieu naturel (tropiques humides). *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.* 15: 43-61.
- WEBB, L. J. (1968). Environmental relationships of the structural types of Australian rainforest vegetation. *Ecology* 49: 296-311.

Adresse des auteurs: Laboratoire de botanique, Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, B.P. V 51—Abidjan/Côte-d'Ivoire.