

Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar)

J.-L. GUILLAUMET & J. KOECHLIN

RÉSUMÉ

Les auteurs modifient et complètent les définitions des différents types de végétation de l'Afrique tropicale adoptées en 1956 lors de la réunion de Yangambi. Toutes les modifications apportées, et les définitions nouvelles sont tirées d'exemples choisis dans la végétation malgache.

SUMMARY

The authors modify and render more complete the definitions of the types of vegetation of tropical Africa adopted in 1956 at the Yangambi meeting. All modifications and new definitions have been substantiated by examples drawn from the vegetation of Madagascar.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verfasser ändern und ergänzen die Definitionen der verschiedenen Vegetationstypen tropisch Afrikas, die 1956 von der Yangambi-Versammlung angenommen werden sind. Alle Änderungen und Neudefinitionen sind von Beispielen aus der Vegetation Madagaskars abgeleitet.

Introduction

Une nomenclature des types de végétation de l'Afrique tropicale a été élaborée lors d'une réunion qui s'est tenue à Yangambi en août 1956. Depuis, bien des essais d'application en ont été faits, bien des critiques aussi dont l'une des plus complètes reste celle de Monod (1963). Les définitions adoptées par le colloque

étaient applicables à Madagascar puisque certains des exemples cités étaient empruntés à la végétation malgache.

Notre connaissance de diverses régions d'Afrique et de Madagascar nous amène à faire quelques réflexions sur les définitions proposées à l'issue de cette réunion, à en préciser et compléter le sens, et même à en proposer d'autres. Ceci répond d'ailleurs aux vœux exprimés lors de cette réunion, qui recommandaient en particulier l'enrichissement des renvois aux exemples publiés des divers types, spécifiant que toute latitude demeurerait laissée aux usagers, soit pour "l'utilisation de termes physionomiques intermédiaires correspondant aux transitions diverses reconnaissables sur le terrain", soit pour "la désignation de certaines formations très particulières". En outre, première réunion de cette sorte, elle entendait bien que ses conclusions soient améliorées par la suite.

La conférence de Yangambi avait recommandé de "s'en tenir à des descriptions essentiellement physionomiques". Cependant presque tous les termes, et que dire des définitions, ont des résonances écologiques (forêt dense humide, forêt marécageuse, etc.), biologiques (forêt sempervirente et semi-décidue, steppe succulente, etc.), dynamiques (forêt secondaire), voire floristiques (forêt de bambous). Ceci n'est pas une critique mais plutôt un éloge à l'égard des congressistes de Yangambi et du résultat de leurs travaux.

Nous agirons d'ailleurs de même car, dans certains cas au moins, une définition purement physionomique ne nous semble pas suffisante pour établir une discrimination assez nette entre des formations d'aspect analogue, mais dont la signification peut être très différente, sur le plan climacique ou écologique par exemple.

Beaucoup de types de végétation de Madagascar répondent parfaitement aux définitions proposées à Yangambi:

- La forêt de basse et moyenne altitude du Domaine de l'Est, est sans équivoque une "forêt dense humide sempervirente".
- La forêt dense humide semi-décidue n'existe pas, comme en Afrique occidentale, sous forme d'une bande "pratiquement localisée à la périphérie de la forêt dense humide sempervirente" (Trochain, 1957). En effet, à Madagascar, celle-ci passe le plus souvent à des formes altitudinales. Mais il est possible que certaines forêts du Domaine du Sambirano ou les grandes galeries forestières de l'ouest soient des forêts dense humides semi-décidues.
- Les formations forestières édaphiques peuvent être définies avec les termes retenus à Yangambi. Signalons par exemple la très curieuse forêt périodiquement inondée à *Medemia nobilis* fréquente dans les vallées et les zones à sols hydromorphes du nord-ouest et de l'ouest. Ce palmier peut se trouver en peuplements quasi-monospécifiques, seules quelques rares herbacées occupant le sous-bois.
- La forêt de l'ouest de Madagascar a été donnée comme exemple de "forêt dense sèche": "peuplement fermé pluristrate, de stature moins élevée que la forêt dense humide; la plupart des arbres des étages supérieurs perdent leurs feuilles; le sous-bois arbustif est soit sempervirent, soit décadu et le tapis graminéen généralement discontinu". De telles formations, très fragiles, sont peu répandues en Afrique et ont pratiquement disparu d'Afrique occidentale

et centrale. A Madagascar par contre, la forêt dense sèche constitue le climax de tout le domaine phytogéographique de l'ouest et il en reste encore des superficies importantes. Ce type forestier se présente là avec une très grande variété de formes. L'eau constitue pour ces forêts le facteur limitant de leur développement, de telle sorte qu'elles seront extrêmement sensibles aux conditions édaphiques susceptibles d'aggraver ou au contraire de compenser les facteurs climatiques. C'est ainsi que Perrier de la Bathie (1921) distingue dans ces forêts denses sèches malgaches quatre catégories, sur sols ferrallitiques, sur sables, sur calcaires et dans les zones alluviales. Les différences ne sont pas seulement floristiques: si, sur sables ou sur sols argileux profonds, la chute des feuilles constitue pratiquement le seul caractère physiologiquement évident d'adaptation à la sécheresse (pl. I), d'autres formes apparaissent au fur et à mesure de l'accentuation de ce facteur: formes aphyllées plus ou moins charnues (*Euphorbia* sp.), tiges charnues (*Pachypodium*, *Adansonia*, *Cyphostemma*, Didiéracées), développement du système racinaire (*Dolichos fangitsy*), etc. C'est dans les forêts sur calcaire que ces formes sont les plus nombreuses, pas suffisamment cependant pour marquer leur physiologie au point de justifier pour elles une appellation particulière sauf, peut-être, dans le cas des forêts à Didiéracées et de la forêt dense sèche à baobabs (pl. II et IIIa). Pour préciser un peu la définition de la "forêt dense sèche" il serait utile de compléter les caractères cités au début de ce paragraphe par quelques éléments supplémentaires: absence presque totale des épiphytes, rareté des fougères et palmiers en particulier.

- Enfin, les formations graminéennes de l'ouest de Madagascar sont typiquement des savanes, herbeuses, arbustives ou arborées. Notons que les savanes malgaches sont loin d'avoir la richesse floristique et la diversité de forme des savanes africaines.

Mais il existe en outre à Madagascar un certain nombre de types de végétation pour lesquels les définitions de Yangambi sont insuffisantes ou même font défaut: citons les forêts sclérophylles et les "bois de tapia" (*Uapaca bojeri*) des pentes occidentales de la région centrale, le fourré xérophile du sud, les formations d'altitude qui, il faut le reconnaître ont été un peu négligées à Yangambi, et les formations herbeuses des régions centrales et orientales.

La définition de ces types de végétation soulève des problèmes qui ne sont pas propres à Madagascar, mais pour la résolution desquels des exemples choisis dans la végétation malgache sont susceptibles d'apporter des données intéressantes.

La forêt sclérophylle

Comme forêt sclérophylle le congrès de Yangambi mentionne seulement la "forêt dense sèche de montagne" pour lesquelles il est dit: "ces forêts sont parfois sclérophylles". Nous trouverons également à Madagascar des formes forestières sclérophylles d'altitude et nous en reparlerons à propos de la végétation des montagnes. Cependant, à plus basse altitude, entre 600 et 800 m environ, Humbert (1965) décrit une "forêt basse sclérophylle", caractéristique du versant occidental

des régions centrales de Madagascar, appelée précédemment "bois des pentes occidentales" par Perrier de la Bathie (1921). Cette forêt comporte une strate arborescente peu dense, d'une dizaine de mètres de haut, formée d'espèces à feuillage très sclérophylle (*Uapaca*, *Asteropeia*, *Agauria*, Chlénacées, etc.) et un sous-bois arbustif clairsemé comportant beaucoup d'espèces éricoïdes (*Philippia*, *Helichrysum* en particulier). Ces types biologiques dépendent de conditions climatiques caractérisées par une saison sèche marquée et des minimums de température assez accusés (pl. IIIb).

Ce type de végétation est très sensible au feu, essentiellement par la présence dans les sous-bois de plantes éminemment combustibles (*Philippia*, *Helichrysum*), de sorte qu'il a presque entièrement disparu. Il n'en reste que de rares lambeaux eux-mêmes très dégradés et souvent localisés sur des sols caillouteux où la pauvreté du tapis herbacé n'autorise pas d'incendies violents. Ce sont les "bois de tapia", formés par un peuplement arborescent clairsemé d'*Uapaca bojeri* (= tapia), dominant un tapis de Graminées savanicoles. Comment, d'après la nomenclature de Yangambi, baptiser ce type de végétation? Cette question nous amène à revenir sur la définition de la "forêt claire", telle qu'elle a été donnée à Yangambi.

La forêt claire

D'après la réunion de Yangambi, une "forêt claire" est une "forêt ouverte, à strate arborescente décidue de taille petite ou moyenne, dont les cimes sont plus ou moins jointives, l'ensemble du couvert demeurant clair; la strate graminéenne est parfois peu dense ou en mélange avec une autre végétation herbacée et suffrutescente".

Mais par la suite, beaucoup d'auteurs ont insisté sur la difficulté qu'il y avait à établir une distinction nette entre "forêt claire" et "savane boisée" (Aubréville, 1957; Monod, 1963), et Trochain (1957) regrette que l'on ait donné le nom de forêt à une formation où le tapis graminéen (constitué par des espèces de savanes) peut être continu.

Rien de fondamental ne distingue ainsi les formations désignées par ces deux mots "forêt" et "savane" qui devraient caractériser deux types de végétation dont la signification est d'après nous totalement différente.

- Les savanes (sauf rares cas de déterminisme édaphique) ne désignent pas des formations climaciques, mais des types de végétation de remplacement, dus à l'action de l'homme (péni- ou subclimax). Le feu, qui détruit presque chaque année le tapis graminéen, ne peut être, malgré sa régularité, considéré comme un facteur écologique naturel, et ce passage de l'incendie suffit à prouver qu'il ne s'agit pas d'un climax. De nombreuses observations et expériences (dynamisme des lisières, embuissonnement des zones surpâturées, mises en défens, etc.) ont, semble-t-il, assez nettement prouvé la nature forestière du climax dans les régions de savane. Les espèces herbacées ou ligneuses de savane appartiennent pour une très grande part à une flore spéciale, adaptée à des conditions de vie très particulières, et différente de la flore forestière. (Pour

autant du moins que l'on puisse en juger en Afrique où, dans certaines régions, les témoins de la végétation forestière climacique ont pratiquement disparu).

- Les forêts par contre, en l'absence de toute intervention artificielle, (feu, défrichement, pâturage), doivent être considérées comme des formations climaciques (ou au moins post-climaciques). Les espèces ligneuses appartiennent à une flore forestière distincte de celle des savanes. Il en est de même pour les herbacées et les éventuelles Graminées du sous-bois qui sont des espèces sciaphiles. Yangambi, dans la définition de la forêt dense humide, précise d'ailleurs: "tapis graminéen généralement absent, et, s'il est présent, formé d'espèces à larges feuilles".

Trochain (1957) proposait également de distinguer nettement la forêt: "peuplement arborescent fermé, absence de tapis graminéen continu", des différents types de savanes boisées: "peuplement arborescent ouvert, présence de tapis graminéen continu". Le terme de "forêt claire", tel qu'il a été défini à Yangambi, introduit ainsi à notre avis une regrettable confusion et doit être abandonné pour celui de "savane". Il pourrait tout au plus être attribué à des formations forestières dégradées dans lesquelles le sous-bois aurait en partie disparu, à la suite d'interventions artificielles ou d'un déséquilibre climatique, pour être remplacé par un tapis graminéen héliophile régulièrement incendié. Mais la strate ligneuse reste constituée d'essences forestières. Trochain (1957) a déjà fait remarquer que "fréquemment le premier terme de dégradation de la forêt dense sèche est la "forêt claire".

Comme exemple, nous pouvons citer à Madagascar, les bois de tapia (*Uapaca bojeri*) des régions centrales et occidentales de l'île, et dans les mêmes régions encore, les forêts claires à *Asteropeia* et Chlénacées. Ces formations résultent de la dégradation des forêts denses sclérophylles, après destruction du sous-bois arbustif (remplacé par un tapis graminéen) et élimination de la majorité des essences arborescentes (pl. IVa et b).

Mais il ne s'agit évidemment que de formes de transition, en cours d'évolution vers la savane, et non de formations végétales stables. Elles ne persistent souvent qu'à la faveur de conditions édaphiques particulières.

Le fourré

Ce type de végétation n'a guère retenu l'attention de la réunion de Yangambi, probablement parce qu'il ne représente souvent en Afrique que des formes dégradées de la forêt: "thicket is a closed community, derived in some instances by the degradation of forest" (Boughey, 1957).

La définition donnée à Yangambi: "type de végétation arbustif, fermé sempervirent ou décidu, généralement peu pénétrable, souvent morcelé, à tapis graminéen absent ou discontinu", est en effet peu précise, et la différence avec la "forêt dense sèche" n'est peut-être pas suffisamment marquée. Nous pensons que, en dehors des formations secondaires (où l'utilisation de ce terme implique une défi-

dition purement physionomique), le terme de fourré doit être réservé à des formations répondant aux critères physionomiques définis plus haut mais caractéristiques de conditions écologiques, climatiques ou édaphiques, suffisamment défavorables pour empêcher le développement de la forêt. Ces conditions particulières se traduiront naturellement dans la végétation par l'existence des formes biologiques xérophiiles. Elles sont tellement importantes et si caractéristiques de cette formation qu'il conviendrait de les mentionner dans sa définition.

Aubréville (1957) pense que "le fourré le plus caractéristique en territoire africain français est certainement celui du sud-ouest de Madagascar, caractérisé physiologiquement et floristiquement par ses Didiéracées et ses Euphorbes". Il s'agit là d'une formation xérophiile très spéciale qui représente un des aspects les plus originaux de la végétation malgache.

Mais il existe également à Madagascar, en altitude, des formations répondant à la définition du fourré, telle que nous l'envisageons ici. C'est la "brousse éricoïde" de Perrier de la Bathie (1921) et nous en reparlerons à propos de la végétation montagnarde.

Passons rapidement sur les fourrés secondaires. Ils sont désignés à Madagascar sous le nom de "savoka", précisé par un qualificatif floristique: savoka à bambous, à *Philippia*, etc.

Le fourré xérophiile du sud-ouest se trouve très souvent en contact avec la forêt dense sèche, et l'examen des zones de transition facilitera le choix des critères de différenciation. Il est bien évident que la limite entre ces deux formations ne sera pas aussi nettement tranchée qu'un contact forêt-savane, dû à l'action du feu. Elle est au contraire progressive, du moins lorsque des conditions édaphiques n'interviennent pas. Ceci découle du fait que le fourré ne représente en fait qu'une aggravation des caractères xérophytiques imposés à la forêt dense sèche par la sévérité du milieu. Mais ici encore, les conditions édaphiques jouent un rôle prépondérant: la frontière forêt-fourré ne peut être toujours superposée à une limite climatique. Un tracé d'isohyète, par exemple, pourrait représenter une séparation très approximative, valable seulement sur une carte à très grande échelle. Forêt et fourré pourront en réalité franchir largement cette ligne de démarcation théorique, la forêt pénétrant dans le domaine du fourré à la faveur de conditions édaphiques venant aggraver l'aridité climatique; et vice-versa dans le cas au contraire d'une compensation du climat par un sol particulièrement favorable. L'analyse du fourré à Didiéracées et *Euphorbia* va nous permettre de préciser les caractères à retenir.

Hauteur variable des espèces ligneuses

Elle s'échelonne entre les buissons bas de 1 à 2 mètres de haut et les petits arbres, de 3 à 4 mètres de haut le plus souvent, mais pouvant atteindre parfois 6 à 10 mètres.

Absence de stratification, et grande densité de la végétation

Du fait du caractère microphyllé, ou même aphyllé de beaucoup d'espèces, la lumière pénètre facilement toute l'épaisseur du fourré, ce qui restreint l'élagage naturel. Les ramifications basales persistent ainsi et continuent de se développer,

les branches sont profondément imbriquées à tous les niveaux, ce qui rend la circulation dans le fourré très difficile. La formation se présente finalement comme un mélange confus de végétaux de toutes tailles, sans stratification tranchée. Une strate arborée peut éventuellement dominer l'ensemble, mais elle sera toujours très discontinue. Seule une strate herbacée peut être nettement individualisée. Elle sera formée d'individus isolés ou de plages discontinues de certaines espèces. Cette discontinuité étant due, non à un défaut d'éclairement, mais à une aridité par trop limitante.

Formes biologiques extrêmement spécialisées

Le fourré se présente en fait comme une remarquable collection de formes biologiques. Presque toutes les espèces sont concernées et ces caractères impriment au fourré une physionomie très spéciale qui permet de le distinguer nettement de la forêt dense sèche. Les formes biologiques propres au fourré sont les suivantes:

- microphyllie, presque générale;
- aphyllie, fréquente, souvent accompagnée d'une certaine carnosité des rameaux;
- abondance des formes épineuses;
- reviviscence chez des espèces du tapis herbacé (Sélaginelles, *Xerophyta*, Fougères).¹

Mode de ramification

Ce caractère est avec la microphyllie, responsable pour une grande part de la physionomie du fourré. Nous avons fait état déjà du port buissonnant de la majorité des plantes ligneuses. En outre, un très grand nombre d'espèces du fourré sont caractérisées par une structure avec rameaux courts et rameaux longs. Les rameaux courts se développent rapidement sur les rameaux longs, à l'aisselle des feuilles qui sont précocement caduques. Les rameaux courts sont très réduits; ils se transforment fréquemment en épines. Ils peuvent porter un nombre de feuilles variable, groupées en bouquets denses. Du fait de l'extrême réduction des rameaux courts, ces feuilles paraissent souvent être portées directement sur les rameaux longs. Cette structure est au contraire très peu répandue dans la forêt dense sèche. Différents types physionomiques peuvent être reconnus.

¹Noter que ce phénomène de reviviscence n'est pas propre au fourré. Il est fréquent également dans la végétation des affleurements rocheux, où des conditions stationnelles très sévères jouent le même rôle que l'aridité climatique propre au fourré.

— *Haut fourré arboré*.¹

La strate arborée est très discontinue, pouvant exceptionnellement atteindre 8 à 10 mètres de haut. Elle peut comporter souvent des formes particulières telles que les Didiéracées. Cette strate supérieure domine une végétation buissonnante dense sans stratification nette (pl. V, VIa et b).

— *Haut fourré arbustif*.

Ce fourré possède une structure semblable à celle du type précédent, à l'exception de la strate arborée, qui fait défaut. La végétation est très dense, formée d'espèces arbustives de diverses tailles, imbriquées les unes dans les autres. Très souvent cependant la présence d'espèces appartenant à la famille des Didiéracées, à port plus ou moins cactiforme (*Didierea madagascariensis* et *D. trollii*, *Alluaudia procera*, *Alluaudia dumosa*), impriment à cette formation une physionomie très spéciale (pl. VIIa et b). Elle n'est pas sans rappeler celle des "caatinga" sud-américaines.² Certaines espèces de la famille des Fouquieriacées ressemblent également de façon frappante à certaines Didiéracées, de telle sorte que l'on peut retrouver dans les déserts du Sonora des paysages botaniques assez voisins de ceux du sud malgache. De même, des Euphorbes arbustives aphyllées, souvent abondantes (*Euphorbia stenoclada* par exemple), contribuent à donner au fourré malgache un aspect particulier.

— *Bas fourré arbustif*.

La structure de la végétation est analogue à celle décrite à propos du haut fourré arbustif. Mais la strate buissonnante unique est beaucoup plus basse, de 1 à 2 m de haut, et les Didiéracées (à l'exception d'*Alluaudia comosa* et d'*Alluaudia fiherenensis*) en sont le plus souvent absentes. Cette végétation est caractéristique des régions les plus arides et occupe généralement des pentes calcaires. Les différentes formes biologiques caractéristiques du fourré y sont particulièrement abondantes (pl. VIIIa).

Humbert (1965) a caractérisé le domaine phytogéographique du sud malgache par la présence du "fourré à Didiéracées et *Euphorbia*". La réalité est plus complexe et Perrier de la Bathie (1927) faisait déjà remarquer que des forêts identiques à celle de l'ouest (forêts dense sèches et forêts galeries) pouvaient se rencontrer sur les plateaux calcaires et par endroits au bord des rivières permanentes du sud; inversement, des îlots de fourré typique peuvent se trouver dans le Domaine de l'Ouest, à la faveur de conditions édaphiques particulières.

¹Humbert & Cours Darne (1964-1965) nomment "haut fourré" toutes les formes de fourré non dégradées et, pour le premier (1965), le "bois fourré", forme de dégradation de la forêt dense sèche "présente physionomiquement deux strates: une strate arborée discontinue dominant une strate buissonnante plus ou moins dense". Cette définition correspond parfaitement à notre définition physionomique du haut fourré arboré, mais avec une signification dynamique différente.

²"Le bush austro-malgache... présente de grandes analogies avec la Caatinga brésilienne dont un diagramme symbolique (technique de Dansereau) donnerait une répartition comparable des types biologiques et de leur volume respectif dans le paysage végétal; cependant les hauteurs relatives des divers éléments différeraient" (Aymonin, 1961).

D'autre part, toutes les formations végétales comportant dans leur flore des Euphorbes et des Didiéracées ne sont pas forcément du fourré, et il existe, pensons-nous, des "forêts denses sèches à Didiéracées". On peut y reconnaître une stratification nette et les Didiéracées font partie, avec d'autres essences, de la strate supérieure. Les formes microphylles et à rameaux courts que nous considérons comme caractéristiques du fourré y sont peu répandues. On peut citer comme exemple la forêt à *Didierea madagascariensis* et *Adansonia fony* des environs de Tuléar, et la forêt à *Alluaudia procera* et *A. ascendens* du bassin de Mandrare (pl. II).

Des faits semblables se retrouvent dans la végétation américaine et nous avons pu voir au Mexique, à côté de formations que nous pourrions qualifier de "fourré à succulentes", des forêts denses sèches à Cactacées dans lesquelles des espèces de cette famille participaient, comme les Didiéracées à Madagascar, à la constitution de la strate arborée supérieure.

Steppe et pseudosteppe

Le terme de steppe a été réservé par la réunion de Yangambi à des "formations herbeuses ouvertes, parfois mêlées de plantes ligneuses, généralement non parcourues par les feux. Graminées vivaces largement espacées, n'atteignant généralement pas 80 cm, à feuilles étroites, enroulées ou pliées, principalement basilaires. Plantes annuelles souvent abondantes entre les plantes vivaces".

Il s'agit, en Afrique, de formations propres aux régions arides, recevant des précipitations faibles, rassemblées au cours d'une très courte saison des pluies.

Notons cependant, pour préciser cette définition, que les Graminées annuelles (*Aristida*, *Cenchrus*) occupent souvent dans ces steppes une place importante et qu'elles sont fréquemment incendiées, au moins dans les parties climatiquement les plus humides de leur dition, où la densité du tapis graminéen permet la propagation du feu. La dominance des espèces graminéennes annuelles sur les vivaces pourrait d'ailleurs être une conséquence de la fréquence des incendies.

Avec Trochain (1958) l'un d'entre nous avait proposé par ailleurs le terme de "pseudosteppe" pour désigner un type de végétation particulier de la République du Congo (Brazzaville). Il s'agissait de formations mixtes, peu arbustives, à tapis herbacé bas et discontinu. Espèces dominantes graminéennes en majorité vivaces mais présentant les mêmes caractères morphologiques que celles de la steppe sahélienne. Cependant, le déterminisme de ces formations est d'ordre édaphique et non plus climatique, comme c'était le cas pour la steppe sahélienne. Ces formations se rencontrent en effet sous des climats de type subéquatorial, avec des pluies annuelles dépassant largement 1000 mm et réparties sur une durée d'au moins huit mois. Elles occupent soit des sols sableux, si profondément lessivés qu'ils en sont réduits pratiquement à leur squelette siliceux, soit des sols très compacts, sur lesquels l'eau ruisselle sans pénétrer, vite desséchés par l'évapotranspiration, et chimiquement très déficients.

Des conditions fort semblables à ces dernières se rencontrent sur les collines des hautes régions centrales de Madagascar ("tanety") et dans le domaine côtier

oriental. La végétation y est formée essentiellement d'un tapis discontinu de touffes vivaces d'*Aristida*, à feuilles basilaires, étroites, pliées longitudinalement. De telles formations ont une physionomie bien différente de celle des savanes typiques, caractérisée par une strate graminéenne beaucoup plus élevée, avec des espèces à feuilles rubanées, caulinaires. La phénologie de ces pseudosteppes est également différente: les Graminées y ont un cycle de développement beaucoup plus rapide et on observe fréquemment au cours de l'année la succession d'un certain nombre de phases de végétation, caractérisées chacune par le développement de quelques espèces différentes.

Malgré certaines similitudes physionomiques, ces formations sont donc très distinctes des steppes des régions arides, par le déterminisme écologique et la biologie des espèces en particulier. L'originalité de ce type de végétation nous semble devoir être soulignée par une appellation particulière et ce terme de "pseudo-steppe" nous paraît convenir parfaitement (pl. VIIIb).

La végétation d'altitude

Elle n'a pas été étudiée avec beaucoup de précision à Yangambi bien que certains des grands massifs montagneux africains soient à cet égard d'une richesse remarquable. La réunion de Yangambi a défini une "forêt dense humide de montagne" et une "forêt dense sèche de montagne", simples variantes altitudinales de la "forêt dense humide" et de la "forêt dense sèche" de basse altitude, et une "prairie altimontaine". Celle-ci, sur les montagnes d'Afrique occidentale (Nimba, Mt Cameroun), succède directement à la forêt dense. La limite entre ces deux formations est trop brutale pour être entièrement naturelle et la prairie doit sans doute résulter de la destruction par les feux de formations ligneuses aujourd'hui disparues, ou occuper des coulées de laves trop jeunes pour avoir pu être déjà colonisées par une végétation forestière. Elle peut aussi correspondre à des sols minces, incapables de porter de la forêt. La "forêt de bambous" nous paraît devoir être considérée comme un type floristique spécial du fourré de montagne dont nous parlerons plus loin.

A Madagascar, la végétation d'altitude est localisée à la région orientale, la plus humide, et à l'exception du flanc ouest de l'Andohahela, par ailleurs très dégradé, il n'existe pas de massifs élevés dans les Domaines les plus secs. Par contre, on peut observer dans les régions les plus humides une remarquable succession d'étages de végétation. Malgré d'importantes différences floristiques d'un massif à l'autre, chacun de ces étages est parfaitement caractérisé par une physionomie très spéciale résultant chaque fois d'un assemblage déterminé de certaines formes biologiques, et chacun constitue un type de végétation bien distinct.

Des comparaisons effectuées par Humbert (1928) entre la végétation malgache et celle des grands massifs de l'Afrique orientale font d'ailleurs ressortir de remarquables analogies. Si les étages supérieurs de la végétation des montagnes africaines manquent à Madagascar, on n'en retrouve pas moins à plus basse altitude, dans les deux cas, des formations végétales physionomiquement et biologiquement semblables et il nous paraît possible de caractériser, à partir d'exemple malgache, diffé-

rents types de végétation altitudinale: "forêt dense humide de montagne", "forêt dense sclérophylle de montagne", "fourré éricoïde de montagne". La "forêt de bambous" et la "prairie altimontaine" existent également à Madagascar, et les définitions données à Yangambi sont satisfaisantes.

La "forêt dense humide de montagne" correspond à ce que Perrier de la Bathie (1921) avait appelé à Madagascar la "forêt à sous-bois herbacé", localisée le plus souvent entre 800 et 2000 mètres. Pour Humbert (1965), elle est une "forêt dense ombrophile" de moyenne altitude. Elle est caractérisée par une strate supérieure dense culminant vers 25 m de haut. Le feuillage des arbres est marqué déjà par une certaine tendance à la sclérophyllie. Ils ont un port tourmenté et souvent ramifié assez bas, de telle sorte que les strates arborescentes et arbustives inférieures seront réduites. La strate herbacée sera par contre relativement dense avec une grande abondance de fougères et d'espèces à larges feuilles (Acanthacées, Labiées, Balsaminacées, etc.). Mais l'élément physionomique le plus marquant est représenté par la végétation épiphytique, mousses et lichens surtout, qui entourent les végétaux ligneux d'un manchon pratiquement continu. Abondance également de fougères, d'Orchidées, de Pipéracées, etc. Tous ces caractères vont en s'accroissant avec l'altitude et varient avec l'exposition de telle sorte que la physionomie de cette forêt est assez changeante (pl. IXa).

La "forêt dense sclérophylle de montagne" correspond, elle, à la "sylvie à lichens" de Perrier de la Bathie (1921). Elle remplace la forêt à sous-bois herbacé lorsque la qualité des sols et l'accentuation des caractères climatiques montagnards (abaissement de la température, vent, variation de l'humidité) ne permettent plus l'existence de cette dernière. Cette forêt comporte une strate supérieure d'une dizaine de mètres de haut, d'arbres très ramifiés, à feuilles de petite taille, fortement sclérophylles. La strate moyenne arbustive est clairsemée et comporte beaucoup de Composées et d'Ericacées. Lichens et mousses enfin jouent un rôle considérable, en épiphytes (Usnées sur les hautes branches, manchons de mousses et de lichens foliacés plus bas), et sur le sol où ces végétaux arrivent à former une strate parfois continue, pouvant atteindre plusieurs décimètres de haut (pl. IXb).

Les plus hautes parties des massifs montagneux malgaches peuvent être occupées par un "fourré de montagne" qui avait été désigné par Perrier de la Bathie (1921) sous le nom de "brousse éricoïde". Cette formation correspond exactement au "fourré" défini à Yangambi, et Humbert (1927) précise: "arbustes très rameux, à feuilles plus ou moins coriaces, généralement petites ou très petites, les ports myrtoïdes, éricoïdes et cupressoïdes sont les plus fréquents". Cette végétation buissonnante ne dépasse guère 6 m de haut et la microphyllie, qui en constitue le trait biologique le plus remarquable, se rencontre outre chez les Ericacées, dans de très nombreuses familles chez lesquelles ce type morphologique est normalement peu répandu (Composées, Rubiacées, par exemple). Les espèces herbacées sont peu nombreuses; les mousses et les lichens sont encore abondants, en épiphytes, et sur le sol.

Les limites altitudinales de ces diverses formations sont relativement variables. En effet, tout ce que nous avons dit de la délimitation de la forêt dense sèche et du fourré xérophile reste ici parfaitement valable. Les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques jouent chacun leur rôle dans la différenciation des types de végétation; la forêt dense, la forêt sclérophylle peuvent s'élever très haut sur des sols profonds, dans des stations abritées. Le fourré par contre pourra seul être capable de coloniser à plus basse altitude certains lithosols, ou des stations très exposées.

Perrier de la Bathie (1921) puis Humbert (1963) décrivent également dans la végétation d'altitude malgache une "pelouse à xérophytes", formation rupicole renfermant de nombreux types d'adaptation à ce milieu particulier. Ces adaptations sont très nombreuses et peuvent concerner aussi bien le système racinaire que les parties aériennes (sclérophylle, microphyllie, carnosité, etc.). Les formes reviviscentes sont également fréquentes. Il ne s'agit pas, en réalité, d'une formation d'altitude, mais d'une formation édaphique que l'on rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'aux plus hautes altitudes, chaque fois que l'on se trouve en présence d'affleurement rocheux de quelque importance. La flore sera évidemment très variable en fonction des conditions climatiques locales, de l'altitude, de la nature de la roche. La pelouse montagnarde à xérophytes sera en particulier caractérisée par une grande abondance de mousses et de lichens et un appauvrissement général de la flore. De plus, le terme de "pelouse" nous paraît mal choisi pour caractériser une telle formation où les chaméphytes plus ou moins ligneux sont beaucoup plus nombreux que les espèces herbacées. Le spectre biologique étant finalement très variable selon les stations, il nous semble plus logique de parler à ce propos de "végétation rupicole" en y adjoignant un qualificatif d'ordre biologique ou systématique, variable selon les cas considérés (pl. X).

Conclusions

En se basant sur des exemples choisis dans la végétation malgache et à la suite de comparaisons avec l'Afrique, nous avons cherché à préciser certaines des définitions adoptées par la réunion de Yangambi, et nous avons été amenés à en proposer d'autres. Ces définitions seraient les suivantes:

Forêt dense humide de montagne

La définition donnée à Yangambi mérite d'être complétée: "Même définition que la forêt dense humide de basse et moyenne altitude, mais différente par la taille plus basse, le port des arbres et d'autres caractères", parmi lesquels nous insisterons sur:

- le caractère relativement sclérophylle du feuillage des arbres de la strate supérieure;
- l'abondance de la végétation épiphytique et des mousses en particulier;
- l'existence d'une strate inférieure dense à base de fougères et d'espèces à feuilles larges et sans aucun caractère de sclérophylle.

Exemple: la "forêt à sous-bois herbacé", entre 800 et 1800-2000 m d'altitude (pl. IXa).

Forêt dense sclérophylle

Il s'agit d'un peuplement fermé, comportant une strate supérieure continue d'une dizaine de mètres de haut, à feuillage en majorité persistant et sclérophylle, une strate moyenne buissonnante lâche d'espèces présentant des caractères foliaires analogues, ou plus nettement microphylls, et une strate inférieure discontinue.

Forêt dense sclérophylle de moyenne altitude

Strate inférieure à base de Graminées et d'espèces suffrutescentes. Les épiphytes sont assez abondants. Exemple: forêt des pentes occidentales à *Uapaca bojeri* et Chlénacées (pl. IIIb).

Forêt dense sclérophylle de montagne

Cette forêt diffère de la précédente par l'abondance des lichens et des mousses, aussi bien dans la végétation épiphytique que sur le sol. Exemple: la "sylvie à lichens" (pl. IXb).

Fourré

La définition générale donnée à Yangambi doit être modifiée de la façon suivante: "Type de végétation arbustif fermé, unistrate ou avec une strate arborée très discontinue, généralement peu pénétrable, souvent morcelé, à tapis herbacé absent ou discontinu". Plusieurs types sont à distinguer.

Fourré secondaire

Ce fourré correspond à un faciès de dégradation de différents types de forêts denses; la physionomie peut être précisée grâce à un qualificatif d'ordre systématique. Exemples: "savoka" à *Philippia* et *Helichrysum*, à *Ravenala*, à Bambous, etc.

Fourré climacique

Il faut ajouter à la définition générale: formation végétale climacique liée à des conditions écologiques telles que l'existence d'une forêt dense n'est plus possible. Ces conditions se traduisent par l'apparition de types biologiques spécialisés.

a) *Fourré climacique xérophile*

Ce fourré est caractérisé par la microphyllie de la plupart des espèces; la fréquence des formes aphylls, crassulescentes et épineuses; le mode de ramification, comportant souvent des rameaux courts; et la reviviscence de certaines espèces du tapis herbacé. Exemple: le fourré du sud à Didiéracées et *Euphorbia*.

Différents types peuvent être reconnus.

- Le *haut fourré arboré*, avec une strate arborée discontinue pouvant exceptionnellement atteindre 8 à 10 m de haut domine une végétation buissonnante non stratifiée dépassant 2 m de haut. Exemples: fourré à *Euphorbia stenoclada*, fourré à *Alluaudia procera*, fourré à *Adansonia fony* et *Alluaudia montagnaci* (pl. V, VIa et b).
- Le *haut fourré arbustif* possède les mêmes caractères que le précédent, mais sans la strate arborée qui fait défaut. Exemples: fourré à *Alluaudia comosa*, fourré à *A. dumosa* (pl. VIIa et b).
- Le *bas fourré arbustif* est caractérisé par une strate arbustive unique de un à deux mètres de haut, souvent discontinue du fait de conditions édaphiques particulièrement sévères. Exemples: fourré à *Commiphora monstrosa* et *Euphorbia leucodendron* (pl. VIIIa).

b) *Fourré climacique de montagne*

Les caractéristiques de ce fourré sont le port éricoïde, myrtoïde ou cupressoïde de la plupart des espèces et l'importance de la flore lichénique et muscinale. Exemple: la "brousse éricoïde".

On pourrait comme ci-dessus, y distinguer plusieurs types physionomiques.

Pseudosteppe

Formation herbeuse ouverte, avec éventuellement une strate arbustive très clairsemée. Tapis formé essentiellement de touffes de Graminées vivaces à feuilles basales étroites et enroulées. Type de végétation non climacique sur sols très dégradés, et sous climat tropical humide ou semi-humide. Exemple: pseudosteppe à *Aristida rufescens* des "tanety" des hauts plateaux (pl. VIIIb).

Forêt claire

Forme dégradée de la forêt dense sèche ou de la forêt dense sclérophylle. Seules persistent quelques essences forestières sous la forme d'une strate arborée très clairsemée, qui domine un tapis presque continu de Graminées de savanes avec encore de rares éléments arbustifs du sous-bois. Exemple: les "bois de tapia" des pentes occidentales du Domaine du Centre (pl. IVa).

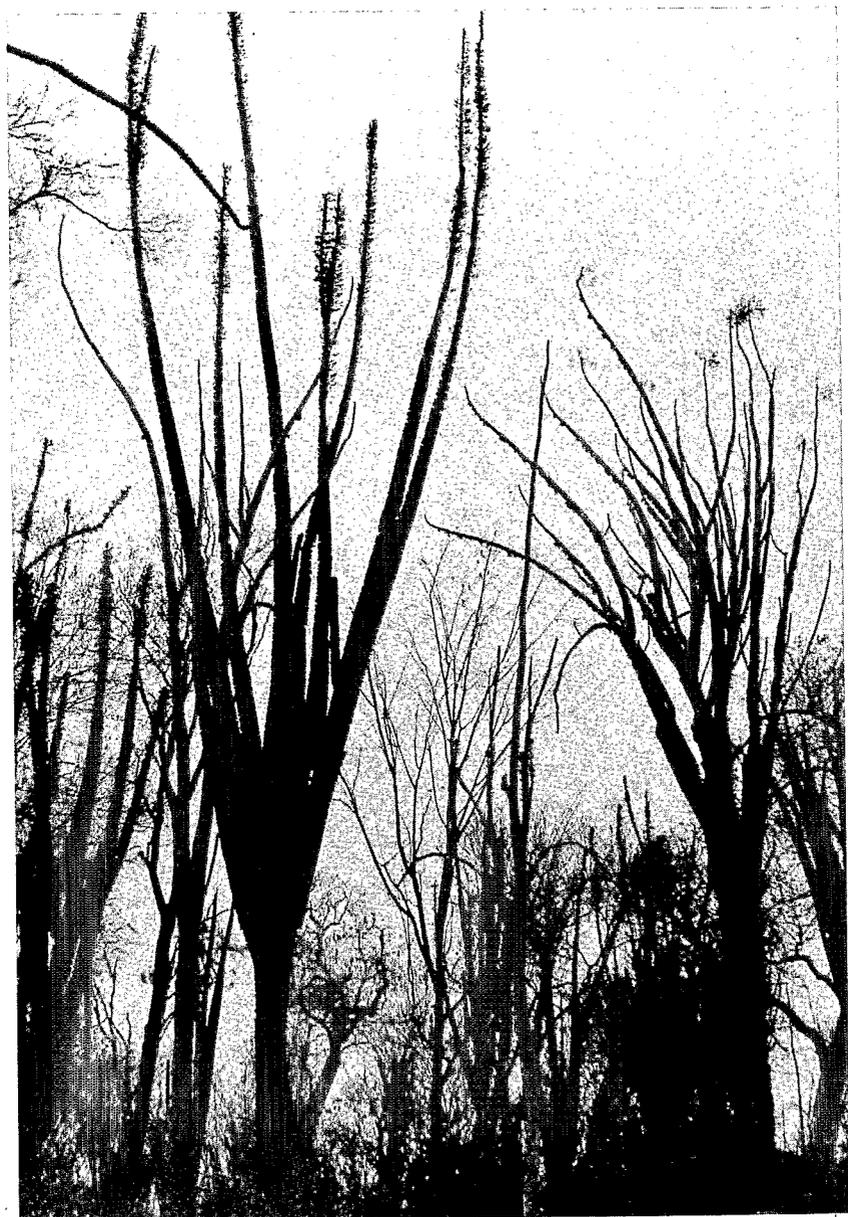
Nous avons fait largement appel finalement, en plus des critères purement physionomiques déjà utilisés, à des arguments tirés de l'examen du dynamisme de ces formations et de la forme biologique des espèces qu'elles renferment. Nous espérons avoir ainsi donné à ces définitions une portée plus générale, les rendant applicables à des territoires autres que ceux dans lesquels ont été choisis les exemples cités.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

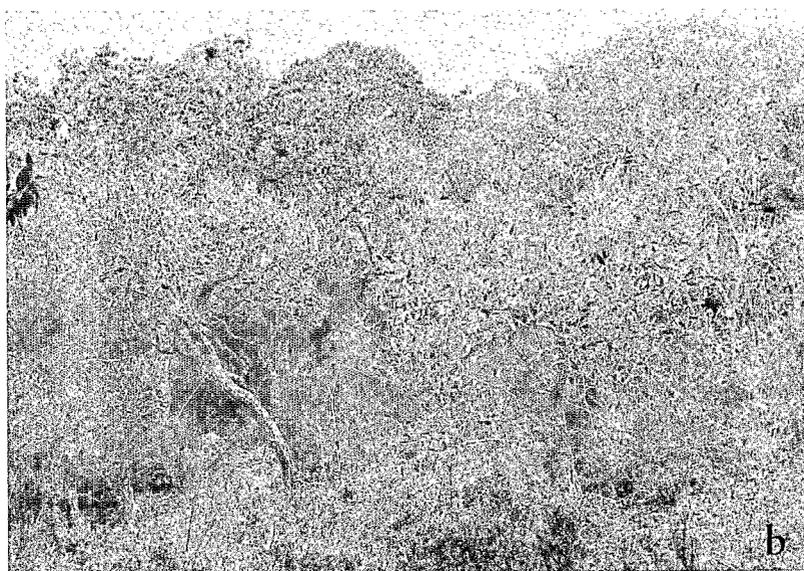
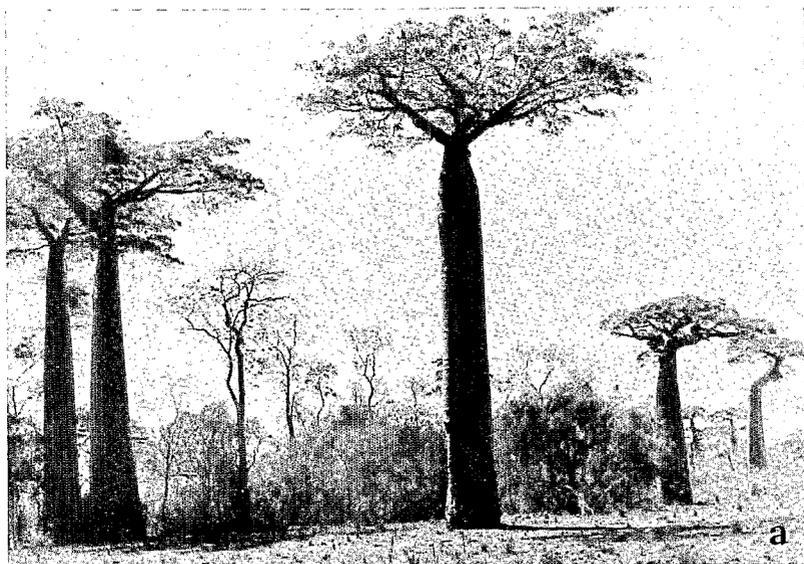
- Aubréville, A. (1957) Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois Forêts Trop.* 51: 23-27.
- Aymonin, G. (1961) Un problème phytogéographique et biologique: "La végétation canaque". *Année Biol.* 37: 393-411.
- Boughey, A. S. (1957) The physionomic delimitation of West African Vegetation types. *J. W. African Sci. Assoc.* 3: 148-165.
- Humbert, H. (1928) Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.* 2: 195-220.
- (1965) Description des types de végétation in Humbert, H. & Cours Darne, G., Notice de la carte, Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry* 6: 46-78.
- & G. Cours Darne (1964-1965) Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1.000.000; Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry.*
- Monod, Th. (1963) Après Yangambi (1956): Notes de phytogéographie africaine. *Bull. Inst. Franç. Afrique Noire*, sér. A, 25: 594-655.
- Perrier de la Bathie, H. (1921) La végétation malgache. *Ann. Inst. Bot.-Géol. Colon. Marseille*, sér. 3, 9: 268 pp.
- Trochain, J.-L. (1957) Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Etudes Centrafr.* 13-14: 55-94.



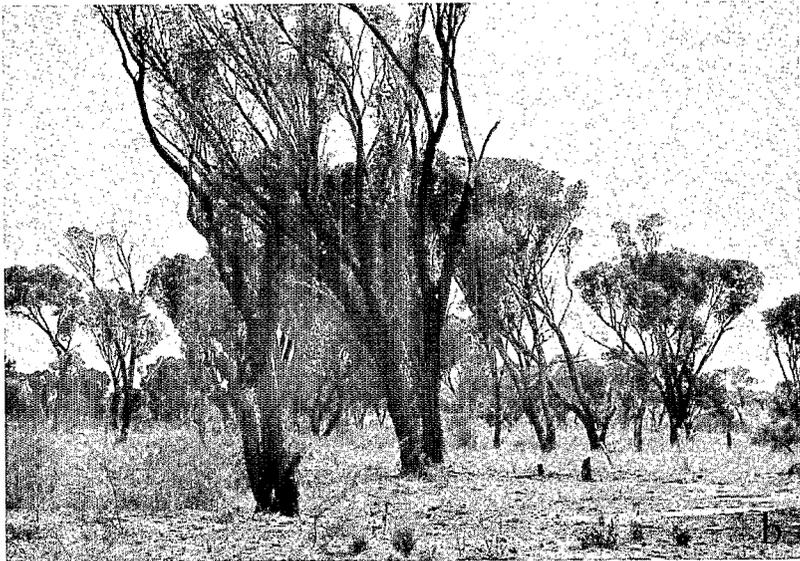
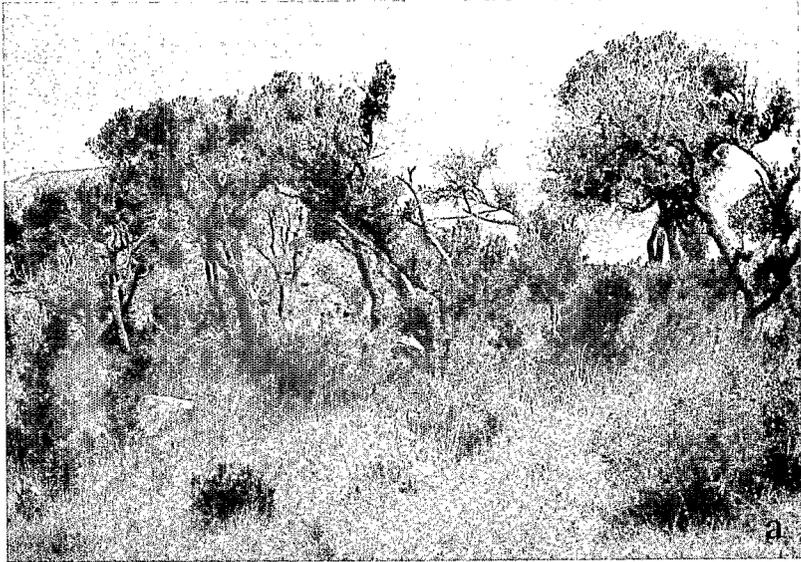
Forêt dense sèche. Région du sud-ouest, sur sols calcaires; aspect de saison sèche.



Forêt dense sèche à *Alluaudia procera* et *A. ascendens*. Région du sud-ouest, vallée du Mandrare.



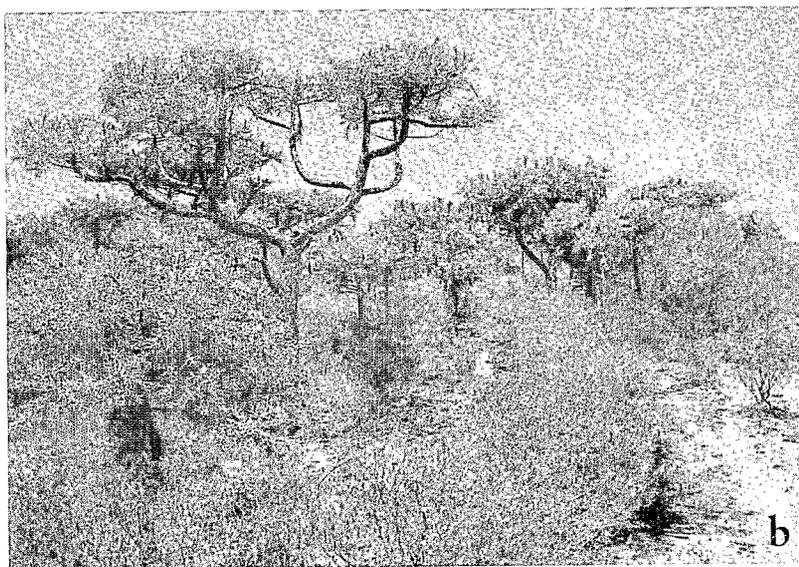
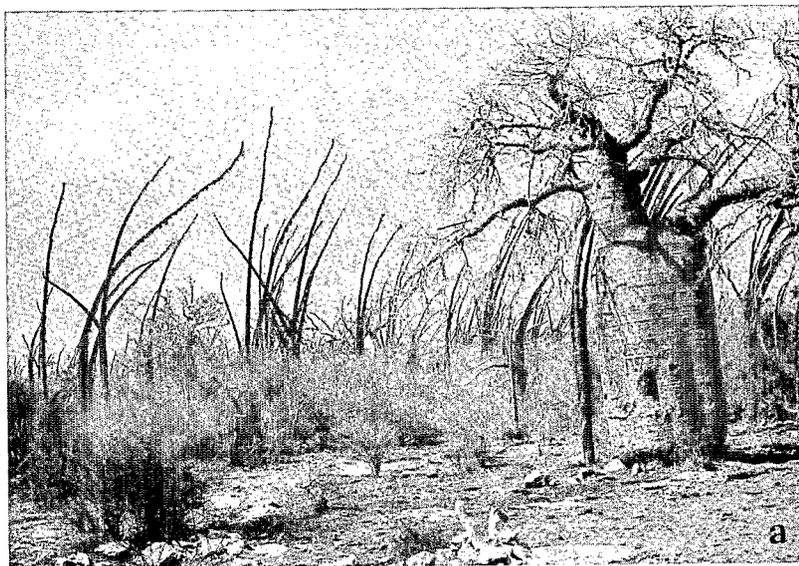
- a, forêt dense sèche à *Adansonia grandidieri*. Sols sableux, région de l'ouest, environs de Morondava.
- b, forêt dense sclérophylle de moyenne altitude. *Uapaca bojeri* et Chlaenacées. Environs d'Ambatofinandrahana, 1400 m d'altitude environ.



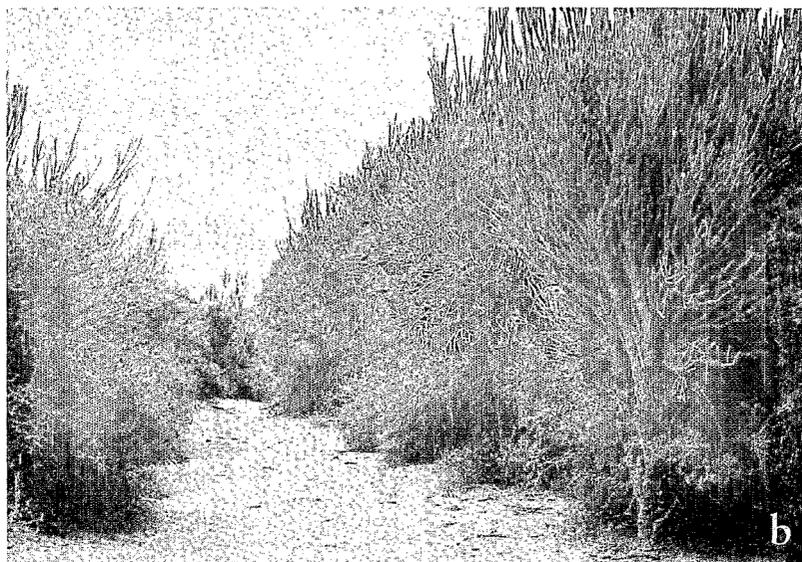
a, forêt claire à *Uapaca bojeri* (bois de tapia). Environs d'Antsirabe, 1500 m d'altitude environ.
b, forêt claire à *Asteropeia densiflora*. Bordure du massif de l'Isalo, 1000 m d'altitude environ.



Haut fourré arboré à *Alluaudia procera*. Région du sud-ouest, environs d'Ampanihy.

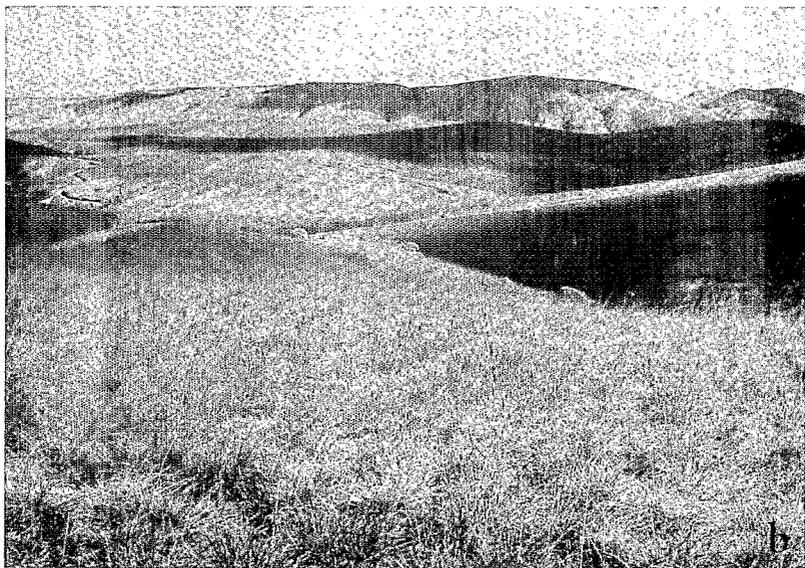


a, haut fourré arboré à *Alluaudia montagnaci* et *Adansonia fony*. Région du sud-ouest, environs d'Itampolo, plateau calcaire Mahafaly.
b, haut fourré arboré à *Euphorbia stenoclada* (strate arbustive très dégradée). Région du sud-ouest, environs de Tuléar, sables dunaires calcaires.



a, haut fourré arbustif à *Alluaudia comosa*. Région du sud-ouest, environs de Tuléar, sur collines calcaires.

b, haut fourré arbustif à *Alluaudia dumosa*. Région du sud, environs de Lavanono, sur sols sableux.



- a, bas fourré arbustif à *Commiphora monstruosa* et *Euphorbia leucodendron*. Région du sud-ouest, environs d'Itampolo, sur collines calcaires.
- b, pseudosteppe à *Aristida rufescens*. Pentes occidentales des régions centrales, à l'ouest d'Ambatofinandrahana.



- a, forêt dense humide de montagne (forêt à sous-bois herbacé). Anjavidilava, massif satellite de l'Andringitra, vers 1650 m d'altitude.
- b, forêt dense sclérophylle de montagne (sylvie à lichens). Restes dégradés de la forêt à *Agauria salicifolia*, massif de l'Andringitra, vers 2000 m d'altitude.



Végétation rupicole (pelouse à xérophytes) à *Eriospora*, *Aloe*, *Euphorbia*, *Kalanchoë*, *Pachypodium*, etc. Sur dômes granitiques, aux environs d'Ambalavao, vers 1200 m d'altitude.