

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 24 (1969)
Heft: 2

Artikel: Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires
Autor: Mangenot, Georges
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880189>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires ¹

GEORGES MANGENOT

RÉSUMÉ.

L'auteur propose de compléter la classification des types biologiques telle que l'a établie Raunkiaer par les catégories des plantes monoblastiques (ou oligoblastiques) et polyblastiques (correspondant aux pachycaules et leptocauls de Corner). Il met en évidence la signification biologique et évolutionnaire de l'involution de l'appareil végétatif aérien chez les plantes vasculaires.

SUMMARY.

The author suggests the recognition of two additional categories to the classification of life forms as proposed by Raunkiaer: the monoblastic (or oligoblastic) and the polyblastic plants (corresponding to the pachycaulous and leptocaulous plants of Corner). He stresses the biological and evolutionary significance of the involution of the aerial vegetative body in vascular plants.

ZUSAMMENFASSUNG.

Der Verfasser schlägt vor, Raunkiaers System der Wuchsformen durch zwei zusätzliche Kategorien zu ergänzen: jene der monoblastischen (oder oligoblastischen) und der polyblastischen Pflanzen (pachycaule und leptocauls Pflanzen im Sinne Corners). Er betont die biologische und evolutionäre Bedeutung der Involution des oberirdischen vegetativen Organsystems bei den Gefäßpflanzen.

¹ Les réflexions qui vont suivre ne concernent pas les plantes non vasculaires. Les types d'organisation réalisés chez les algues, les lichens et les bryophytes diffèrent plus ou moins profondément de ceux des plantes vasculaires et impliquent d'autres relations avec les milieux. Distinguer des types biologiques chez les végétaux non vascularisés serait probablement intéressant, mais devrait être envisagé suivant des modes adaptés à la morphologie, au cycle et à l'écologie de chaque grand groupe, et non comme une extension approximative et simpliste de notions valables pour les seuls cormophytes aériens.

Les 5 et 6 avril 1965, un colloque sur les types biologiques s'est tenu à Montpellier; 25 botanistes ont confronté leurs conceptions sur les types biologiques, tels que Raunkiaer les avait définis en 1905.

Une partie des discussions a porté sur la signification écophysologique des catégories distinguées par le savant danois; depuis plus de 60 ans, en effet, beaucoup d'expérience nouvelle a été acquise dans ce domaine, en particulier dans les régions tropicales. En 1963, Aubréville avait soutenu que le principe de la classification de Raunkiaer "n'a pas de sens en milieu tropical", c'est-à-dire dans "les pays chauds, sans neige et sans gel"; d'après Aubréville, les types biologiques des tropiques sont les arbres sempervirents, pseudosempervirents ou décidus, les arbrisseaux, sarmenteux ou buissonnants, feuillus, aphyllés ou hétérophylles, les Palmiers, les succulentes, les lianes, les épiphytes, les sapro-parasites, les herbacées vivaces ou annuelles, les plantules. Au colloque de 1965, ces vues nouvelles sont matière à discussion. Vidal ne les accepte pas: la classification de Raunkiaer lui a été très utile pour l'analyse de la végétation du Laos. Un autre spécialiste des régions tropicales, Lebrun, considère que les notions d'arbres, de Palmiers, de lianes, de succulentes, d'épiphytes sont les éléments d'une classification fondée sur les aspects physiologiques liés, certes, au milieu, mais exprimant d'abord des types d'organisation. Tandis que le système de Raunkiaer, complètement indépendant de ces formes, est inspiré de cette considération purement écologique qu'est la situation des bourgeons par rapport au milieu: considération parfaitement valable en milieu tropical où l'interruption du rythme végétatif est due, non aux basses températures, mais à la sécheresse, intempérie comparable au froid; "même sous l'équateur, dans les terroirs apparemment les mieux arrosés, se produisent, avec plus ou moins de régularité, des époques de sécheresse sévère entraînant la dessiccation des sols normalement drainés et leur maintien au niveau du flétrissement permanent, pendant plusieurs jours parfois". "Les types biologiques classiquement définis par Raunkiaer et précisés ou détaillés par ses successeurs expriment donc bien l'ajustement de la plante à son bilan hydrique, en conformité avec les gradients d'évapo-transpiration potentielle durant les périodes les plus critiques."

Ayant ainsi constaté que la notion de types biologiques est valable sous tous les climats, Lebrun concède que "l'ordonnance de Raunkiaer n'est pas la seule: des types biologiques peuvent être définis selon tous autres paramètres écologiques".

Tel est l'avis de Trochain, qui fait revue de toutes les conceptions du type biologique, celles de du Rietz, Huguet del Vilar, Schmid, Roberty, Braun-Blanquet, Hedberg et autres; on peut distinguer trois principaux courants d'opinion: les uns, partisans d'une classification à base écologique, admettent, avec Ozenda (1964), que les types biologiques de Raunkiaer, caractéristiques de l'adaptation des végétaux au froid hivernal, "n'ont d'intérêt que dans la mesure où ils peuvent être mis en relation avec le climat"; d'autres préfèrent une classification purement physiologique, tout en s'essayant à dégager la signification écologique des formes; la notion des types biologiques, dont le nombre tend ainsi à devenir de plus en plus élevé, devient de plus en plus compliquée; il est clair que, pour certains orateurs du colloque de 1965 ayant travaillé en milieu tropical, en particulier Keraudren et Stehlé, les types biologiques sont des types d'organisation: succulentes (pachyphylles et pachycaules) et spinescentes responsables des paysages végétaux très particuliers du SW de Madagascar et de certaines régions du Mexique, du Brésil et de l'Australie; types biologiques des paysages éoliens, xérophytiques, halophytiques, psammophiles, forestiers, etc. des îles Caraïbes.

Tous ces travaux sont fort intéressants; mais il est difficile de dire qu'ils précisent, en quoi que ce soit, la notion de type biologique, telle que l'avait définie Raunkiaer; bien au contraire, cette notion, confrontée avec la diversité des types d'organisation existant sous les tropiques, et avec la moindre sévérité des intempéries, surtout dans les régions chaudes et humides, perd de sa netteté.

Je crois cependant que les types biologiques de Raunkiaer correspondent à une réalité universelle; on les retrouve partout, dans le monde actuel; ils étaient déjà différenciés à une période très reculée de l'histoire terrestre, probablement dès le dévonien. Il faut cependant compléter la classification de Raunkiaer et, surtout, mieux comprendre sa signification biologique, qui n'est pas seulement écologique, mais aussi génétique et d'une grande importance évolutive.

Il convient, semble-t-il, de compléter la classification de Raunkiaer. La distinction entre phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, géophytes, thérophytes est fondée sur l'exposition des bourgeons aux intempéries: la série de ces types biologiques exprime une protection de plus en plus efficace des bourgeons au froid hivernal. Je crois cette notion parfaitement juste: les bourgeons sont des sites très sensibles aux intempéries. Mais sans doute convient-il de l'élargir: la protection des bourgeons est nécessaire parce qu'ils effectuent, d'année en année, le développement de l'appareil aérien; or, ce développement dépend non seulement de l'activité des bourgeons, mais encore de leur nombre.

Dans les régions à hiver froid, l'appareil caulinaire de tous les phanérophytes et chaméphytes érigés est très ramifié: les bourgeons apicaux, axillaires (solitaires ou sériés) et adventifs sont extrêmement nombreux. Il est exceptionnel qu'une gelée insolite, même sévère, détruise tous ces points de croissance. L'arbre, même durement mutilé, régénère ses parties détruites. Ces arbres sont polyblastiques ¹.

Il en est tout autrement des appareils aériens monoblastiques, dont le développement est effectué par l'activité d'un seul bourgeon apical; la destruction de celui-ci entraîne l'arrêt de croissance immédiat et la mort inéluctable, à brève échéance. Les monoblastiques stricts, incapables de se ramifier, incapables de former des bourgeons adventifs, sont très nombreux dans les régions tropicales. Les monoblastiques monocarpiques (hapaxanthes: de hapax = une seule fois), tels que les Palmiers phanérophytiques des genres *Corypha* et *Metroxylon*, sont des monoblastiques les plus stricts: ils ne possèdent, pendant toute leur vie, qu'un seul bourgeon apical, dans lequel un énorme méristème assure, à lui seul, pendant deux ou trois décennies, (chez *Corypha umbraculifera* pendant plus de 70 ans), le développement de l'appareil végétatif, puissante colonne dressée portant une gerbe de mégaphylles; puis, quand

¹ Ce terme est synonyme de leptocaulie, dans le sens que lui donne Corner: les rameaux des leptocauls (leptos = mince, grêle), formés par de nombreux petits bourgeons (polyblastie), sont peu épais. Les termes de mono- et oligoblastie, qui vont être utilisés plus loin, correspondent exactement aussi à celui de pachycaulie (pachys = épais) dont Corner est également l'auteur: un seul bourgeon, ou quelques bourgeons, édifient un appareil caulinaire simple ou peu ramifié, massif chez beaucoup d'espèces (Cycadales, certains Palmiers, etc.), mais élané chez d'autres (certaines fougères arborescentes, etc.). Les notions de sveltesse et d'épaisseur sont quelque peu subjectives; il paraît donc préférable, pour exprimer les mêmes faits, de recourir à une nomenclature tenant compte du nombre des bourgeons et comparable à celle de Raunkiaer basée sur la situation des bourgeons.

ont été rassemblées, lentement, toutes les réserves nécessaires, ce méristème se transforme et donne naissance à un feu d'artifice final qu'est la gigantesque inflorescence. Les *Agave* sont aussi des monoblastiques hapaxanthes, mais nanophanérophytiques ou chaméphytiques: le méristème apical de leur courte tige érigée produit, pendant une dizaine d'années, d'épaisses feuilles fibro-succulentes, puis, après s'être profondément transformé, une énorme inflorescence. Chez les Palmiers, comme chez les *Agave*, la mort survient après la formation des fruits. Les cadavres géants des *Corypha* restent debout pendant quelques années, couronnés par les débris de l'inflorescence et des feuilles, puis finissent par s'effondrer.

Mais la plupart des monoblastiques sont polycarpiques, ou pléonanthès (pleon = préfixe indiquant la pluralité). Chez certains Palmiers phanérophytiques, monoblastiques et mégaphylles, tels que le cocotier, le palmier à huile et le rônier, une division du travail est ébauchée: le volumineux méristème apical effectue, seul, la croissance végétative et ne devient jamais inflorescentiel; les inflorescences sont produites, continuellement, par des méristèmes spécialisés situés à l'aisselle des ébauches foliaires, et qui se développent en même temps que celles-ci. Dans d'autres familles existent des organismes tout à fait comparables à ces Palmiers: chez les Liliacées, certains *Aloë*, phanérophytiques ou chaméphytiques, chez les Agavacées, la plupart des *Yucca*, phanérophytiques ou chaméphytiques, quelques *Dracaena* chaméphytiques, tous macro- ou mésophylles. Dans de très nombreux ordres d'Angiospermes existent aussi des arbres ou arbustes monoblastiques, macro- ou mésophylles, tous tropicaux: par exemple les Théophrastacées parmi les Primulales, le figuier des Salomon (*Ficus theophrastoides*, dont les feuilles atteignent une longueur de plus d'un mètre) et de très nombreuses espèces, micro- ou nanophanérophytes, ou chaméphytes, réparties dans des familles aussi diverses que les Ochnacées (certains *Campylopermum*: Farron), les Apocynacées (certains *Pachypodium* et *Adenium*), les Lobéliacées (certaines *Lobelia* nanophanérophytiques et chaméphytiques des montagnes de l'Ancien-Monde), les Composées (*Vernonia* nanophanérophytiques et macrophylles des forêts denses d'Afrique tropicale; *Senecio* nanophanérophytiques des montagnes africaines; *Espeletia* des Andes; etc.).

Entre les organismes les plus strictement monoblastiques, tous tropicaux, et les polyblastiques, très nombreux sous tous les climats, existent tous les intermédiaires possibles: le papayer, petit arbre généralement monocaule, peut, éventuellement, porter un ou deux rameaux. Beaucoup d'arbres des tropiques sont monoblastiques pendant les premières années de leur vie (fig. 1) et se ramifient ensuite, plus ou moins tardivement, certains faiblement (oligoblastie), d'autres abondamment (polyblastie). Ce fait que la monoblastie et l'oligoblastie sont souvent des formes de jeunesse doit être rapproché de cet autre fait qu'elles sont exclusives de toute autre architecture dans les groupes d'origine ancienne que sont les fougères et les Cycadales modernes; les Angiospermes phanérophytiques mono- ou oligoblastiques actuelles se situent souvent, par l'ensemble de leurs caractères, à la base de lignées phylétiques.

Toutes ces données, et d'autres sur lesquelles nous reviendrons, conduisent à admettre que la monoblastie est un caractère archaïque.

Elle est aussi, à coup sûr, un facteur d'infériorité. L'organisation dont la croissance et la survie sont liées à l'activité d'un seul méristème irremplaçable est soumise à de strictes servitudes et à la merci d'une multitude d'accidents possibles.

L'absence de monoblastiques méga- ou macrophylles dans des régions dont le climat contrasté comporte un hiver froid, avec gelées sévères, est parfaitement intelligible; pendant la brève durée de l'été, elles ne disposent ni des calories, ni du

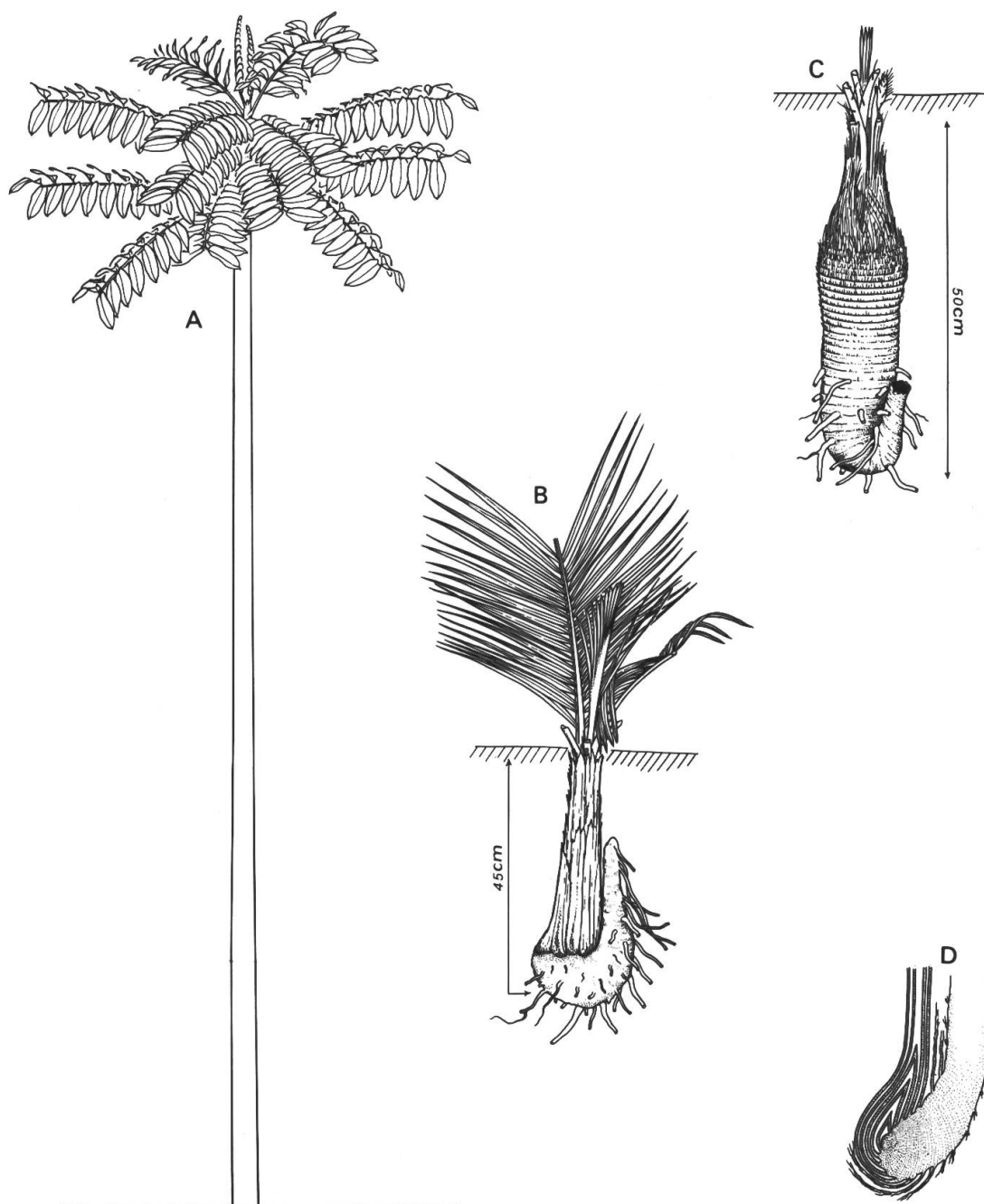


Fig. 1. — A, *Entandrophragma angolense*, âgé de 4 ans:
Le jeune arbre, haut de 7 mètres, est encore monoblastique; il deviendra un géant à cime
très ramifiée.

B-D, Palmiers géophytiques des cerrados du Brésil:

B, vue générale d'*Attalea exigua*; la tige souterraine, courbée en crosse à convexité inférieure, garnie de racines adventives, porte, à son sommet, une couronne de feuilles dont les limbes, seuls, émergent au-dessus du sol; C, coupe longitudinale de la tige souterraine, montrant l'insertion des feuilles sur le sommet méristématique de la tige (l'apex en forme de dôme est visible sous la feuille la (plus jeune); D, tige souterraine dressée d'un autre Palmier géophytique, *Acanthococos* sp.; la partie des feuilles émergeant au-dessus du sol a été coupée.

temps nécessaires au développement de leurs grandes feuilles. Quelques Palmiers vivent à de hautes altitudes, mais sous des climats équatoriaux sans contrastes (*Ceroxylon andicola*, l'un des plus grands Palmiers connus, existe encore à plus de 3000 m dans les Andes de la Colombie et de l'Equateur).

Les grands monoblastiques porteurs de mégaphylles exigent, d'autre part, au niveau de leur méristème apical, un ravitaillement en eau maintenu à un débit tel qu'ils ne peuvent vivre dans des régions arides; les seuls capables de supporter une sécheresse prolongée sont ceux dont les feuilles sont de faibles dimensions (*Aloë*, *Yucca*) ou caduques (*Cissus*, *Adenia*, *Pachypodium*, etc.), ou qui sont aphylls (Cactacées) ou qui cumulent, avec l'un ou l'autre de ces caractères, une succulence caulinaires leur assurant une importante réserve d'eau (Cactacées, *Pachypodium*, *Cissus*, *Adenia*, etc.).

Les hauts Palmiers monoblastiques résistent mal à la foudre. Ils ne résistent pas non plus au banyan étrangleur qui s'installe sur leur stipe et l'entoure de son réseau racinaire tandis que ses branches, abondamment ramifiées, écrasent la couronne de palmes. Sur un arbre polyblastique, l'étrangleur ne parvient jamais à détruire la cime abondamment ramifiée.

Enfin, les monoblastiques sont, partout dans le monde, les victimes de l'homme qui, par des procédés plus ou moins brutaux, "saigne" l'arbre au niveau du méristème apical et recueille la sève sucrée qui s'écoule (vins de Palmiers de toutes les régions tropicales; vin d'*Agave* — "pulque" — du Mexique); la saignée conduit inévitablement, plus ou moins vite suivant la brutalité de l'opération, à la mort de la plante.

Une première conclusion de tous ces faits est qu'il convient de compléter la série des types biologiques de Raunkiaer par les notions de mono-, oligo- et polyblastie, ces distinctions concernant le nombre des bourgeons étant surtout valables dans les catégories des phanérophytes et des chaméphytes. Une deuxième conclusion est que tous les types de situation des méristèmes caulinaires sont représentés dans les groupements végétaux de la zone intertropicale.

Il est intéressant d'insister sur ce fait que, dans les régions tropicales, l'échantillonnage des types biologiques est plus complet que dans les contrées à climat contrasté avec hiver froid. Chacun sait comment, dans les pays extratropicaux, les seuls connus de Raunkiaer et aujourd'hui encore les mieux étudiés, les types biologiques expriment les caractères des milieux. On sait moins bien comment ces types se présentent dans les régions chaudes et quelques exemples sont nécessaires.

La famille pantropicale des Palmiers offre, à elle seule, un tableau presque complet des types biologiques. De nombreux Palmiers sont des phanérophytes monoblastiques (*Borassus*, *Cocos*, *Corypha*, *Elaeis*, *Lodoicea*, *Mauritia*, etc.). Les *Hyphaene* des steppes herbeuses de l'Afrique tropicale sont des phanérophytes oligo- ou polyblastiques ramifiés suivant un mode de dichotomie exceptionnel et sans doute très archaïque.

D'autres Palmiers sont chaméphytiques (*Dypsis*, *Geonoma*, *Neophloga*, *Phytelphas*, etc.). Chez d'autres encore (*Ancistrophyllum*: observations personnelles; *Licuala*, *Pinanga*, etc.: cf. Corner 1966) les tiges aériennes, hapaxanthes ou pléonanthes, produites par un organe pérenne souterrain rhizomateux, souvent avec talage, sont, en fait, des chaumes géants et gazonnants que la souche enterrée peut

régénérer. Il est difficile de ne pas considérer ces Palmiers comme hémicryptophytiques. Chez certains Palmiers des cerrados de l'Amérique du Sud, la tige monoblastique est entièrement enterrée et seules émergent les feuilles et les inflorescences: de telles plantes sont de vrais géophytes (fig. 1). Aucun Palmier n'est thérophytique. Il est important de remarquer que, partout dans le monde tropical, même en Afrique où les espèces de Palmiers sont peu nombreuses, à fortiori en Amérique et en Asie-Insulinde où cette famille est représentée par des milliers d'espèces, celles-ci offrent, dans les mêmes milieux, un assortiment, sinon de tous les types biologiques, du moins de plusieurs types très différents (phanérophytes et chaméphytes; phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes).

La même conclusion s'impose si l'on considère d'autres grandes familles bien représentées sous les tropiques.

Dans les régions arides de l'Amérique centrale où les Cactacées sont très nombreuses et diversifiées, on observe, vivant côte à côte, des représentants de cette famille appartenant à tous les types biologiques: phanérophytes oligo- ou polyblastiques, chaméphytes érigés, rampants ou en coussinets; certaines (*Lophophora*), dont les bourgeons apicaux sont situés presque au niveau du sol, tendent à l'état hémicryptophytique (fig. 2 et 3).

D'autres grandes familles, telles que les Moracées (depuis les arbres imposants que sont les *Chlorophora* jusqu'aux *Dorstenia* herbacés du type *D. embergeri*), les Légumineuses (depuis des arbres de première grandeur, dans les trois sous-familles, jusqu'à des chaméphytes tels que les sensibles et certains *Cassia* et même, chez les Papilionées, à des hémicryptophytes et des thérophytes), les Euphorbiacées, les Rubiacées et les Composées (tous les types biologiques, depuis de très grands arbres jusqu'à des herbes annuelles), permettent des constatations analogues. Dans toutes les régions tropicales humides, il n'est pas exceptionnel que des représentants de ces familles construits sur les types biologiques les plus divers vivent, soit ensemble, soit dans des biotopes peu différents; si l'on considère, par exemple, des Rubiacées, on constate que, dans la forêt dense africaine, un grand *Nauclea*, un *Corynanthe* de moindre hauteur (l'un et l'autre mésophanérophytes), des *Tricalysia* ou *Coffea* microphanérophytiques, des *Uragoga* nanophanérophytiques, des *Psychotria* et *Geophila* chaméphytiques, érigés ou rampants, un *Mitracarpus* thérophytique peuvent vivre côte à côte.

On peut, d'ailleurs, observer cette diversité de types biologiques dans un même milieu à l'intérieur du cadre plus restreint du genre. Le genre pantropical *Phyllanthus* (Euphorbiacées) comprend quelque 700 espèces. Certaines, arbres de moyenne grandeur, sont des phanérophytes; d'autres, très nombreuses, sont des chaméphytes sous-ligneux ou herbacés; beaucoup sont des thérophytes; une espèce amazonienne est un hydrophyte flottant. Abstraction faite de cette espèce, dont la répartition géographique est très limitée, on trouve dans presque n'importe quel biotope tropical des *Phyllanthus* phanérophytiques, chaméphytiques et thérophytiques.

Très remarquable aussi est la série des *Pachypodium* malgaches, actuellement étudiée par Koechlin (observations encore inédites), qui comprend des phanérophytes mono- ou oligoblastiques et chaméphytes polyblastiques à rameaux libres ou confluent en un plateau ligneux succulent (fig. 4). Ces espèces ne coexistent pas dans les mêmes stations: elles sont plus ou moins endémiques de telle ou telle région de l'île, où elles se sont apparemment diversifiées dans un certain isolement géographique; mais toutes vivent dans des milieux arides et la différenciation de leurs types biologiques n'est manifestement pas le résultat d'une contrainte écologique.

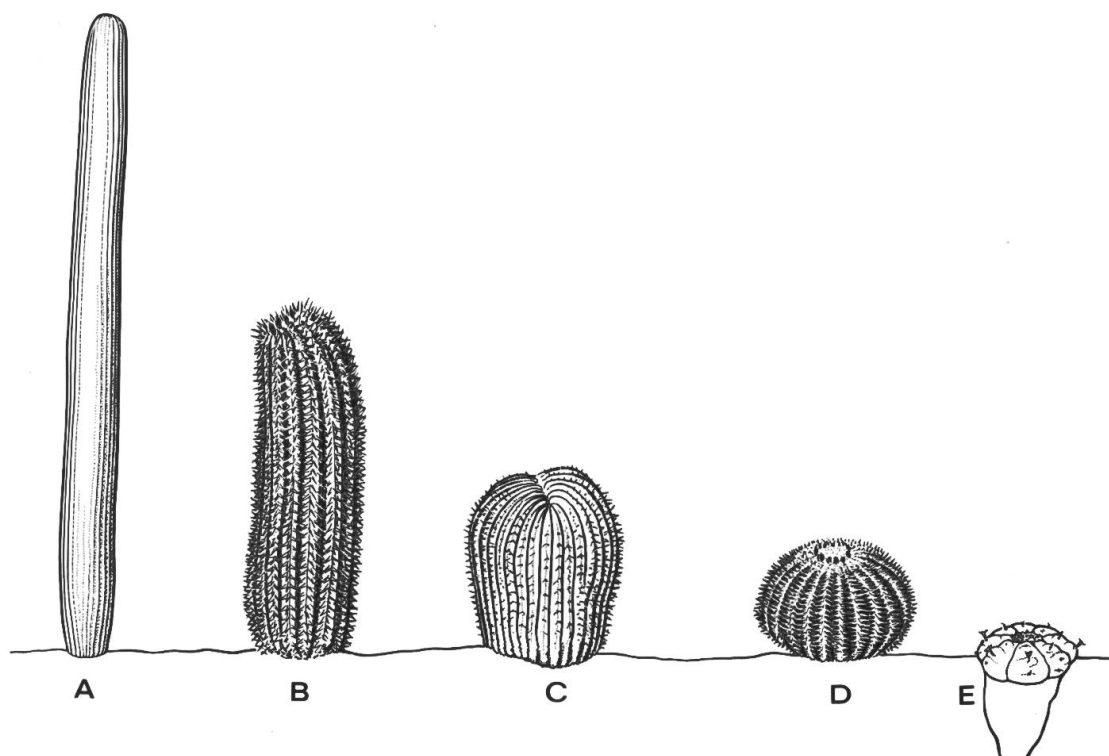


Fig. 2. — Série de Cactacées monoblastiques à tige succulente de plus en plus involuée:
 A, *Lemaireocereus*, microphanérophytique; B, *Ferocactus*, nanophanérophytique; C, *Echinocactus*, nanophanérophytique; D, *Malacocarpus*, chaméphytique; E, *Lophophora williamsii*, chaméphytique ou hémicryptophytique.

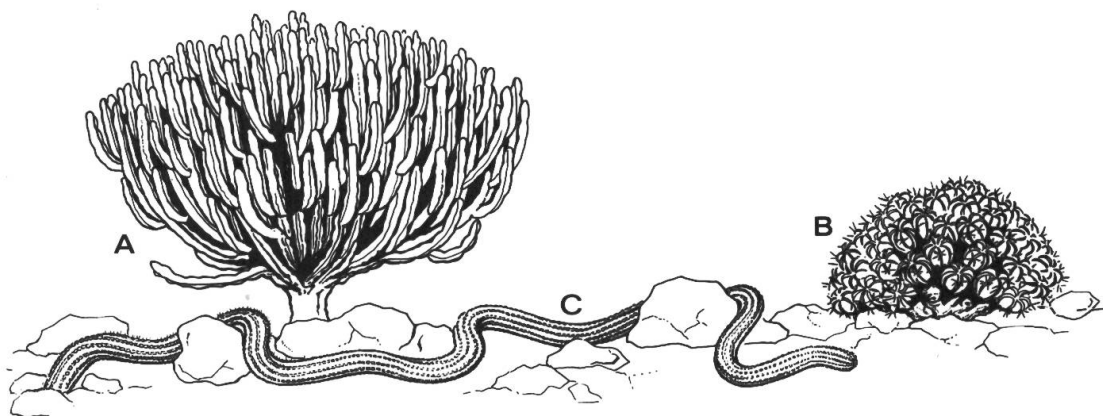


Fig. 3. — A, Une Cactacée phanérophytique polyblastique (*Myrtillocactus*); B, Une Cactacée chaméphytique en coussinet (espèce non identifiée: Tehuacan, Mexique; dessin d'après nature); C, une Cactacée chaméphytique rampante (*Selenicereus*).

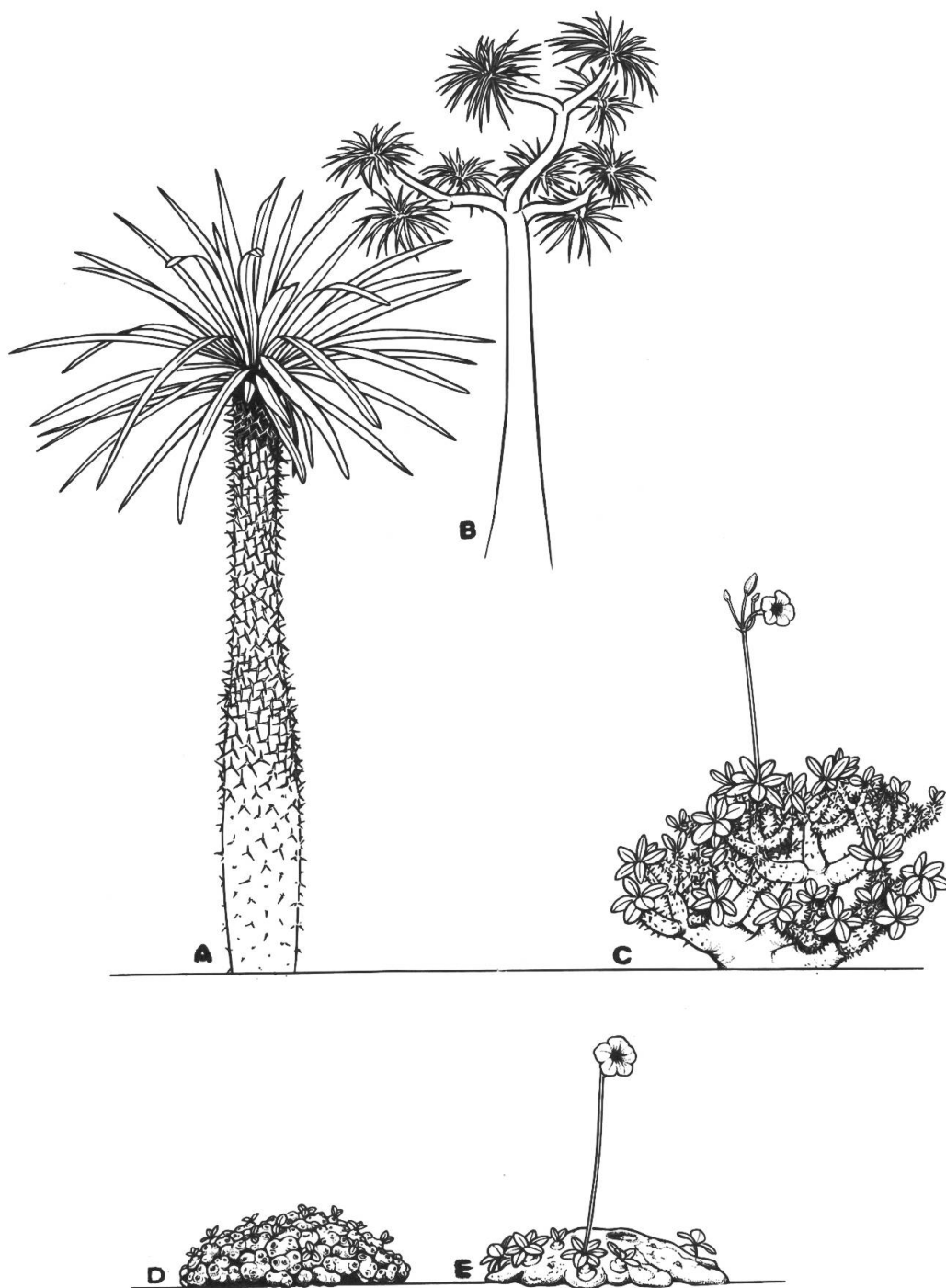


Fig. 4. — *Pachypodium* malgaches:
 A et B, *P. lamerei*, phanérophytique, monoblastique pendant la phase de jeunesse (A), oligoblastique ensuite (B); C, *P. brevicalyx*, polyblastique et chaméphytique; D et E, *P. brevicaule*, chaméphyte en coussinet (D, rameaux encore distincts; E, rameaux coalescents. D'après les documents de J. Koechlin.

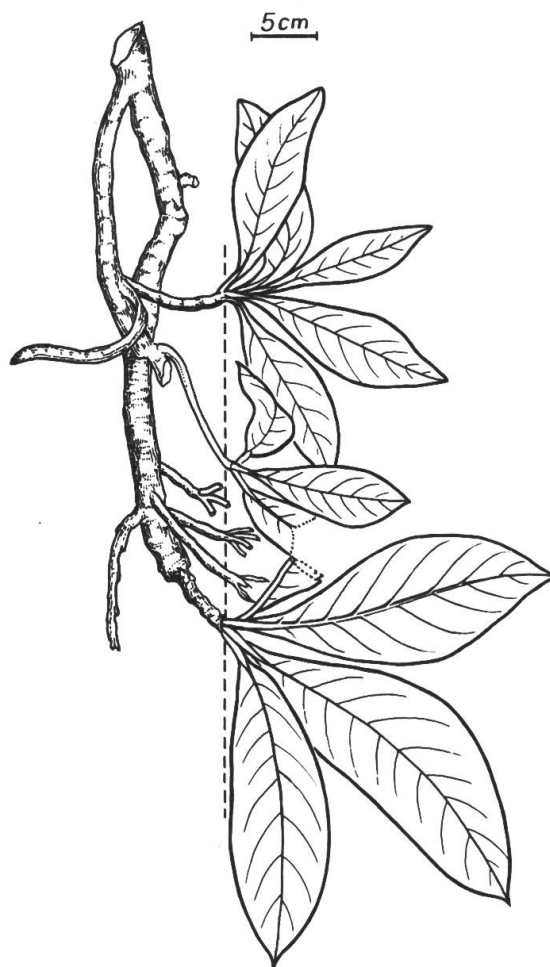


Fig. 5. — *Chrysophyllum soboliferum*, Sapotacée hémicryptophytique.

Le genre *Chrysophyllum* (Sapotacées), riche d'une centaine d'espèces des tropiques de l'Ancien et du Nouveau-Monde, comprend surtout des phanérophytes de toutes dimensions, depuis de très grands arbres jusqu'à de petits arbustes, vivant dans des forêts; dans les cerrados du Brésil existe une espèce enterrée, hémicryptophyte, le *Chrysophyllum soboliferum* (fig. 5). On observe ici une différenciation des types biologiques en fonction du milieu, comparable à celle des saules de l'hémisphère N, phanérophytiques en plaine, chaméphytiques en haute montagne.

Cette manifestation d'une contrainte écologique dans l'évolution d'un taxon n'est pas exceptionnelle dans les régions tropicales; on pourrait en citer d'autres exemples, tel celui des *Cochlospermum* sud-américains, dont les espèces de forêts sont phanérophytiques, celles de savanes chaméphytiques.

Le fait subsiste, cependant, que, dans les régions tropicales, l'évolution des types biologiques caractérisée par la ramification d'un appareil aérien primitivement monoblastique, puis par l'involution de cet appareil qui tend ou bien à se condenser au niveau du sol, puis s'enfouir dans le sol, ou bien à devenir thérophytique, est généralement l'expression d'une tendance interne, librement exprimée, et non d'une contrainte écologique.

Tendance ancienne, qui s'est exprimée à toutes les phases de l'évolution des flores terrestres.

Les Angiospermes mono- ou oligoblastiques d'aujourd'hui ne font que répéter le type biologique de beaucoup d'arbres du carbonifère: la ressemblance des *Yucca* arborescents modernes avec les Lycopodiinées phanérophytiques (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, sigillaires) du houiller est impressionnante; et l'involution de ces arbres a conduit aux *Isoètes* et aux *Stylites* modernes, chaméphytes ou hémicryptophytes, dont il est raisonnable d'admettre qu'ils existent depuis très longtemps. Les Lycopodes et les sélaginelles ne descendent peut-être pas d'ancêtres arborescents; la plupart de ces plantes étaient, en effet, déjà chaméphytiques au carbonifère; presque toutes le sont restées; mais chez *Selaginella denticulata*, espèce méditerranéenne, l'appareil végétatif peut sporuler très rapidement, puis disparaître, comme celui d'un thérophyte, vie éphémère qui est la règle chez *S. pumila* d'Afrique du Sud (région du Cap).

Les prêles d'aujourd'hui donnent la mesure de l'involution subie par les grands Arthropytes du carbonifère.

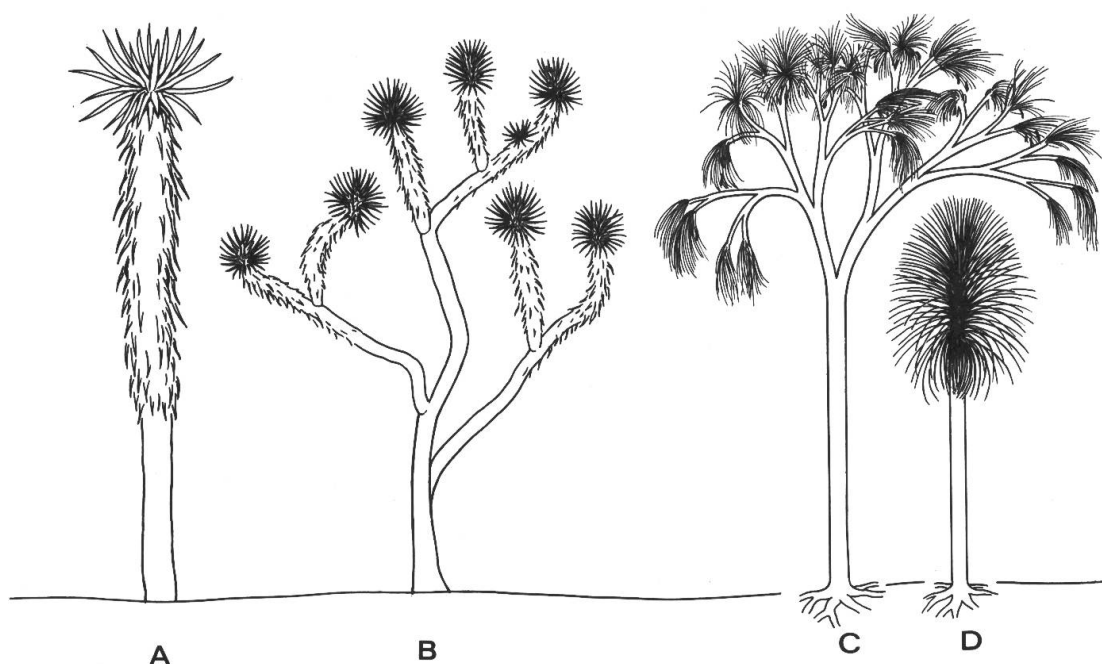


Fig. 6. — A, *Yucca carnerosana*, phanérophyte monoblastique; B, *Yucca filifera*, phanérophyte oligoblastique (les deux espèces vivent sur les hauts plateaux du Mexique central); C et D, *Lepidophloios* (D, forme de jeunesse; C, forme adulte; d'après Andrews in Emberger 1968). Le mode de ramification est très différent chez un *Yucca* et chez un *Lepidophloios*; cependant, les physionomies de ces arbres mono- ou oligoblastiques à feuilles linéaires sont très comparables.

Les fougères actuelles ne comptent que peu de phanérophytes; la plupart d'entre elles sont des chaméphytes et des hémicryptophytes; la tige feuillée d'*Anogramma leptophylla* est éphémère comme celle d'un thérophyte à cycle très court ¹.

Les Cycadales modernes sont dans la situation des Palmiers: beaucoup d'entre elles (*Cycas*, *Microcycas*, *Dioon*, *Macrozamia*, etc.) sont encore des phanérophytes monoblastiques; mais les *Encephalartos* sont des chaméphytes, tandis que certains

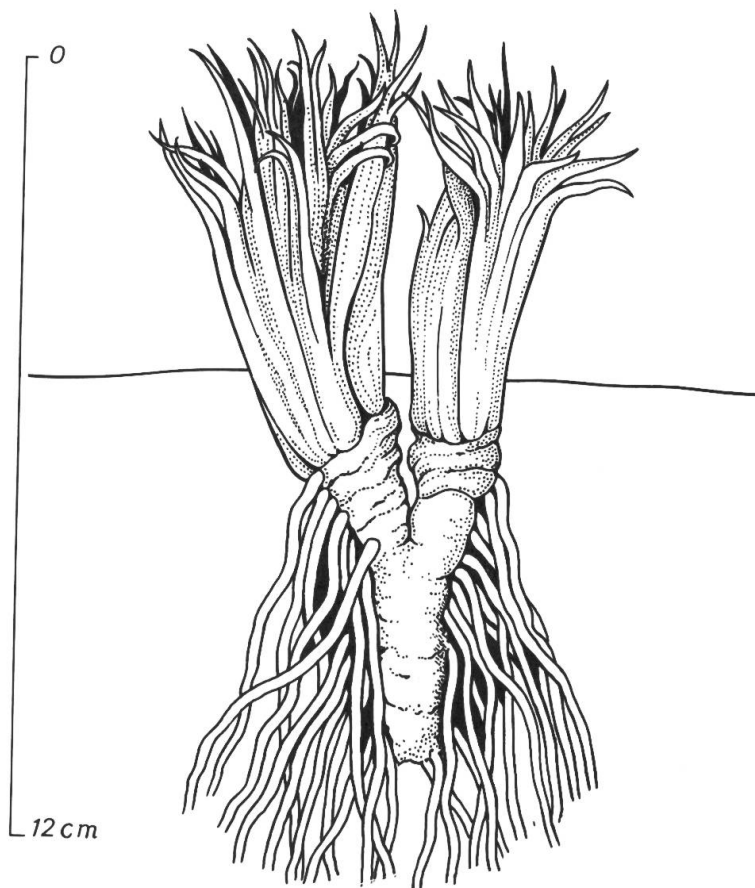


Fig. 7. — Les Isoétales sont des Lépidodendrales “en miniature” (Emberger) dont l'appareil caulinaire involué est enterré, les feuilles, seules, émergeant au-dessus du sol. *Stylites gemmifera*, Isoétale découverte dans une tourbière lacustre des Andes péruviennes, à 4750 m d'altitude et dessinée ci-dessus (d'après Rauh et Falk 1959), est comparable aux grands *Lepidodendron* du houiller après télescopage de l'appareil aérien arborescent et ramifié (oligoblastique). Chez les *Isoètes* actuels, la tige n'est même plus ramifiée. L'enfouissement de l'appareil aérien très involué implique, souvent, un retour à l'état monoblastique (“surévolution” au sens de Gaussen).

¹ On remarquera que cette fougère vit sous des climats sans grandes rigueurs hivernales, de type océanique ou (comme les deux sélaginelles citées plus haut) méditerranéen, et dans des stations abritées très humides. Chez ces plantes sans graines, l'extrême involution de l'appareil végétatif, avec un cycle comparable à celui des thérophytes, non seulement n'a pas été imposée par une contrainte écologique, mais encore n'a réussi que dans des conditions de milieu excluant de sévères intempéries.

Zamia, les *Bowiea* et *Stangeria*, dont l'appareil caulinaire tubérisé est complètement enterré, sont des hémicryptophytes, sinon des géophytes.

Cette diversité des types biologiques chez les représentants actuels de grands groupes archaïques indique, en plein accord avec les données de la paléobotanique, une diversité beaucoup plus grande encore lorsque ces groupes, et d'autres maintenant disparus, étaient, entre la fin du dévonien et le début du crétacé, diversifiés au maximum. Tous les grands ensembles de plantes vasculaires, dans toutes les conditions climatiques et, probablement, surtout sous des climats chauds, humides ou arides, ont présenté la différenciation des types biologiques que l'on observe chez les Angiospermes d'aujourd'hui.

Une tendance si ancienne et si générale doit être expliquée. L'étude des flores tropicales modernes, si riches et où sont conservées tant de formes angiospermiennes primitives, révèle, à l'évidence, que si l'involution de l'appareil aérien peut constituer un précieux moyen d'adaptation aux intempéries, elle n'est pas imposée par le milieu. Quelle est donc la signification profonde de ce phénomène ? C'est ce que nous allons maintenant rechercher.

L'involution de l'appareil aérien n'est, en fait, qu'une manifestation de cette tendance très générale de l'évolution des végétaux vasculaires qu'est l'accélération du développement. Quel que soit le caractère considéré, cette évolution tend, en effet, à un raccourcissement, un télescopage de l'ontogenèse. L'évolution des prothalles mâle et femelle, depuis les Ptéridophytes jusqu'aux Angiospermes les plus évoluées, témoigne de cette tendance invétérée au raccourcissement: le prothalle mâle binucléé des Angiospermes, le prothalle femelle tétranucléé de *Plumbagella* et des Orchidées, comparés aux prothalles multicellulaires des sélaginelles et même à ceux des Préphanérogames et des Gymnospermes, manifestent cet effort vers la réalisation de plus en plus rapide de dispositifs de moins en moins compliqués. L'accélération du développement des structures caulinaires dans l'appareil conducteur des plantules des Angiospermes est une autre expression de la même tendance, et aussi la simplification des structures florales, de moins en moins diffuses et de plus en plus efficaces, depuis les Magnoliacées jusqu'aux Composées.

Un grand arbre est, à de nombreux égards, un édifice très imparfait; il lui faut une grande dépense d'énergie pour construire, pendant des décennies, avant de commencer à fleurir, un poids considérable de tissus végétatifs contenant les réserves nécessaires d'eau, de cellulose, d'hydrocarbures, de facteurs de croissance et une masse plus grande encore de tissus lignifiés. Lorsqu'il atteint, enfin, la maturité sexuelle, l'énergie qu'il consomme reste, chaque année, partagée entre la construction et l'entretien continu de ses organes végétatifs et la formation périodique de ses fleurs et de ses graines. Des données quantitatives précises sur ce bilan énergétique font défaut; cependant, les différences entre l'économie d'un grand phanérophyte, même s'il fleurit abondamment, et celle d'un chaméphyte, sont évidentes: il suffit d'évaluer comparativement ce qu'un platane, un marronnier, un chêne, peuvent dépenser, chaque année, d'une part pour ajouter à leur tronc une couche épaisse de quelques millimètres et pour former ses nouvelles pousses feuillées, d'autre part pour fleurir, et ce que, pendant une période plus courte, un chaméphyte tel qu'une azalée des Alpes ou un saule nain dépense, d'une part pour ajouter à ses branches une couche ligneuse épaisse de quelques microns et pour former de minuscules rameaux feuillés, d'autre part pour se couvrir de fleurs. La différence est encore beaucoup plus consi-

dérable si l'on compare un phanérophyte à un thérophyte: celui-ci dépense, pour former sa tige feuillée, le strict minimum nécessaire; il utilise, pour fleurir, la totalité de ses bourgeons; les thérophytes les mieux organisés, essentiellement constitués par une inflorescence sur un substrat végétatif réduit à l'extrême, donnent une idée de ce que peut être le gaspillage d'énergie chez un arbre. Entre le phanérophyte et le thérophyte se situent tous les intermédiaires que sont les chaméphytes, hémicryptophytes et géophytes. Sans minimiser l'importance de la croissance et de la multiplication végétatives qui, dans les cas de sexualité défailante, contribuent, d'une manière parfois décisive, au maintien ou à l'expansion de l'espèce, on peut admettre que l'involution progressive de l'appareil aérien, depuis les phanérophytes jusqu'aux thérophytes, est, dans l'ensemble, favorisée par la sélection naturelle, non seulement pour les raisons depuis longtemps reconnues — la protection des bourgeons ou le recours exclusif à la graine pour assurer le maintien et la dispersion de l'espèce — mais encore, et probablement, surtout, par suite d'une participation améliorée de l'énergie solaire aux dépenses exigées par la sexualité.

Un autre facteur, enfin, et peut-être le plus essentiel de tous, intervient pour contribuer au succès des organismes à cycle de plus en plus court. Le polymorphisme d'une population unispécifique composée d'individus allogames est entretenu par la redistribution des gènes qu'effectue le double jeu des méioses et des caryomixies, redistribution d'autant plus fréquente qu'est plus brève la durée des générations. Or, à mesure que l'appareil végétatif s'invole, le cycle devient plus court: on compte l'âge des grands phanérophytes en centaines, celui des chaméphytes en dizaines d'années, celui des hémicryptophytes en années et celui des thérophytes en mois ou en jours. Il est évident que le matériel génétique des arbres pluricentenaires est très lentement, celui des thérophytes très rapidement remanié. L'effet de la durée des générations sur la variabilité pourrait sans doute être évalué mathématiquement. Il est certain, dès maintenant, que, sauf exceptions peut-être, concernant certaines plantes anciennes dont le pouvoir de variabilité serait atténué, un phanérophyte est beaucoup moins variable, et moins adaptable, qu'un chaméphyte, celui-ci moins qu'un hémicryptophyte et ce dernier moins qu'un thérophyte.

Toutes ces considérations permettent de comprendre la tendance invétérée et permanente à l'involution de l'appareil végétatif, tendance exprimée sous tous les climats, sans même qu'intervienne une contrainte écologique, de comprendre aussi l'expansion des organismes à cycle abrégé dans tous les milieux caractérisés par une intempérie.

Nous sommes loin de la conception classique des types biologiques. Ainsi que Nègre l'a dit au Colloque de Montpellier, "Raunkiaer ayant basé ses types biologiques sur les caractères des bourgeons, admettait les succulentes dans un groupe à part, ce caractère morphologique si spécial traduisant les caractéristiques physiologiques beaucoup mieux que le comportement des bourgeons". Pour Raunkiaer, en effet, et pour tous ceux qui l'ont suivi jusqu'à maintenant, les types biologiques expriment exclusivement une meilleure résistance aux intempéries. Cette notion est trop étroite. Des caractères autres que celui de la protection des bourgeons ont une valeur compétitive qui suffit à expliquer la tendance universelle et permanente à l'involution de l'appareil végétatif et, d'abord, de l'appareil aérien, même là où les risques d'adversités climatiques sont réduits à un minimum toujours supportable: ces caractères sont l'économie énergétique et l'augmentation de la variabilité. L'un et l'autre jouent dans le même sens que la résistance aux intempéries. Par conséquent, trois facteurs différents de sélection concourent à déterminer une réduction du for-

mat de l'appareil végétatif; suivant les climats et les formes d'organisation, ces trois causes jouent ensemble ou à l'exclusion de l'une ou de deux d'entre elles. Par exemple, l'involution de l'appareil succulent des Cactacées vivant dans des régions sans hiver rigoureux ne doit rien à des intempéries inexistantes; il se peut qu'elle ne doive rien non plus à une réduction de la longévité, car de petits cactus peuvent atteindre un très grand âge; ils sont cependant construits plus vite que les grands et à moindres frais, forment autant de fleurs qu'eux et fleurissent plus tôt.

On peut approfondir encore et envisager que l'adaptation s'exerce à deux degrés.

Au premier degré, la sélection naturelle retient, dans toutes les lignées phylétiques et dans tous les milieux, les biotypes moins volumineux, plus économiques, à cycle plus rapide. La néoténie est un phénomène bien connu dans la nature et que l'on peut provoquer expérimentalement, soit en aménageant convenablement les photopériodes (cf. p. ex. Chouard 1951), soit en mutilant la plantule (cf. p. ex. Bancilhon 1969); on peut raccourcir aussi le cycle, d'une manière durable, par sélection des mutants contenant des gènes de nanisme: on l'a fait souvent, dans la pratique agricole ou horticole. Enfin, Sinnott et Bailey (1914) ont, depuis longtemps, rassemblé de nombreux indices permettant d'admettre que les Angiospermes herbacées descendent d'ancêtres ligneux par une paralysie progressive de l'activité cambiale. Cette adaptation au premier degré, nécessaire et suffisante, a permis aux représentants des lignées les plus diverses de résister aux glaciations et aux désertifications, de conquérir ou reconquérir les terres nues, abandonnées par les grands glaciers ou créées, dans les océans, par le volcanisme, de se diversifier rapidement, grâce à la succession rapide de leurs générations, dans les zones conquises et de peupler les régions arides et froides. Les arbres, qui s'imposent par leur volume, leur floraison prolongée et, pour beaucoup d'entre eux, par leur pouvoir de drageonner, n'ont certes pas été éliminés. Cependant, le nombre des espèces phanérophytiques capables de peupler des terres neuves très isolées, ou de résister à des hivers très froids ou à des climats très arides, est peu élevé; de plus, ces espèces sont réparties dans quelques familles seulement: Par contre, les espèces arborescentes qui se sont maintenues dans les vieilles terres des tropiques humides sont très nombreuses et appartiennent aux familles les plus diverses.

A un deuxième degré, l'adaptation est exprimée, quel que soit le type biologique au sens de Raunkiaer, par la différenciation de formes d'organisation propres à certaines lignées phylétiques et créées grâce aux potentialités génotypiques de chacune. Telles sont les remarquables adaptations épharmoniques que l'on observe chez les Cactacées, les euphorbes et dans quelques familles spécialisées dans la succulence, que l'on admire aussi dans les groupes, en nombre très limité (fougères, Broméliacées, Orchidacées, Mélastomatacées, Rubiacées, etc.), spécialistes de l'épiphytisme. Les hydrophytes aussi, qui ont donné des solutions si variées aux problèmes de la vie dans l'eau, relèvent, en réalité, de cette adaptation au deuxième degré¹. On pourrait multiplier les exemples: dans chaque groupe taxonomique, les problèmes de milieu ont été résolus de manière originale, suivant les ressources génotypiques de chacun.

¹ Chez les hydrophytes, on observe, depuis les amphibiens à souche enterrée (*Nymphaea*, etc.) jusqu'aux organismes non fixés, immergés (*Ceratophyllum*, *Elodea*, etc.) ou flottants (*Nypa*, jacinthe d'eau, *Pistia*, *Lemna*, *Wolffia*), tous les modes de protection des bourgeons et d'involution de l'appareil végétatif.

Il resterait à expliquer comment de grands arbres sont apparus après la colonisation des terres émergées par des organismes herbacés dont les Psilophytinées et les Lycopodiinées du silurien (sans doute ces plantes existaient même déjà au cambrien) nous donnent une idée. On peut imaginer que ces terres émergées n'étaient alors peuplées que de bactéries, d'algues aériennes, de champignons inférieurs et de lichens. La compétition n'était donc pas très intense entre les organismes vascularisés. Mais traiter de l'expansion des plantes vasculaires, qui probablement seront toujours mal connues, sur des continents soumis à des conditions écologiques conjecturales exigerait une autre conférence, certainement plus difficile que celle-ci.

OUVRAGES CITÉS ¹

- Aubréville, A. (1963) Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* ser. 2, 3: 221-226.
- Bancilhon, L. (1969) *Etude expérimentale de la morphogenèse végétative et de la floraison d'un groupe de Phyllanthus (Euphorbiacées)*. Thèse.
- Chouard, P. (1951) Réversion végétative de la fleur et néoténie provoquée expérimentalement, comme moyens physiologiques d'investigation sur la phylogénie et l'ontogénie des plantes à fleurs. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 233: 86-88.
- Corner, E. J. H. (1964) *The life of plants*. Weidenfeld and Nicolson, London. (315 pp.).
- (1966) *The natural history of palms*. Weidenfeld and Nicolson, London (393 pp.).
- Emberger, L. (1966) Colloque de morphologie (les types biologiques), organisé à Montpellier les 5 et 6 avril 1965. *Mém. Soc. Bot. France* 1966 (234 pp.).
- (1968) *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Masson, Paris (758 pp.).
- Farron, Cl. (1968) Contribution à la taxonomie des Ourateae (Ochnaceae) d'Afrique. *Candollea* 23: 177-228.
- Rauh, W. et H. Falk (1959) Stylites E. Amstutz, eine neue Isoëtacee aus den Hochanden Perus. *Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 1959/1 (83 pp.).
- Sinnott, E. W. et I. W. Bailey (1914) Investigations on the phylogeny of the angiosperms. N° 4. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. *Ann. Bot. (London)* 28: 547-600.

¹ Une étude remarquable de l'involution de l'appareil aérien depuis les types oligoblastiques phanérophytiques jusqu'aux types chaméphytiques polyblastiques a été publiée par F. Halle (Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées, *Mémoire ORSTOM* 22. 1967).