

LES STRUCTURES DE VÉGÉTATION

Le présent mémoire est basé principalement sur une de mes contributions au I^{er} Séminaire International de Géographie, organisé par le Professeur Orlando Ribeiro et ses collaborateurs, à Lisbonne, du 12 au 17 mars 1967. Toutefois, il contient un certain nombre d'éléments nouveaux, entre autres une réforme de la nomenclature des types-de-formation ou protoformations.

Il s'agira d'abord d'établir les *critères analytiques* qui servent à caractériser toute végétation et qui se rapportent à la composition, à la structure et au dynamisme. Les formes et les fonctions que révèlent ces analyses relèvent de *déterminants* divers, tels la phylogénie, le climat, le sol et l'histoire.

Les *dimensions structurales* de la végétation, à diverses échelles, peuvent se mesurer en combinant divers critères qui seront passés en revue. L'importance et l'utilité relatives de ces critères varieront selon les besoins de la classification et de la définition des unités structurales. Deux ordres fort distincts sont reconnus dans la présente contribution: les *protoformations*, qui sont purement structurales et aucunement écologiques ou géographiques, et les *classes-de-formation*, qui sont nettement bioclimatiques.

LES TROIS ÉLÉMENTS DE LA VÉGÉTATION

Une station concrète de végétation, par exemple une chênaie d'yeuse dans la Serra da Arrábida (Portugal), une forêt de lauriers à Madère ou une érablière sur l'île de Montréal (Canada), se prête à une analyse plus ou moins

poussée, selon les besoins de l'investigateur. Pour bien des raisons et pour bien des fins, quelque chose de moins qu'une analyse complète sera satisfaisant. C'est pourtant en envisageant les exigences de cette connaissance détaillée qu'on pourra le mieux encadrer celles des investigateurs autres que l'écologiste.

Je commencerai donc par tracer les lignes d'un inventaire proprement écologique et phytosociologique afin de mieux situer les définitions, surtout structurales, qui importent davantage au géographe.

Le tableau I est un relevé phytosociologique fait dans la forêt de la Serra da Arrábida, selon la méthode de l'École de Montpellier (voir BRAUN-BLANQUET, 1928, 1932, 1964) quelque peu modifiée (DANSEREAU, 1957). C'est un échantillonnage limité à un quadrat de 10 × 20 m, dont les conditions topographiques et édaphiques sont brièvement notées.

Composition — On y a trouvé en tout 15 espèces de plantes. Cette simple énumération nous apprend déjà quelque chose, puisque certaines des qualités que possèdent les espèces leur sont propres dans toute leur aire: leur morphogénèse, leur physiologie, leur génétique et surtout des exigences particulières qui font de certaines d'entre elles de bons indicateurs. Ainsi le chêne-vert (*Quercus ilex*) révèle-t-il la présence de calcaire, le laurier-tin (*Viburnum tinus*) celle d'un sol frais et relativement profond; le *Sedum* le passage récent de l'homme; le *Rubus ulmifolius* la pénétration de la lumière jusqu'au niveau du sol. D'autre part le plus grand nombre de ces espèces est nettement sciophile et mésophile, c'est-à-dire capable de se perpétuer dans l'ombre et sur un site où la provision d'eau est relativement plus constante qu'ailleurs dans le paysage.

D'autres qualités encore s'attachent à chaque espèce indépendamment du rôle que jouent ici les populations locales et en quelque sorte *préalablement* à leur établissement. Une panoplie de ces qualifications apparaît au tableau II: la forme biologique, les caractères de la feuille, le moyen apparent de dispersion, etc. Des comparaisons que j'ai faites ailleurs (1961, 1968) entre diverses associations végétales montrent des différences souvent considérables quant à chacun de ces

TABLEAU I

Relevé sur le terrain dans une forêt d'yeuse (chêne-vert), le 12 mars 1967, à la Serra da Arrábida, aux abords du Caminho da Mata Coberta. Forêt très ancienne, traversée par un chemin de pèlerins; peut-être jamais coupée. Propriété du Duc de Palmela. Pente, environ 25°, exposition est; superficie du quadrat: 200 m². Sol rocailleux, limoneux, compact; humus à la surface. Les indices en face des noms d'espèces donnent la classe de couverture selon l'échelle de DANSEREAU (1957, pp. 192-194): 1.1 = moins de 20 % de couverture totale, également répartie; 1.2: même couverture distribuée inégalement; L = liane; + = 1-4 %; 3 = 41-60 %; . < 1 %.

Strate	Profondeur	Couverture
4	15-8 m	70 %
3	8-3 m	30 %
2	3-0,25 m	20 %
1	0,25-0 m	5 %

Espèces	Strates et couverture			
	4	3	2	1
<i>Quercus ilex</i>	3.3	1.1		
<i>Arbutus unedo</i>	++	1.1		
<i>Phillyrea media</i>		1.1		
<i>Viburnum tinus</i>			1.2	
<i>Smilax aspera</i>			L++	
<i>Erica arborea</i>			+ 1	
<i>Pistacia terebinthus</i>			+ 1	
<i>Cistus populifolius</i>			++	
<i>Rubus ulmifolius</i>			1.2	
<i>Teucrium scorodonia</i>				++
<i>Scilla italica</i>				+ 1
<i>Coronilla</i> sp.				..
<i>Arum italicum</i>				..
<i>Polypodium vulgare</i>				++
<i>Sedum</i> sp.				..

douze critères. Ainsi la forêt d'yeuse a le même pourcentage d'hémicryptophytes qu'une forêt de podocarpes de la Nouvelle-Zélande et en a deux fois moins qu'une aulnaie canadienne et une savane portoricaine. Elle a 60 % d'espèces sempervirentes; il n'y en a que 10 % dans l'aulnaie, mais 100 % dans la forêt néozélandaise et 36 % dans la savane. Elle comporte un peu plus de 30 % d'espèces mésophiles, à peu près la même proportion que l'aulnaie, mais la forêt de podocarpes en compte 76 % et la savane aucune! Quant aux moyens apparents de dispersion, la chênaie portugaise compte 35 % de fruits charnus, la même chose que l'aulnaie; la forêt de podocarpes en compte 45 % et la savane seulement 14 %. En revanche, la chênaie ne compte aucune espèce à appendice ailé ou plumeux; la forêt néozélandaise en compte très peu (3,5 %), l'aulnaie, davantage (15 %) et la savane portoricaine, énormément plus (22 %).

Or, cette liste qualitative nous renseigne sur la flore des 200 m² examinés, mais elle ne constitue nullement une description de la végétation aussi longtemps que les populations des espèces présentes n'ont pas été groupées selon leur importance relative ou même leur importance absolue. Il ne s'agit pas, dans le présent contexte, de comparer les méthodes d'inventaire, qui sont très diverses et que chaque école défend en vertu des questions particulières qu'elle se pose. Il y aurait moyen de procéder, par exemple, par ablation totale de toute la matière végétale que contient la place-échantillon (ou le quadrat) et de peser la *biomasse* entière, ou même chaque population spécifique. Ou encore on pourrait déterminer l'*abondance* en comptant les individus (ou les tiges) de chaque population spécifique; ou bien subdiviser l'aire totale en carrés plus petits afin de déterminer le nombre de carrés où chacune est présente, soit la *fréquence*. Ou bien, comme il a été fait au tableau I, on adoptera une échelle basée d'abord sur la projection verticale (ou *couverture*) pour les unités à fort recouvrement et sur l'abondance pour les espèces plus clairsemées: cet «estimé global», recommandé par BRAUN-BLANQUET (1928, 1932, 1964) a été très généralement utilisé en Europe continentale.

Pour ma part je l'ai modifié quelque peu (1957, tableaux 3-13 et 3-14 et figures 3-39 et 3-40), mais très géné-

reusement appliqué depuis l'Arctique jusqu'aux Tropiques. Le tableau I fait donc voir la couverture de chacune des 15 espèces d'après un estimé visuel.

Structure — Or, cette indication quantitative est répétée dans chacune des strates où chaque espèce se trouve présente. Ainsi le *Quercus ilex* et l'*Arbutus unedo* occupent des places fort différentes dans la 4^e et la 3^e strates. Il se trouve que chacune des autres espèces est confinée à une seule strate. Ceci nous introduit à la notion de structure. En effet il n'aura pas suffi de noter la présence du *Quercus ilex*, dont on peut fort bien savoir qu'il est une mésophanérophyte, c'est-à-dire un arbre de taille moyenne, car la population locale pourrait aussi bien consister en plantules de 25 centimètres de hauteur, et la végétation qui résulterait (même si la plante était abondante ou avait une forte couverture) ne mériterait guère de s'appeler une forêt.

Chacun croit savoir ce qu'est une forêt et ce qu'est un arbre. Pourtant, l'examen des définitions des botanistes, des géographes, des forestiers eux-mêmes ne nous satisfait guère plus que celle des lexicographes. Et c'est là une des raisons qui nous font poser à neuf la question: quels sont les éléments de la structure de la végétation? C'est demander une définition plus rigoureuse de vieilles expressions telles que prairie, pelouse, fourré, steppe, etc. Ou encore c'est réclamer une nouvelle classification, libre des connotations climatiques de «savane», «steppe», ou géographiques de «toundra», «désert», etc. Par conséquent, au lieu de partir de cette nomenclature empirique, il vaudra mieux rechercher les pièces fondamentales de la structure de toute végétation et se demander ensuite comment ces pièces sont susceptibles de s'assembler.

Dans plusieurs contributions précédentes (surtout 1951, 1958, 1968), j'ai discuté ces éléments, proposé une méthode graphique pour leur assemblage et finalement une classification des principales structures que j'ai appelées «types-de-formation». Je reprends ici cette méthode: le tableau III et les figures 1 à 4 les font voir.

Il convient peut-être d'offrir ici une brève démonstration de cette méthode. Le tableau II contient toutes les données

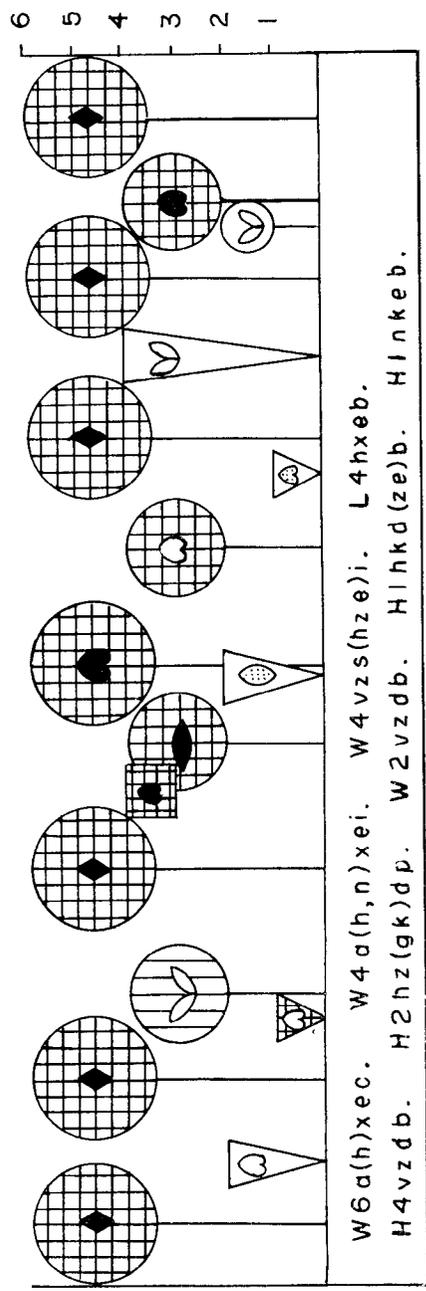


Fig. 4 --- Assemblage quantitatif des types structuraux suivant leur couverture dans la chénaie d'yeuse du tableau I.

TABLEAU II

Analyse des caractéristiques de 15 espèces présentes dans le quadrat relevé au tableau I. Les symboles s'expliquent comme suit. 1. La *forme biologique* est selon RAUNKIAER (1934) et DANSEREAU (1959): Pm: mésophanérophyte; Pp: microphanérophyte; Pn: nanophanérophyte; Ps: phanérophyte grimpanche; Ch: chamæphyte; Hs: hémicryptophyte rameuse; Hr: hémicryptophyte à rosette; G: géophyte. 2, 4, 5: voir tableau III. 2. *Port et stratification*, voir tableau III, 1 et 5. 3. *Grandeur de feuille* en mm² selon RAUNKIAER (1934): 1 (moins de 25 mm²), 2 (25-225), 3 (225-2025), 4 (2025-18 225), 5 (18 225-164 025), 6 (plus de 164 025). 4. *Type et texture de feuille*, voir tableau III, 2 et 3. 5. *Saisonnalité*; 6. *Rythme*: Y: année entière; V: vernal; E: estival; A: automnal; H: hiémal. (La majuscule se rapporte à l'activité végétative, la minuscule à l'activité sexuelle). 7. *Type biocénétique*: R: plantes enracinées; E: épiphytes. 8. *Valence écologique*: X: xérophile; M: mésophile; H: hygrophile; s = sub-. 9. *Type métabolique*: A: annuelles; B: vivaces à cycle court; B': vivaces à croissance lente; C: vivaces à réserves annuelles; D: vivace traçante; E: plantes accumulatrices de réserves; F: plantes à forte capacité de réserve; G: multicentenaire. 10. *Réinvestissement*: f: fréquence; a: abondance; e: assimilabilité. (Les majuscules indiquent de fortes valeurs, les minuscules de faibles valeurs). 11. *Types de diaspores* (d'après DANSEREAU et LEMS, 1957): 1: auxochore; 2: cyclochore; 3: ptérochore; 4: pogonochore; 5: desmochore; 6: sarcochore; 7: sporochore; 8: sclérochore; 9: barochore; 10: ballochore. 12. *Élément floristique*, basé sur la distribution totale de l'espèce.

Espèces	1 Forme biologique	2 Port & stratifi- cation	3 Grandeur de feuille	4 Type & texture de feuille	5 Saison- nalité	6 Rythme	7 Type biocéno- tique	8 Valence écologique	9 Type métabo- lique	10 Réinves- tissement	11 Type de diaspore	12 Élément floristique
<i>Quercus ilex</i>	Pm	W6, W4	3	ax	e	Yv	R	M	F	fae	9	Méditerranéen
<i>Arbutus unedo</i>	Pm	W6, W4	4	hx	e	Yv	R	M	F	fae	6	Macaronésien- méditerranéen- atlantique
<i>Phillyrea media</i>	Pm	W4	3	ax	e	Ye	R	sM	F	fae	8	Méditerranéen
<i>Viburnum tinus</i>	Pp	W4	4	hx	e	Yv	R	M	E	fAE	6	Macaronésien- méditerranéen- atlantique
<i>Smilax aspera</i>	Ps	L4	4	hx	e	Yv	R	sM	D	fae	6	Méditerranéen
<i>Erica arborea</i>	Pp	W4	1	nx	e	Ye	R	sX	E	Fae	8	Afromontagnard
<i>Pistacia terebinthus</i>	Pp	W4	4	vz	s	Ve	R	X	E	FaE	8	Méditerranéen
<i>Cistus populifolius</i>	Pp	W4	4	hz	e	Yv	R	sM	E	faE	8	Méditerranéen
<i>Rubus ulmifolius</i>	Hs	H4	4	vz	d	Ee	R	sX	D	FAE	1-6	Européen
<i>Teucrium scorodonia</i>	Hr	H2	4	hz	d	Ee	R	M	B'	FAE	8	Atlantique
<i>Scilla italica</i>	G	H2	3	gk	d	Vv	R	sM	C	FAE	6	Méditerranéen
<i>Coronilla</i> sp.	Pn	W2	3	vz	d	Ee	R	sX	B'	FaE	10	?
<i>Arum italicum</i>	G	H1	5	hk	d	Vv	R	HM	C	FAE	6	Méditerranéen- européen
<i>Polypodium vulgare</i>	Ch	H1	5	hz	e	Ye	R(?)	M	B'	faE	7	Subcosmopolite
<i>Sedum</i> sp.	Ch	H1	1	nk	e	Ye	R	X	B'	faE	8	?

TABLEAU III

Symboles et catégories applicables à l'expression de la structure d'une station de végétation. En combinant les cinq premiers critères on obtient des *types structuraux* (voir fig. 2) qui seront ensuite distribués selon leur couverture (sixième critère) (voir fig. 3).

1. PORT

- W  Plantes ligneuses, dressées
Plantas lenhosas, erectas
- L  Plantes ligneuses, grimpantes
ou rampantes
Plantas lenhosas, trepadeiras
ou rastejas
- H  Plantes herbacées, enracinées
Plantas herbáceas, enraizadas
- E  Epiphytes et croûtes
Epifitas e crustas
- M  Brycïdes
Brióides

2. TYPE DE FEUILLE

- o (absente) (ausente)
- n  aciculaire, écailleuse, subulée
acicular, esquamosa, subulada
- g  graminóide
graminóide
- a  large, mais petite
larga, mas pequena
- h  large et grande
larga e grande
- v  composée
composta
- q  thalloïde
talóide

3. TEXTURE DE FEUILLE

- o (absente) (ausente)
- f  pellucide
pelúcida
- z  membraneuse
membranosa
- x  sclérophylle
esclerófila
- k  succulente ou fongoïde
suculenta ou fungóide

4. SAISONNALITE VEGETATIVE

- d  décidue
decídua
- s  semi-décidue
semidecídua
- c  sempervirente
sempre verde
- j  sempervirente-succulente
ou aphyllé
sempre verde-suculenta
ou afila

5. STRATIFICATION

- 7 > 25 m
- 6 10-25 m
- 5 8-10 m
- 4 2-8 m
- 3 0,5-2 m
- 2 0,1-0,5 m
- 1 0,0-0,1 m

6. COUVERTURE

- b très faible
escassa
- i discontinue
descontínua
- p en touffes ou groupes
em tufos ou grupos
- c continue
continua

nécessaires pour que chaque espèce soit représentée par une formule selon les critères du tableau III, et un répertoire complet des 15 espèces est présenté dans la figure 3. Ainsi le *Quercus ilex* répond à la formule W6axe, étant un arbre de moins de 25 mètres de haut, à feuille petite, large et coriace, et sempervirente, cependant que le *Smilax aspera* correspond à la formule L4hxe, etc. Chacune des 15 espèces a été étalonnée ainsi. Il se trouve souvent que plusieurs espèces ont la même formule en ce qui concerne les cinq premiers symboles (ici le jeune *Quercus ilex* et le *Phillyrea media*, par exemple). Il se trouve aussi qu'une même espèce a plus d'une forme structurale (ici le *Quercus ilex* et l'*Arbutus unedo*). Il restera à attribuer à chacune des formes structurales l'espace qui lui convient, indépendamment de l'importance relative des espèces (1). Finalement le diagramme de la figure 4 rend compte synthétiquement de l'assemblage final des propriétés structurales de cette station particulière de la chênaie d'yeuse.

Cette mosaïque se prête à des variations qui peuvent sembler infinies. Une autre station de la chênaie d'yeuse présenterait sans doute des variantes (voir DANSEREAU, 1951; fig. 17). Et que dire d'un transect régional où l'échantillonnage irait du marais salé, à la dune, à la garigue, au maquis, à la pinède?

Dynamisme — C'est précisément un tel échantillonnage que nous offre la figure 5. On y suit les modifications de structure qui accompagnent les changements dans la végétation, qu'ils soient le résultat de la succession progressive qui suit la fin des opérations humaines et qui tend à la reconstitution des équilibres originels, ou de la succession rétrogressive que le labour, le feu, la paissance entraînent.

Ainsi chacun des types de végétation qui apparaît dans la stratégie se caractérise par une composition et une structure particulières.

Le dynamisme est axé sur deux forces concomitantes mais indépendantes. Le remplacement autogène résulte des changements qu'apportent les plantes elles-mêmes à l'équilibre

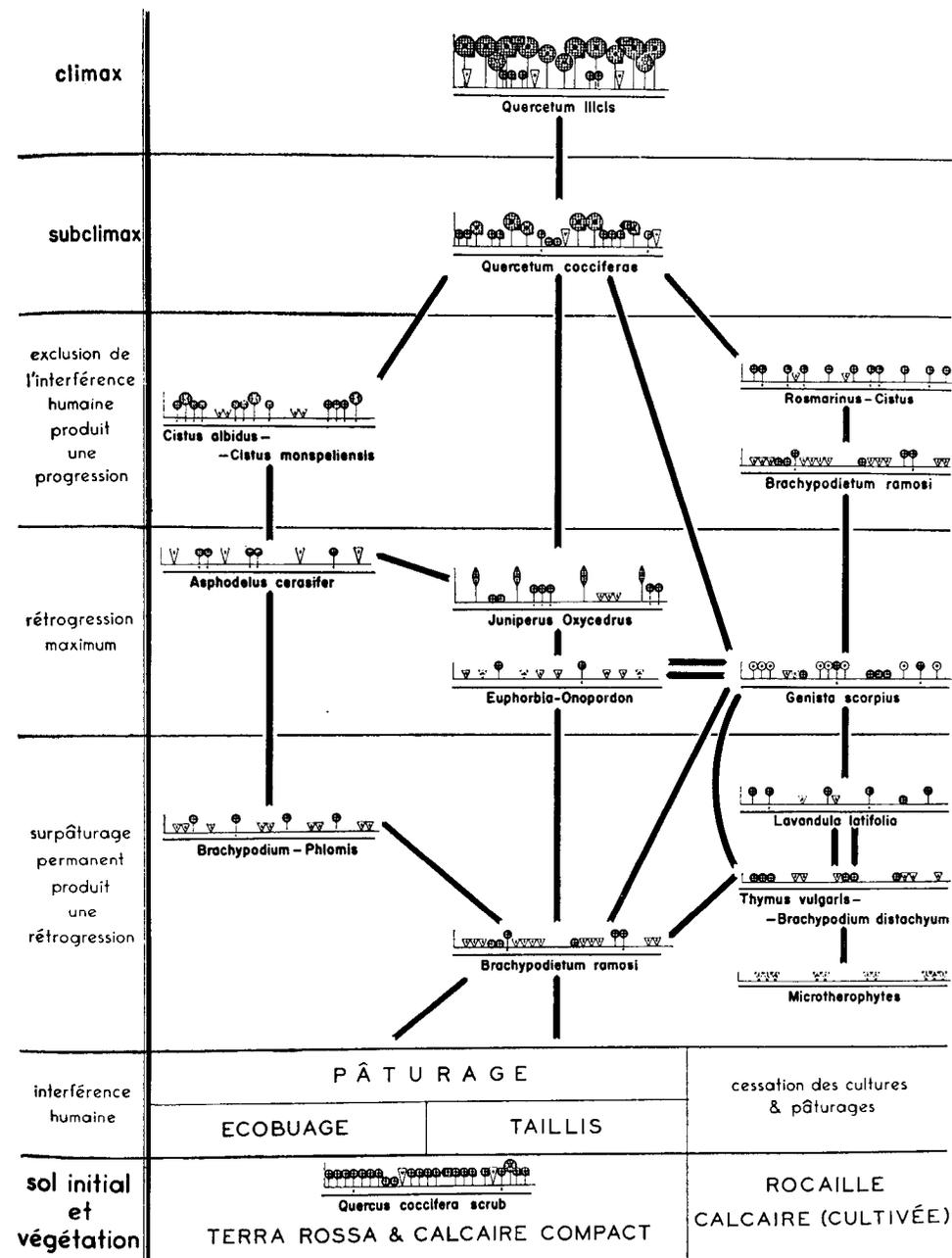


Fig. 5 — Dynamisme de la végétation aux environs de Montpellier, selon BRAUN-BLANQUET (1932, adaptation du tableau 37). Chacune des associations est représentée par un diagramme construit selon la méthode du tableau III, concrétisée par les figures 1-4.

(1) Ceci ne vas pas sans poser de problèmes. Pour une discussion détaillée de la méthode, voir DANSEREAU, BUELL & DAGON (1966).

du milieu; le remplacement allogène résulte de modifications du milieu virtuellement indépendantes de leurs occupants. Ainsi, l'enrichissement du sol en matière organique, l'augmentation de l'ombre due à la croissance des arbres sont des facteurs autogènes, cependant que la sédimentation et l'érosion sont allogènes, comme l'est également le feu et bien entendu l'intervention humaine (2).

LES DÉTERMINANTS DE LA VÉGÉTATION

Les forces qui déterminent localement et régionalement la mosaïque de la végétation (définie selon les trois paramètres ci-dessus) sont la phylogénie, la chorologie, le climat, le sol et l'histoire. Sans vouloir analyser ces facteurs en détail, il importe à une solide définition et à une classification mondiale des structures de les prendre comme points de repère.

Phylogénie — La sélection naturelle ne saurait se mesurer qu'en termes écologiques. En effet l'ajustement des espèces végétales et animales à un milieu stable ou changeant s'accomplit par des innovations et des remaniements génétiques dont l'aptitude d'une part et l'efficacité d'autre part sont constamment mises à l'épreuve par le milieu. Les plantes qui, à un moment et un endroit donné, sont les mieux douées comme agents de transformation des ressources du milieu deviennent dominantes et canalisent dans leurs tissus une portion importante de l'énergie ambiante. Certains genres se sont montrés extraordinairement productifs et adaptables. Ainsi, les pins, les chênes, les hêtres, les paturins, les artémises, riches en espèces, larges dans leur distribution géographique exploitent des climats et des sols très différents. Au contraire, les sorbiers, les arbousiers, les luzules, malgré leurs aires géographiques assez grandes, ne constituent guère de biomasses importantes nulle part.

Si, d'autre part, on considère une station de végétation comme un groupement multispécifique où les ressources sont exploitées différenciellement par chacune des populations

(2) Une discussion beaucoup plus détaillée de cette question dans DANSEREAU (1956).

présentes, on relève des équilibres compétition-coopération très différents, et il faut constater un *partage* où s'affrontent et s'équilibrent les forces de chacune des espèces (DANSEREAU, 1968). Je me suis efforcé naguère (1952) à repérer les éléments de cette *stratégie écologique* et à tracer les paramètres du *succès écologique* et par là de faire la projection des *occasions d'évolution* (3).

Le fait général dont il faut tenir compte, au sujet de la phylogénie, s'exprime par la loi de l'inoptimum (DANSEREAU, 1956, 1957, 1966a) : « aucune espèce ne rencontre, dans l'habitat qu'elle occupe présentement, des conditions optimales pour la satisfaction de ses exigences à chaque phase de son cycle ». Ceci est illustré d'une façon patente par les arbres (comme le pin parasol) qui exigent pleine lumière au moment de la germination mais qui font une excellente croissance à l'ombre, où cependant ne s'établira pas la génération suivante. L'optimum de germination est dans un champ, celui de la croissance, en forêt.

Cette succession d'exigences plus ou moins contradictoires témoigne de pressions de la sélection naturelle dans le passé tantôt dans un sens et tantôt dans l'autre. Ces *empreintes historiques* confèrent à la plante une certaine vulnérabilité qui rend telle ou telle de ses fonctions *critique*. Cette faiblesse peut conduire à l'extinction ou tout au moins à la restriction soit de l'habitat, soit de l'aire. Ainsi il existe maints endroits où les cèdres (les véritables *Cedrus*) et les *Sequoia* seraient fort à l'aise de nos jours si des adversités antérieures ne les avaient éliminés. Un bon exemple nous est fourni par l'absence du sapin dans la Serra da Estrela, où les genévriers, les genêts et les bruyères forment un étage arbustif dans un climat probablement forestier.

Chorologie — Il faut donc envisager toujours la possibilité que les espèces les mieux douées pour exploiter les ressources d'un écosystème donné ne sont pas présentes. On peut quelquefois démontrer qu'elles l'ont déjà été, telles le sapin au Portugal, l'épicéa aux Pyrénées (GAUSSEN, 1940). Or, il est

(3) Cette expression traduit imparfaitement « evolutionary opportunity ».

également apparent que les vicissitudes des migrations (surtout celles de grande amplitude) n'ont aucune relation avec la productivité. En effet, il suffira, au cours des avances et retraites des populations d'une espèce quelconque, qu'elle se tienne juste au-delà du seuil de la survivance sans nécessairement atteindre jamais à une efficacité très grande. Là où les réapprovisionnements par migration sont difficiles, comme dans les îles océaniques (Açores, Nouvelle-Zélande), il peut s'ensuivre un appauvrissement cumulatif tel que très peu de plantes soient capables d'une productivité très grande. J'ai comparé, dans ces îles (1965), le taux de croissance des arbres indigènes et exotiques, où il appert que ces derniers sont des exploitants bien plus efficaces. Il arrive même que certains d'entre eux (*Pittosporum undulatum* aux Açores, *Pinus radiata* en Nouvelle-Zélande) se naturalisent avec un grand succès et arrivent à déplacer les indigènes d'une façon qui pourrait fort bien être irréversible.

Une société végétale particulière, donc, à un endroit et à un moment donnés (telle la forêt d'yeuse d'Arrábida) se compose d'émergents phylogéniques et chorologiques que l'histoire régionale a laissés comme résidus de ses vicissitudes.

Climat et sol — Le vieux débat sur l'importance relative du climat et du sol est du même ordre que celui de l'hérédité et du milieu. Ces questions ne sont pas dépassées, certes, mais elles sont heureusement dégagées de leurs implications sémantiques ou sociales et philosophiques (qui ne préoccupent plus que les marxistes et les chrétiens les plus anti-révisionnistes, et anti-réductionnistes).

Il ne semble pas douteux que la distribution géographique totale actuelle d'une espèce puisse nous indiquer certaines barrières climatiques qui semblent s'opposer à sa conquête des territoires qui se trouvent au-delà. Ces coïncidences ont été cartographiées dans un bon nombre de cas: le *Rubia peregrina* en Europe (SALISBURY, 1926), les *Stylidium* en Australie (GOOD, 1925), l'*Acer saccharophorum* en Amérique du Nord (DANSEREAU, 1957), le *Tsuga canadensis* en Amérique du Nord (DAHL, 1964), etc.

Un autre aspect de la distribution géographique qui exige une attention plus rigoureuse est le phénomène de la *com-*

pensation, connu depuis longtemps, mais bien explicité par BOYKO (1947). Il s'agit de voir si une espèce donnée, lorsque ses populations approchent de la partie la plus froide de son aire géographique, se trouve alors dans les habitats les plus chauds de la région; si dans la partie la plus sèche elle se trouve surtout dans des habitats plus humides, etc. On peut citer d'innombrables exemples de ces compensations. Quelques monographies, par exemple celle du bouleau jaune (DANSEREAU & PAGEAU, 1966), nous montrent, station par station, la position écologique des populations locales et la prévalence des compensations à la limite de l'aire.

REY (1960) a proposé un système de coordonnées des valeurs météorologiques qui nous permettent une approximation quantitative de la *zone géographique optimum* d'une espèce végétale et des diverses zones de compensation (au moins potentielle). Il arrive à des conclusions qui n'auraient pas dû nous surprendre, en démontrant que certaines espèces ne trouvent à peu près pas d'espace optimum dans leur aire de distribution actuelle. Ou bien encore, comme c'est peut-être le cas du *Quercus rubra* en Amérique, elles n'y trouvent pas de conditions *édaphiques* convenables puisque cette espèce aurait comme optimum climatique une aire en plein océan Atlantique.

A ces considérations il convient d'ajouter l'apparent changement de signe entre les exigences climatiques et édaphiques de certaines plantes, comme le *Danthonia spicata*, une graminée des sols les plus secs mais exclusivement confinée à des climats d'assez forte précipitation.

Histoire — Ce que nous donne donc une carte détaillée de toutes les stations connues d'une espèce, comme celle du *Betula alleghaniensis* (DANSEREAU & PAGEAU, 1966), c'est un périmètre (et des îlots) de distribution qui s'expliquent peut-être par une certaine combinaison de la variation météorologique présente; c'est aussi une régionalisation des habitats de compensation (surtout les sols très humides dans la zone la plus chaude et surtout la plus sèche). Pour bien comprendre cette distribution, il faut aussi la comparer à d'autres qui lui sont très semblables (voir l'*Acer saccharophorum* cartographié par DANSEREAU, 1957, et le *Tsuga canadensis* par DAHL, 1964).

Ces coïncidences d'aires (si admirablement exploitées par HULTÉN, 1937, pour la flore scandinave), nous donnent une des clefs du passé, si nécessaires à l'interprétation des unités végétales du présent. En ce qui concerne l'Europe atlantique (et même méditerranéenne), et l'Amérique du Nord, les vicissitudes du passé (et surtout du Quaternaire) nous expliquent les équilibres et les aberrations du présent.

Ce n'est pas l'endroit de considérer trop attentivement la question génétique qui pourtant se pose à deux niveaux. Les populations actuelles d'une espèce à grande distribution géographique (même si les taxonomistes ne reconnaissent ni sous-espèces, ni variétés) sont-elles génétiquement homogènes? Non, bien entendu, et il est assez clair que (par introgression ou autrement) les populations périphériques (qu'elles fréquentent ou non des habitats de compensation) sont souvent génétiquement différentes. (Pour l'érable à sucre, voir DANSEREAU & LAFOND, 1941; DANSEREAU & DESMARAIS, 1947; DESMARAIS, 1952). La seconde question à laquelle toute réponse est spéculative est la suivante: les populations actuelles d'une «espèce» ont-elles les mêmes exigences édapho-climatiques (et par conséquent les mêmes aptitudes physiologiques) que leurs ancêtres? Je m'étais posé cette question au sujet des trois espèces de pins qui survivent actuellement dans la région des Grands-Lacs et du St.-Laurent (DANSEREAU, 1953). Je ne trouvais pas moins de sept hypothèses compatibles avec les faits connus de leur distribution et leur abondance présente et post-glaciaire.

La figure 6 tente de résumer ce qui précède au sujet des déterminants de la végétation, tout au moins dans la mesure où cela est nécessaire aux besoins de l'étude structurale.

Le panneau des écosystèmes (A) fait voir une gamme très simplifiée des associations végétales de la région d'Arrábida, telles qu'elles se présentent dans les habitats les plus secs ou *xériques* (dunes, rochers, falaises) et les plus humides ou *hygriques* (rivière, marécage, berge) et finalement dans le secteur *mésique*, constamment bien drainé. Il n'est pas dit que la végétation ou le site lui-même soient nécessairement stables.

Le panneau de la sère (B) montre quelques étapes du développement concomitant de la végétation et du sol sur un

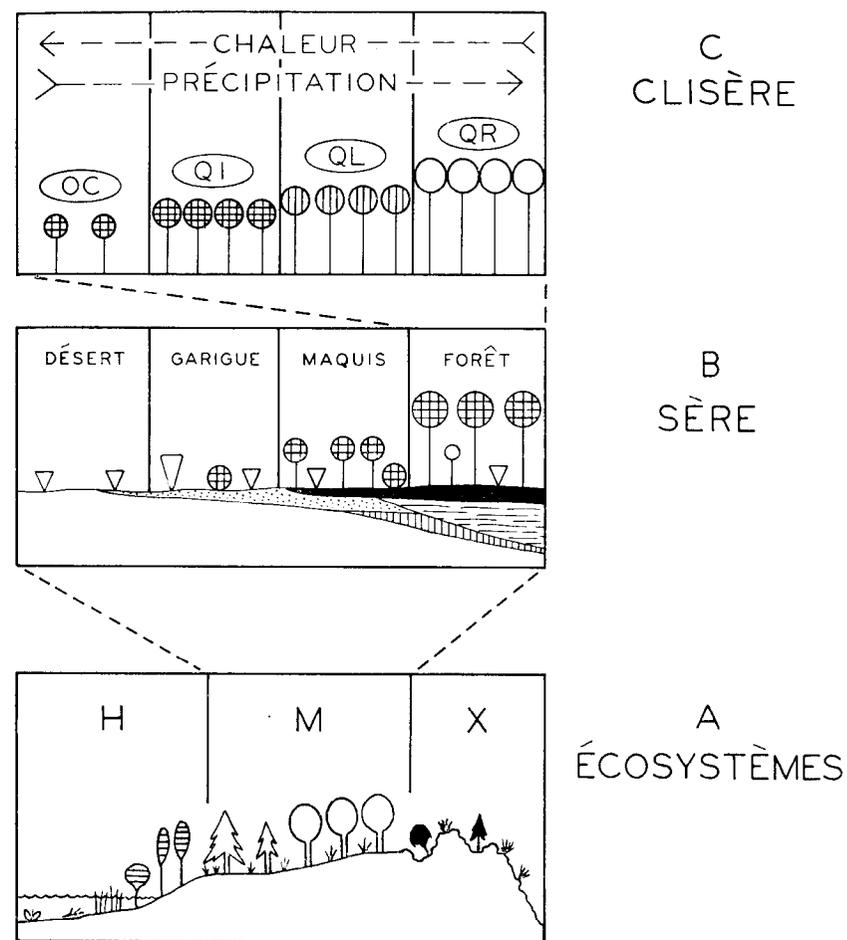


Fig. 6 — Les contrôles de la végétation aux environs d'Arrábida.

- A — Les *écosystèmes* hygrophytiques (H) occupant le segment inondé et humide du paysage; les *écosystèmes* xérophytiques (X) le segment hyperdrainé (e. g., la dune) ou imperméable (e. g., la falaise); cependant que les terres hautes et bien drainées sont *mésophytiques* (M).
- B — Le dynamisme dans chaque *écosystème* permet un remplacement plus ou moins ordonné et régulier de communautés végétales les unes par les autres (formant une *sère*), à mesure que le sol lui-même se différencie: ainsi le segment M du panneau A sera occupé successivement par une sorte de désert que recouvrira bientôt la garigue, puis le maquis et enfin la forêt d'yeuse.
- C — La *clisère* montre également un système de substitutions mais au cours de changements climatiques: la forêt d'yeuse (QI) à laquelle aboutit la succession du panneau B a été remplacée dans le passé et le sera dans l'avenir selon les augmentations-diminations de chaleur et de précipitation: en période plus chaude par la savane d'olivier-caroubier (OC); en période plus froide et humide par les chênes marcescents (QL) ou éventuellement par les chênes décidus (QR).

site mésique (le M du panneau A) : une roche-mère peu altérée n'abritera, au début, que des végétaux isolés (une sorte de désert), mais le site sera bientôt envahi par une garigue basse, à laquelle se substituera un maquis dont les taches d'ombre offriront un microclimat favorable à l'invasion forestière, celle de la chênaie d'yeuse qui ne sera pas déplacée de longtemps, car la sère a atteint son terme. Les horizons du sol, émergeant de la roche sous-jacente, marqueront une différenciation de plus en plus grande jusqu'à ce que le sol *zonal* corresponde au *climax* de la végétation.

Le panneau de la clisère (C) fait voir un déplacement de plus grande envergure, car il implique des périodes de temps plus longues au cours desquelles (dans l'avenir comme dans le passé) des augmentations ou diminutions de chaleur et de précipitation conduiraient au remplacement de la chênaie d'yeuse (QI) en temps plus sec et plus chaud par la savane d'olivier-caroubier (O-C) ou, au contraire, en temps plus froid et humide par la chênaie marcescente ou semi-décidue (QL) et même par la chênaie décidue (QR).

LES DIMENSIONS STRUCTURALES

Il était indispensable d'esquisser cet arrière-plan de principes et de processus qui gouvernent la végétation avant de mettre au foyer la dimension exclusivement structurale et de proposer une double classification, celle des formations qui constituent des prototypes et celle des classes-de-formation (ou classes-de-végétation). Ces deux classifications répondent à des exigences et des usages fort différents, mais doivent être basées sur les mêmes critères.

Je me suis efforcé de justifier ailleurs (surtout 1951, 1958, 1968) le choix des critères utilisés au tableau III et dans les diverses figures. Avec l'aide de mes collaborateurs BUELL et DAGON (1966), j'ai passé en revue les améliorations de mon système qu'ont proposé divers investigateurs qu'intéresse une plus grande précision et/ou une exigence mathématique plus rigoureuse. J'y ai reconnu l'aide considérable que j'avais reçue de l'United States Army Corps of Engineers et particulièrement de M. Warren Grabau, le directeur, à Vicksburg (Mississippi), de l'équipe d'Analyse du Terrain.

Les questions posées dans ce mémoire et celles qui découlent de mes entretiens avec les écologistes, géographes et ingénieurs qui sont à l'affût de meilleures méthodes descriptives ne sont pas en jeu dans le choix et l'application des critères qui vont servir aux deux fins présentes. Ainsi une échelle permettant de représenter l'espacement des tiges nous offrirait un raffinement superflu pour le moment. Il en va de même de certains traits particuliers tels la présence de racines adventives (voir à ce sujet les publications mentionnées plus haut).

Le terme *formation* était déjà employé par GRISEBACH (1877-78) et par DRUDE (1890), SCHIMPER (1903) et WARMING (1909) et repris par HUGUET DEL VILLAR (1929). C'est un terme purement descriptif et physiologique (4) qui s'applique en général à l'*aspect* de la végétation. Il est bon de lui conserver sa signification compréhensive et à diverses fins: ainsi on parlera d'une formation arborescente, d'une formation herbacée, d'une formation épineuse ou succulente, ou encore d'annuelles ou de lianes; on fera même allusion à une formation de chênes, de pins, d'aulnes, de cistes, de quenouilles, de graminées, etc. Or, même dans ces derniers cas où l'identité taxonomique est révélée, en réalité c'est la dimension physiologique qui est en jeu.

Retenant donc le terme de *formation* à multiples fins, il importe de distinguer des unités structurales pour des fins plus précises. Je propose donc ici, reprenant mon schéma de 1958 pour mieux le définir, une double classification: celle des *protoformations* dont l'application est universelle sans être déterminée par des critères géographiques, climatiques, édaphiques ou physiologiques, et celle des *classes-de-formation* qui, au contraire, correspond à des *zones* bioclimatiques.

Protoformations — Je me suis efforcé dans les pages précédentes de justifier le *besoin d'une classification structurale des végétations qui ne doive rien, d'une part, à la taxonomie et, d'autre part, à l'écologie*. Seule une description de la masse végétale basée sur son anatomie et sa physiologie et non pas sur son identité et sur son adaptation répond à cette

(4) Malheureusement fort mal compris et appliqué par CLEMENTS (1936).

exigence en permettant une juste corrélation des propriétés de la végétation et des éléments déterminants du milieu.

J'ai donc proposé, dès 1958, un tableau universel, basé sur la distribution verticale et horizontale des plantes ligneuses et herbacées. Pour distinguer cette classification de celle des classes-de-formation (que SCHIMPER, 1903, 1935, appelait «Formationstypen»), je les ai dénommées «types-de-formation» (DANSEREAU & ARROS, 1959; DANSEREAU, 1959, 1966b), et en anglais «formation-types». Cette désignation, malheureusement, continue d'engendrer une certaine confusion et c'est pourquoi il me semble plus judicieux de nommer maintenant ces unités «protoformations» (en anglais, «protoformations»; en portugais, «protoformações»; en espagnol, «protoformaciones»; en italien, «protoformazioni»; en allemand, «Protoformationen»).

Pour la même raison, et en dépit du reproche trop souvent adressé aux biogéographes qui créent des néologismes, j'ai remplacé la nomenclature qui apparaît dans mes ouvrages précédents et qui est donnée dans la colonne des synonymes, au tableau IV. Celui-ci ne diffère pas essentiellement de mon tableau VI de 1958 et de mon «Master-Table C» de 1966b; ni de ceux utilisés dans plusieurs de mes publications au cours de cette période. A l'usage, toutefois, c'est-à-dire en constatant la réaction de mes étudiants et en écoutant les commentaires de mes collègues, je me suis résolu aux changements qui apparaissent ici, et qui portent sur la nomenclature. De la sorte, il ne sera plus question de distinguer la steppe, la toundra, le désert comme protoformations et comme classes-de-formation. Ainsi, il ne sera plus nécessaire de désigner les végétations ligneuses basses des environs de Montpellier et du Cabo de São Vicente sous le nom de *toundra* (ce qui donnait une sorte de vertige à mes collègues méditerranéens), mais plutôt de *microthamnion*. Je ne songe pas trop à m'excuser de l'allure pseudo-classique de cette nouvelle nomenclature, un mélange sans vergogne de grec et de latin; mais j'accueillerai avec plaisir les suggestions des linguistes.

La hauteur et la couverture des plantes ligneuses et des plantes herbacées sont seules en jeu. Les limites qui leur sont assignées comportent un certain arbitraire et d'autres chercheurs ont préféré d'autres valeurs (voir KÜCHLER, 1967). J'ai

TABLEAU IV

Les dix protoformations. Hauteur et couverture moyenne (en mètres), pas nécessairement maximum. Les «classes» se rapportent à la stratification et à la couverture du tableau III. D'après DANSEREAU, 1958, mais modifié quant à la nomenclature. Les synonymes donnés en français, en anglais et en portugais ont été employés dans des publications précédentes (DANSEREAU, 1958, 1959, 1966b; DANSEREAU & ARROS, 1959; DANSEREAU, BUELL & DAGON, 1966).

Protoformations Protoformations Protoformações	Symboles	Synonymes Synonyms Sinónimos (DANSEREAU 1958)	Plantes ligneuses Woody plants (W, L) Plantas lenhosas				Plantes herbacées Herbaceous plants (H, E, M) Plantas herbáceas					
			Hauteur Height Altura		Couverture Coverage Cobertura		Hauteur Height Altura		Couverture Coverage Cobertura			
			mètres	classe	%	classe	mètres	classe	%	classe		
MAGNISILVA	MS	1		Forêt Forest Floresta	+ 8	7-5	+ 60	c	var.	var.	var.	var.
QUASISILVA	QS	2		Parc Woodland Parque	+ 8	7-5	25-60	i-c	var.	var.	var.	var.
SALTUS	SA	3		Savane Savana Savana	2-10	5-4	10-25	i-p	0-2	3-1	25-100	i-p-c
THAMNION	TH	4		Fourré Scrub Mato	0,25-8	4-2	25-100	i-c	var.	var.	var.	var.
ALTOPRATUM	AP	5		Prairie Prairie Pradaria	-	-	-	-	0,5-2	3	50-100	c
NANOPRATUM	NP	6		Pelouse Meadow Prado	-	-	-	-	0,0-0,5	2-1	50-100	c
HEMIPRATUM	HP	7		Steppe Steppe Estepe	0,1-2	3-2	0-25	b-i	0,0-2	3-2	10-50	i-p
EREMOS	ER	8		Désert Desert Deserto	0,0-10	5-1	— 10	b	0,0-0,5	3-1	— 10	b
MICROTHAMNION	MT	9		Toundra Tundra Tundra	0,0-0,25	2-1	10-60	b-c	0,0-0,25	2-1	0-20	b-p
CRUSTA	CR	10		Croûte Crust Crusta	-	-	-	-	0,0-0,1	1	50-100	p-c

cru utile, pour l'usage de cette classification dans des tableaux, sur des diagrammes, des fiches perforées ou des cartes, de proposer trois séries de symboles et de coordonner avec le tableau III.

Je me dois d'ajouter que depuis 1951 je crois avoir été très attentif aux critiques qu'on a faites de mon système de représentation et de classification de la structure de la végétation. Il m'a semblé prudent de laisser passer plusieurs années avant d'effectuer des changements, afin que la preuve de leur urgence soit faite (préférentiellement par d'autres que moi). Par conséquent je n'ai sérieusement altéré ma proposition de 1951 qu'en 1958 et les nouvelles formules de 1966 (DANSEREAU, BUELL & DAGON) sont plutôt des expériences qu'autre chose.

Les figures 18 et 19 de mon «A universal system for recording vegetation» (1958) représentent toujours valablement les catégories proposées au présent tableau IV. Ces figures avaient été utilisées de nouveau dans un article en français dans «Vegetatio» (DANSEREAU & ARROS, 1959; pls. D et E).

J'ai assemblé dix photographies qui illustrent par un exemple chacune des protoformations (pls. I à V). On verra immédiatement que certaines d'entre elles ont un caractère transitoire, cependant que d'autres sont permanentes, soit dans leur habitat, soit dans leur région. Ainsi la *magnisilva* de la planche I, A, est une forêt vierge, marquant le terme de l'évolution de la végétation dans le nord du Québec. Il en va de même (quant à la stabilité) du *thamnion* canarien, de l'*altopratum* néo-zélandais et du *microthamnion* gaspésien. D'autre part, la *quasisilva* portugaise est remaniée par l'homme, le *saltus* ouest-africain est récemment incendié et l'*hemipratum* congolais est surpâturé. Le *nanopratum* ghanéen, l'*eremos* brésilien et la *crusta* brésilienne occupent des sites édaphiques assez particuliers.

Il serait facile de montrer en parallèle à chacun de ces exemples quantité d'autres cas où la protoformation est exactement la même mais où les conditions climatiques et édaphiques sont tout autres. J'en citerai quelques-unes afin de réaffirmer le caractère fondamental de l'unité structurale.

1. *Magnisilva*. Forêt de palmiers amazonienne, forêt de chênes rouvres portugaise, forêt d'araucarias brésilienne, forêt de lauriers canarienne, plantation de caoutchouc.

2. *Quasisilva*. Forêt claire ouest-africaine, parc de pins jaunes du Nevada, parc d'eucalyptus australiens, palmeraie inondée du nord-est brésilien, taïga ouverte sibérienne, parc subalpin pyrénéen, orangerie.

3. *Saltus*. Savane guinéenne, savane sahélienne, campo cerrado brésilien, savanes du «muskeg» canadiens, «matagouri» néo-zélandais, pinède californienne à *Pinus coulteri*, olivette andalouse.

4. *Thamnion*. Aulnaie américaine, «sagebrush» du Wyoming, «dornveld» sud-africain, «escobonal» canarien, maquis méditerranéen, «chaparral» californien, plantation de thé.

5. *Altopratum*. «Puszta» hongroise, prairie de l'Iowa, typhaies européennes, américaines, tropicales, phragmitaies du monde entier, «savanes» à *Pennisetum* de l'Afrique tropicale, champs de canne-à-sucre et de maïs.

6. *Nanopratum*. Pelouses alpines (Amérique, Europe, Asie), spartinaie intertidale de la côte atlantique, scirpaie des bords de tourbières américaines, pelouses des jardins.

7. *Hemipratum*. Steppe russe, «short-grass prairie» du Nebraska, certaines garigues méditerranéennes, les laves dures («pahoehoe») récemment colonisées (Hawaii, Congo).

8. *Eremos*. Beaucoup de rivages rocheux, de dunes non-consolidées, de carrières récemment abandonnées, de champs vagues, chantiers, etc.

9. *Microthamnion*. Outre les toundras arctiques et alpines, les formations rases de bruyère en Europe, de thym dans les pays méditerranéens, le «matorral» espagnol à *Cistus crispus*, certains jardins japonais où dominent les «bonsai».

10. *Crusta*. Les revêtements d'algues brunes-fucoïdes dans la ceinture intertidale, les tapis flottants de *Lemna* sur les étangs, les manteaux de lichens (*Stereocaulon*) sur les laves d'Hawaii et des Açores, sur les falaises et sur les murs des vieilles maisons de pierre, les algues et les mousses sur les palissades de bois, sur les pavés des rues.

En voilà assez pour évoquer la variété des substrats écologiques susceptibles d'abriter les protoformations.

Il est clair que sur un site initialement nu il est possible que les protoformations se remplacent dans un ordre plus ou moins prévisible. Étant donné la différence de masse de la matière vivante impliquée dans les protoformations cette succession a une importance considérable. J'ai souvent attiré l'attention là-dessus (dès 1946, et bien souvent depuis: 1956, 1957, 1958, 1961). Ce dont il importe de se garder, c'est d'une ordonnance nécessairement linéaire, allant du n° 10 au n° 1. En effet diverses successions suivront des ordres divers, ainsi 10-6-4-1, ou 8-9-6-3-2-1, ou 7-4-2-1, etc.

Les classes-de-formation — Je ne tenterai pas de décrire ici pleinement les 20 classes-de-formation qui se partagent les surfaces terrestres du globe. Dans une tentative de renouveler les classifications antérieures, particulièrement celles de SCHIMPER & VON FABER (1935) et de BROCKMANN-JEROSCH (1954), je m'en étais tenu le plus étroitement possible à des unités structurales, et avais reconnu 16 unités seulement (1957, 1958). Les critères que je m'étais fixés à ce moment n'ont guère changé.

Or, les dix protoformations, appliquées empiriquement aux paysages du monde, ne sont clairement plus suffisantes. Il faut subdiviser les *magnisilva* plusieurs fois; il faut reconnaître divers *thamnion* et divers *saltus* si l'on espère rendre compte de l'accord entre la végétation dominante et l'équilibre climat-sol. Car je continue de suivre SCHIMPER en reconnaissant que chacune des zones caractérisées par l'une des classes-de-formation est déterminée d'abord par un régime climatique et pédogénique d'un type et d'une intensité particuliers.

Alors comme maintenant il m'a aussi semblé important de caractériser chacune des classes-de-formation par certaines formations végétales «secondaires» (tels les tourbières dans le cas de la forêt sempervirente aciculifoliée, les maquis dans le cas de la forêt sclérophylle, etc.).

Les 20 classes-de-formation énumérées au tableau v doivent être décrites en appliquant les critères suivants: description structurale, régime climatique déterminant, régime pédogénique associé, principaux types de végétation des habitats plus secs et plus humides. On cherchera alors à les répartir sur la carte, comme l'a fait BROCKMANN-JEROSCH

(1954). Une telle description dépasse le cadre du présent mémoire. Elle a été présentée ailleurs et sera élaborée à fond dans un livre sur la végétation du monde.

On peut les repérer dans un triangle climatique (comme je l'ai fait à plusieurs reprises depuis 1949, et notamment en 1953, 1957, 1958, 1964, 1965). La figure 7, en situant les classes-de-formation les unes par rapport aux autres, indique les changements de structure qu'entraînera un réchauffement ou un refroidissement de climat ou encore un assèchement ou une humidification. Sur un tel arrière-plan il est possible

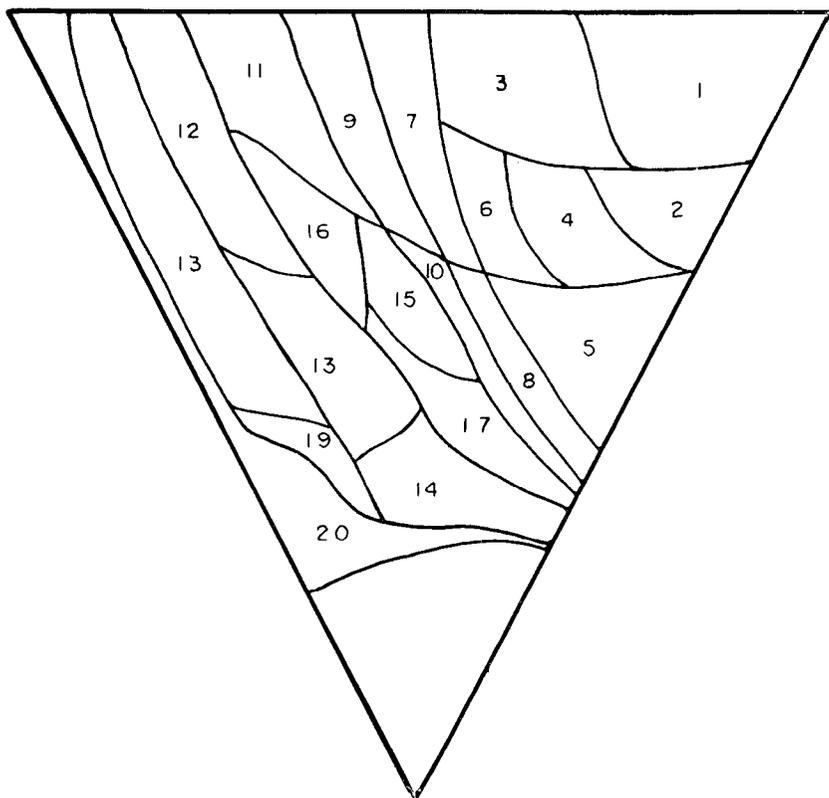


Fig. 7 — Triangle bioclimatique montrant la position relative des *classes-de-formation* (numérotées de 1 à 20 comme au tableau V). Le maximum de chaleur occupe le sommet de la figure, les précipitations croissent de gauche à droite (d'après DANSEREAU, 1964).

TABLEAU V

Classes-de-formation du monde et quelques-unes de leurs corrélations. Abréviations des régimes du sol: latérisation, podzolisation, gleisation, calcification, salinisation.

N.º	Classe-de-formation	Climat		Régime du sol	Exemple	
		Régime	Formule de Köppen		Station	Moyenne annuelle Temp. (°C) Préc. (mm)
1.	Forêt ombrophile tropicale	chaud, modéré	Af-Am	lat	Belém (Brésil)	25,9 2 277
2.	Forêt ombrophile tempérée	frais, modéré, très humide	Cfb-Cfa	lat-pod	Auckland (Nouv.-Zélande)	15,0 1 220
3.	Forêt décidue tropicale	continental, chaud-sec	Am-(Cwa)	lat	Calcutta (Inde)	26,3 1 618
4.	Forêt décidue tempérée	continental, froid	Cfa-Cfb Dfa-Dfb	pod-lat	Buffalo (N. Y.), U. S. A.	8,5 914
5.	Forêt sempervirente aciculifoliée	continental très froid	Dfc-Dfb (Dwc)	pod-glei	St-Jean (Terre-Neuve)	4,8 1 381
6.	Forêt sclérophylle	méditerranéen, humide-sec	Csa-Csb	pod-lat	Rome (Italie)	15,4 897
7.	Parc tropical	continental, chaud-sec	Am-Aw	lat-pod	Brisbane (Australie)	20,6 984
8.	Parc tempéré	continental, froid-sec	Dfc	pod-glei	Saskatoon (Canada)	1,1 358
9.	Savane tropicale	continental, humide-chaud-sec	Aw	lat-pod	Cuiába (Brésil)	26,0 1 378
10.	Savane froide	continental, froid-sec	C-w-Dfd-Dwd	pod-glei	Fillmore (Utah), U. S. A.	11,9 369
11.	Brousse épineuse	très chaud, humide-sec	BSh-BWh	lat-(pod)	Monterrey (Mex.)	21,9 495
12.	Fourré tropical	très chaud, humide-sec	BWh	lat-cal-sal	Accra (Ghana)	26,5 726
13.	Fourré froid	continental, humide-froid-sec	BWk-BSk	cal-glei	Cheyenne (Wyo.), U. S. A.	6,9 381
14.	Toundra	très froid, sec	E	glei-cal	Pt. Barrow (Alaska)	1,3 135
15.	Prairie	continental, frais-froid	BSk (Dfa-Dfb)	cal-pod	Des Moines (Iowa), U. S. A.	9,7 801
16.	Steppe	continental, frais-froid-sec	BSk-BSh	cal	Amarillo (Texas), U. S. A.	13,3 532
17.	Pelouse	froid, humide	Dfd-E	glei-cal	Mt. Washington (N. H.), U. S. A.	— 3,3 2 080
18.	Désert chaud	très chaud, très sec	BWh	sal-cal	Aden (Arabie)	28,4 42
19.	Désert froid	froid, très sec	BWk	cal-glei	Upernivik (Groenland)	— 8,9 231
20.	Croûte	extrêmement sec, chaud ou froid	BW-E	sal	Tassili (Sahara)	11,9 10

d'indiquer l'adaptation bioclimatique de certaines plantes (voir DANSEREAU, 1953, pour les *Magnolia*, *Sequoia*, *Artemisia*, etc.) ou encore le glissement présent ou passé de diverses elisères comme celle de la figure 6 ou celles de la Nouvelle-Zélande, des îles Canaries et de la Vallée du St.-Laurent (DANSEREAU, 1964, 1965).

CONCLUSION

Toute étude de la végétation doit distinguer nettement les propriétés des populations végétales elles-mêmes des conditions écologiques, édaphiques et climatiques avec lesquelles on cherche une corrélation, qu'elle soit causale ou accidentelle. Les phytogéographes (et souvent les géographes eux-mêmes) ont souvent concentré toute leur attention sur la *composition* de la végétation, sans toujours se rendre compte qu'une énumération d'espèces n'avait guère de valeur descriptive ni explicative. Autrement dit, la connaissance de la *flore* ne révèle pas plus le caractère de la *végétation* que l'analyse chimique ne décrit le sol. Un examen indépendant et exclusif des *structures* de végétation fait voir que les espèces d'une même flore peuvent s'assembler en des structures différentes (une forêt, une savane, un fourré) et que, d'autre part, des espèces de flores différentes peuvent s'assembler en une structure identique (forêt sclérophylle portugaise et chilienne; maquis méditerranéen, chaparral californien et manuka néo-zélandais).

Le tableau IV propose un répertoire exclusif de 10 *pro-toformations* basées sur la distribution verticale et horizontale des plantes ligneuses et herbacées, quelle que soit leur composition, quel que soit le climat et le sol occupés, puisque ce sera précisément cette corrélation qu'on cherchera à établir. Cette classification est applicable à toute *station* de végétation, qu'elle soit vierge, spontanée, secondaire, cultivée ou artificielle et de quelque étendue qu'elle soit.

D'autre part, les *classes-de-formation* sont des unités géographiques, coïncidant avec un climat *régional* (et souvent avec un sol *zonal*) et prévalent sur les terres bien drainées du territoire. Il est évident que la classe-de-formation (par exemple la forêt sclérophylle au centre et au sud du Portugal)

n'occupe pas tout le territoire (voir fig. 6): elle en donne seulement la clef en exprimant l'accord d'un certain développement optimum de la végétation avec le climat ambiant.

PIERRE DANSEREAU

BIBLIOGRAPHIE

- BOYKO, HUGO (1947) — «On the role of plants as quantitative climate indicators and the geocological law of distribution». *Jour. Ecol.*, 35(1-2): 138-157.
- BRAUN-BLANQUET, JOSIAS (1928) — *Pflanzensoziologie; Grundzüge der Vegetationskunde*. J. Springer, Berlin, x + 330 pp.
- BRAUN-BLANQUET, JOSIAS (1932) — *Plant sociology* (transl. by G. D. Fuller & H. S. Conard). McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, xviii + 439 pp.
- BRAUN-BLANQUET, JOSIAS (1964) — *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* (3^e édition). Springer-Verlag, Wien, New York, xiv + 865 pp.
- BROCKMANN-JEROSCH, H. (1954) — *Plant communities of the world*. Map, at 1:20 000 000, VEB Geographisch-Kartographische Anstalt Gotha.
- CLEMENTS, FREDERIC E. (1936) — «Nature and structure of the climax». *Jour. Ecol.*, 24(1): 253-284.
- DAHL, EILIF (1963) — «Present-day distribution of plants and past climate». In: *The reconstruction of past environments*, ed. by James J. Hester & James Schoenwetter, Fort Burgwin Res. Center, n° 3, pp. 53-60.
- DANSEREAU, PIERRE (1946) — «L'érablière laurentienne. II — Les successions et leurs indicateurs». *Can. Jour. Res.*, C 24(6): 235-291; aussi *Contrib. Inst. Bot. Univ.*, Montréal, 60: 235-291.
- DANSEREAU, PIERRE (1949) — «Introdução à biogeografia». *Rev. Brasil. Geogr.*, 11(1): 3-92.
- DANSEREAU, PIERRE (1951) — «Description and recording of vegetation upon a structural basis». *Ecology*, 32(2): 172-229; aussi *Bull. Serv. Biogéogr.*, 8: 172-229 (1953).
- DANSEREAU, PIERRE (1952) — «The varieties of evolutionary opportunity». *Rev. Can. Biol.*, 11(4): 305-388.
- DANSEREAU, PIERRE (1953) — «The postglacial pine period». *Trans. Roy. Soc. Can.*, 47 (sér. III, sect. V): 23-38.
- DANSEREAU, PIERRE (1956) — «Le régime climatique régional de la végétation et les contrôles édaphiques». *Rev. Can. Biol.*, 15(1): 1-71.
- DANSEREAU, PIERRE (1957) — *Biogeography: an ecological perspective*. Ronald Press Co., New York, xiii + 394 pp.
- DANSEREAU, PIERRE (1958) — «A universal system for recording vegetation». *Contrib. Inst. Bot. Univ.*, Montréal, 72: 1-58.

- DANSEREAU, PIERRE (1959) — «Phytogeographia laurentiana. II — The principal plant associations of the Saint Lawrence Valley». *Contrib. Inst. Bot. Univ.*, Montréal, 75: 1-147.
- DANSEREAU, PIERRE (1961) — «The origin and growth of plant communities». In: *Growth in Living Systems*, Proc. Symp. on Growth, Purdue Univ. (Indiana), June 1960; ed. by M. X. Zarrow; Basic Books, New York, pp. 567-603.
- DANSEREAU, PIERRE (1964) — «Six problems in New Zealand vegetation». *Bull. Torrey Bot. Club*, 91(2): 114-140.
- DANSEREAU, PIERRE (1965) — «Le contrôle de la végétation dans les îles océaniques». Comunicación al Coloquio «Aportación de las Investigaciones Ecológicas y Agrícolas a la lucha del mundo contra el hambre» (Cons. Sup. Investig. Cient., Madrid), ses. 5, 41 pp.
- DANSEREAU, PIERRE (1966a) — «Ecological impact and human ecology». In: *Future Environments of North America*, ed. by F. F. Darling & J. P. Milton, Nat. Hist. Press, Garden City, New York, xv + 767 pp. (pp. 425-462).
- DANSEREAU, PIERRE (1966b) — «Studies on the vegetation of Puerto Rico. I — Description and integration of the plant communities. BUELL, PETER F. and DANSEREAU PIERRE; II — Analysis and mapping of the Roosevelt Roads Area». *Inst. Carib. Sci., Spec. Publ.*, n° 1, 287 pp. + maps.
- DANSEREAU, PIERRE (1968) — «The functional analysis of plant-communities, a multidimensional grading system». *Sarracenia* n° 12 (sous presse).
- DANSEREAU, PIERRE et ARROS, JENÓ (1959) — «Essais d'application de la dimension structurale en phytosociologie. I — Quelques exemples européens». *Vegetatio*, 9(1-2): 48-99; aussi *Bull. Serv. Biogéogr.*, 22: 48-99.
- DANSEREAU, PIERRE; BUELL, PETER F. and DAGON, RONALD (1966) — «A universal system for recording vegetation. II — A methodological critique and an experiment». *Sarracenia* n° 10, 64 pp.
- DANSEREAU, PIERRE and DESMARAIS, YVES (1947) — «Introgression in sugar maples — II. *Amer. Midl. Nat.*, 37(1): 146-161.
- DANSEREAU, PIERRE et LAFOND, ANDRÉ (1941) — «Introgression des caractères de l'*Acer saccharophorum* K. Koch et de l'*Acer nigrum* Michx». *Contrib. Inst. Bot. Univ.*, Montréal, 37: 15-31.
- DANSEREAU, PIERRE and LEMS KORNELIUS (1957) — «The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance». *Contrib. Inst. Bot. Univ.*, Montréal, 71: 1-52.
- DANSEREAU, PIERRE et PAGEAU, GERARD (1966) — «Phytogeographia laurentiana. IV — Distribution géographique et écologique du *Betula alleghaniensis*». *Mém. Jard. Bot.*, Montréal, 58: 1-56.
- DESMARAIS, YVES (1952) — «Dynamics of leaf variation in sugar maples». *Brittonia*, 7(5): 347-387.
- DRUDE, O. (1890) — *Handbuch der Pflanzengeographie*. J. Engelhorn, Stuttgart, 582 pp.

- GAUSSEN, HENRI (1940) — «Le milieu physique et la forêt au Portugal». *Trav. Lab. Forest.*, Toulouse, tome IV, vol. I, art. II, pp. 1-49.
- GOOD, RONALD (1925) — «On the geographical distribution of the Styliaceae». *New Phytol.*, 24: 225-240.
- GRISEBACH, A. (1877-1878) — *La végétation du globe d'après sa disposition suivant les climats. Esquisse d'une géographie comparée des plantes*. (Traduit par P. de Tchihatchef). Librairie J.-B. Baillière et Fils, Paris, tome I: XVI + 765 pp.; tome II: VI + 905 pp.
- HULTEN, ERIC (1937) — «Outline of the history of Arctic and Boreal biota during the Quaternary Period». *Bokförlags Aktiebolaget Thule*, Stockholm, 168 pp. + 42 pl.
- KÜCHLER, A. W. (1967) — *Vegetation mapping*. Ronald Press Co., New York, VI + 472 pp.
- RAUNKIAER, C. (1934) — *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford, XVI + 632 pp.
- REY, PAUL (1960) — *Essai de phytocinétique biogéographique*. Thèse, Fac. Sci., Univ. Toulouse (Impr. Louis-Jean, Gap), 399 pp.
- SALISBURY, E. J. (1926) — «The geographical distribution of plants in relation to climatic factors». *Geogr. Jour.*, 67: 312-335.
- SCHIMPER, A. F. W. (1903) — *Plant geography upon a physiological basis*. (Transl. by Wm. R. Fisher). Clarendon Press, Oxford, 839 pp.
- SCHIMPER, A. F. W. und FABER, F. C. (1935) — *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Fischer, Jena, 1: xx + 588 pp.; 2: xx + 589-1613 pp.
- VILLAR, E. HUGUET DEL (1929) — *Geobotánica*. Editorial Labor, Barcelona-Buenos Aires, 339 pp.
- WARMING, E. (1909) — *Oecology of plants. An introduction to the study of plant communities*. Oxford Univ. Press, London, XI + 422 pp.



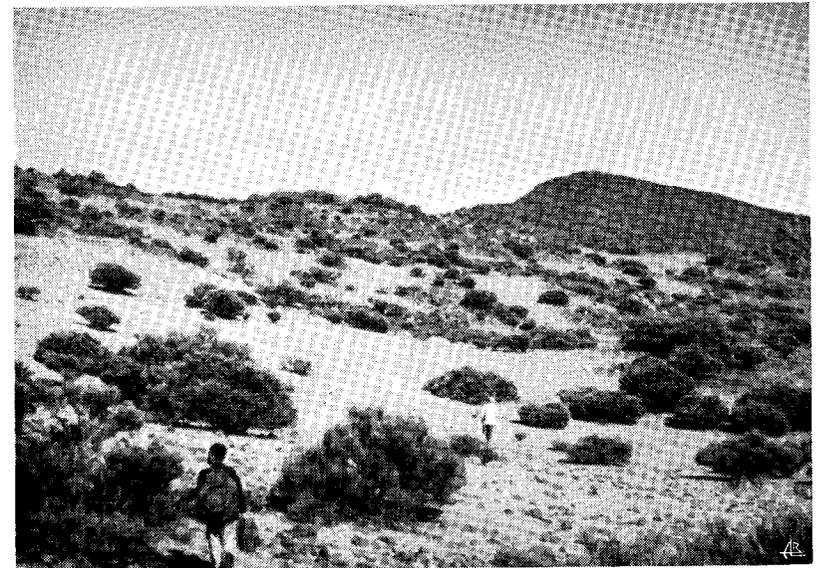
PL. I, A — *Magnisilva*. Une forêt d'épicéa (*Picea glauca*) dans la Province de Québec (Canada).



PL. I, B — *Quasisilva*. Un parc de chêne-liège (*Quercus suber*) au Portugal.



PL. II, A — *Saltus*. Une savane de lophira (*Lophira alata*)
en Côte d'Ivoire.



PL. II, B — *Thamnion*. Un fourré de genêts (*Spartocytisus nubigenus*)
sur le Teyde, aux Iles Canaries.



PL. III, A — *Altopratum*. Un tussockland à danthonies (*Chionochloa*) en Nouvelle-Zélande.



PL. III, B — *Nanopratum*. Une pelouse rase et succulente (de *Sesuvium portulacastrum*) sur le littoral de Ghana.



PL. IV, A — *Hemipratum*. Une steppe à graminées et *Carissa*
dans le Parc Albert, au Congo.



PL. IV, B — *Eremos*. Un désert littoral avec touffes de *Remirea maritima*
et de *Scaevola plumieri*, près de Rio de Janeiro, Brésil.



PL. V, A — *Microthamnion*. Une toundra alpine (à *Vaccinium* et *Diapensia*) sur le Mont Logan, Province de Québec, Canada.



PL. V, B — *Crusta*. Une croûte de lichens, à haute altitude sur le Mont Itatiaia, au Brésil.