

NOTES ANALYTIQUES ET COMPARATIVES SUR LA VÉGÉTATION TROPICALE OBSERVÉE EN THAÏLANDE ET EN MALAISIE DU NORD

B. de FOUCAULT

Département de Botanique. Faculté de pharmacie
B.P. 83. F-59006 Lille Cedex

Résumé : Cette communication présente quelques aspects des végétations observées lors de séjours en Thaïlande et en Malaisie : végétation littorale (plages à *Spinifex littoreus* - *Vitex ovata*, fourré à *Scaevola taccada*, mangrove), végétation aquatique (à Lemnaceae, Nymphaeaceae) et héliophytique (à Cyperaceae) de plaine, végétation forestière (forêts à Dipterocarpaceae, Fagaceae, *Pinus khasya*, épiphytes, plantes carnivores) et formations dérivées (lisière arbustive à *Baekea frutescens*, clairières à *Nepenthes*), végétation d'altitude du Doi Inthanon, Thaïlande (lande à Ericaceae et Lycopodes, marécage à *Juncus prismatocarpus* et Sphaignes).

Des comparaisons avec d'autres végétations tropicales et même tempérées amènent à préciser la notion d'homologie et à enrichir celle de structure formelle systématique.

Mots-clés : Thaïlande, Malaisie, plage tropicale, végétation hygrophile, forêt tropicale, homologie, structuralisme.

Abstract: This communication presents some data on the vegetation observed during travels in Thailand and Malaysia: sea-shore vegetation (*Spinifex littorei* - *Vitex ovata*, *Scaevola taccada* thicket, mangrove), aquatic and hygrophilous vegetation (with Lemnaceae, Nymphaeaceae and Cyperaceae), forest vegetation (Dipterocarpaceae, Fagaceae and *Pinus khasya* forest, carnivorous plants, epiphytes) and secondary communities (with *Baekea frutescens* and *Nepenthes*), mountain vegetation on Doi Inthanon, Thailand (Ericaceae and *Lycopodium* heath, *Juncus prismatocarpus* swamp).

Some comparisons with other tropical or temperate vegetations lead to precise homology and systematic formal structure concepts.

Keywords: Thailand, Malaysia, tropical beach, hygrophilous vegetation, tropical forest, homology, structuralism.

Introduction

Lors de voyages en Asie du Sud-Est, j'ai eu l'occasion d'effectuer des observations botaniques sur la Thaïlande et la Malaisie du Nord. Malgré les difficultés systématiques posées par la flore locale et la pénurie d'ouvrages faciles à trouver, j'ai pensé que ces observations incomplètes pouvaient apporter quelque chose à la connaissance de la végétation de ces régions et qu'elles méritaient d'être rédigées. La principale raison à cela est d'ordre comparatif : quelques expériences antérieures en zone tropicale (Guadeloupe, Tanzanie) peuvent être à la base de comparaisons fructueuses ; la définition de F-structures systématiques, c'est-à-dire de catégories taxonomiques caractérisées par des familles végétales invariantes (de FOUCAULT, 1987b), est révélatrice, malgré leur grande extension, d'une certaine logique à travers le monde végétal et il est tentant de chercher à en vérifier quelques-unes ou à en définir d'originales dans des régions nouvelles.

La végétation littorale

1. La végétation des plages

Sur les plages parcourues, on peut en premier lieu distinguer clairement la végétation herbacée rampante de la plage, à *Ipomoea pes-caprae* ssp. *pes-caprae*, *I. stolonifera*, *Vitex ovata*, *Canavalia maritima*, un *Sporobolus* ; moins souvent on relève *Spinifex littoreus*, dont les infrutescences plus ou moins lâchement sphériques se détachent facilement des pieds végétatifs pour être entraînées par le vent en roulant plus loin, des Cypéracées, dont l'une, *Cyperus stoloniferus* rappelle *Carex arenaria* par son port rampant colonisateur de la plage, et une Euphorbiacée, *Synostemon baccifera*. Cette répétitivité sur les plages du golfe du Siam et de la mer de Chine fait que l'on a certainement là une association végétale originale (*Spinifici littorei-Viticetum ovatae* ass. nov. prov.).

En arrière de ce *Spinifici-Viticetum*, se développe un fourré psammophile à *Scaevola taccada*, *Pandanus odoratissimus*, *Guettarda speciosa*, *Tetracera indica*, *Clerodendron inerme*, *Premna integrifolia*.

La forêt littorale qui pourrait s'exprimer en arrière de ce fourré n'a pas été clairement observée. La synusie arborescente devrait être à *Barringtonia asiatica*, *Terminalia catappa*, *Casuarina equisetifolia* ; des côtes malaises, ASHTON (1971) évoque une telle forêt littorale, avec en outre *Calophyllum inophyllum*.

2. La végétation des mangroves

Dans l'aire parcourue, la mangrove asiatique est caractérisée par des Rhizophoraceae (*Rhizophora mucronata*, *Kandelia candel*, *Bruguiera* sp.), Combretaceae (*Lumnitzera littorea*), Sonneratiaceae (*Sonneratia caseolaris*), Verbenaceae (*Avicennia* sp.), Sterculiaceae (*Heritiera littoralis*), lesquelles permettent son rattachement à la S (*Rhizophoraceae*). Comme une transition entre ces végétations halophiles et des fourrés plus internes, il faut évoquer les fourrés d'eau saumâtre à *Nypa fruticans* et *Hibiscus tiliaceus*, qui constituent une « semi-mangrove » selon RICHARDS (1952).

La végétation aquatique et hygrophile de plaine

Quand on parcourt les plaines de Thaïlande, on est surpris de constater que, finalement, ces plaines ne sont qu'un vaste marécage. De telles conditions de milieu sont éminemment favorables aux rizières, installées à la place de la végétation spontanée.

1. La végétation aquatique

La végétation spontanée est cependant encore bien représentée, car les rizières ne sont pas partout denses. On a pu assez clairement y distinguer :

- la végétation aquatique flottante, à Lemnaceae (*Spirodela polyrhiza*, *Lemna paucicostata*, *Wolffia arhiza*), *Pistia stratiotes*, *Salvinia cucullata*, *Azolla pinnata*, (S (Lemnaceae)) ;
- la végétation aquatique fixée des pièces d'eau, à Nymphaeaceae : *Nymphaea lotus* et surtout *Nelumbo nucifera* ; par son port, il se distingue nettement de la plupart des autres nénuphars ; en effet ses feuilles ne flottent guère sur l'eau, mais leur pétiole élève les limbes au-dessus de ce niveau, ce qui leur donne un port en ombrelle. D'autres familles y sont aussi représentées : Hydrocharitaceae (*Ottelia alismoides*), Menyanthaceae (*Nymphoides indica*), Pontederiaceae (*Eichhornia crassipes*). Cette combinaison de familles permet de rattacher cette végétation à la composante tropicale à Pontederiaceae de la S (*Hydrocharitaceae*) ;
- la végétation des prairies flottantes caractérisée par *Ipomoea aquatica*, diverses Poaceae et une plante à port inattendu pour une Ptéridophyte, *Ceratopteris thalictroides*, typiquement tropicale asiatique.

2. La végétation hygrophile spontanée des rizières

Le réseau dense des parcelles mises en eau pour accueillir le riz est parfois encore bien pourvu de végétation spontanée, surtout dans les parcelles quelque peu délaissées. Cette végétation est hygrophile et nitrophile, ce qui est la conséquence des influences humaines ou animales sur ces parcelles.

Les canaux d'irrigation qui limitent les parcelles sont parfois peuplés de *Ludwigia adscendens*.

A Phetchabun (Thaïlande du Nord), dans les parcelles elles-mêmes, on a noté des espèces hygrophiles (*Alternanthera sessilis*, *Cynodon dactylon*, *Marsilea crenata*, *Lippia nodiflora*, *Cyperus* sp., *Sesbania roxburgii*, *Aeschynomene indica*, des *Scrophulariaceae*) associées à des espèces nitrophiles (*Eclipta prostrata*, *Phyllanthus* sp., *Cardiospermum halicacabum*, *Heliotropium indicum*, *Physalis angulata*, *Cleome viscosa*, *Waltheria americana*).

3. La végétation héliophytique

Les communautés d'héliophytes occupent de vastes surfaces dans ces marécages planitiaires. On a par exemple, remarqué des roselières à *Typha angustifolia*, *Cyperus* sp. pl., *Araceae*, *Acrostichum aureum*, parfois *Monochoria hastata* et *Canna palustris*, végétation qui se rattache à la composante à *Araceae* de la S (*Typhaceae-Cyperaceae*). Comme on l'a déjà noté plus haut, quelquefois *Nelumbo nucifera* élève ses limbes très au-dessus de l'eau ; il acquiert ainsi des caractères d'espèces des grandes roselières, notamment d'*Araceae* à feuilles peltées ; ceci est conforme aux observations de GOLUB *et al.* (1991) sur la basse Volga, ces auteurs notant que l'espèce possède une écologie et une biologie différentes des espèces aquatiques proprement dites et qu'elle constitue une transition vers les communautés héliophytiques.

Au lac Chini (Malaisie centre-orientale), on a observé des ceintures d'atterrissement où une roselière à *Cyperaceae*, dont *Lepironia articulata*, rappelant beaucoup son homologue holarctique, *Scirpus lacustris*, précède un fourré hygrophile à *Pandanus* sp.

La végétation forestière

Il ne saurait être ici question que d'effleurer le vaste sujet que constitue la végétation forestière de cette région, l'une de celles du monde où la forêt ombrophile occupe un pôle majeur, avec l'Amérique tropicale et une partie de l'Afrique équatoriale.

1. La végétation ripuaire des forêts thaïlandaises

Bien des forêts, qu'elles soient ombrophiles ou mésophiles, sont sillonnées par des cours d'eau vive, à niveau variable entre la saison sèche et la saison humide et dont le lit est encombré d'alluvions grossières.

La végétation arbustive des rives est souvent caractérisée et dominée par une rhéophyte rappelant beaucoup les espèces homologues du genre *Salix*, une Euphorbiacée, *Homonoia riparia*, qui est d'ailleurs aussi connue du Laos (VIDAL 1956) et du Viêt-Nam (SCHMID, 1974), où elle peut même s'associer à *Salix tetrasperma*.

Il faut bien distinguer celle-ci de la végétation arbustive hygrophile des bords de cours d'eau eutrophisés (bords du Mékong à Nong Khai, rivière de Paï), caractérisée plutôt par *Ricinus communis*, *Mimosa pigra*, *Broussonetia papyrifera*, *Solanum cf. torvum*.

Les grèves sablonneuses éclairées peuvent accueillir des communautés ripuaires herbacées, surtout caractérisées par *Equisetum debile*, comme au Laos et au Viêt-Nam.

2. La végétation forestière ombrophile

La végétation forestière ombrophile a été observée surtout en Malaisie, à Penang Hill (830 m, île de Penang) et près du lac Chini (ouest de Kuantan) ; quelques éléments en existent aussi à Kuo Samui (Na Muang), en Thaïlande.

Les synusies arborescentes

Globalement, la synusie supérieure de la forêt est constituée de représentants des familles suivantes :

Dipterocarpaceae : *Shorea parviflora*, *S. curtisii*, *S. multiflora*, *S. ovalis*, *S. pauciflora*, *S. deccariana*, *Anisoptera curtisii*, *Vatica nitens*,

Fagaceae : *Lithocarpus* sp., *Castanopsis* sp.,

Apocynaceae : *Alstonia angustiloba*, *A. macrophylla*,

Fabaceae : *Milletia atropurpurea*, *Koompassia malaccensis*, *Ormosia* sp.,

Guttifères : *Cratogeomys formosum*, *Calophyllum incrassatum*, *Garcinia* sp.,

Lauraceae : *Cinnamomum* sp. et autres,

Myrtaceae des genres *Tristania* et *Eugenia*,

Anacardiaceae : *Swintonia schwenckii*, *Camptosperma* sp., *Gluta* sp.,

Theaceae : *Schima wallichii*, *Adinandra sarosantha*,

Moraceae : *Artocarpus scortechinii*, *Streblus elongatus*,

et

Rhizophoraceae (*Pellacalyx saccardianus*), *Elaeocarpaceae* (*Elaeocarpus* sp.),

Ixonanthaceae (*Ixonanthus reticulata*), *Araucariaceae* (*Agathis alba*), *Burseraceae*,

Sonneratiaceae (*Duabanga grandiflora*), *Sterculiaceae* (*Pterospermum* sp.),

Crypteroniaceae (*Crypteronia* sp.), *Rubiaceae* (*Adina* sp.), *Sapotaceae* (*Planchonella malaccensis*).

En allant au lac Chini, on a longé une forêt ripuaire à Légumineuses (*Koompassia excelsa*, *Intsia palembanica*) et *Ficus* « étrangleurs » ; selon RICHARDS (1952), les *Koompassia* sont parmi les hauts arbres des forêts tropicales (80-85 m).

A Na Muang, dans la strate arborescente supérieure, on a relevé des Dipterocarpaceae (*Dipterocarpus alatus*, *D. gracilis*, *Shorea gratissima*, *Anisoptera costata*), Légumineuses (*Adenanthera microsperma*), Anacardiaceae (*Bouea oppositifolia*), Myristicaceae (*Knema globularia*), Proteaceae (*Heliciopsis terminalis*) ; dans la strate arborescente inférieure, on a plutôt : Flacourtiaceae (*Homalium dasyanthum*), Ebenaceae (*Diospyros ebenum*), Myristicaceae (*Myristica* sp.), Apocynaceae (*Alstonia scholaris*), Myrtaceae (*Syzygium* sp.), Légumineuses (*Archidendron jiringa*), Moraceae (*Artocarpus lakoocha*).

Les synusies inférieures

Les synusies arbustives sont fort peu précisément décrites : on peut trouver des Palmiers du type *Caryota mitis* en arbustif supérieur (Na Muang) et des Rubiaceae du genre *Ixora* en arbustif inférieur (lac Chini, Na Muang) ; des *Calamus*, palmiers grimpants à flagelles épineux et fruits écailleux (« rat-tans »), sont des lianes fréquentes vers le lac Chini.

Les synusies herbacées supérieures sont le domaine des grandes herbes de la famille des Musaceae (*Musa* sp., qui y remplacent les *Heliconia* presque exclusivement néo-tropicaux), des Zingiberaceae (*Costus speciosus* à Na Muang), Marantaceae. Dans les synusies herbacées plus basses, on rencontre des Acanthaceae, de petites Zingiberaceae (*Kaempferia pulchra* à Na Muang, *Globba* sp.).

Malgré mes recherches, je n'ai pas rencontré de parasites ou de saprophytes dans les forêts parcourues ; ces plantes hétérotrophes sont représentées localement par les familles des Balanophoraceae (*Balanophora latisejala*), Rafflesiaceae (*Rafflesia hasseltii*) et Burmanniaceae (*Thismia arachnites*).

3. La forêt mésophile à Teck

La forêt de teck (*Tectona grandis*) joue un rôle écologique, mais aussi économique, important dans une grande partie de la Thaïlande du Nord ; on l'a parcourue dans les environs de Paï (ouest de Chiang Mai).

La strate arborescente est constituée, outre le teck lui-même, de Dipterocarpaceae et d'essences des genres *Xylia*, *Pterocarpus*, *Wrightia* (*W. tomentosa*), *Terminalia*, *Diospyros*, *Lagerstroemia*, *Lanea* (*L. coromandelica*), *Premna* (*P. tomentosa*) ; les épiphytes sont surtout dominés par *Platyterium coronarium*, des *Lygodium* et des Orchidaceae.

La strate arbustive accueille des espèces telles *Clerodendron paniculatum*, *Bauhinia* sp., *Leea* cf. *acuminata* et des bambous. Dans la strate herbacée, on a principalement relevé *Biophytum sensitivum*, *Selaginella* sp., des Zingiberaceae (*Globba* sp., *Costus speciosus*), Liliaceae, Cyperaceae, Poaceae.

4. La pinède claire de Pin Khasya du Nord de la Thaïlande

En altitude moyenne, dans les montagnes du Nord de la Thaïlande, s'étendent largement de vastes pinèdes claires, par exemple au-dessus de Paï, sur les flancs du Doi Inthanon (sous l'étage de la forêt des nuages) et dans le Parc national de Nam Nao. Elles correspondent à la *pine-deciduous dipterocarp forest* de SANTISUK (1988).

Elles sont dominées par un pin à trois aiguilles, *Pinus khasya* (ou *P. kesiya*), accompagné de *Dipterocarpus obtusifolius*, *Terminalia chebula*, de Fagaceae (dont *Quercus kerrii*). Cette association d'essences rappelle certaines forêts claires de Birmanie et Sud-Viêt-Nam, où toutefois *P. khasya* est parfois remplacé par un Pin à deux aiguilles, *P. merkusii*.

Cette combinaison de Fagaceae et Dipterocarpaceae, déjà observée dans la forêt ombrophile, caractérise, on le sait, nombre de forêts tropicales du Sud-Est asiatique. Ainsi, on les retrouve au Laos avec des Légumineuses, Guttifères, Lauraceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Burseraceae (VIDAL 1956), au Viêt-Nam, où les Fagaceae sont représentés par les genres *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis* (SCHMID, 1974). Il y a sans doute là une structure systématique originale qu'on pourrait définir sous le nom de S (Fagaceae-Dipterocarpaceae). Il faut noter que les forêts tropicales humides sempervirentes à Diptérocarpacées sont surtout planitiales, ne montant guère en altitude.

La strate arbustive est très riche, notamment en régénérations des essences arborescentes ; mais on peut encore y relever *Cycas pectinata*, *Dracaena loureirii*, *Melastoma normale*, *Clerodendron spicatum*, *Breynia cernua*, *Leea acuminata*, parfois parasités par des *Cassytha*. Quelques épiphytes sont représentés par des Orchidaceae, *Drynaria quercifolia*, *Dischidia nummularia*.

La strate herbacée possède un caractère semi-héliophile, les pins ne s'opposant que faiblement à la pénétration de la lumière jusqu'aux strates inférieures : Cyperaceae (dont des *Scleria*), Asteraceae, Poaceae (dont *Arundinaria* cf. *pusilla*), Liliaceae, Iridaceae, Zingiberaceae (genres *Globba*, *Curcuma*), Commelinaceae, Ammiaceae (dont *Pimpinella diversifolia*, *Trachydium cambodgianum*), Malvaceae (*Decashistia parviflora*), *Impatiens masoni*, *Osbeckia chinensis*, *Curculigo orchioides*, *Scutellaria discolor*, *Arundina graminifolia*, *Torenia siamensis* (ces deux derniers à Nam Nao), *Aristolochia* cf. *tagala* (Doi Inthanon) ; cette végétation se rapproche beaucoup de celle de la strate herbacée des pinèdes à *P. khasya* du Sud-Viêt-Nam (SCHMID, 1974) ou des forêts claires laotiennes à *Pentacme siamensis* (VIDAL, 1956), où toutefois les pins paraissent manquer.

La surprise floristique consista surtout en la rencontre d'une plante insectivore, *Drosera peltata*, en conditions édaphiques nettement moins humides que les biotopes des *Drosera* européens.

En des points un peu plus humides des clairières, on peut observer *Centella asiatica* et *Swertia angustifolia*. Dans les chemins un peu plus éclairés se développe souvent une petite plante prostrée, *Gentiana loureirii*. De la même taille, *Pratia begoniifolia* s'observe aussi sur des chemins forestiers sili- ceux humides.

Ces strates herbacées rappellent par certaines espèces les chênaies-pinèdes du Sud-Viêt-Nam étudiées par BARRY *et al.* (1965).

5. La végétation forestière régressive

Le défrichement de la forêt ombrophile détermine un cycle sylvigénétique interne tendant à la réinstallation de la forêt mûre. Dans les stades de ce cycle, il faut signaler la végétation forestière secondaire transitoire caractérisée par des essences héliophiles à croissance rapide comme les *Macaranga*, qui jouent de la sorte un rôle un peu équivalent à celui de Moraceae comme les *Cecropia* en Amérique tropicale et *Musanga cecropioides* en Afrique.

Les fourrés internes associés à ce cycle sont caractérisés par des Melastomaceae, *Trema angustifolia*, homologue du *T. guineense* africain, sur lesquels peuvent grimper *Lygodium flexuosum* et des *Lycopodium* épiphytes. Selon RICHARDS, les Dipterocarpaceae manquent entièrement dans ces forêts secondaires ; ces essences caractérisent les forêts mûres.

6. Les forêts néphéliphiles

Les forêts d'altitude, souvent dans les nuages, ont été parcourues dans une montagne du Centre de la Malaisie (Tanah Rata, à Cameron Highlands) et au point culminant de la Thaïlande (Doi Inthanon).

A Cameron Highlands, dans la strate herbacée, de hautes Fougères telles *Dipteris conjugata* sont assez fréquentes, mais on a aussi noté : Melastomaceae (*Sonerila* cf. *hirsutula*), Balsaminaceae (*Impatiens* sp. pl., dont *I. oncidioides*), *Selaginella* sp. pl., *Lycopodium* sp., Gesneriaceae du genre *Didymocarpus*, *Globba* sp., *Begonia* sp., Orchidaceae, Burmanniaceae (*Burmannia longifolia*), Araceae du genre *Arisaema*. L'effet de l'altitude s'y manifeste aussi par la présence de *Sphagnum*, accompagnés de *Nepenthes*.

Particulièrement dans ces forêts de montagne, les épiphytes sont bien représentés : Araceae, Orchidaceae et Fougères (*Asplenium nidus*, *Lycopodium phlegmaria*, *L. casuarinoides*, *Drymoglossum piloselloides*, *Lecanopteris carnosa*, des *Trichomanes* dont *T. meifolium*), parfois des Asclepiadaceae myrmécophiles (*Dischidia astephana*).

Au Doi Inthanon (dit aussi Doi Angka), les forêts d'altitude, se rattachant à la *upper montane rain forest* de SANTISUK (1988), sont surtout caractérisées par la famille des Ericaceae, même dans la strate arborescente où l'on peut rencontrer (OGAWA *et al.* 1961) *Rhododendron smilesii*, *R. arboreum* ssp. *delavayi*, *Vaccinium exaristatum*, *Pieris ovalifolia*, *Craibiodendron stellatum*, qu'accompagnent des Gymnospermes, *Podocarpus neriifolius*, *P. imbricatus*, des Magnoliaceae (genres *Michelia*, *Manglietia*) et des Fagaceae (*Quercus* sp., *Castanopsis* sp.). Les trois dernières Ericacées montrent de profondes affinités entre cette forêt d'altitude et la forêt claire à *Quercus griffithii-Keteleeria roulletii* du Laos (VIDAL 1956).

Dans la strate arbustive, les Ericaceae sont *Rhododendron moultmainense*, *R. oxyphyllum*, *R. simsii*, *R. ludwigianum*, *R. surasianum* ; on peut y noter aussi *Schima wallichii*, plutôt vers les lisières, *Polygala karensium*, des *Hypericum*.

Cette famille possède même quelques représentants épiphytes notamment *Agapetes hosseana*, accompagné de nombreuses Fougères, un *Araïostegia*, des Hymenophyllaceae.

La strate herbacée renferme des *Impatiens*, des Araceae, un *Polygonatum*, *Pedicularis thailandica* (endémique) qui y remplace *P. tenuisecta* de la forêt laotienne déjà évoquée.

Les Ericaceae apparaissent de nouveau dans les trouées de la forêt, sur les talus oligotrophes limitant les routes d'accès au Doi Inthanon, notamment ; à ce niveau, elles structurent une petite lande d'altitude où l'on retrouve *Agapetes hosseana*, *Gaultheria notabilis*, *Lycopodium clavatum* et *Viola angkæ*.

On finira la brève présentation de ce paysage forestier montagnard en évoquant quelques marécages d'altitude localisés dans les clairières inondées de la forêt néphéliphile, marécages occupés par des Cyperaceae, Poaceae, des Sphaignes, un *Hypericum* (plutôt dans les ruisselets drainant le marais) et surtout *Juncus prismatocarpus*, qui évoque d'autres marécages oligotrophes tempérés d'Europe (*J. acutiflorus*, *J. subnodulosus*) ou des Antilles (*J. guadalupensis*, de FOUCAULT, 1983) ; je n'y ai pas relevé *Lobelia angulata*, *Monochoria vaginalis*, *Xyris lobbi*, *Lindernia nummularifolia* signa-

lés en ce lieu par ROBBINS et SMITHINAND (1966). De tels marécages à *J. prismatocarpus* et Sphaignes existent aussi au Sud-Viêt-Nam, avec des espèces à affinités tropicales nettes (Eriocaulaceae, Xyridaceae, Droseraceae, Burmanniaceae, *Nepenthes*, BARRY *et al.*, 1965; SCHMID, 1974), qui permettent de les rapprocher de la S (Xyridaceae-Eriocaulaceae).

7. La végétation des lisières

On va évoquer ici quelques communautés héliophiles secondaires s'installant après défrichement de la forêt. L'une d'elles a été particulièrement étudiée à Bala (Cameron H.), sans pourtant de parfaites connaissances floristiques. Il s'agit d'une phytocénose oligotrophe méso-xérophile structurée en deux synusies :

- une synusie herbacée basse dominée par *Gleichenia linearis*, accompagné de *Pteridium aquilinum*, *Lycopodium* sp., Iridaceae, Poaceae, *Polygala paniculata*, Cyperaceae et, plus remarquable, un *Nepenthes* bas ; il est intéressant de noter la présence d'une espèce insectivore dans cette situation méso-xérophile car, bien souvent, de telles espèces sont inféodées préférentiellement aux milieux hygro- à hydrophiles (Lentibulariaceae, Droseraceae, Sarraceniaceae, Cephalotaceae) ; le comportement de ces *Nepenthes* se rapproche ainsi de celui d'une Droséracée méso-xérophile de landes ou de pelouses de l'Espagne du Sud et du Maroc, *Drosophyllum lusitanicum* (DAHLGREN et LASSEN 1972) et celui de *Drosera peltata* des pinèdes à Pin Khasya de Thaïlande (voir III-4) ;
- une synusie arbustive caractérisée par une Mélastomacée, un *Vaccinium* nanophanerophytique, une haute Orchidée, *Arundina graminifolia* et une Myrtacée éricoïde, *Baeckea frutescens*.

De telles végétations à Myrtaceae et Ericaceae évoquent inmanquablement les *heath forests* (ou *padang*) nettement plus développées à Bornéo, sur sols acides oligotrophes (podzols tropicaux) formés à partir de roches-mères sableuses, constituées de végétaux microphylls à feuilles sclérophylles, où les *Nepenthes* jouent un rôle important (RICHARDS 1952, WHITMORE 1991).

Elles sont très proches de communautés que SOEPADMO (1971) a évoquées dans d'autres régions de Malaisie sous le nom de *upper montane ericaceous forest*, comportant Myrtaceae (*Leptospermum*, *Baeckea*), Ericaceae (*Rhododendron*, *Vaccinium*), avec en outre Epacridaceae (*Styphelia*), Cunoniaceae (*Weinmannia*), Symplocaceae (*Symplocos*), Aquifoliaceae (*Ilex*), Theaceae (*Gordonia*) et Podocarpaceae (*Podocarpus*, *Dacrydium*). Dans cette même région malaise, au niveau de la *dwarf shrubby vegetation on bare rocks*, la synusie à *Nepenthes*, *Gleichenia* et *Lycopodium cerinum* est plus hygrophile que la précédente puisque s'ajoutent des espèces des genres *Xyris*, *Eriocaulon*, *Schoenus*, ainsi que *Lycopodium carolinianum* ; elle se rattache nettement à la S (Xyridaceae-Eriocaulaceae).

Au mont Kinabalu (Bornéo), se développent des communautés à Ericaceae (*Rhododendron*), Epacridaceae (*Leucopogon*, *Dracophyllum*), Cunoniaceae (*Cunonia*, *Geissois*, *Codia*, *Pancheria*), Myrtaceae (*Tristania*, *Purpleostemon*, *Callistemon*, *Calycorectes*, *Xanthostemon*, *Baeckea*), *Pteridium aquilinum*, *Gleichenia linearis*, *Drosera*, *Nepenthes* (VIROT, 1956 : 175, 177, 201...).

À propos de l'homologie des espèces

L'homologie est un concept utilisé en phytosociologie systémique pour qualifier une relation d'équivalence associant deux syntaxons élémentaires jouant le même rôle, ayant la même place vis-à-vis de leurs voisins, dans deux systèmes isomorphes distincts (de FOUCAULT 1984a, 1984b). L'homologie des syntaxons floristiquement définis (qu'on pourrait qualifier de *synhomologie*) est bien souvent due à la possibilité de mettre en correspondance au moins quelques espèces de ces syntaxons. On peut alors transposer ce concept aux espèces et, en même temps, modifier cette correspondance en une transformation entre celles-ci. Ainsi conçue, l'homologie ne peut être une transformation totalement arbitraire, car considérer que deux espèces sont homologues oblige à leur trouver une qualité commune ; autrement dit, il doit exister un invariant dans cette transformation entre homologues. Cet invariant peut être de nature variée, ce qui permet de distinguer plusieurs types d'homologie. Quelques exemples empruntés à la végétation guadeloupéenne (de FOUCAULT 1983, 1991), tanzanienne (de FOUCAULT, 1990) et asiatique vont illustrer ceci.

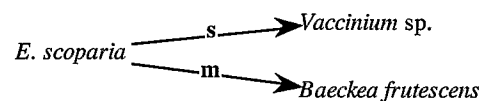
L'existence de F-structures systématiques, caractérisées par des familles communes, détermine l'existence d'homologie par invariance systématique (qu'on représentera par **s**), de famille mais aussi de genre (tableau joint).

EUROPE	GUADELOUPE	ASIE	TANZANIE
	<i>Thalassia testudinum</i> <i>Cymodocea filiformis</i>	<i>Thalassia hemprichii</i> <i>Cymodocea</i> sp	<i>Halodule</i> <i>Syringodium</i>
	<i>Rhizophora mangle</i> <i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Rhizophora mucronata</i> <i>Lumnitzera</i> sp.	
<i>Nymphaea alba</i> <i>Nuphar luteum</i> <i>Nymphoides peltata</i>	<i>Nymphaea ampla</i>	<i>Nymphaea lotus</i> <i>Nelumbo nucifera</i> <i>Nymphoides indica</i>	
Magnocariçaie et roselière	Roselière à <i>Cyperaceae</i>	Roselière à <i>Cyperaceae</i> , <i>Typha angustifolia</i>	Roselière à <i>Cyperus</i> <i>alternifolius</i> , <i>Typha australis</i>
		<i>Borassus flabellifer</i>	<i>Borassus aethiopum</i>
<i>Equisetum</i> sp.pl.		<i>Equisetum debile</i>	
	<i>Strelitziaceae</i>	<i>Musaceae</i> <i>Zingiberaceae</i>	
	<i>Podocarpus coriaceus</i>	<i>Podocarpus neriifolius</i> <i>Rhododendron</i> sp	<i>Podocarpus milanjanus</i> <i>Erica arborea</i>
Lande à <i>Ericaceae</i> - <i>Lycopodium</i>		Lande à <i>Agapetes hosseana</i> , <i>Gaultheria notabilis</i> , <i>Lycopodium clavatum</i>	Lande à <i>Blaeria</i>
<i>Juncus acutiflorus</i>	<i>Juncus guadalupensis</i>	<i>Juncus prismatocarpus</i>	
<i>Arum maculatum</i>		<i>Typhonium trilobatum</i>	

Il existe aussi des homologies par invariance morphologique (**m**) : la Myrtacée *Baeckea frutescens* évoque des Ericacées (par ex. *Erica scoparia*) par son port justement éricoïde ; localement, d'ailleurs son nom vernaculaire est « bruyère » (GUIBIER 1925 : 275). Ce rapprochement est conforté par une homologie sur invariance écologique (**e**) : ces deux espèces sont liées à des conditions édaphiques oligotrophes.

Il existe encore des homologies par invariance dynamique (**d**) quand des espèces jouent un même rôle dans une série dynamique. Enfin, plus rarement, on peut mettre en évidence une homologie trophique (**t**).

L'intérêt de ces notions réside dans le fait que, dans deux communautés végétales synhomologues considérées comme des réunions d'espèces, les homologies peuvent être de divers types entre espèces représentées. Par ex., les fourrés oligotrophes à *Erica scoparia* (*Ericoscopariae-Franguletum alni*, GEHU et GEHU 1975) paraissent synhomologues des fourrés oligotrophes de Bala (cf. III-7) et on a les homologies spécifiques



il est très suggestif de rappeler qu'en Nouvelle-Calédonie, un *Baeckea* est nommé *ericoides* et « bruyère » (SCHMID, 1987).

Conclusion

Malgré le défaut de mes connaissances floristiques sur cette région tropicale, comme je l'annonçais en introduction, cette contribution a permis de définir un certain nombre de concepts originaux, d'abord une unité phytosociologique nouvelle, l'association des plages, le *Spinifici littorei-Viticetum ovatae*, ensuite plusieurs unités F-structurales systématiques confirmées ou nouvelles, celle des associations arborescentes du Sud-Est asiatique, la S (Fagaceae-Dipterocarpaceae).

Sur le plan phytosociologique fonctionnel, j'ai apporté une certaine attention à la formation végétale régressive, à Myrtaceae, Ericaceae..., que j'ai cherché à comparer à des formations homologues de régions voisines. Le rôle des *Nepenthes* insectivores y a été évoqué.

Sur le plan fondamental, à propos de l'homologie structurale, j'ai été amené à séparer, pour la première fois semble-t-il, la synhomologie, ou homologie de syntaxons, et homologie des espèces constitutives de ces syntaxons. En précisant ce dernier point, on est amené à distinguer l'homologie systématique (qui renvoie aux F-structures systématiques), l'homologie morphologique, l'homologie écologique, l'homologie dynamique et l'homologie trophique.

Remerciements : Mes remerciements les plus vifs s'adressent à ceux qui m'ont aidé à déterminer quelques espèces ou genres : K. CHAYAMARIT (Forest Herbarium de Bangkok, Thailand) et J. BADRE (Muséum d'histoire naturelle de Paris).

BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, P.S. - 1971 - The plants and vegetation of Bako National Park. *Malayan Nature Journal* 24: 151-162.
- BARRY, J.P., NGUYEN VAN THUY, LE CONG KIET et PHAM HOANG HO. - 1965 - Les tourbières de la région de Dalat (Sud-Viêt-Nam). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 55 : 69-89.
- DAHLGREEN, R. et LASSEN, P. - 1972 - Studies in the flora of northern Morocco. I. Some poor fern communities and notes on a number of northern and atlantic plant species. *Bot. Notiser* 125: 439-464.
- FOUCAULT, B. (de) - 1983 - Nouvelles observations phytosociologiques sur la végétation aquatique et subaquatique à la Guadeloupe (Antilles françaises) : de la végétation phanérogamique marine aux bombements à Sphaignes culmineaux. *Coll. Phytosoc. X, les végétations aquatiques*, Lille 1981 : 255-277.
- FOUCAULT, B. (de) - 1984a - Systématique, structuralisme et synsystème des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse, Rouen, 675 p.
- FOUCAULT, B. (de) - 1984b - Introduction à une épistémologie de l'invariance. Application à la botanique et à la phytosociologie. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 37 (3-4) : 73-84.
- FOUCAULT, B. (de) - 1987a - Contribution à l'étude phytosociologique des paysages de Guadeloupe (Antilles françaises) : la végétation des plages et des falaises littorales. *Phytocoenologia* 15 (3) : 397-418.
- FOUCAULT, B. (de) - 1987b - Nouvelles considérations sur les F-structures systématiques végétales : caractérisation, ordination, signification. *Phytocoenologia* 15 (2) : 159-199.
- FOUCAULT, B. (de) - 1988 - Les végétations herbacées basses amphibies : systématique, structuralisme et synsystème. *Diss. Bot.* 121 : 1-150.
- FOUCAULT, B. (de) - 1990 - Impressions biosociologiques après un voyage en Tanzanie. *Doc. Phytosoc.* NS XII : 175-188.
- FOUCAULT, B. (de) - 1991 - Nouvelles considérations sur la végétation de la Guadeloupe (Antilles françaises). *Phytocoenologia* 19 (4) : 445-478.
- GEHU, J.-M. et J. - 1975 - Les fourrés à *Erica scoparia* et *Frangula alnus* d'Aquitaine (*Scopario-Franguletum alnae*). *Doc. Phytosoc.* 9-14 : 117-120.
- GOLUB, V.B., LOSEV, G.A. et MIRKIN, B.M. - 1991 - Aquatic and hygrophytic vegetation of the Lower Volga valley. *Phytocoenologia* 20 (1): 1-63.
- GUIBIER, H. - 1925 - Caractères généraux de la forêt indochinoise. In H. LECOMTE, *Les bois de l'Indochine*, appendice : 249-291. Public. Agence Economique de l'Indochine XIII, Paris.
- MILLINGTON, R.J. - 1954 - *Sphagnum* bogs of the New England Plateau, New South Wales. *J. Ecology* 42 : 328-344.
- OGAWA, H., YODA, K. et KIRA, T. - 1961 - A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and life in SE Asia* 1 : 21-157.
- RICHARDS, P.W. - 1952 - The tropical rain forest, an ecological study. 450 p., Cambridge University Press.
- ROBBINS, R.J. et SMITINAND, T. - 1966 - A botanical ascent of Doi Inthanon. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* 21: 205-221.
- SANTISUK, T. - 1988 - An account of the vegetation of northern Thailand. *Geocol. Research* 5: 1-101.
- SCHMID, M. - 1974 - Végétation du Viêt-Nam. Le massif sud annamitique et les régions limitrophes. *Mém. ORSTOM* 74 : 1-243.
- SCHMID, M. - 1987 - Fleurs et plantes de Nouvelle-Calédonie. Les éditions du Pacifique, 164 p., Singapour.
- SOEPADMO, E. - 1971 - Plants and vegetation along the paths from Kuala Tahan to Gunong Tahan. *Malay. Nat. J.* 24: 118-124.
- VIDAL, J. - 1956 - La végétation du Laos. 2 : groupements végétaux et flore. *Trav. Labo. For. Toulouse* V, 1, 1 : 121-582.
- VIROT, R. - 1956 - La végétation canaque. *Mém. Mus. nat. hist. nat.*, B, 7 : 1-398.
- WHITMORE, T.C. - 1991 - An introduction to tropical rain forests. 226 p., Clarendon Press, Oxford.