

DÉFINITION CORRÉLATIVE DES ÉCOTYPES ET DES BIOTOPES

par Guy ROBERTY

directeur de recherches à l'O.R.S.T.O.M.

RÉSUMÉ

Cette communication fait suite à celle présentée au Congrès de Rennes, en 1966.

J'y avais mentionné, parmi les applications possibles de mes « schémas généraux pour l'analyse des migrations et variations des végétaux phanérogames », la détermination, à très petite échelle, des berceaux géographiques de certaines Andropogonées.

Aux moyennes ou grandes échelles, toute détermination analogue implique une définition numérique et simple des biotopes, telle que les écotypes, dans la définition numérique et simple qu'en donnent les schémas généraux précités, puissent y prendre place en comparaison claire.

Cette définition du biotope doit, bien entendu, être effectuée en fonction de la morphologie de l'écotype. La synthèse de multiples essais a montré que deux nombres, assimilables à des coordonnées cartésiennes, y pouvaient suffire : l'un définit l'hygrothermie du climat et les organes épigés de la plante ; l'autre définit la texture du sol et les organes hypogés.

La vérification de cette synthèse a été effectuée dans le cadre géographique de l'Afrique tropicale occidentale. Ont été mises en œuvre : 48 150 unités de fréquence, distribuant 1 195 taxa dans 1 357 relevés. Entre la moyenne théorique et la moyenne obtenue, l'écart, tant pour la définition du climat et pour celle du sol, a été inférieur à 8 %.

Ultérieurement, l'incorporation au système numérique ainsi constitué de relevés établis par tous autres botanistes dans ce même territoire (Ajanohoun, Aubreville, Schnell, Trochain etc.) s'est avérée possible et a confirmé la vérification initiale.

J'espère pouvoir, d'ici deux à trois ans, démontrer qu'entre tout écotype et son biotope d'élection existe une loi de corrélation, généralement valable et mathématiquement simple.

« Il y a deux sortes d'esprit : l'un de pénétrer vivement et profondément les conséquences des principes, et c'est là l'esprit de justesse ; l'autre de comprendre un grand nombre de principes sans les confondre, et c'est là l'esprit de géométrie ; l'un est force et droiture d'esprit ; l'autre est amplitude d'esprit » [1].

Cette phrase célèbre domine encore notre enseignement supérieur. Elle est périmée. L'esprit de justesse, qui est le propre des analystes de l'observation, demeure nécessaire aux biologistes et aux botanistes en particulier, mais l'esprit de géométrie, l'art calculé de comprendre largement sans confondre, c'est-à-dire de comparer, leur est désormais fourni mécaniquement. « On peut comparer le rôle de la cybernétique à ce qui s'est produit lors de l'apparition des premières machines dans l'industrie. Les machines non pensantes d'alors ont libéré l'homme d'un immense travail de pure force physique... De même, les nouvelles machines intellectuelles déchargent la pensée d'un effort énorme... la délivrent de ce que l'on peut comparer à la mise en œuvre d'une musculature mentale... » [2]. Ainsi, grâce aux progrès accomplis dans l'utilisation des ordinateurs, disparaît en pratique, définitivement me semble-t-il, toute opposition à l'emploi du langage mathématique en biologie fondamentale.

J'ai déjà eu l'honneur [3] de vous présenter des schémas permettant la définition numérique des impulsions génétiques à l'intérieur d'un même ensemble évolutif et, à très petite échelle, leur liaison graphique avec le milieu.

Pour ce qui est des impulsions, leur définition numérique jusqu'au niveau évolutif du genre a depuis été publiée [4]. Ceux relatifs au niveau de l'espèce ont été calculés, mais leur très grand nombre, 6 581, en interdit la publication tant qu'elle ne sera pas demandée. Bien entendu, ces calculs ont été effectués mécaniquement.

La définition du milieu relativement à un ensemble de variations intraspécifiques ou même intragénériques n'a pas de valeur directement généralisable. Ainsi doit-elle être, et c'est l'objectif de ma recherche pendant ces prochaines années, incorporée à un système défini géographiquement et non plus botaniquement.

Examinons maintenant cette définition géographique, sans oublier la nécessité d'une corrélation ultérieure avec la définition botanique.

« S'il est un axiome de géographie zoologique auquel personne n'a jamais encore songé à donner un démenti, c'est qu'en règle générale le point du globe où un groupe naturel présente à l'heure actuelle le plus grand nombre d'espèces et les formes les plus variées, doit être considéré comme son centre de dispersion » [5]. Toutefois, les climats évoluent et en grande partie indépendamment du couvert végétal comme du peuplement animal ; lesquels évoluent eux-mêmes, en grande partie, indépendamment du climat. Ainsi, toute espèce étant le résultat d'une coadaptation liant l'impulsion génétique à l'accueil écologique, peut-on considérer que « l'évolution des espèces est, en définitive, un fait beaucoup moins paradoxal que leur stabilité » [6].

Reprise, amplifiée, précisée dans ses applications botaniques, notamment par Vaviloff [7], l'hypothèse d'un maximum de variation au berceau du groupe a engendré celle des séries de végétation [8]. Réunies, ces deux hypothèses constituent le fondement nécessaire et suffisant d'une biogéographie rationnelle et comparative, c'est-à-dire mathématique, valable aux moyennes et grandes échelles.

Ces échelles, dont l'amplitude est considérablement réduite dans l'espace et le temps relativement à celles de l'observation géophysique ou géologique, permettent de considérer comme inerte, fixé, le milieu défini géographiquement. On sait qu'une telle définition repose sur trois coordonnées : de longitude, latitude et altitude. Elle ne pose aucun problème ultradimensionnel. On peut même la simplifier puisque tout décalage en altitude équivaut à un décalage en latitude vers les pôles. Toutefois, la diversité des reliefs, en altitude et en orientation, joue un très grand rôle dans la détermination des climats. Ainsi les cartes biogéographiques, aux petites et moyennes échelles, sont-elles coutumièrement fondées sur la synthèse des coordonnées géographiques telles que les climats l'effectuent.

Établies par des naturalistes vivant sous climat tempéré, ces cartes de bioclimats [9] utilisent des indices combinant, pour un lieu donné, les moyennes annuelles de température et pluviosité. Ces moyennes, progressivement calculées à partir d'un nombre croissant d'années et de stations météorologiques, deviennent de plus en plus valables. Toutefois, elles présentent des inconvénients significatifs, particulièrement pour les pays sous climat extrême. L'écart diurne des températures sous climat désertique est beaucoup plus déterminant quant aux conditions de vie animale ou végétale, que leur moyenne dans l'année [10]. Sous climat tropical, si l'on calcule sur vingt ou même dix ans l'écart statistique moyen (écart-étalon) des chutes de pluie annuelles dans un lieu donné, on constatera que cet écart importe plus que leur moyenne [11]. Un autre inconvénient est dans le petit nombre des stations météorologiques tropicales.

J'ai donc orienté ma recherche dans une autre direction : les climats étant une synthèse naturelle des coordonnées géographiques, j'ai considéré la végétation naturelle comme une synthèse des climats et donc de ces mêmes coordonnées, au second degré de réflexion si l'on veut, mais en revanche au niveau direct de l'observation sur le terrain.

A cette fin, entre 1935 et 1955, dans un territoire limité au nord par le 16° parallèle, au sud et à l'ouest par l'Océan, à l'est par le méridien de Greenwich, sur 42.750 kilomètres distribués aussi régulièrement que possible, j'ai pris des notes en continu, jalonnées par 1 357 relevés détaillés de la végétation. Ces relevés prennent en compte 1 195 unités morphologiques : le plus souvent « grandes » espèces, parfois genres, parfois sous-espèces, l'ampleur de l'unité reposant sur la diversité des habitats et non sur celles des formes. Il convient de noter que moins de 10 % de ces unités figurent dans plus de 10 % des relevés. Chacun d'eux a couvert environ 3 hectares, chaque plante présente y étant affectée d'un taux de fréquence établi à l'estime, de 1 à 5. Ultérieurement, ces fréquences ont été homogénéisées : ramenées proportionnellement à un maximum de 10 par strate (arbres, arbustes, arbrisseaux, etc.) pour un total variant de 10 (Sahel saharien) à 100 (forêt dense). Cette correction *a posteriori* est nécessaire car, sur le terrain, l'ensemble cryptomnésique des impressions préalables déforme l'observation : dans ma dition, pour qui vient du Sud forestier, la végétation des savanes boisées paraît désertique, alors qu'elle paraît luxuriante pour qui vient du Nord saharien.

J'ai ainsi obtenu un total égal à 48 150 unités de fréquence soit, dans les relevés, une moyenne de 35 environ, correspondant à la densité normale de la végétation sous climat soudanien. J'ai assigné à ce climat la valeur 0, la valeur - 3 au saharien, la valeur + 3 au subéquatorial de forêt dense. A l'indice du climat, j'ai ajouté un indice de sol, fondé sur sa texture : + 1 pour les sols compacts, - 1 pour les sols friables ; ceux-ci favorisant les systèmes radiculaires pivotants, ceux-là les racines traçantes. Je disposais ainsi d'une grille à 21 compartiments, dans lesquels, par tâtonnements, j'ai distribué mes unités morphologiques : phanérogames et fougères. Le premier compartiment, celui des sols compacts sous climat saharien (- 3/+ 1), est demeuré vide. Les vingt autres se sont avérés comme correspondant bien chacun à une série de végétation : à un ensemble de plantes morphologiquement diverses mais ayant en commun le même habitat préférentiel de climat/sol. Un cas particulier se posait avec les plantes littorales, qui ont été beaucoup étudiées. J'ai constaté qu'elles pouvaient être distribuées en deux séries distinctes, mais indicieusement égales à la série moyenne des sous-ensembles Nord (- 2/.0) et Sud (+ 2/.0).

Avant d'aller plus loin, deux vérifications étaient nécessaires.

La première porta sur la validité géographique des observations faites : sur leur distribution dans le territoire étudié. Le point moyen de ce territoire se situe approximativement vers 11°10'N et 7°20'W : contre 11°50'N et 9°03'W pour la moyenne des coordonnées géographiques (établies à 10' près) de mes relevés. L'erreur est ainsi d'environ 7 % vers le nord et 8,5 % vers l'ouest. Elle est excusable si l'on veut bien tenir compte du petit nombre et de l'état, notamment saisonnier, des routes et pistes dans le territoire considéré. Elle n'est pas négligeable, mais elle n'est pas dirimante.

La seconde porta sur la validité des affectations sériales et des indices choisis. Chaque relevé a son propre indice : fondé sur ceux des plantes incluses, multipliés par leur taux de fréquence, totalisés, enfin divisés par la fréquence totale. Par convention même, la moyenne théorique des relevés doit être égale à .0/0. La moyenne réelle des 1 357 indices ainsi obtenus est égale à + 0,22/- 0,04. Plus précisément, l'erreur est de + 0,074 pour les climats, qui varient de - à + 3 et de - 0,037 pour les sols, qui varient de + à - 1. On peut la tenir pour négligeable. Un ordinateur permettrait de la ramener à zéro, par modification de certaines affectations sériales ; j'ai déjà fait plusieurs modifications de cet ordre, qui sont extrêmement fastidieuses, le résultat finalement obtenu me semble suffisant.

Au reste, il est beaucoup plus important de vérifier la méthode elle-même : en la transférant sur des relevés autres que ceux établis par moi et le plus souvent suivant des règles sur le terrain différentes des miennes. J'ai donc « traduit » environ 500 relevés de végétation établis par d'autres que moi en Afrique tropicale septentrionale. Je me bornerai à en donner ici quelques exemples diversement illustratifs.

Adjanohoun [12] a défini phytosociologiquement une association granitique à *Eriospora* (*Catagyna*) *pilosa*, évidente sur le terrain, par 4 relevés dont 3 effectués selon moi [13] dans le secteur guinéo-forestier du Worodou et 1 dans le secteur forestier du Mano-Sassandra. L'indice moyen,

climat/sol, des trois premiers est égal à $+ 0,58/+ 0,08$ contre $+ 1,26/- 0,27$ pour le dernier. La différence du climat est ainsi mise en valeur. Elle explique la différence du sol portant les végétaux : en forêt dense, la roche est polie et lavée par des pluies fortes et pratiquement constantes, ainsi la végétation ne peut exister que sur les sables détritiques des failles ; plus au nord, la saison sèche craquèle et fendille la roche, en permettant la colonisation par des rupicoles vraies. Par ailleurs, si l'on considère des habitats moins exceptionnels, mes indices et ceux établis sur les relevés d'Adjanohoun deviennent pratiquement identiques : ainsi $+ 0,70/- 0,10$ contre $+ 0,69/- 0,05$ pour la rôneraie baoulé.

Aubreville [12], en faisant compter un par un sur 2 ares tous les représentants de chaque espèce dans un recru forestier, a défini comparative-ment deux sites en forêt de Yapo, sur la marge sud du plateau continental et quatre en forêt du Banco, sur alluvions para-littorales à dominance sableuse. Ces deux forêts appartiennent à mon secteur Attié-Dida [13]. Celle de Yapo se situe dans ma forêt dense des plateaux ; ses deux sites ont pour indice moyen $+ 2,81/+ 0,20$, contre $+ 2,90/+ 0,20$ pour mon faciès méridional de cette forêt dense. Celle du Banco se situe dans ma forêt dense des vallées et des plaines paralittorales ; ses quatre sites ont pour indice moyen $+ 2,805/- 0,18$ contre $+ 2,80/- 0,20$ pour cet autre type de forêt dense telle que la définit l'ensemble de mes notes et relevés.

Très nombreux mais très divers, notamment quant à leur étendue sur le terrain et parfois dans leur présentation, les listes et relevés de Schnell [15] peuvent être malaisés à interpréter. Quand il n'en va pas ainsi, mes indices coïncident avec les siens, tels que je les ai calculés à partir de ses observations, ainsi : $+ 1,60/+ 0,30$ contre $+ 1,62/+ 0,35$ pour la savane montagnarde à *Loudetia Kagerensis* ; $+ 2,18/- 0,13$ contre $+ 2,10/- 0,20$ pour les forêts secondaires dégradées et envahies de palmier à huile (*Elaeis*).

Trochain [16] applique sur le terrain une méthode analogue à la mienne. Ses unités de végétation coïncident avec les miennes, à quelques différences d'amplitude près. Les indices calculés par moi d'après ses relevés sont pratiquement identiques aux miens, ainsi : $- 1,17/+ 0,18$ contre $- 1,20/+ 0,20$ pour la savane-parc en acacia Seyal et Baobab ; $- 1,13/- 0,41$ contre $- 1,10/- 0,40$ pour la brousse-garenne des dunes mortes, en n'Guer (*Guiera senegalensis*) et Khât (*Combretum glutinosum*).

Cette vérification ouest-africaine peut être jugée insuffisante. Son extension géographique est facile au Sahara, dont la végétation a fait l'objet de nombreuses études et dont pratiquement la flore est semblable d'ouest en est.

J'ai ainsi pu analyser la variation, qui est très large, d'une association bien connue : celle du Talha (*Acacia tortilis*) et du Markouba (*Panicum turgidum*). J'en citerai 16 relevés précis : 10 de Quézel [17] dans les vallées relativement luxuriantes du Tibesti sud, ont pour indice moyen, calculé par moi, $- 1,80/- 0,56$ contre $- 2,37/- 0,45$ pour 6 relevés de Koechlin [18] dans la steppe aride du Wadaï nord. La différence du micro-climat est ainsi clairement mise en lumière, et aussi l'ensablement un peu plus profond des vallées.

Plus au sud, ces traductions indicielles deviennent plus difficiles car des plantes non ouest-africaines apparaissent. J'ai toutefois pu établir un assez grand nombre d'analogies sériales entre l'est et l'ouest du Soudan, appuyées sur un bref voyage de prospection que j'effectuai en 1945, et sur une documentation publiée parfois très précise [19]. J'ai ainsi reconstitué, de Khartoum au sud du Bahr el Ghazal, une variation indicielle des climats et des sols comparable à celle observée dans l'Ouest-africain, mais latitudinalement quelque peu décalée vers le sud.

Mon objectif ultime est l'établissement, et non pas seulement sous climat tropical, d'un tableau à double entrée, définissant les possibilités économiques de tout écotype utilisable dans chacun des biotopes où il peut vivre. C'est là une œuvre de longue haleine. Je la crois nécessaire. Elle exigera des crédits importants, mais sans doute inférieurs à ceux déjà consentis, par exemple, pour poser un homme sur la Lune.

J'en espère, dès à présent, une intelligence meilleure de la vie telle que l'héberge notre Terre. Et j'en espère un peu plus d'optimisme quant à l'action des hommes dans la biosphère. Au Moyen Age, les moines de Citeaux ont chez nous beaucoup et utilement défriché. Néanmoins, « autour de presque toutes les abbayes cisterciennes la forêt maintient... encore maintenant ses étendues compactes » [20]. De même en pays tropical, quant à l'incendie annuel des savanes : « il suffit de les faire pâturer méthodiquement... il n'y a plus d'herbes sèches, le feu ne peut plus passer » [21].

J'en espère aussi une réforme constructive de l'enseignement supérieur : jusqu'à présent, « bien que l'évolution soit un des concepts unifiants majeurs de la pensée générale, elle n'a pas été utilisée comme l'un des concepts unifiants majeurs des éducateurs, ni comme l'un des thèmes unifiants de l'instruction générale » [22]. Il semble, en outre, que toute philosophie nouvelle fondée sur cette unification puisse réconcilier avec son avenir le passé traditionnel de notre civilisation : « par opposition aux immobiles archétypes et aux cycles d'éternel retour... l'évolution correctement entendue nous offre... plus efficacement sensible à nos esprits, l'activante omniprésence de Dieu » [23].

BIBLIOGRAPHIE

- [1] PASCAL (B.). — 1670 — *Pensées*. Éd. Lafuma, 1963, cf. p. 511.
- [2] FAURE (E.). — 1970 — *L'âme du Combat*. Paris, p. 230.
- [4] ROBERTY (G.). — 1968 — Schémas généraux pour l'analyse des migrations et variations des végétaux phanérogames, *Comptes rendus du 91^e congrès national des Sociétés savantes, Rennes, 1966, III*, 69-81.
- [4] ROBERTY (G.). — 1968 — Logical analysis and agiospermic families, *New phytologist*, 67, 349-364.
- [5] TROUËSSART. — 1907 — *ex Furon (R.)*. — 1958 — *Causes de la répartition des êtres vivants*, Paris, 1907, p. 40.

- [6] MONOD (J.). — 1967 — *De la biologie à l'éthique ; l'aliénation de l'homme moderne à l'égard de la culture scientifique. Collège de France, leçon inaugurale.*
- [7] VAVILOFF (N. J.). — 1922 — The laws of homologous series in variation, *Journal of genetics*, 12.
- [8] GAUSSEN (H.). — 1959 — Projets pour diverses cartes du monde au 1/1 000 000°. La carte écologique du tapis végétal, *Congrès international de géographie*, Lisbonne.
- [9] CURE (P.). — 1943 — Les essais de représentations synthétiques des climats pour la géographie botanique. *Doc. Cartes prod. végét.*, Paris, G, III, 1.
- [10] KACHKAROV (D. N.) et KOROVINE (E. P.), éd. française par Th. Monod — 1942 — *La vie dans les déserts*, Paris.
- [11] IRELAND (A. W.). — 1945 — The climate of the Sudan, *Soil conservation commission reports*, Khartoum.
- [12] ADJANOHOUN (E.). — 1964 — *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale*. Paris, O.R.S.T.O.M.
- [13] ROBERTY (G.). — 1964 — *Carte de la végétation de l'Afrique tropicale occidentale à l'échelle de 1/1 000 000*. Documents annexes, I : introduction et glossaires. Paris, O.R.S.T.O.M.
- [14] AUBREVILLE (A.). — 1947 — Les brousses secondaires en Afrique équatoriale... *Bois et forêts des Tropiques*, 2, 24-50.
- [15] SCHNELL (R.). — 1952 — Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne, *Mémoire I.F.A.N.*, 18, 45-234.
— 1952 — Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba, *Mémoire I.F.A.N.*, 22.
- [16] TROCHAIN (J.). — 1940 — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal, *Mémoire I.F.A.N.*, 2, Paris.
- [17] QUEZEL (P.). — 1965 — *La végétation du Sahara*, Paris.
- [18] KÆCHLIN (J.). — 1956 — Rapport de mission botanique dans le territoire du Tchad, *Bulletin I.E.C.*, Brazzaville, 12, 133-199.
- [19] MORISON (C.G.T.), HOYLE (A. C.) et HOPE-SIMPSON (J. F.). — 1948 — Tropical soil-vegetation catenas and mosaics. A study in the south-western part of the anglo-egyptian Sudan, *Journal of ecology*, 36, 1-84.
- [20] ROUPNEL (G.). — 1932 — *Histoire de la campagne française*, Paris, 88.
- [21] DUMONT (R.). — 1965 — *L'Afrique noire est mal partie*, Paris, 158.
- [22] HUXLEY (J.). — 1949 — *Soviet genetics and world science*, Trad. française par J. Castie (1950), 225.
- [23] MARITAIN (J.). — 1962 — Dieu et la science, *La table ronde*, XII.

MINISTÈRE DE L'ÉDUCATION NATIONALE
COMITÉ DES TRAVAUX HISTORIQUES ET SCIENTIFIQUES

ACTES DU 95^e CONGRÈS NATIONAL
DES SOCIÉTÉS SAVANTES

(Reims, 1970)

Section des sciences

TOME III

(EXTRAIT)

Guy ROBERTY

DÉFINITION CORRÉLATIVE
DES ÉCOTYPES ET DES BIOTOPES

PARIS
BIBLIOTHÈQUE NATIONALE
1975

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 29.679-01

Cote : B