

LES TYPES MORPHOLOGIQUES ET BIOMORPHOLOGIQUES
 DES ESPECES GRAMINOIDES
 DANS LES FORMATIONS HERBEUSES TROPICALES (1)

par

H[?] DESCOINGS
 B.

S O M M A I R E

A côté des classiques types biologiques sont décrits pour les plantes graminoides, principalement graminées et cypéracées, des "types morphologiques" fondés sur la structure morphologique et sur les modalités de la ramification. Les quatre types de base, cespiteux, gazonnant, rhizomateux, uniculmaire, peuvent montrer chacun deux sous-types, basiphyllé et cauliphyllé, et diverses variantes. Les combinaisons entre types biologiques et types morphologiques donnent des "types biomorphologiques". Ces différentes sortes de "types" constituent sur les plans biologique, morphologique et écologique des caractéristiques intéressantes dans l'étude de la structure des formations herbeuses tropicales.

S U M M A R Y

Beside the classical biological types, some "morphological types" founded on the morphological structure and on the means of ramification are being described for the graminoids plants, mainly gramineae and cyperaceae. The four basic types (cespiteux, gazonnant, rhizomateux, uniculmaire) may show each two under-types, basiphyllé and cauliphyllé, and several variants. The combination between biological and morphological types result in "biomorphological types". These different kinds of "types" constitute, on the biological, morphological and ecological level, interesting characteristics for the study of the structure of the tropical grassland formations.

Depuis quelques années, nous avons entrepris une approche des formations herbeuses tropicales (savanes, steppes, etc.) sous l'angle particulier de la structure de la végétation. Dans une première note nous avons exposé une méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation (Descoings 1971), puis dans différents autres articles nous avons essayé d'approfondir la question tout en donnant une série d'exemple d'application du système proposé (Descoings 1973, 1974, etc.).

L'analyse de la structure de toute végétation fait intervenir un certain nombre de caractéristiques et de paramètres dont l'observateur note ou évalue la présence et les valeurs. Les types biologiques de Raunkiaer constituent l'une des

(1) Le présent travail entre dans le cadre d'une thèse de doctorat d'Etat enregistrée au Centre de documentation du CNRS sous le n° 5159.

22 MARS 1976

U. N. S. I. C. M.

Collection de Référence

n° 0-8057 Bot.

caractéristiques très intéressantes de la végétation. Et sur les plantes tropicales l'utilisation de ces types ne posent pas de problèmes spéciaux, une fois précisée pour les climats tropicaux la notion de période défavorable (Lebrun 1947).

Les formations herbeuses tropicales sont composées presque uniquement ou pour la plus grande part de plantes qualifiées de "graminoïdes" et qui appartiennent essentiellement aux graminées et aux cypéracées.

Ces espèces graminoïdes peuvent pratiquement présenter tous les types biologiques de base : phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, cryptophytes, thérophytes, et se rencontrent sous les formes d'une bonne partie des variantes distinguées jusqu'ici. Quelques types demeurent cependant de loin les plus répandus : thérophytes, hémicryptophytes cespiteux, géophytes stolonifères.

A l'intérieur de ces types biologiques classiques, Jacques-Félix dans son remarquable ouvrage sur les graminées d'Afrique tropicale (1962) décrit pour les plantes de cette famille, ce qu'il dénomme des types morpho-biologiques, basés sur la morphologie générale et sur les modalités de la ramification.

Il sépare ainsi parmi les thérophytes, des graminées uniculmaires et des pluriculmaires, avec un type prostré radicaire. Pour les espèces vivaces, il distingue les chaméphytes cespiteux, les hémicryptophytes qui comptent le type cespiteux, le type gazonnant, les types stolonifère et genouillé, les géophytes répartis en type rhizomateux gazonnant, type cespiteux enterré et type rhizomateux profond. Les phanérophytes et les hydrophytes ne font pas l'objet de types morpho-biologiques particuliers.

Dans la recherche d'éléments intrinsèques pour l'analyse de la structure de la végétation des formations herbeuses, nous avons été amené à reprendre l'idée de Jacques-Félix et à la pousser plus loin. A partir des mêmes fondements morphologiques, nous avons essayé de décrire pour les plantes graminoïdes des "types morphologiques" nettement distincts des types biologiques de Raunkiaer.

Puis, en établissant les combinaisons entre types morphologiques et types biologiques, nous obtenons un nombre important de "types bio-morphologiques" qui, pour les plantes considérées, traduisent d'une façon synthétique un ensemble de caractéristiques biologiques et morphologiques.

1 - CARACTERES DES TYPES MORPHOLOGIQUES.

Dans son ouvrage cité plus haut, Jacques-Félix (1962) a largement décrit et défini pour les graminées, les modes de ramifications, de tallage, de multiplication, la position des innovations, les modèles principaux rencontrés, les variantes et les combinaisons possibles. Il n'est donc pas question de reprendre tous ces points ici. Remarquons simplement que cette analyse peut s'étendre sans difficulté à toutes les plantes graminoïdes autres que les graminées, c'est-à-dire principalement les cypéracées. Avec cette précision que celles-ci, parfois, montrent une prédilection pour certaines modalités plutôt moins fréquentes chez les graminées et inversement d'ailleurs.

Les éléments morphologiques essentiels que nous avons retenus pour définir les types morphologiques ressortissent à quatre caractères principaux : le nombre et la disposition des axes, les modes de ramification de ces axes, la répartition du feuillage, le mode d'occupation de la surface du sol.

Il est évident que la combinaison des divers caractères observables permettrait théoriquement la description d'un grand nombre de types morphologiques d'importance et d'intérêt divers. Mais notre but étant d'obtenir une expression synthétique de la morphologie utilisable couramment dans une méthode pratique

d'analyse structurale, nous n'avons défini qu'un petit nombre de "types morphologiques" schématiques. Toutefois la présence de sous-types et de variantes donne une souplesse dont il est possible d'user plus ou moins largement selon les cas.

Avant d'examiner en détail ces types, indiquons que nous distinguons 4 types morphologiques de base : le type cespiteux, le type gazonnant, le type rhizomateux, le type uniculmaire. Chacun de ces types peut théoriquement posséder deux sous-types : basiphyllé et cauliphyllé et, en plus encore, des variantes dont le nombre n'est pas limité.

Type cespiteux (sigle C)

Les plantes de ce type sont toujours pluriculmaires, c'est-à-dire comptent toujours plus d'un seul chaume florifère. Elles sont même très souvent multiculmaires avec un grand nombre de tiges aériennes et de chaumes florifères, qui atteignent parfois un fort développement, de plusieurs mètres de hauteur. La ramification est sympodiale et les bourgeons géotropes négatifs sont intravaginaux, demeurant avant leur développement à l'intérieur de la gaine axillante.

Dans ce type de plante la ramification de l'axe initial se fait intensément sur les noeuds inférieurs et les axes subordonnés, à leur tour, se ramifient abondamment. Ce processus aboutit à la formation d'une touffe très dense dont les entre-noeuds inférieurs sont très courts. Les racines nombreuses émises par tous ces noeuds enterrés ou situés près de la surface du sol donnent un système racinaire fasciculé. L'ensemble constitue la touffe-tallée caractéristique des espèces cespiteuses. L'occupation au niveau de la surface du sol est dense à très dense, représentée par un grand nombre de points très rapprochés (planche II fig. 1).

Parmi les espèces cespiteuses Jacques-Félix distingue deux variantes importantes que nous reprenons en les précisant.

Dans un premier cas, type tallé de Jacques-Félix, la ramification végétative reste exclusivement basale. Elle s'opère au début de la croissance de la plante et intéresse les tout premiers noeuds ; et, comme les entre-noeuds de ceux-ci sont très courts, tous les axes aériens paraissent partir d'un même niveau, celui du plateau de tallage. La ramification cesse au moment où se fait sentir l'action des initiations florales et la montée des chaumes s'effectue à peu près simultanément sur l'ensemble de la touffe.

Ces chaumes ne sont pas ramifiés, et, dans beaucoup d'espèces, ils ne portent que peu ou pas de feuilles ou des feuilles peu développées. Ceci permet, au moment du plein développement de la plante de différencier une sous-strate florifère supérieure composée de l'ensemble des chaumes florifères et une sous-strate végétative inférieure constituée de l'ensemble des axes feuillés demeurés très courts et des touffes de feuilles de la base des chaumes. Cette disposition caractérise ce que nous avons appelé le sous-type "cespiteux basiphyllé" (sigle Cb) (planche I fig. 3). De nombreuses graminées entrent dans cette catégorie, en particulier des *Loudetia*, *Andropogon*, *Ctenium*, *Trachypogon*, *Panicum*, etc, ainsi que des cyperacées, *Fimbristylis*, *Bulbostylis*, etc.

Le second cas considéré par Jacques-Félix et qualifié par lui de type ramifié, est moins homogène que le précédent parce qu'il intéresse une modalité susceptible de nombreuses variantes. Ici apparaît une ramification végétative aérienne. Il y a toujours une importante ramification à la base et la formation d'un plateau de tallage caractéristique, mais les stades de développement sont moins nettement tranchés. Les premiers chaumes florifères se développent cependant que la ramification continue. Les entrenoeuds sont souvent plus allongés et certains noeuds situés nettement au dessus du sol portent des racines échasses.

Enfin la ramification se poursuit sur les noeuds moyens des chaumes jusqu'au niveau des inflorescences. De ce fait la maturité se trouve échelonnée.

Dans les plantes de ce type il n'est plus possible de séparer distinctement comme précédemment une sous-strate végétative et une sous-strate florifère, d'autant plus que bien souvent les tiges ramifiées portent un feuillage plus ou moins abondant. C'est ce qui nous amène à qualifier ce sous-type de "cespiteux cauliphylle" (sigle Cc) (planche I fig.1). La plupart des *Hyparrhenia*, des *Penisetum* correspondent à ce type cespiteux cauliphylle.

Il apparaît immédiatement comme moins homogène que le précédent. Les niveaux des ramifications aériennes, leur nombre, leur importance relative déterminent des aspects un peu différents selon les modalités et qui peuvent parfois même entraîner un risque de confusion avec le sous-type basiphylle. Il convient alors de ne retenir comme basiphylles que des formes assez pures et nettes dans lesquelles les deux sous-strates végétative et florifère sont bien distinctes et les chaumes peu ou non feuillés. Mais les cas litigieux restent cependant plutôt rares.

Type gazonnant (sigle G)

Dans ce type morphologique nous avons regroupé plusieurs des types morpho-biologiques de Jacques-Felix : type prostré radican, type gazonnant, type stolonifère, type rhizomateux gazonnant. Ces divers types, en effet, s'adressent à des types biologiques différents, mais ne recouvrent pratiquement qu'une seule forme majeure.

Dans notre type morphologique *gazonnant* se retrouvent des plantes annuelles et des plantes vivaces. Les tiges sont prostrées, couchées sur le sol, plus ou moins rampantes et traçantes et ceci constitue la caractéristique la plus visible. Les premiers entre-noeuds sont relativement allongés, tandis que les noeuds d'où partent des ramifications émettent des racines. Seuls les derniers entre-noeuds sous les inflorescences se redressent en donnant des tiges aériennes généralement courtes. Au total, à la place du plateau de tallage des cespiteuses, on trouve une touffe étalée, large et surtout lâche.

L'occupation au niveau de la surface du sol est lâche, diffuse, représenté par un nombre plus ou moins élevé de points diversement distants et non serrés, comme dans le cas des cespiteuses (planche II, fig. 2).

Le plus généralement dans ce type G, il est difficile de distinguer dans l'appareil aérien une sous-strate végétative et une sous-strate florifère. Les chaumes florifères sont souvent obliques, courts et la floraison semble plutôt simultanée. D'autre part, le nombre de ces chaumes paraît relativement peu élevé par pied, la plupart du temps. Il existe cependant des cas où la disposition du feuillage permet une nette distinction des sous-types basiphylle et cauliphylle, (planche I, fig. 5, 6). Plusieurs genres fournissent des plantes du type G, *Digitaria*, *Cynodon*, *Paspalum* parmi les graminées. Par contre, le sous-type Gc semble peu fréquent, représenté cependant par quelques espèces des formations herbeuses aquatiques, comme *Leersia hexandra*.

La variante stolonifère paraît souvent corrélative aux caractères généraux de ce type G. Lorsque les tiges couchées au lieu de se redresser à leur extrémité après quelques noeuds poursuivent une croissance rectiligne, la plante devient stolonifère.

Type rhizomateux (sigle R)

Jacques-Félix a décrit un type morpho-biologique de géophyte qu'il qua-

lifie de rhizomateux profond. Une telle forme est intéressante à divers points de vue et nous a paru correspondre à un type morphologique bien caractérisé, dont nous avons cependant élargi l'acception.

Ici, le système caulinaire souterrain prend une importance relative considérable grâce à un ensemble d'axes hypogés (rhizomes) plus ou moins profonds, émettant au-dessus du sol des axes aériens florifères. Ceux-ci en nombre et densité variables occupent parfois le terrain d'une façon intense mais ne présentent jamais les aspects gazonnants ou cespiteux caractéristiques des types précédents.

Dans certains cas, les axes hypogés sont assez grêles et, partant de la base d'un axe aérien ou d'une petite touffe, c'est-à-dire à peu près à la surface du sol, s'enfoncent plus ou moins profondément. Ils resurgissent plus loin, à des distances variables pour donner une nouvelle partie aérienne, touffe ou simple chaume florifère. Les cypéracées montrent volontiers cet aspect (planche I fig. 9). Dans d'autres cas, les axes hypogés sont de forts rhizomes profonds n'apparaissant jamais à la surface du sol, mais émettant régulièrement des axes géotropes négatifs qui donnent au-dessus du sol des touffes ou des chaumes florifères. L'*Imperata cylindrica* constitue le meilleur exemple de cette morphologie, mais les cypéracées (*Scleria*) l'adoptent également (planche I, fig. 7, 8).

Dans ce type rhizomateux, l'occupation au niveau de la surface du sol est encore moins dense que pour le type gazonnant et parfois même très lâche. Dans beaucoup de cas, on se trouve en présence d'une occupation que l'on peut qualifier de linéaire, les axes aériens visibles paraissant comme alignés selon une seule droite, ou de linéaire irrégulière lorsque la droite principale se complique de diverticules latéraux constitués également d'alignements (planche II fig. 3).

Comme dans les deux types précédents, nous pouvons avoir les sous-types basiphyllé et cauliphyllé et des variantes.

Type uniculmaire (sigle U)

Après avoir séparé sans difficultés les types morphologiques C, G, R, il demeure une série de plantes qui, si elles se distinguent bien des types précédents ne constituent pas un groupe très homogène.

Dans ce groupe se retrouve ce que Jacques-Félix a décrit^o comme : graminées uniculmaires de type à rosette et de types éphémères et appauvris, hydrophytes nageants, hydrophytes thérophytes (pro parte).

Toutes ces plantes représentent des formes de graminées et de cypéracées soit très communes soit au contraire peu répandues, et qui bien souvent montrent entre elles des termes de passage variés. Leur principale caractéristique commune est une simplification de l'appareil végétatif, qui se trouve réduit à un seul ou à quelques axes non ou peu ramifiés.

Les formes uniculmaires sont les plus simples de toutes, elles ne comportent qu'un axe unique terminé par l'inflorescence. Mais deux modalités sont possibles :

- la plantule donne rapidement quelques noeuds très rapprochés avec la formation d'une petite touffe de feuilles basales au ras du sol, aucun bourgeon latéral ne se développe, le chaume florifère reste simple et nu ; c'est le type rosette de Jacques-Félix ;

- il n'y a pas de touffe de feuilles basales, l'axe aérien dressé est lui-même feuillé et se termine par une inflorescence.

Ces deux formes uniculmaires ne comportent aucune ramification basale.

Elles se différencient d'abord par la position relative des feuilles: la première correspond ainsi au sous-type basiphyllé (planche I fig. 13) et la seconde au sous-type cauliphyllé (planche I fig. 10). Diverses graminées et cypéracées peuvent servir d'exemples pour ces formes : *Schizachyrium*, *Elymandra* (graminées) pour Uc, *Ctenium* (graminée), *Cyperus*, etc. pour Ub.

Une variante courante consiste en l'existence d'une ramification aérienne plus ou moins importante en particulier dans la forme uniculmaire cauliphyllé (planche I fig. 11).

A partir des formes uniculmaires vraies une tendance à la ramification sur les premiers noeuds de la plantule détermine l'apparition de plusieurs chaumes, toutefois peu nombreux. Dans ces cas, en effet, la ramification basale reste très limitée et n'est nullement comparable à l'intense activité visible chez les plantes cespitueuses : il n'y a pas de plateau de tallage. On observe ainsi, très proches des uniculmaires basiphyllés, des formes pauciculmaires basiphyllés, montrant une petite touffe basse de feuilles basales dominées par quelques chaumes florifères souvent nus ou presque (*Schisruus*, *Triraphis*). Et, parallèlement, les uniculmaires cauliphyllés, dépourvues de touffe de feuilles basales, comportent quelques axes feuillés ou presque aphyllés (en particulier chez les cypéracées *Eleocharis*, planche I fig. 12).

Dans toutes les formes, l'occupation à la surface du sol est ponctuelle, limitée soit à un seul point, soit à très petit nombre de points serrés (planche II fig. 4).

Dans la pratique, il n'a pas paru souhaitable de distinguer deux types morphologiques fondamentaux et nous avons considéré qu'il était possible de ranger ensemble dans un seul type nommé, un peu improprement de ce fait, uniculmaire, les formes réellement uniculmaires et les formes pauciculmaires.

Comme nous l'avons vu les sous-types basiphyllés et cauliphyllés se retrouvent ici, ainsi que certaines variantes comme "ramifié aérien" et également la variante importante "pauciculmaire" dans le cas où il serait nécessaire d'apporter cette précision.

2 - CLASSIFICATION DES TYPES MORPHOLOGIQUES.

Pour bien fixer les idées rappelons succinctement les caractères distinctifs essentiels des types morphologiques que nous venons de décrire.

- type cespitueux (C) : plante cespitueuse en touffe dense dressée : base formée par un plateau de tallage situé au niveau du sol et produit par une ramification basale intense ; axes aériens dressés très nombreux et serrés assurant une occupation au sol dense.

- type gazonnant (G) : plante prostrée, rampante, plus ou moins gazonnante, plus ou moins abondamment ramifiée ; pas de plateau de tallage, touffe diffuse non serrée ; axes souvent traçants à noeuds radicans, fréquemment stolonifères ; axes aériens dressés plus ou moins nombreux assurant une occupation au sol lâche peu dense.

- type rhizomateux (R) : axes hypogés plus ou moins nombreux et ramifiés (rhizomes) émettant des axes aériens dressés peu nombreux, distants, ne formant pas de touffes, à occupation au sol linéaire.

- type uniculmaire (U) : axe unique ou axes très peu nombreux ; ramification basale nulle ou très réduite ; pas de plateau de tallage ; occupation au sol ponctuelle.

Chacun de ces types peut présenter deux "sous-types" bien distincts :

- sous-type basiphyllé (b) : feuilles plus ou moins dressées, rassemblées à la base des axes aériens, formant une touffe ; chaumes florifères dressés, aphyllés ou peu feuillés ; possibilité de distinguer sur une population de ce sous-type, dans la masse végétative aérienne une sous-strate inférieure végétative composée de l'ensemble du feuillage et une sous-strate supérieure florifère composée de l'ensemble des chaumes florifères.

- sous-type cauliphyllé (c) : feuilles basales présentes ou non, formant ou non une touffe basale ; axes aériens dressés et axes florifères plus ou moins fortement feuillés ; pas de possibilité de distinguer deux sous-strates végétative et florifère comme dans le cas précédent.

Les types et les sous-types peuvent offrir des variations morphologiques particulières et intéressantes considérées comme "variantes". Théoriquement, toutes les variantes s'appliquent à tous les types sauf incompatibilité par définition.

Nous avons noté jusqu'ici les variantes suivantes, dont la liste n'est pas limitative :

- ramifiée aérienne (a) : présence d'une ramification d'importance quelconque sur les axes aériens dressés ou sur les inflorescences ;

- pauciculmaire (p) : présence de quelques axes peu nombreux : à utiliser comme correctif de précision pour le type uniculmaire

A partir des trois niveaux ainsi définis, types, sous-types, variantes, de nombreuses combinaisons sont possibles, fournissant une précision plus ou moins poussée sur la morphologie de la plante envisagée. Théoriquement, ce système de classification ouverte autorise toutes les combinaisons, mais dans la pratique certaines sont privilégiées et de ce fait beaucoup plus largement répandues que les autres.

L'analyse que nous venons de faire des types morphologiques des plantes graminoides s'appuie principalement sur les travaux de Jacques-Félix et sur nos propres observations. Elle conduit à la classification présentée ci-dessus qui répond de façon adéquate à l'usage que nous en faisons dans l'étude structurale des formations herbeuses. Mais il est bien certain qu'une analyse plus fine permettrait d'aller plus avant dans la connaissance de la structure morphologique et de l'architecture de ces plantes.

En comparant ce qui précède avec nos articles antérieurs traitant de ce sujet, on s'apercevra de certaines modifications intervenues dans le nombre et la dénomination des types morphologiques.

Ces changements limités ne déterminent pas de grande gêne pour la lecture de nos résultats antérieurs, et les correspondances s'établissent ainsi :

ancien R (rosette) = Ub nouveau (type U, sous-type b)

ancien Uc dans T/Uc = Uc nouveau

ancien Uc dans C/Uc = R nouveau (généralement Rc).

Enfin il peut être utile de préciser la différence de nature entre types biologiques et types morphologiques. Car en effet, nos types morphologiques sont aussi un peu biologiques, de même à l'inverse que les types biologiques de Raunkiaer sont plus ou moins morphologiques. Il n'est guère possible de faire autrement, mais malgré cela la distinction entre ces deux sortes de types ne pose pas de problèmes. La définition des types biologiques met l'accent sur l'élément biologique essentiel qu'est l'organe de rénovation des plantes, en utilisant le critère morphologique de la position de cet organe par rapport au sol. De son côté, la définition des types morphologiques se base avant tout sur des considérations de structure morphologique, l'arrangement dans l'espace des organes les uns par

rapport aux autres et par rapport au sol aboutissant à la réalisation de formes architecturées. Certains critères biologiques viennent, en second lieu, pour expliquer et préciser les définitions des formes. Dans le premier cas l'optique est avant tout biologique, dans le second avant tout morphologique.

3 - TYPES MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIE.

L'un des intérêts des types biologiques de Raunkiaer consiste dans la signification écologique dont ils sont porteurs. Il en est de même pour les types morphologiques. Sans pousser à fond l'analyse, en voici quelques exemples.

Le type cespiteux avec ses deux sous-types Cb et Cc est de très loin le plus répandu parmi les espèces graminéides vivaces tropicales et particulièrement les graminées. Les grandes Andropogonées des formations herbeuses guinéennes ou soudanaises appartiennent à ce type qui paraît tout à fait adapté en particulier à supporter les effets des feux. Le renouvellement des plantes dont les parties aériennes sont détruites par la sécheresse, le pâturage ou les feux, s'effectue à partir du plateau de tallage. A ce niveau, c'est-à-dire au ras du sol, la protection des innovations est particulièrement efficace grâce au réseau dense des gaines foliaires, des bases des feuilles et des cataphylles qui adoptent différentes modalités évitant aux bourgeons les effets du feu et de la sécheresse.

En outre les plantes de ce type occupent le sol d'une façon permanente et solide. Si les plateaux de tallage des cespiteuses n'assurent au total en saison sèche ou après les feux qu'un recouvrement basal, c'est-à-dire au niveau du sol, relativement faible, l'ancrage du sol s'établit pratiquement sur une proportion nettement plus grande de la superficie. D'autre part, la résistance des cespiteuses à l'impact des premiers orages lorsque les feuilles ne protègent pas encore le sol en faisant écran à la pluie, ou à l'écrasement par les pattes des animaux constitue un facteur non négligeable de tenue du sol vis-à-vis de l'érosion. Ceci est visible, très classiquement, par l'observation, dans certains cas, du déchaussement des touffes de cespiteuses vivaces.

Le type gazonnant quant à lui paraît beaucoup moins répandu. En l'absence d'un plateau de tallage il subit beaucoup plus durement l'action des feux et se retrouve effectivement très peu dans les grandes formations herbeuses régulièrement incendiées. Par contre, lorsque cet agent destructeur est atténué ou inexistant le type gazonnant participe d'une façon très efficace à l'occupation et la protection du sol, allant dans certains cas jusqu'à former un tapis dense et continu. Le fait qu'il soit souvent plus ou moins stolonifère accroît sa résistance au feu, à la sécheresse et au piétinement, tout en augmentant ses capacités colonisatrices.

Le type rhizomateux présente naturellement une parfaite résistance au feu. Il donne de ce fait des plantes facilement envahissantes, comme *Imperata cylindrica*, ou au moins bonnes colonisatrices. Ce caractère en fait un type actif dans le maintien du sol, qu'il défend contre l'érosion ou l'entraînement, ce qui est particulièrement visible dans les formations installées sur des sols marécageux. Ce type semble plus répandu chez les cypéracées que chez les graminées et, quoique rarement dominant, il peut dans certains cas représenter une part importante du biovolume aérien de certaines formations.

Les types uniculmaires, que l'on retrouve aussi fréquemment semble-t-il chez les cypéracées que chez les graminées représentent, comme le souligne Jacques-Félix, des formes appauvries, par comparaison au type cespiteux en particulier. Ce sont souvent des plantes éphémères et en tous cas adaptées à des subs-

trats pauvres et des conditions climatiques dures, par suite soit d'une xéricité accusée, soit de la brièveté de la période favorable. Les plantes de ce type sont presque toutes annuelles et peu fréquentes dans les grandes formations herbeuses équatoriales et guinéennes. Elles prennent au contraire une large extension sous les climats à saisons sèches longues; ce sont donc surtout des plantes des zones soudaniennes et sahéliennes.

Ce très rapide survol des corrélations entre types morphologiques et milieu ou facteurs écologiques permet néanmoins de souligner l'intérêt de cet aspect de la structure des formations herbeuses qu'est la composition en types morphologiques.

4 - LES TYPES MORPHOLOGIQUES ET BIOMORPHOLOGIQUES DANS L'ANALYSE STRUCTURALE DE LA VEGETATION.

L'analyse phytosociologique ou phytogéographique des végétations fait intervenir couramment la composition en types biologiques, en particulier sous la forme de spectres. Dans l'analyse structurale de la végétation que nous opérons, sur les formations herbeuses, nous utilisons les types morphologiques décrits ci-dessus de la même manière. C'est pourquoi nous présentons sur les fiches structurales de formations herbeuses (2), parallèlement un spectre des types biologiques et un spectre des types morphologiques. Ces deux spectres fournissent les valeurs relatives en biovolume des différents types pour l'ensemble des plantes graminoides d'une formation herbeuse.

L'information sur la structure et également sur la biologie et l'écologie de la formation végétale envisagée se trouve de la sorte complétée. C'est ainsi, pour prendre un exemple, que certaines des savanes rencontrées dans la boucle du fleuve Ogooué au Gabon comportent, en biovolume des plantes graminoides : 16 % de thérophytes et 84 % d'hémicryptophytes mais en même temps 58 % de cespiteux cauliphylles (Cc), 26 % de cespiteux basiphylles (Cb) et 16 % d'uniculmaires cauliphylles (Uc). C'est ainsi encore que certaines formations herbeuses des environs de Cayenne, en Guyane française, sont formées de : 91 % d'hémicryptophytes et 9 % de cryptophytes géophytes se répartissant en 91 % de cespiteux basiphylles (Cb) et 9 % de rhizomateux basiphylles (Hb).

Dans la pratique, il est tout à fait possible d'employer les types morphologiques de la même manière et avec la même souplesse que les types biologiques de Raunkiaer. Ce parallélisme nous a conduit à définir ce que nous appelons des types biomorphologiques (T.B.M.). Ces types biomorphologiques sont tout simplement le résultat de la combinaison deux à deux d'un type biologique et d'un type morphologique. On voit tout de suite que le nombre théorique des combinaisons est assez élevé, mais dans la pratique on ne rencontre couramment qu'un nombre restreint de T.B.M.

Le type biomorphologique, rassemblant les informations de divers ordres apportés par le type biologique et par le type morphologique composants, caractérise encore mieux les plantes ainsi définies tout en les chargeant d'une signification écologique plus riche. En reprenant les exemples précédent on voit que dans les savanes de l'Ogooué, le peuplement graminoides est composé de 16 % de T/Uc (thérophytes/uniculmaires cauliphylles), de 26 % de H/Cb (hémicryptophytes/cespiteux basiphylles) et de 58 % de H/Cc (hémicryptophytes/cespiteux cauliphylles); dans les formations herbeuses de Cayenne, seuls existent deux T.B.M., répartis en 9 % de C/Rb (cryptophytes/rhizomateux basiphylles) et 91 % de H/Cb.

(2) Ces fiches structurales regroupent sous une forme synthétique schématisée et normalisée les différentes caractéristiques structurales des formations herbeuses étudiées.

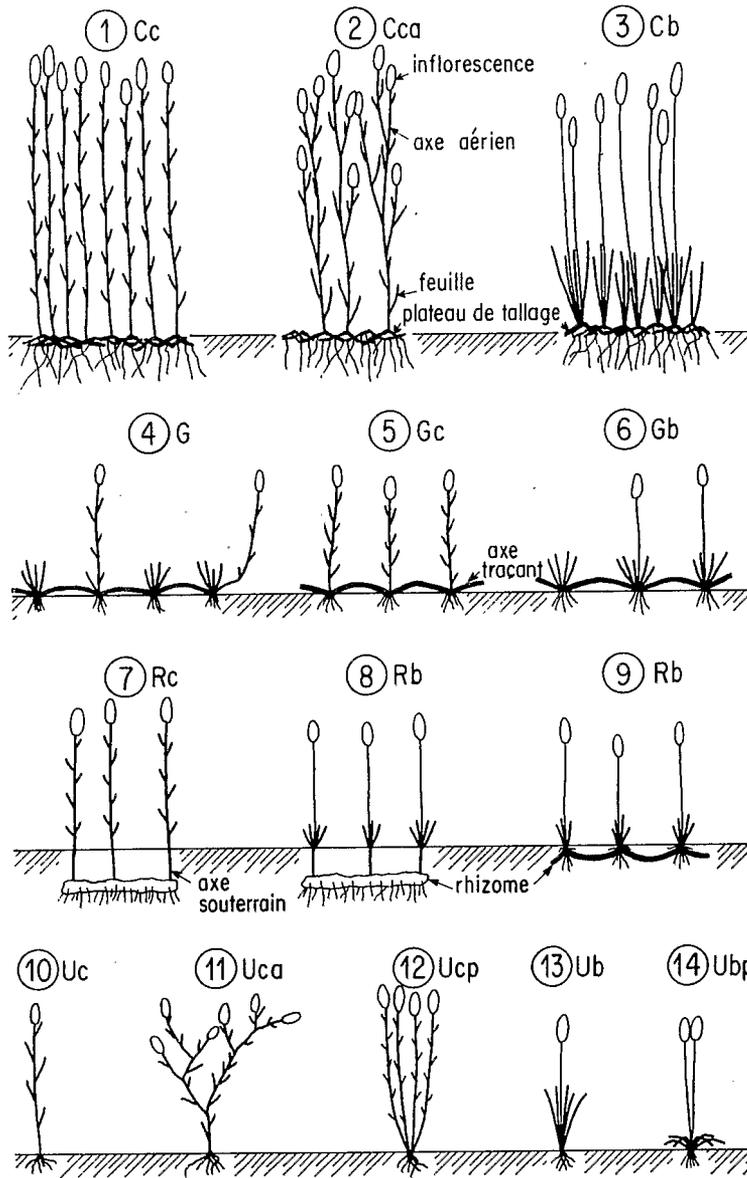
Cette expression synthétique des T.B.M. est extrêmement utile dans l'étude des formations herbeuses. A partir d'un sigle simple elle donne immédiatement d'une plante une image précise à la fois sur le plan physiologique et structural et sur le plan biologique. De la même manière sont évoqués la physiologie, la structure et la biologie de la formation herbeuse dans laquelle les plantes du type donné sont dominantes ou exclusives. Dans une formation uniquement formée du T.B.M. H/Cb par exemple, comme on en trouve sur les plateaux batékés du Congo on imagine de suite une savane simple constituée de touffes cespiteuses vivaces à feuilles basilaires, dont les chaumes se séparent en une sous-strate florifère et qui après le passage du feu assurent une emprise importante du sol par les plaques larges des plateaux de tallage. Les exemples les plus variés pourraient être donnés.

Sur un autre plan, écologique celui-là, les T.B.M. peuvent être avantageusement mis en corrélation avec certains facteurs du milieu ou certaines valeurs de facteurs. La présence d'un T.B.M. donné ou sa dominance peut avoir une signification écologique plus ou moins précise et se situant à différents niveaux de perception du milieu. C'est ainsi que le T.B.M. T/Uc (thérophyte/uniculmaire cauliphylle) indique toujours dans les savanes équatoriales africaines l'existence d'un sol relativement profond, argileux ou enrichi en matières organiques et bien drainé. Il est certain que parfois un taxon peut à lui seul apporter la même information, c'est d'ailleurs le cas dans l'exemple ci-dessus pour *Schizachyrium platyphyllum*. Mais plusieurs raisons rendent l'emploi des T.B.M. plus pratiques et plus utiles dans beaucoup de cas : lorsque dans une même formation herbeuse plusieurs espèces appartiennent au même T.B.M. ; lorsqu'il s'agit de comparer des territoires géographiques dont les flores sont différentes ; souvent enfin lorsqu'on opère à petite échelle. Ainsi par exemple, en Afrique tropicale, le type biomorphologique H/C avec ses deux sous-types H/Cb et H/Cc domine sans conteste et caractérise les grandes savanes guinéennes ; dans l'ensemble des régions tropicales le T.B.M. C/Gcs (cryptophyte/gazonnant cauliphylle stolonifère) forme le fond des formations herbeuses aquatiques fluviales.

Rappelons pour terminer que le système et la classification des types morphologiques et types biomorphologiques ont été élaborés uniquement pour les plantes graminoides. Ils ne peuvent donc être étendus tels quels à d'autres plantes même herbacées. Par ailleurs, même pour ces plantes graminoides notre optique est toujours demeurée celle de l'écologue phytogéographe et les notions exposées ici sont adaptées à l'objectif de la description, de la définition et de la classification des formations herbeuses. Elles pourraient toutefois être assez aisément transposées, pour d'autres recherches, pastorales par exemple.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DESCOINGS B., 1971.- Méthode de description des formations herbeuses intertropicales par la structure de la végétation.- *Candollea* 26 : 223-257, 1 fig., 8 pl.
- DESCOINGS B., 1973.- Les formations herbeuses africaines et les définitions de Yangambi considérées sous l'angle de la structure de la végétation.- *Adansonia* 13 : 391-421, 8 fig., 9 pl.
- DESCOINGS B., 1974.- Notes de phytécologie équatoriale. 2 - Les formations herbeuses du Moyen-Ogooué (Gabon).- *Candollea* 29 : 13-37, 1 c., 7 fig., 4 t.
- GODRON M., et al., 1968.- Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.- *C.N.R.S.*, Paris : 292 p.
- HAGERUP O., 1930.- Etude des types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou.- *Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab., Biol. Meddelelse.* 9 : 1-116.
- HALLE F. et OLDEMAN R.A., 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.- Paris, Masson ed., 1 vol., 178 p., 77 fig., 1 t.
- JACQUES-FELIX H., 1962.- Les graminées (Poacées) d'Afrique tropicale. I. Généralités, classification, description des genres.- *I.R.A.T.* Paris, 1 vol., 345 p., 256 fig., 1 portr., 1 c., 1 pl.
- LEBRUN J., 1947.- Exploration du parc national Albert. Mission Lebrun (1937-1938). La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard.- *Inst. Parc nat. Congo belge*, Bruxelles. 2 vol., 800 p., 52 pl., 108 fig., 2 c. h. t.
- LEBRUN J., 1966.- Les formes biologiques dans la végétation tropicale.- *Mém. Soc. bot. Fr.* 1966 : 164-175.
- RAUNKIAER C., 1905.- Types biologiques pour la géographie botanique.- *Bull. Acad. roy. Sci. Danemark*, 5 : 347-437.
- SCHNELL R., 1971.- Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux.- Paris. *Gauthier-Villars* éd., 2 vol., 951 p., 289 fig.
- TROCHAIN J.L., 1966.- Types biologiques chez les végétaux intertropicaux (Angiospermes).- *Mém. Soc. bot. Fr.*, 1966 : 186-196.



Type cespiteux C.

sous-types

cauliphyllé c.

basiphyllé b.

variante

à ramifications

aériennes a.

Type gazonnant G.

Type rhizomateux R.

Type unculmaire U.

variante

pluriculmaire p.

1. Cc, cespiteux cauliphyllé - 2. Cca, cespiteux cauliphyllé à ramifications aériennes
 3. Cb, cespiteux basiphyllé - 4. G, gazonnant - 5. Gc, gazonnant cauliphyllé
 6. Gb, gazonnant basiphyllé - 7. Rc, rhizomateux cauliphyllé - 8, 9. Rb, rhizomateux basiphyllé
 10. Uc, unculmaire cauliphyllé - 11. Uca, unculmaire cauliphyllé à ramifications
 aériennes - 12. Ucp, unculmaire cauliphyllé pluriculmaire - 13. Ub, unculmaire
 basiphyllé - 14. Ubp, unculmaire basiphyllé pluriculmaire.

Types morphologiques des plantes graminoides. Représentation schématique

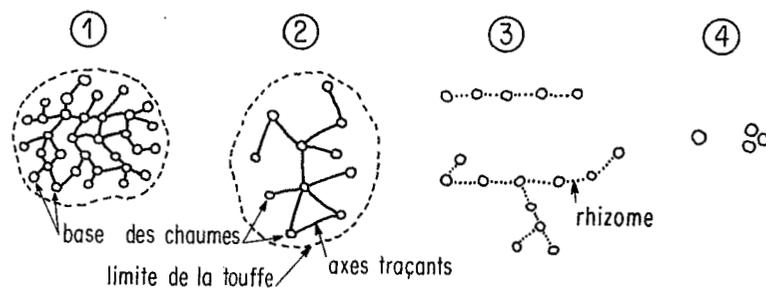


Planche II

Mode d'occupation de la surface du sol par les axes aériens
dans les types morphologiques des plantes graminoides.

- 1 - Type cespiceux : touffe dense
- 2 - Type gazonnant : touffe diffuse
- 3 - Type rhizomateux : disposition linéaire
- 4 - Type unculmaire : disposition ponctuelle