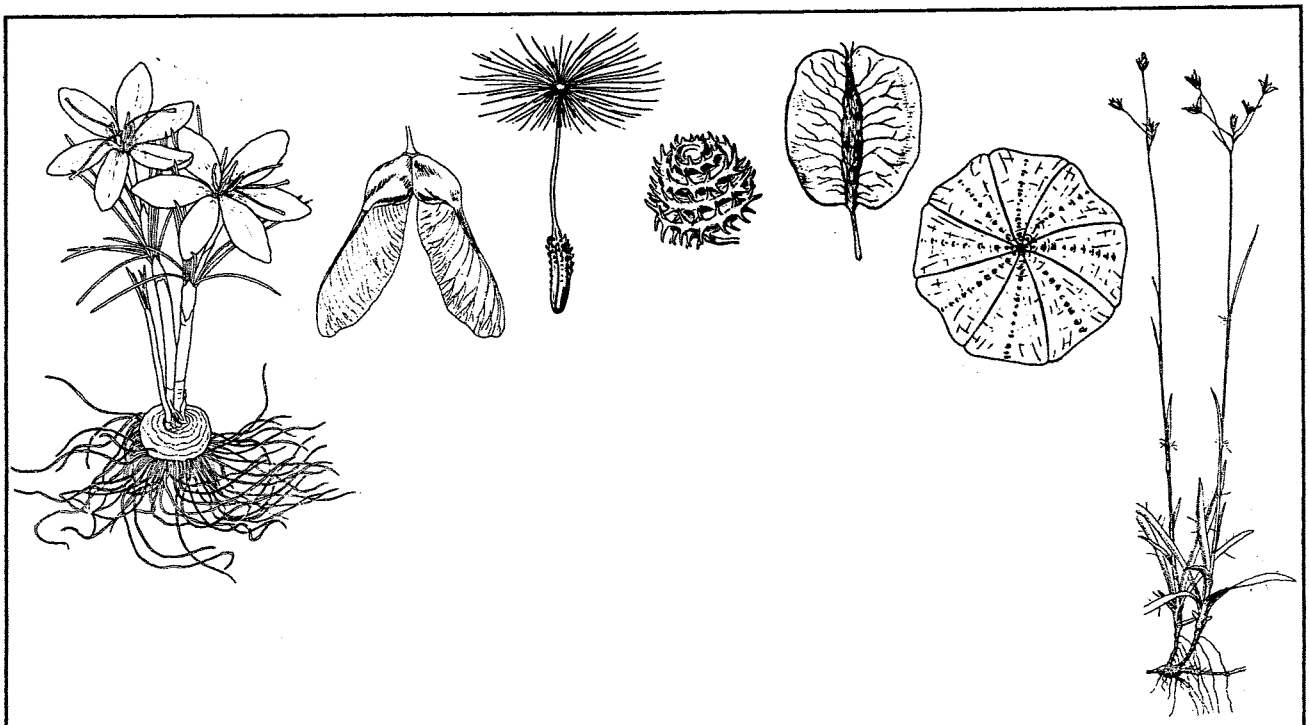


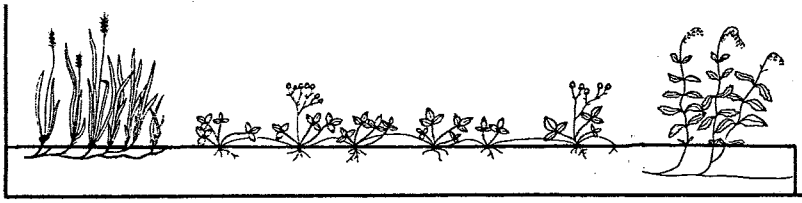
LES FORMES BIOLOGIQUES
LES ORGANES MODIFIÉS
LES ADAPTATIONS DES VÉGÉTAUX ET LEURS RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

J. MARGOT

2001

Société des Naturalistes Namur - Luxembourg
SNNL

SÉMINAIRES DE BOTANIQUE



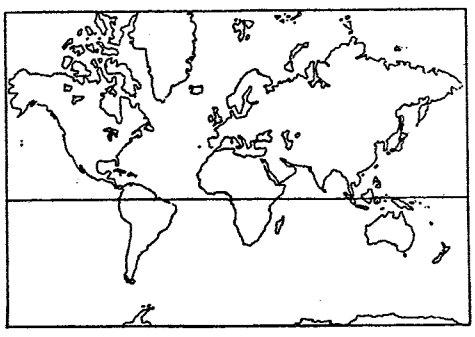


TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

LES FORMES BIOLOGIQUES 3

1. Les phanérophytes 5

1.1. Les phanérophytes ligneux érigés 7

1.1.1. Les phanérophytes sempervirents à feuillage tendre 7

1.1.2. Les phanérophytes sempervirents sclérophylles 7

1.1.3. Les phanérophytes tropophylles 8

1.1.4. Les phanérophytes succulents 9

1.2. Les phanérophytes ligneux non érigés = lianes 10

1.2.1. Les lianes étayées 12

1.2.2. Les lianes à racines-crampons et lianes adhésives 13

1.2.3. Les lianes volubiles 14

1.2.4. Les lianes à vrilles 15

1.3. Les phanérophytes fruticuleux ou herbacés 16

2. Les chaméphytes 17

2.1. Les chaméphytes ligneux ou frutescents 18

2.2. Les chaméphytes sous-ligneux ou suffrutescents 18

2.3. Les chaméphytes herbeux 21

2.4. Les chaméphytes succulents 21

2.5. Les chaméphytes graminéens 22

2.6. Les chaméphytes à coussinets 22

3. Les hémicryptophytes 24

3.1. Les hémicryptophytes cespiteux 25

3.2. Les hémicryptophytes rosettés ou subrosettés 27

3.3. Les hémicryptophytes rampants 27

3.4. Les hémicryptophytes scapeux ou dressés 28

4. Les cryptophytes ou géophytes 29

5. Les thérophytes 32

6. Les hydrophytes 34

6.1. Les hydrophytes (sensu stricto) 34

6.2. Les hélophytes 36

6.3. Les amphibies 36

6.4. Les pélophytes 37

7. Les épiphytes 38

7.1. Les adaptations des épiphytes relatives au substrat 39

7.1.1. L'ancrage des épiphytes 39

7.1.2. Les propriétés chimiques des écorces 39

7.1.3. La diversité des sites favorables 39

7.2. Les adaptations des épiphytes à l'eau 40
7.2.1. Les épiphytes hydrophiles 40
7.2.2. Les épiphytes mésophiles 40
7.2.3. Les épiphytes xérophiles 41
7.3. Les adaptations des épiphytes relatives à la dissémination et à l'accession du substrat 42
7.3.1. Les épiphytes anémochores 42
7.3.2. Les épiphytes zoochores 42
7.4. La répartition des épiphytes sur le phorophyte 43
7.4.1. Les épiphytes hygro-sciaphiles 43
7.4.2. Les épiphytes mésophiles 43
7.4.3. Les épiphytes xéro-héliophiles 43
8. Les spectres biologiques 45
8.1. La portée floristique et chorologique des spectres biologiques 46
8.1.1. Les spectres et les climats 46
8.1.2. La variation des spectres avec l'altitude 47
8.2. Objections et commentaires 48

LES ORGANES MODIFIÉS 49
1. Les organes modifiés assurant l'accumulation de réserves 50
1.1. Les racines tubérisées 50
1.2. Les tubercules-racines 50
1.3. Les cotylédons 51
1.4. Les rhizomes 51
1.5. Les tubercules-tiges 52
1.6. Les bulbes 52
1.7. Les bourgeons hypertrophiés 53
1.8. Les tiges charnues 53
2. Les organes modifiés assurant l'absorption et l'assimilation 55
2.1. Les racines-suçoirs 55
2.2. Les pneumatophores 55
2.3. Les racines aériennes assimilatrices 56
2.4. Les pièges à insectes 56
2.5. Les stipules modifiés 57
2.6. Les phyllodes 57
2.7. Les cladodes 57
2.8. Les phylloclades 57
3. Les organes modifiés assurant la fixation et le soutien 58
3.1. Les racines-crampons 58
3.2. Les racines-échasses 58
3.3. Les racines-lianes 59
3.4. Les racines-contreforts 59
3.5. Les vrilles caulinaires 60
3.6. Les vrilles foliaires 60
3.7. Les flotteurs 61

4. Les organes modifiés assurant la protection 62
4.1. Les écailles et les bractées 62
4.2. Les épines caulinaires 62
4.3. Les épines foliaires 63
4.4. Les épines-racines 63
5. Les organes modifiés assurant la multiplication végétative 64
5.1. Les racines tubérisées et les tubercules-racines 64
5.2. Les stolons et les rhizomes 64
5.3. Les bulbilles 65

LES ADAPTATIONS DES VÉGÉTAUX 67
1. Les adaptations au calcaire : calciphytes 68
2. Les adaptations au sel : halophytes 70
3. Les adaptations aux composés azotés : nitrophytes 72
4. Les adaptations à l'eau : hydrophytes 74
4.1. Les lacunes, les aérenchymes et les flotteurs 75
4.2. Le bilan hydrique 76
4.3. La reproduction végétative, la survivance, la dissémination 77
5. Les adaptations à la haute montagne : orophytes 78
6. Les adaptations à la dissémination 81
6.1. L'anémochorie 82
6.1.1. Les planeurs légers 82
6.1.2. Les planeurs lourds 83
6.1.3. Les anémochores roulants 85
6.2. L'hydrochorie 85
6.2.1. Les thalassochores 85
6.2.2. Les nautohydrochores 86
6.2.3. Les ombrohydrochores 86
6.3. La zoochorie 87
6.3.1. L'épizoochorie 87
6.3.2. L'endozoochorie 89
6.3.3. La périzoochorie 89
6.3.4. La dyszoochorie 89
6.4. L'autochorie 90
6.4.1. Les projecteurs mécaniques 87
6.4.2. Les projecteurs physiologiques 89
6.4.3. Les géocarpes 89
6.5. La barochorie 92

INTRODUCTION

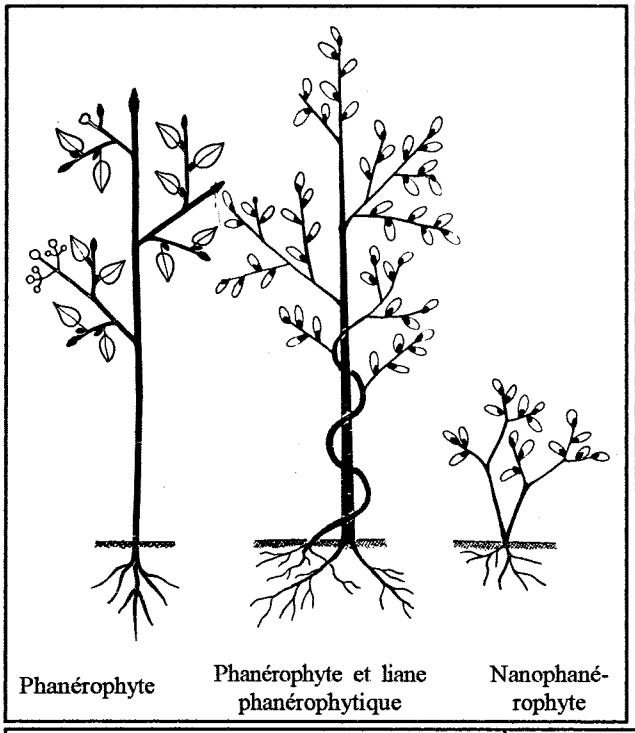
L'étude et l'observation des milieux biologiques et des organismes végétaux qui leur sont inféodés font percevoir une grande diversité de rapports existant entre ces milieux et les végétaux. Ces «modalités écologiques» jouent un rôle évident dans l'adaptation ou l'appropriation de la plante à son milieu. Elles sont par ailleurs génératrices de singularités de structure qui sont autant de réponses des plantes aux caractéristiques de l'environnement.

Des végétaux bien différents parfois, mais présentant une organographie commune, peuvent être regroupés de la sorte en catégories qui sont fondées sur des critères purement écologiques, indépendants de la physionomie générale. Il s'agira surtout de plantes qui, dans leurs traits principaux, ont le même port, le même comportement ou la même conformation. Ces classifications écologiques rassemblent dès lors des formes biologiques semblables, des adaptations répondant aux caractéristiques du milieu, des accommodats spécifiques ou des modifications d'organes en vue d'assumer des fonctions particulières. Elles sont largement intégrées dans l'énoncé des disciplines botaniques et forment habituellement un système descriptif parallèle, à côté des classifications taxonomiques courantes. La floristique et la biogéographie notamment y font d'indispensables emprunts et en tirent des informations pleines de sens.

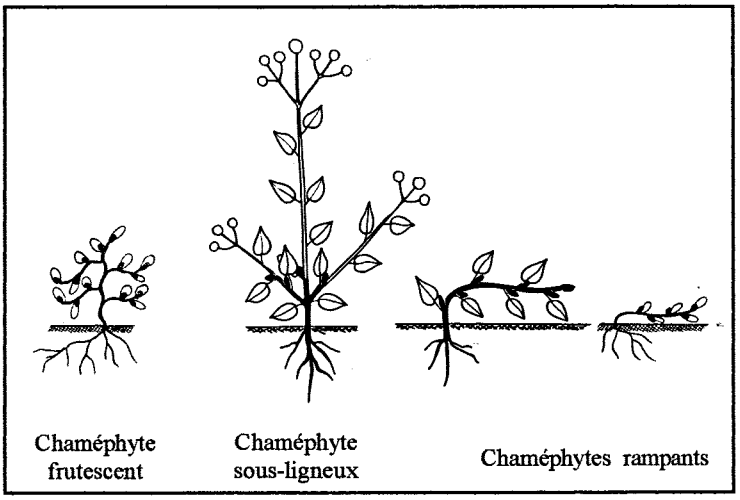
Dans ces classifications à caractère arbitraire indéniable, il arrive souvent qu'une même plante, selon ses caractéristiques, puisse se ranger dans plusieurs catégories. Il suffit, pour s'en convaincre, de considérer parmi d'autres des ensembles aussi complexes et diversifiés que :

- les plantes terrestres ou aquatiques,
- les plantes à feuillage caduc ou persistant,
- les plantes saprophytes, parasites ou symbiotiques,
- les plantes annuelles, bisannuelles ou vivaces,
- les plantes grimpantes ou épiphytiques,
- les plantes herbacées, sous-ligneuses ou ligneuses,
- les plantes des sables, des milieux salés, des tourbières, des climats secs ou des montagnes,
- les plantes développant des protections contre le froid ou l'aridité,
- les plantes à dissémination autochore, anémochore ou zoochore.

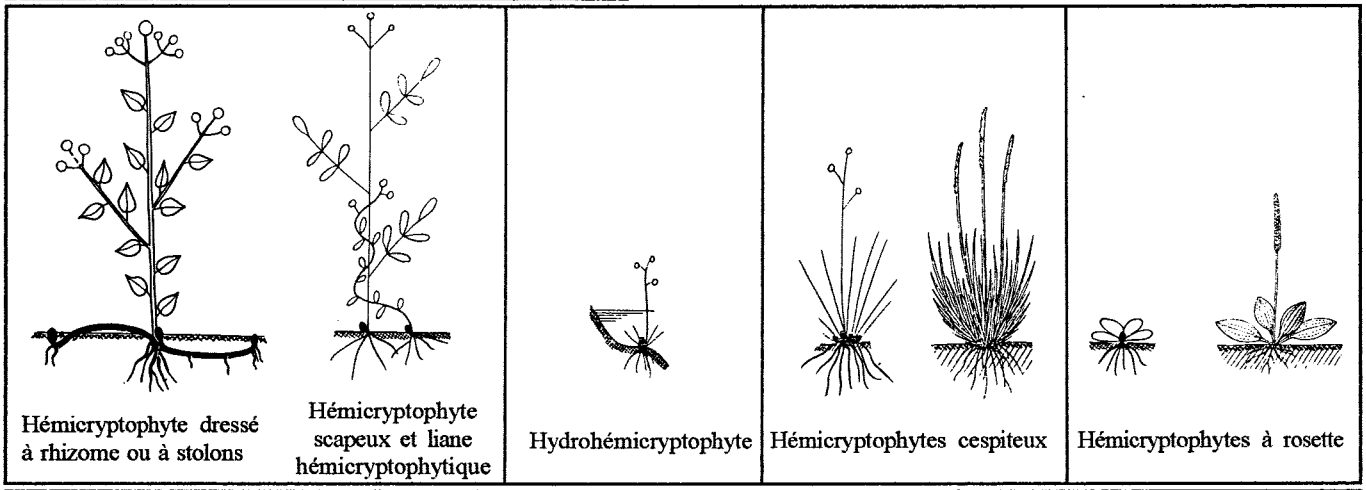
Les formes biologiques, les organes modifiés et les adaptations des végétaux font l'objet des descriptions et interprétations développées ci-après. Il sera question d'évoquer en outre le contexte écologique expliquant ces structures et de signaler l'essentiel des relations biogéographiques s'y rapportant.



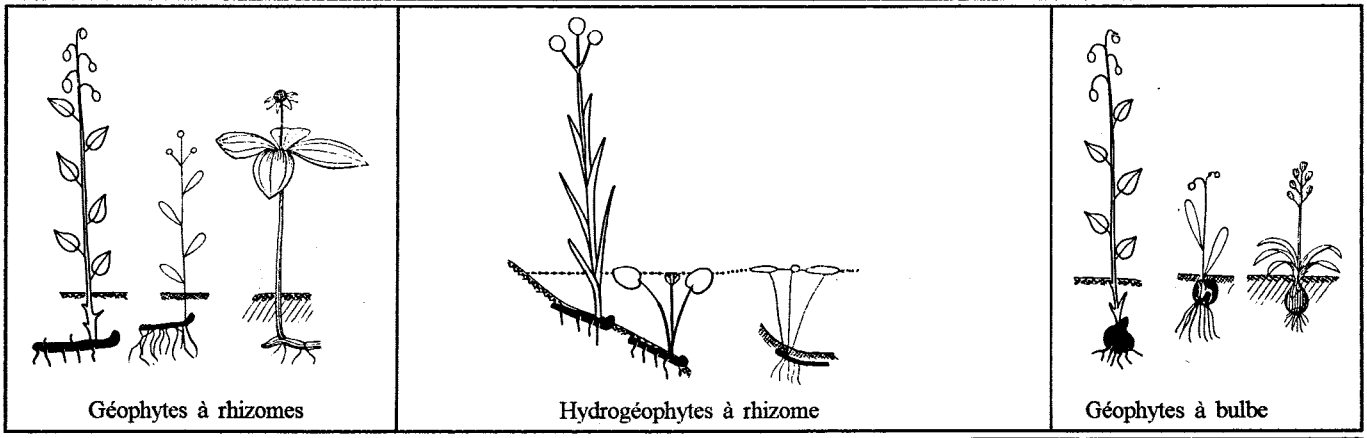
Phanérophyte | Phanérophyte et liane phanérophytique | Nanophanérophyte



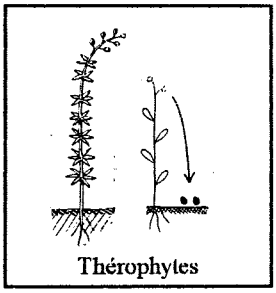
Chaméphyte frutescent | Chaméphyte sous-ligneux | Chaméphytes rampants



Hémicryptophyte dressé à rhizome ou à stolons | Hémicryptophyte scapeux et liane hémicryptophytique | Hydrohémicryptophyte | Hémicryptophytes cespiteux | Hémicryptophytes à rosette

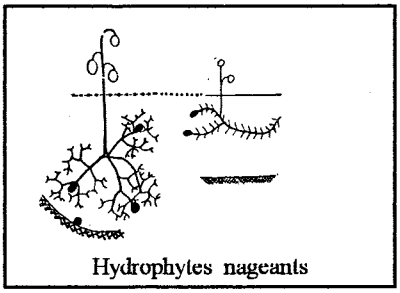


Géophytes à rhizomes | Hydrogéophytes à rhizome | Géophytes à bulbe



Thérophytes

Les principales formes biologiques



Hydrophytes nageants

LES FORMES BIOLOGIQUES

Chez les végétaux, les principales formes biologiques ont été définies par le botaniste danois RAUNKIAER (1905) en utilisant comme critère fondamental la manière dont les bourgeons pérennants sont protégés durant la mauvaise saison.

- Les **bourgeons pérennants** sont des structures qui assurent la persitance d'une croissance continue de la plante ou qui permettent la reprise d'une croissance interrompue par un arrêt de végétation (= phase de repos).

- La **mauvaise saison** (froide ou sèche) correspondant au repos de la végétation est habituellement une saison peu favorable ou franchement défavorable à la croissance; elle est considérée la plupart du temps comme un «**hiver écologique**».

Les formes biologiques rencontrées chez les végétaux se présentent donc comme un ensemble de particularités morpho-physiologiques permettant d'endurer un climat déterminé et plus spécialement une période de l'année où les facteurs limitants de l'environnement jouent un rôle essentiel. Au cours de cet «hiver écologique» (= mauvaise saison), l'**indisponibilité de l'eau** constitue le facteur significativement important, quelle que soit la région considérée. Ecologiquement parlant, elle correspond donc à une saison réellement sèche ou à une saison physiologiquement sèche.

L'incidence de la mauvaise saison, considérée du point de vue de la disponibilité de l'eau, peut éventuellement se compléter d'un affaiblissement du bilan radiatif, de modifications de la photopériode ou encore d'un décalage des conditions édaphiques par rapport au rythme climatique. Ces facteurs agissant isolément ou de concert contribuent évidemment à renforcer l'effet de l'hiver écologique.

Les formes biologiques écologiquement stables qui seront successivement évoquées ici sont :
- les **phanérophytes**,
- les **chaméphytes**,
- les **hémicryptophytes**,
- les **cryptophytes (géophytes)**,
- les **thérophytes**

et le cas particulier des **épiphytes**.
Ces catégories principales sont schématiquement représentées à la figure 1.
Les spectres de formes biologiques ainsi que leur portée floristique ou chorologique seront enfin discutés.

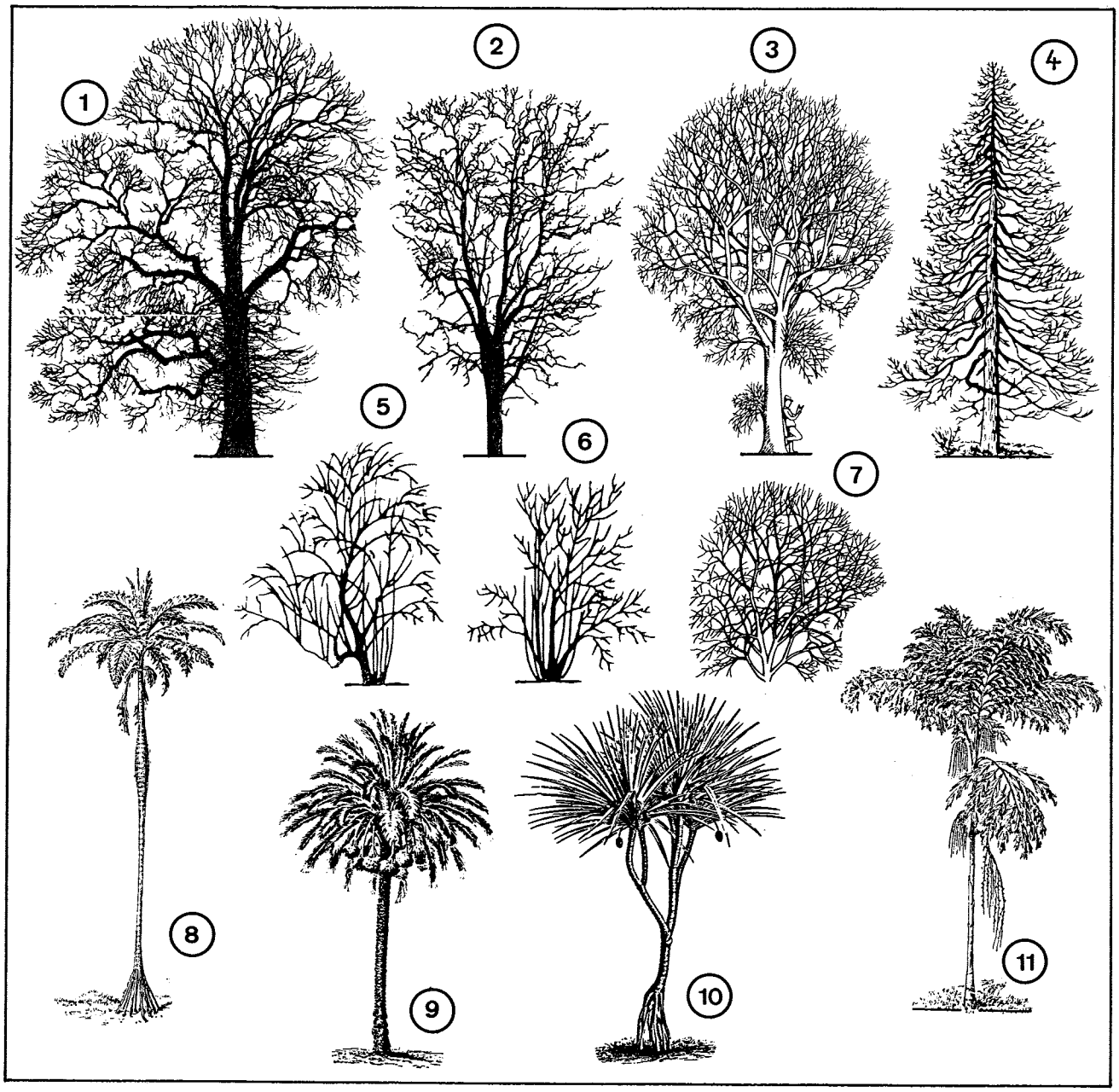
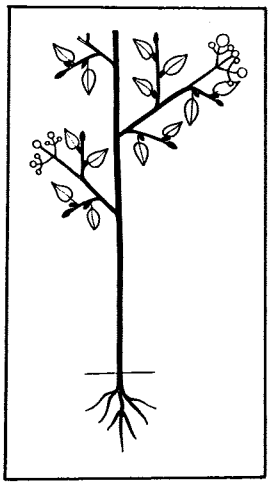


Figure 2. Quelques exemples de phanérophytes ligneux

Arbres : 1 *Ulmus*
2 *Robinia*
3 *Fagus*
4 *Picea*

Arbustes : 5 *Sambucus*
6 *Corylus*
7 *Salix*

Palmiers : 8 *Iriatea*
9 *Cocos*
10 *Pandanus*
11 *Caryota*



1. LES PHANÉROPHYTES

Chez les phanérophytes (du grec φανερός = visible), les bourgeons pérennants, toujours visibles, sont situés à quelque distance (plus de 25 cm) au-dessus du sol. C'est également à cet endroit que se forment les nouvelles pousses.

Il s'agit généralement d'organismes de taille relativement élevée comme les arbres et les arbustes qui présentent des caractéristiques de rigidité et de stabilité obtenues par la mise en place d'un important système de soutien (tige à armature solide) : **les arbres** (*Fagus*, *Pinus*) (Figure 2. Arbres : *Ulmus*, *Robinia*, *Fagus*, *Picea*) possèdent en effet un tronc ligneux et des branches latérales, **les arbustes** (*Buxus*, *Corylus*, *Cytisus scoparius*) (Figure 2. Arbustes : *Sambucus*, *Corylus*, *Salix*) ont des ramifications ligneuses dès la base. Certains phanérophytes (*Cocos nucifera*), les palmiers, les fougères arborescentes (Figure 2. Palmiers : *Iriatea*, *Cocos*, *Pandanus*, *Caryota*) ont un stipe portant, au sommet, une touffe de grandes feuilles. D'autres (*Dendrosenecio* : séneçons arborescents des montagnes africaines, *Yucca brevifolia* : l'arbre de Josué du sud-ouest américain) ont un tronc terminé par une couronne de branches feuillées.

Le maintien des bourgeons et des pousses au-dessus de la surface du sol implique une exposition directe aux intempéries (froid, vents, sécheresse) et requiert donc la plupart du temps une protection efficace (couvre-bourgeons) : ces phanérophytes des régions froides et tempérées (Figure 3) ont ainsi des **bourgeons hivernants** durant la phase de repos (hiver écologique). Ailleurs, dans les régions chaudes et humides, cette protection devient inutile de

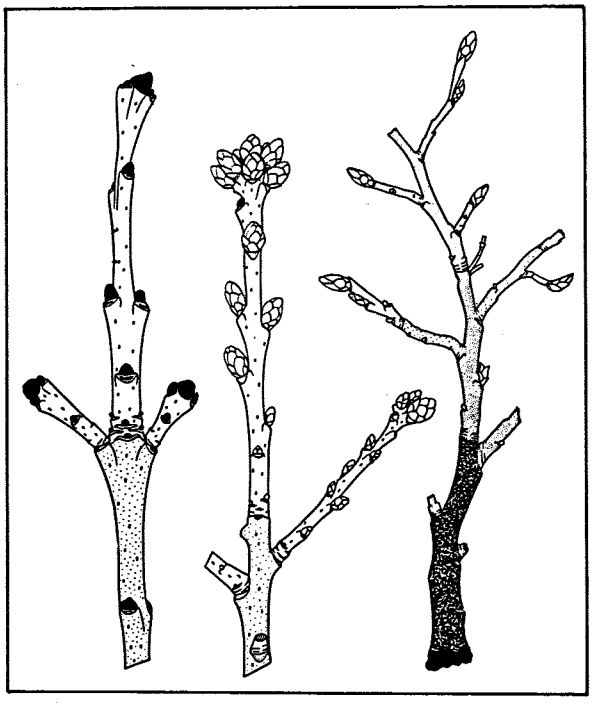


Figure 3. Rameaux et bourgeons hivernants des phanérophytes des régions tempérées (*Fraxinus*, *Quercus*, *Carpinus*)

même que l'existance d'une longue période de repos végétatif : ce sont des phanérophytes à **bourgeons actifs** non protégés.

La tendance phanérophytique évoquée ci-dessus caractérise de manière privilégiée les régions équatoriales et tropicales humides où leur présence, associée à celle de nombreux épiphytes, marque une dominance absolue. A l'exception de quelques chaméphytes rares, les autres formes biologiques seront absentes ou mal représentées dans ces régions.

De fort nombreux critères permettent de classer les phanérophytes en catégories descriptives plus directement accessibles; elles sont essentiellement fondées sur des caractéristiques morphologiques ou physionomiques. Parmi celles-ci, on retiendra :

- une classification selon la **taille des organismes** :
  - **mégaphanérophytes** : grands arbres de 25 à 50 m,
  - **mésophanérophytes** : arbres normaux de 10 à 25 m,
  - **microphanérophytes** : arbustes de 2 à 10 m,
  - **nanophanérophytes** : buissons de 0,5 à 2 m;

- une classification selon la rigidité et la **lignification des axes** :
  - **herbacés**,
  - **suffrutescents**,
  - **ligneux érigés**,
  - **lianes**;

- une classification selon le **degré de protection** des pousses et **des bourgeons** :
  - **sempervirents sans couvre-bourgeons** (= ombrophytes),
  - **semi-décidus sans couvre-bourgeons** (= semi-caducifoliés ou hémiombrophytes),
  - **décidus à bourgeons peu protégés** (= caducifoliés ou hémitropophytes),
  - **décidus à bourgeons nettement protégés** (= tropophytes),
  - **sempervirents sclérophylles** (= sclérophytes);

- une classification selon les **réserves en eau** (présence de tissus aquifères) :
  - **succulents**,
  - **semi-succulents**,
  - **podagres**,
  - **xylopodiens**;

- une classification selon d'**autres expressions morphologiques** :
  - **morphologie de la cime** (sympodiale, articulaire, monopodiale),
  - **spécialisation des axes** (brachyblastes, auxiblastes),
  - **étalement ou étagement des couronnes** (ombrelle, table, cascade, prostrée),
  - **caractères foliaires** (forme, dimensions, planéité, luisance, revêtement, couleur, stomates, densité chlorophyllienne),
  - **formes racinaires** (échasses, accotements tabulaires, pneumatodes, pneumatophores),
  - **caractères de l'écorce** (épaisseur, nature, persistance, renouvellement par péridermes),
  - **armature** des feuilles, des rameaux, des tiges.

1.1. LES PHANÉROPHYTES LIGNEUX ÉRIGÉS

Ce groupe important de végétaux se partage en :
- phanérophytes sempervirents à feuillage tendre,
- phanérophytes sempervirents sclérophylles,
- phanérophytes tropophylles,
- phanérophytes succulents.

1.1.1. LES PHANÉROPHYTES SEMPERVIRENTS À FEUILLAGE TENDRE

Les arbres et les arbustes toujours verts qui forment cette catégorie ont un feuillage qui se renouvelle régulièrement et de manière quasi ininterrompue : leurs points végétatifs demeurent en activité à peu près permanente. Dans certains cas (*Theobroma cacao* : cacaoyer), la croissance se fait par poussées successives, parfois nombreuses au cours de l'année.

L'apex végétatif de ces phanérophytes est complètement exposé ou seulement protégé par des pièces foliaires réduites (stipules) des feuilles étalées (*Coffea*, *Theobroma*, *Camellia japonica* : le thé) durant une phase de repos qui n'est qu'apparente. Le bourgeon contenant l'apex végétatif est toujours peu volumineux.

Les grands arbres de la forêt ombrophile équatoriale appartiennent aussi à cette catégorie, mais ici plusieurs périodes d'arrêt végétatif se manisfestent. Elles s'accompagnent habituellement d'un dépouillement plus ou moins marqué des cimes et de dispositions protectrices au niveau des bourgeons différenciés.

Cette catégorie de phanérophytes est largement répandue dans les régions équatoriales (dans l'aire des forêts ombrophiles), là où la température est toujours favorable ou ne subit que de faibles variations saisonnières. C'est particulièrement le cas dans les strates inférieures du milieu forestier qui connaissent un climat fort bien tamponné du point de vue de l'humidité atmosphérique. Elle se rencontre aussi dans les régions tropicales à saisons sèches déjà prolongées, notamment dans les galeries forestières sempervirentes où l'économie en eau n'est jamais déficitaire.

1.1.2. LES PHANÉROPHYTES SEMPERVIRENTS SCLÉROPHYLLES

La sclérophyllie (du grec σκληρός = dur) se caractérise par la présence de feuilles épaisses, dures et coriaces, possédant divers éléments de protection contre la transpiration (cuticule épaisse et luisante, stomates enfoncés, revêtements cireux, réduction de l'aire foliaire). On l'interprète souvent comme un premier degré de xérophilie puisque cet état s'accompagne d'évidentes xéromorphoses.

Les classifications appliquées à ces phanérophytes concernent la forme des feuilles (larges ou aciculaires = auguilles) et principalement la durée de persistance de celles-ci. A titre d'exemples :

Ligustrum vulgare (1-2 ans),
Pinus sylvestris (2 ans),
Olea europea (2-3 ans),
Taxus baccata (1-4 ans),

Ilex aquifolium (2-4 ans)
Buxus sempervirens (5 ans),
Laurus nobilis (6 ans),
Picea abies (7 ans),
Abies alba (5-10 ans).

Les phanérophytes sempervirents sclérophylles répondent à des caractéristiques mésologiques marquées par la brièveté de la saison favorable, ce qui sera le cas sous haute latitude et aux altitudes élevées.
On peut également considérer comme facteur déterminant une saison favorable où se manifeste un arrêt végétatif ou l'effet d'une aridité permanente brièvement interrompue par une courte période favorable.

La présence de ces phanérophytes s'explique donc aisément :

- dans les régions froides ou d'altitude : ce sont des **sclérophytes microthermes** (conifères à feuilles persistantes, *Rhododendron*, *Rapanea*),
- dans les régions tempérées chaudes à climat méditerranéen : ce sont des **sclérophytes thermophiles** (*Quercus ilex*, *Olea*, *Ruscus aculeatus*),
- dans les régions intertropicales (tempérées chaudes ou subtropicales) à saison favorable courte et année interrompue par 2 saisons défavorables : ce sont des **sclérophytes mégathermes** (divers palmiers, *Plumeria rubra* : frangipanier, *Acanthus montanus*).

Il convient cependant de remarquer ici que beaucoup de sclérophytes méditerranéens (*Chamaerops*, *Olea*, *Buxus*) sont de souche tropicale. Sous climat tempéré, à la faveur de l'influence atlantique ou de microclimats plus xérothermiques, ils arrivent au contact de sclérophytes microthermes : tels est le cas de *Buxus*, *Ligustrum*, *Ilex*, *Ruscus* ou *Daphne* avec des taxons comme *Juniperus* et *Taxus*.

1.1.3. LES PHANÉROPHYTES TROPOPHYLLES

La tropophilie (du grec τροπεω = changer) s'applique chez ces phanérophytes à une succession de manifestations morphologiques liées à des activités végétatives différentes (croissance et repli végétatif) qui vont de pair avec l'alternance des saisons.
En période favorable, propice à la croissance, les portions jeunes du végétal ont un caractère hygrophile, alors qu'en période de latence, l'état xérophytique assure une protection contre les excès climatiques.
Il faut donc comprendre que la caducité du feuillage des phanérophytes tropophylles n'est qu'un aspect du phénomène tropophile : une essence décidue n'est pas nécessairement tropophile.

Durant l'hiver écologique, les représentants de cette catégorie paraissent complètement dépouillés et les points végétatifs, contenus dans un volumineux bourgeon hivernant en phase de repos, sont fortement protégés. Les axes (troncs, rameaux) sont aoûtés et comportent un épais rhytidome (écorce) de protection. La protection gemmaire peut être assurée :

- par des stipules dépendants de la dernière feuille étalée (*Liriodendron*, Malvacées, Tiliacées),
- par des écailles diversément conformées (nombre, degré de différenciation, productions variées : cires, résines, induments).

Durant la saison de végétation (feuillage

tendre et abondant), les bourgeons devenus actifs produisent des axes feuillés assurant la croissance.

La différenciation du bourgeon hivernant est normalement achevée avant l'hiver (ou la saison défavorable). Dans certains cas cependant (*Alnus*, *Syringa vulgaris*), ce bourgeon se referme dès l'étalement des pièces qu'il contenait en phase de repos pour entamer immédiatement la préparation à l'hivernage.

On observera en outre que le jaunissement et le dessèchement du feuillage accompagnent l'instauration progressive d'une aridité du milieu; souvent les feuilles demeurent en place à défaut de gel ou de grand vent.
Par ailleurs, l'abcission foliaire est un phénomène actif qui est lié à la durée du jour; dans les régions intertropicales, les faibles variations de l'héméropériode ne paraissent pas être le facteur initiant la formation de la couche séparatrice.

La répartition géographique des phanérophytes tropophylles coïncide avec celle des régions où existe une alternance annuelle de 2 saisons (l'une d'entre elles correspondant à l'hiver écologique) : les régions tempérées froides en général et les régions tropicales (au sens strict du terme !).

1.1.4. LES PHANÉROPHYTES SUCCULENTS

Le caractère charnu des organes et la présence de réserves d'eau dans les tissus (tissus aquifères mucilagineux) déterminent la succulence. Celle-ci affecte le plus souvent la partie visible des phanérophytes (tiges des Cactacées, feuilles des Crassulacées), mais peut, dans des cas particuliers, adopter une position endogée et engendrer dans la partie aérienne des caractéristiques de xérophilie.

Le phénomène typique de succulence se rencontre chez les **phanérophytes eu-succulents** où tout l'appareil aérien de la plante est affecté. Il s'installe et persiste en relation avec l'accroissement du périmètre linéaire ou raméal qui assure la fonction chlorophyllienne car ces végétaux des zones arides sont habituellement dépourvus de feuilles (plantes aphylles) ou possèdent seulement des feuilles réduites et précocement caduques (Euphorbiacées cactiformes). La tige souvent unique et peu ramifiée (de même que les éventuels rameaux) (**type cactiforme**) demeure cylindrique (*Carnegia gigantea* : Saguaro, *Echinocereus*) (Figure 4) ou peut s'aplatir en formant des cladodes (**type cladophylle**) (*Opuntia* à raquettes) (Figure 4).
Les arbres sont rares dans cette catégorie, à l'exception des euphorbes arborescentes (*Euphorbia laurenti*, *Euphorbia uiadensis*) (troncs de 30-40 m et 1 m de diamètre).

Chez les **phanérophytes semi-succulents**, les caractéristiques charnues et

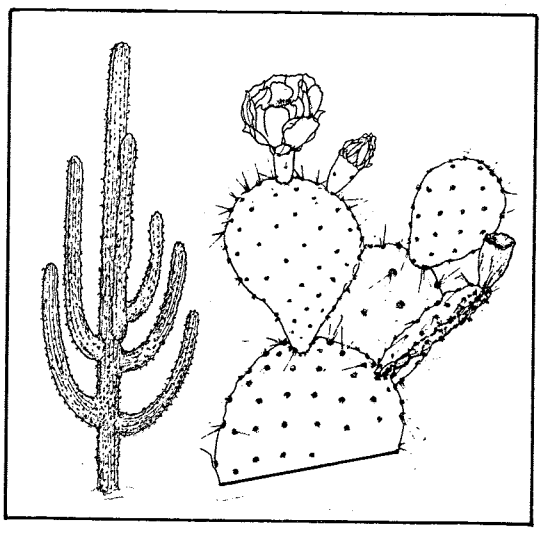


Figure 4. Phanérophytes eu-succulents (*Echinocereus, Opuntia*)

aquifères de la succulence concernent uniquement le feuillage, selon une grande diversité de réalisations.
Des phénomènes remarquables de convergence, indépendants de la position systématique, se rencontrent notamment chez les Asclépiadacées (*Calotropis*), les Crassulacées (*Kalanchoe*, *Sempervivum*, *Sedum*) (Figure 5), les Euphorbiacées ou les Géraniacées (*Pelargonium*).

Les **phanérophytes podagres** (ou **pachypodes**) sont des végétaux à feuilles caduques où la succulence se manifeste typiquement au niveau des tiges (et des rameaux).
La morphologie classique des arbres - bouteilles (*Adansonia* malgaches : baobabs) (Figure 5) consiste en un tronc renflé ou conique, très épaissi et fort séveux à la base. Ce sont des espèces répandues dans les steppes arbustives du nord et du sud de l'Afrique tropicale et d'Extrême-Orient (*Adansonia*, *Commiphora*, *Pachypodium*, *Ipomoea*, *Cissus*).

Les **phanérophytes xylopodiens** ont des réserves d'eau contenues dans un système endogé. Ces structures peu fréquentes chez les phanérophytes (*Eucalyptus* australiens) sont mieux représentées chez les chaméphytes.

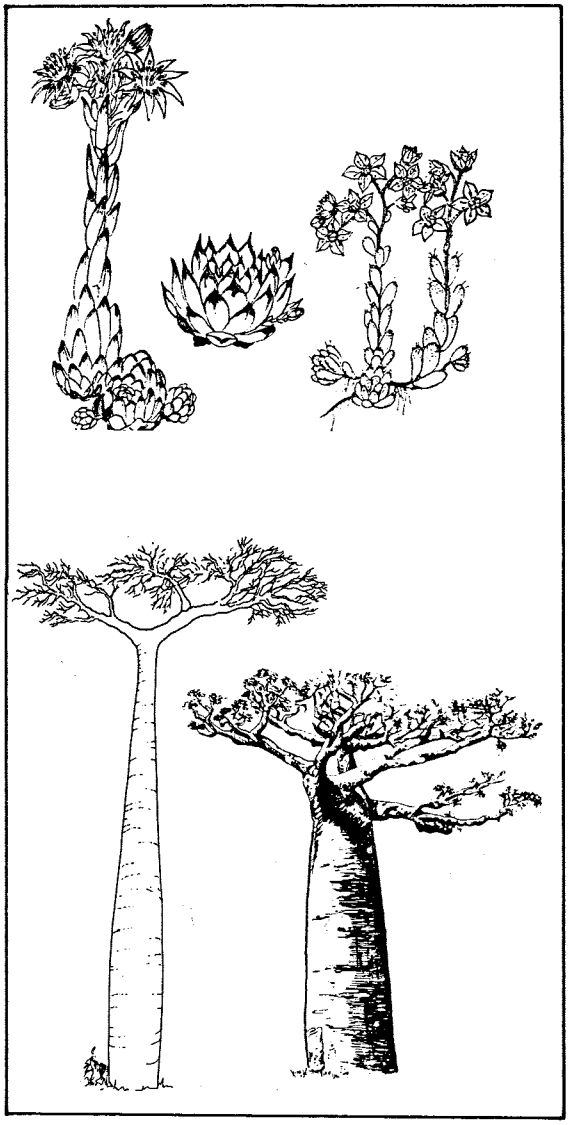


Figure 5. En haut : phanérophytes semi-succulents (*Sempervivum*, *Sedum*);
En bas : phanérophytes podagres ou pachypodes : arbres boutcilles (*Adansonia* : baobabs malgaches)

1.2. LES PHANÉROPHYTES LIGNEUX NON ÉRIGÉS = LIANES

Les lianes sont des végétaux flexueux et allongés à caractère héliophile, qui se développent à la lumière et dont les bourgeons pérennants se situent assez haut, dans les trouées des frondaisons. Pour atteindre cette synusie qui leur est propre, ils grimpent de manière active en s'appuyant ou en s'accrochant à d'autres végétaux (phorophytes) selon diverses modalités (lianes phanérophytiques et chaméphytiques).

Une série de traits anatomiques remarquables caractérise les lianes :

- la formation précoce d'axes lignifiés, munis relativement tôt d'un périderme protecteur souvent spectaculaire (pro-

tection contre les chocs, les vents, les animaux);
- l'existence de vaisseaux conducteurs de large calibre (alimentation d'une couronne feuillée généralement très imposante);
- la mise en place d'une structure secondaire à larges rayons médullaires (souplesse des axes, torsades, tissus de soutien);
- la présence de dispositions anormales : torsion, flexion, tension, aplatissements (lianes en ruban).

Le statut lianeux des phanérophytes ligneux non érigés peut correspondre à deux phases de vie distinctes qui sont respectivement déterminées par les phénomènes de croissance et de développement : la **phase juvénile** et la **phase adulte**. Dans ce cas (*Hedera helix*), l'apparition de caractéristiques morphologiques différentes (hétéroblastie + hétérophyllie) se manifeste souvent.
Certaines lianes de ce type ne peuvent connaître que l'état juvénile et virer à la phase adulte (développement) seulement si l'écotope le permet : ce sont des **lianes actives** (lianes volubiles ou lianes à racines-crampons). D'autres lianes ne connaissent pas ce changement d'état; elles germent, rejettent de souche, s'insinuent dans la végétation, croissent et fleurissent précocement : ce sont des **lianes passives**. A la faveur de circonstances adéquates, elles finissent par conquérir une position dominante, mais, au fur et à mesure de la croissance, la tige principale se dépouille et s'élague pour apparaître enfin comme un cable tendu entre la cime des arbres et le sol (lianes-cables, lianes étayées : *Hugonia* et Ménispermacées, liane-vrilles : *Entada*).

En raison de leur caractère héliophile, les lianes seront particulièrement bien représentées dans les régions à climat chaud, mais aussi dans les forêts ou les fruticées thermophiles et dans les forêts rivulaires relativement abritées.
En régions tempérées, certaines lianes hémicryptophytiques (*Humulus lupulus*, *Solanum dulcamara*), considérées parfois comme des phanérophytes lianeux, ont des organes aériens qui meurent durant la saison défavorable, les bourgeons pérennants sont, dans ce cas, situés au niveau du sol.
Chez quelques lianes vimineuses (de la nature de l'osier), la formation des tissus protecteurs de nature péridermique se produit plus tardivement.
D'autres encore sont des lianes géophytiques (*Tamus communis*, *Bryonia dioica*, *Calystegia sepium*) ou des lianes thérophytiques (*Galium aparine*) qui se développent en quelques semaines et meurent après la dispersion des graines.
En revanche, les lianes phanérophytiques ligneuses sont sous-représentées dans la plupart des formations «domestiquées» où elles sont éliminées par les pratiques forestières.

N.B. En Belgique, il n'existe que 3 lianes authentiques : *Clematis vitalba* (liane étayée), *Lonicera periclymenum* (+ *Lonicera caprifolium*) (liane volubile) et *Hedera helix* (liane à racines-crampons) (Figure 6).

La classification la plus facile et la plus habituelle des plantes lianeuses repose sur les caractéristiques des techniques utilisées par ces végétaux pour s'insinuer dans la végétation et atteindre des hauteurs condidérables : on distingue ainsi les lianes étayées, les lianes adhésives ou à racines-crampons, les lianes volubiles et les lianes à vrilles.



Figure 6. Quelques végétaux lianeux de Belgique (de gauche à droite) :
Humulus lupulus - hémicryptophyte volubile
Tamus communis - géophyte volubile
Calystegia sepium - géophyte volubile
Lonicera caprifolium - phanérophyte ligneux volubile
Hedera helix - phanérophyte ligneux à racines-crampons

1.2.1. LES LIANES ÉTAYÉES

En s'appuyant sur la ramure d'arbres supports (phorophytes), cette catégorie de lianes assure un ancrage efficace par diverses modalités d'accrochage.

Les lianes sarmenteuses

Ces lianes produisent un allongement exceptionnel de certains rameaux (sarments) qui ne portent que peu de feuilles et possèdent des entrenoeuds démesurés. Elles poussent dans les intervalles de la ramure du phorophyte et s'insinuent entre les fourches pour prendre appui sur les frondaisons.
Les sarments forment ensuite des rameaux courts (brachyblastes), très feuillus et florifères (ramilles) qui constituent l'essentiel de l'appareil assimilateur et reproducteur. On y met souvent en évidence une tendance à la volubilité des sarments. (*Clematis*, *Hippocratea*, Marantacées, Connaracées, certains bambous).

Les lianes grappinantes

Ces lianes réalisent un accrochage par l'intermédiaire d'aiguillons ou d'épines portés par tous les axes ou seulement par des organes modifiés (sarments particuliers ou grappins d'homologie foliaire). Il s'agira :

- d'aiguillons crochus : rosiers, lianes vimineuses, bambous grimpants (Figure 7);
- de stipules différenciés en épines : *Capparis spinosa*;
- d'épines foliaires ou raméales : *Bougainvillea* (Figure 7);
- de dispositifs spécialisés : flagelles chercheurs ou accrocheurs dérivés des feuilles (*Laccosperma*, *Calamus* - Figure 7) ou d'axes inflorescentiels (*Desmoncus* - Figure 7) (= rotangs ou palmiers grimpants).

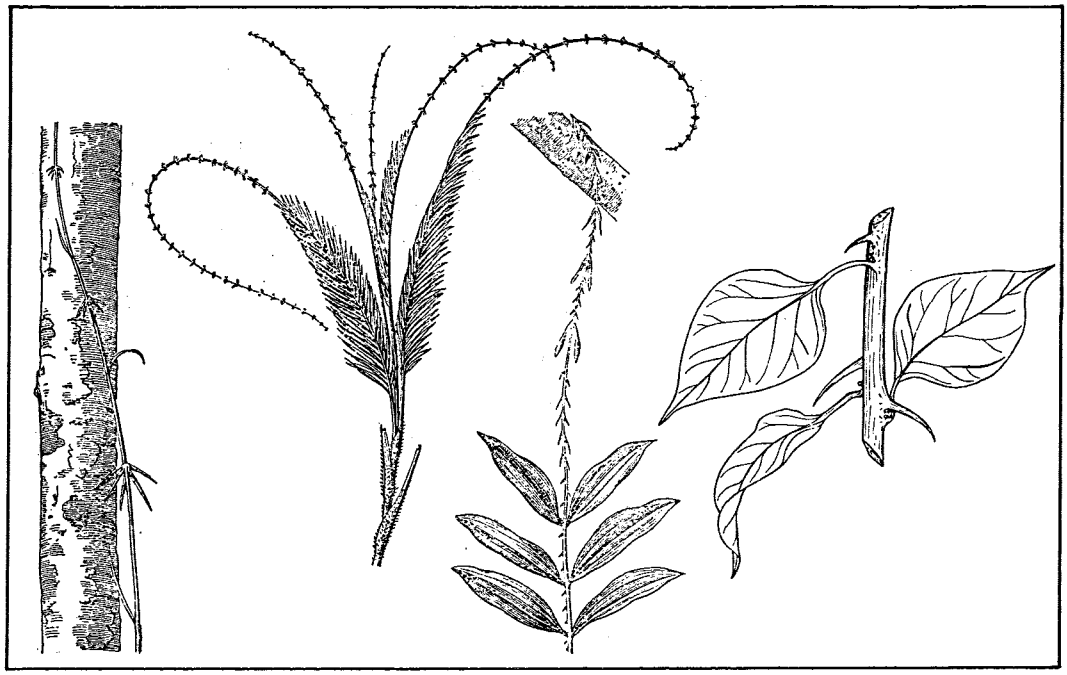


Figure 7. Lianes grappinantes (de gauche à droite) :
Bambou grimpant à aiguillons crochus
Calamus (palmier grimpant) à feuilles pourvues d'un appendice épineux
Desmoncus (palmier grimpant) avec axe inflorescentiel épineux
Bougainvillea : tiges portant des épines raméales accrocheuses

Les lianes à crochets irritables

Ces lianes possèdent des rameaux courts (brachyblastes) ou des sarments, souvent défeuillés, dont l'extrémité s'enroule sur elle-même. Par effet de thigmotropisme (orientaion de la croissance d'un organe induite par une réaction de contact avec un corps solide), ces crochets préhensiles encerclent le support et peuvent alors s'épaissir pour former ligature.
Ils proviennent de rameaux latéraux (*Hugonia, Bauhinia* - Figure 8) ou des axes inflorescentiels (*Artabotrys, Uncaria* - Figure 8).

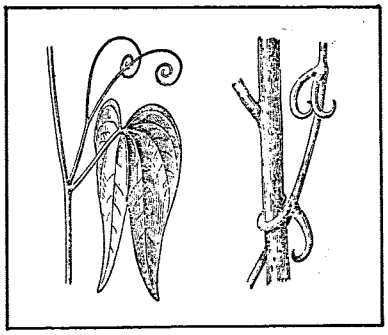


Figure 8. Lianes à crochets irritables (de gauche à droite) :
Bauhinia : vrilles-rameaux à ressort
Uncaria : inflorescence avec vrilles à crochets

1.2.2. LES LIANES À RACINES-CRAMPONS ET LIANES ADHÉSIVES

Dans une première catégorie de ces végétaux, la fixation est assurée par des racines adventives qui se forment sur les tiges et s'insinuent dans les anfractuosités du support ou du phorophyte (*Hedera helix, Philodendron*, Urticacées, Pipéracées, Aracées - Figure 9).

Dans d'autres cas (*Parthenocissus*, Vitacées - Figure 9), il s'agit de véritables ventouses.

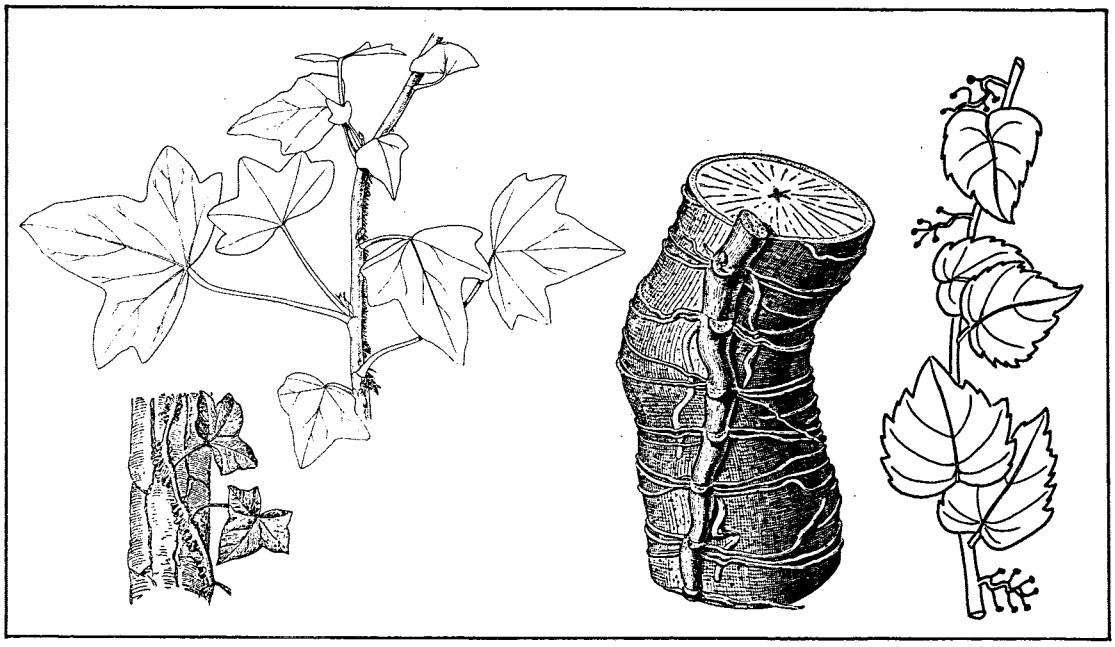


Figure 9. Lianes à racines-crampons ou adhésives (de gauche à droite) :
Hedera helix : racines-crampons
Philodendron : racines aériennes
Parthenocissus tricuspidata : racines-ventouses

1.2.3. LES LIANES VOLUBILES

L'enroulement de la plante à son support (volubilité) résulte chez ces lianes d'une nastie (réaction de courbure, sans orientation précise, ou de flexion d'un organe déterminée par un stimulus extérieur et sans relation directe avec la position de celui-ci) (flagelle) qui se transforme en thigmotropisme sous l'effet du frottement avec le support.

Ce statut typique de liane volubile (*Wistaria sinensis* - Figure 10) est éventuellement associé à d'autres procédés d'ancrage et peut occasionner diverses nuisances pour le phorophyte (épaississements irréguliers, tronc torsadé).
(*Lonicera* - Figure 6, *Aristolochia*, *Clerodendrum*, Ménispermacées, Asclépiadacées).

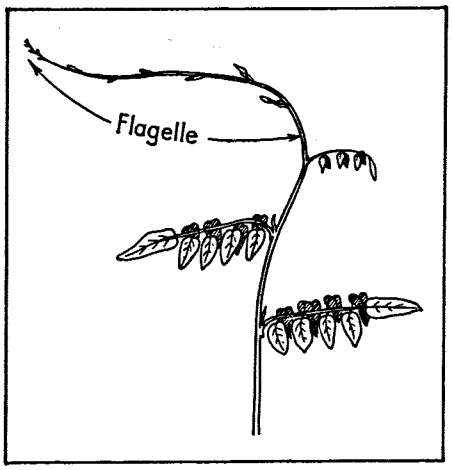


Figure 10. *Wistaria sinensis* : liane volubile à flagelle terminant la tige feuillée

1.2.4. LES LIANES À VRILLES

Des axes caulinaires préhensiles de diverses origines (organes modifiés) constituent les moyens de fixation de ces lianes; ils possèdent souvent une activité révolutive. Tels sont :

- la pousse terminale en vrille (*Landolphia*, Apocynacées),
- les vrilles raméales (*Passiflora*, *Vitis*, *Smilax*, *Bryonia dioica* : géophyte à vrilles - Figure 11),
- l'axe inflorescentiel (*Paullinia pinnata* - Sapindacées).

Ailleurs, la fixation peut être réalisée par des vrilles foliaires (*Clematis vitalba*, *Lathyrus aphaca*, *Pisum sativum* : thérophytes à vrilles, *Gloriosa* : géophyte à vrilles (Figure 11), ou par des racines adventives aériennes (*Vanilla*) (Figure 11).

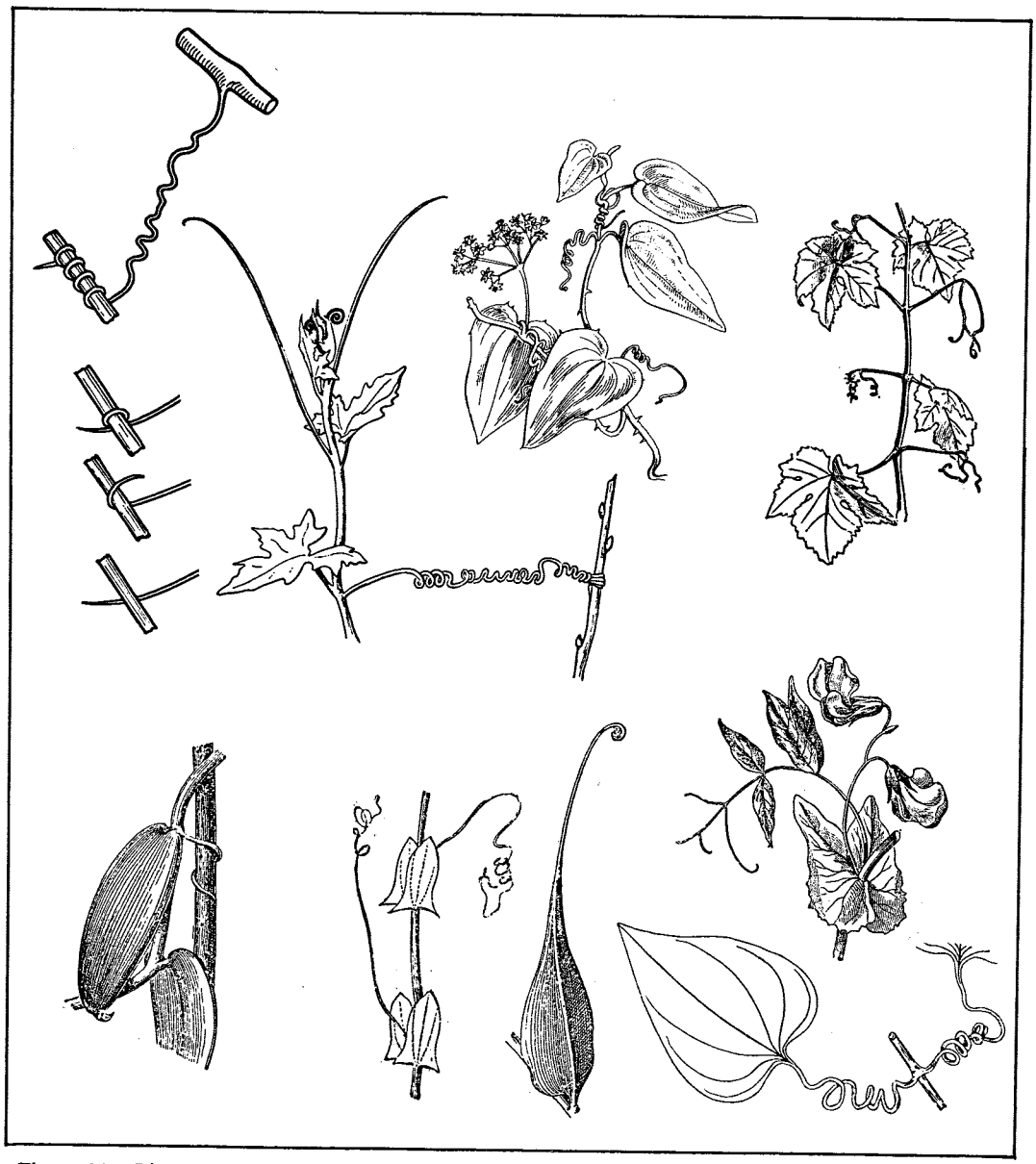
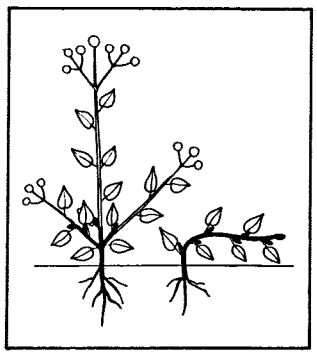


Figure 11. Lianes à vrilles
En haut : vrilles raméales (de gauche à droite) : *Bryonia dioica* (géophyte à vrilles - enroulement et contraction hélicoïdale), *Smilax aspera*, *Vitis vinifera*
En bas (de gauche à droite) : *Vanilla* (racines aériennes), vrilles foliaires : *Lathyrus aphaca* (thérophyte à vrilles stipulaires), *Gloriosa* (géophyte à vrille foliaire terminale), *Pisum sativum* (thérophyte à vrilles foliaires), *Clematis vitalba* (phanérophyte lianeux à vrilles foliaires et pétiolaires)

1.3. LES PHANÉROPHYTES FRUTICULEUX OU HERBACÉS

Au sein de la catégorie des phanérophytes, des plantes de taille relativement médiocre, à caractère fruticuleux (*Rubus*, *Hippophae*, *Rosa*, *Crotalaria*) ou même franchement herbacé (*Piper umbellatum*, *Leea guineensis*, *Acalypha*, Acanthacées, Astéracées) possèdent des bourgeons pérennants qui se situent à quelque distance au-dessus du sol. Chez celles-ci, les pousses saisonnières se déssèchent seulement partiellement à la mauvaise saison.

Outre les végétaux fruticuleux appartenant à cette catégorie qui sont mentionnés dans les régions tempérées, des plantes herbeuses, souvent lignifiées à la base, se rencontrent dans les régions chaudes, particulièrement dans les sous-bois forestiers.



2. LES CHAMÉPHYTES

Chez les chaméphytes (du grec χαμαί = à terre), les bourgeons pérennants ou l'extrémité des pousses pérennantes se trouvent situés à proximité du sol et toujours à faible distance (moins de 25 cm) de celui-ci, sur des rameaux rampants ou dressés. Ce sont, pour la plupart, des plantes ligneuses ou des plantes herbacées de petite taille, généralement protégées durant la mauvaise saison par la végétation environnante, par les débris de leur propre masse végétale desséchée ou par la neige.

La tendance chaméphytique caractérise les régions humides et froides, surtout en haute montagne, là où les climats sont plus secs ou plus froids et où la protection des bourgeons est assurée par un enneigement de longue durée. Dans ces régions par contre, les phanérophytes sont rares, les thérophytes peu nombreux et les hémicryptophytes parfois dominants.

La classification la plus habituelle des chaméphytes utilise comme principal critère le degré de lignification des axes. On distingue ainsi :

- les **chaméphytes ligneux** : végétaux frutescents où tous les axes s'épaississent, se lignifient et portent des bourgeons hivernants;
- les **chaméphytes partiellement ligneux** : végétaux sous-ligneux ou suffrutescents à lignification partielle des pousses saisonnières et dont les portions demeurées vertes se détruisent à la mauvaise saison;
- les **chaméphytes herbeux** :végétaux entièrement herbacés, à l'exception parfois de la souche, dont les axes seuls peuvent persister, mais se flétrissent généralement.

En raison de leurs implications écologiques et de leur intérêt morphologique, on y ajoute 3 catégories particulières :

- les **chaméphytes succulents**,
- les **chaméphytes graminéens**,
- les **chaméphytes à coussinets**.

2.1. LES CHAMÉPHYTES LIGNEUX OU FRUTESCENTS

Cette catégorie de chaméphytes est formée de végétaux érigés ou prostrés au sol, de taille médiocre (0,5 à 1 m), dont les tiges sont entièrement lignifiées. Ils correspondent le plus souvent à une morphologie et à une physionomie de petit buisson (*Calluna*, *Vaccinium*) et se classent selon le comportement du feuillage (persistant, décidu, semi-décidu, absent).

- Les **chaméphytes frutescents sclérophylles** ont un feuillage dur, coriace et persistant qui se manifeste par divers types foliaires : les feuilles aciculaires, les feuilles éricoïdes (*Calluna*, *Erica*, *Empetrum*, *Helichrysum*), les feuilles larges (*Vaccinium vitis-idaea*, *Polygala chamaebuxus*, *Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica* - Figure 12, *Welwitschia mirabilis*).

- Les **chaméphytes frutescents décidus** (semi-décidus) comme *Vaccinium myrtillus* ou *Betula nana* perdent leurs feuilles au cours de la mauvaise saison.

- Les **chaméphytes frutescents aphylles** ou **phylloclades** ont des tiges chlorophylliennes dépourvues de feuilles (*Ephedra*) ou comportant des proliférations aliformes longitudinales (tiges ailées) (*Genistella sagittalis* - Figure 12).

Selon les tropismes des axes aériens ou la présence de structures radicantes variées (rhizomes, stolons), il est également possible de distinguer :

- Les **chaméphytes frutescents prostrés** (= chaméphytes en espalier) à tiges ligneuses étroitement appliquées contre le substrat (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium oxycoccos*, *Dryas octopetala*, *Veronica fruticans*, saules nains des montagnes ou des régions arctiques - Figure 13).

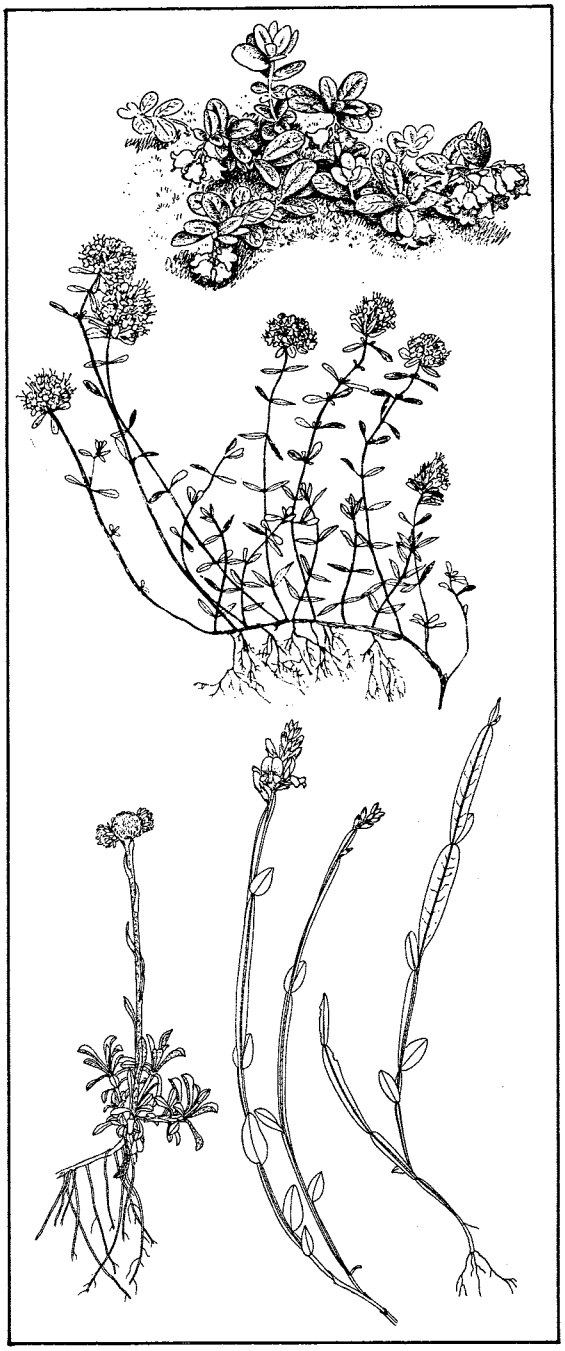


Figure 12. Quelques exemples de chaméphytes frutescents (de haut en bas) :
Vaccinium vitis-idaea, *Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica* : chaméphytes sclérophylles
Genistella sagittalis : chaméphyte à tige ailée

- Les **chaméphytes frutescents érigés** aux formes dressées (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*).

Les chaméphytes frutescents sont bien représentés dans les formations de landes, humides ou sèches, sous différents climats, mais avec une préférence marquée pour les zones alpine et subarctique.



Figure 13. Chaméphytes frutescents prostrés (de gauche à droite) : *Globularia cordifolia*, *Dryas octopetala*, *Veronica fruticans*, *Salix retusa* et *Salix serpyllifolia*

2.2. LES CHAMÉPHYTES SOUS-LIGNEUX OU SUFFRUTESCENTS

Ces végétaux chaméphytiques, proches des précédents, mais formant transition avec les nanophanérophytes et les hémicryptophytes, sont ceux dont seules les parties inférieures des tiges se lignifient (*Helianthemum*). La base lignifiée de ces plantes persiste durant l'hiver et porte des bourgeons de remplacement (bourgeons pérennants), alors que les bourgeons terminaux des pousses saisonnières ne se referment pas. En effet, les tiges et les rameaux de l'année se déssèchent dans leur portion terminale et ramènent les bourgeons hivernants au niveau caractéristique des chaméphytes (rabattement).

Une classification relativement simple de nature morphologique et physionomique s'applique également à cette catégorie de plantes.

- Les **chaméphytes suffrutescents prostrés** ont des tiges persistantes couchées et lignifiées, alors que les pousses saisonnières herbacées sont prostrées ou redressées (*Ononis repens*, *Linnaea borealis*, *Dyschoriste radicans*); ce sont des plantes fréquentes dans les garrigues méditerranéennes ou les pelouses xérothermiques.

- Les **chaméphytes suffrutescents érigés ou semi-érigés** ont habituellement des tiges persistantes dressées, souvent épaissies et lignifiées, ainsi que des pousses saisonnières érigées ou décombantes (*Origanum vulgare*, *Helianthemum nummularium*, *Thymus pulegioides*, *Teucrium lucidum*, *Plantago afra* - Figure 14); ce sont aussi des plantes des garrigues méditerranéennes et des pelouses xérothermiques.



Figure 14. Chaméphytes suffrutescents érigés (de gauche à droite) : *Thymus pulegioides, Teucrium lucidum, Plantago afra*

- Les **chaméphytes suffrutescents podagres ou à console** sont des végétaux caractérisés par une portion basiliaire lignifiée et considérablement épaissie, formant une sorte de têtard, voire une console circulaire. C'est sur celle-ci qu'apparaissent les pousses saisonnières et que se formeront les nouveaux rejets. Ces plantes typiques des régions tropicales (savanes) (*Nolina*, pied d'éléphants : dracaenacées, *Pachypodium* : asclépiadacées) sont favorisées par le passage des feux courants saisonniers.

- Les **chaméphytes suffrutescents à xylopode** (géofrutex) sont des végtaux dont le maigre moignon aérien n'est que le prolongement d'un volumineux organe de persistance souterrain napiforme (= rhizome ligneux). Ces véritables troncs enterrés contenant des réserves d'eau et de matières élaborées font la transition avec les géophytes au sens strict. De telles plantes (Erythrine naine, *Erythrina baumii* : fabacées - Figure 15) se rencontrent dans les régions tropicales steppiques à longue saison sèche.

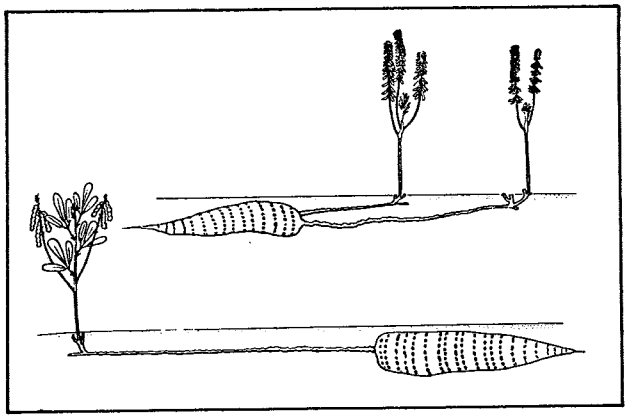


Figure 15. *Erythrina baumii* (fabacée), chaméphyte suffrutescent à xylopode

2.3. LES CHAMÉPHYTES HERBEUX

Les végétaux entièrement herbacés de cette catégorie de chaméphytes ont une souche persistante, enterrée et plus ou moins ligneuse. Les pousses saisonnières se forment généralement, au-dessus du substrat, sur d'anciennes tiges couvrant le sol (*Trifolium repens*, *Veronica officinalis*, *Vinca minor*, *Lysimachia nummularia*, *Oplismenus hirtellus*). Ce sont des **chaméphytes actifs**, rampants et souvent radicants aux noeuds.
Dans d'autres cas, les tiges annuelles se déssèchent ou s'affaissent en flétrissant leurs feuilles, mais elles portent des bourgeons hivernants qui s'enracineront (racines adventives) au retour de la bonne saison (*Stellaria holostea*, *Carex*, *Commelina*, *Dicliptera*). Ce type de chaméphytes est largement représenté dans un grand nombre de sous-bois forestiers et particulièrement en forêt ombrophile équatoriale.

Le cas particulier des **chaméphytes à cordons** mérite ici une mention spéciale : ce sont des végétaux colonisateurs des plages sableuses et des dunes embryonnaires en zones tropicales.
Chez ces chaméphytes, la souche émet de longues tiges rampantes, radicantes ou non, qui se ramifient intensément (lacis persistant fixant le sol) et forment des fleurs en position latérale (*Ipomoea pes-caprae* : convolvulacée, cordons de 35 m, *Canavilia rosea* : fabacée, *Alternanthera maritima* : amaranthacée, *Diodia serrulata* : rubiacée, *Schizanchyrium pulchellum* : poacée).

2.4. LES CHAMÉPHYTES SUCCULENTS

Des caractéristiques variées de succulence peuvent se manifester chez de nombreux chaméphytes herbacés sempervirents au niveau des tiges (végétaux aphylles) ou des feuilles. On y rencontrera

- des formes feuillées érigées (*Sedum*, *Crassula*, *Kalanchoe*, *Aizoon*),
- des formes feuillées prostrées (*Sesuvium*, *Peperomia*, *Portulaca*),
- des formes en rosette (*Sempervivum*, *Aloe*),
- des types aphylles (*Euphorbia*, *Caralluma*, *Mesembryanthemum*, *Cactus*).

Ces végétaux sont essentiellement présents dans les zones désertiques saxicoles des régions subtropicales.

2.5. LES CHAMÉPHYTES GRAMINÉENS

Des végétaux graminoïdes sclérophylles et sempervirents possèdent d'évidentes caractéristiques chaméphytiques et se distinguent fortement au sein de cette catégorie de plantes. Ils ont en effet des bourgeons pérennants situés à un certain niveau au-dessus du sol et ceux-ci développent de nouvelles pousses après l'hiver écologique. On y reconnaît :

- des **chaméphytes graminéens érigés** formant des tiges aériennes (parfois bambusoïdes) au-dessus d'une souche rhizomateuse ou cespiteuse; celles-ci se ramifient aux noeuds, un peu au-dessus du sol. Chez ces végétaux (*Cenchrus ciliaris*, *Stipa*, genêts spartoïdes), les pousses hivernantes se maintiennent aux noeuds situés à 10-40 cm du sol.
  Ils sont caractéristiques des steppes arides et des savanes.

- des **chaméphytes graminéens prostrés** où la souche cespiteuse émet des chaumes florifères rampants. Ceux-ci sont fort comparables à de véritables stolons puisqu'ils s'enracinent aux noeuds (racines adventives) et donnent naissance à de nouvelles pousses (*Sporobolus spicatus*, *Eragrostis fascicularis*).
  Ces plantes colonisatrices des sables vacants sont des éléments représentatifs des pelouses psammophiles intertropicales.

2.6. LES CHAMÉPHYTES À COUSSINETS

La forme en coupole caractéristique de ces végétaux (*Silene*, *Androsace*) est fondamentalement interprétée comme un type biologique essentiel, car le port, la physionomie et l'écologie de ces plantes en font un ensemble particulier (400 espèces, 78 genres, 34 familles). Les diverses catégories morphologiques qu'on y rencontre se fondent sur la nature herbacée, ligneuse ou semi-ligneuse des axes.

Les chaméphytes à coussinets croissent en touffes serrées résultant d'une forte ramification des axes ou du rassemblement fort dense de colonies d'individus. Ils prennent l'aspect de pelotes ou de dômes bombés pouvant atteindre des dimensions imposantes (1 m de diamètre - 1 m de hauteur).

L'activité végétative maximale (rameaux feuillus et florifères) se concentre en périphérie, alors que les bourgeons pérennants sont abrités en surface ou à peu de distance sous la surface (= position des bourgeons chez les chaméphytes).

La localisation préférentielle de ces plantes en des sites découverts et venteux, soumis à de longues périodes de sécheresse, constitue donc une réponse fort adéquate au facteur puissamment morphogénétique qu'est le vent. Elle se concrétise par :

- le **nanisme** : ralentissement de la croissance et extrême ramification des axes,
- l'apparition de **xéromorphoses** : contre l'exaltation du pouvoir évaporant de l'air.

Leur plus forte concentration est évidente dans les régions d'altitude exposées au vent, à l'ensoleillement violent et à la sécheresse intense (50 % de la flore des montagnes et plateaux d'Amérique du Sud) (*Androsace helvetica*, *Silene acaulis*, *Saxifraga*, *Draba aizoides*, *Azorella*, Figure 16).

Certains types ligneux, mais aussi épineux, sont particulièrememnt inféodés aux sites méditerranéo-montagnards (*Alyssum spinosum*, *Anabasis*, *Astragalus*, *Cytisus*, *Euphorbia acanthothamnos* - Figure 17).

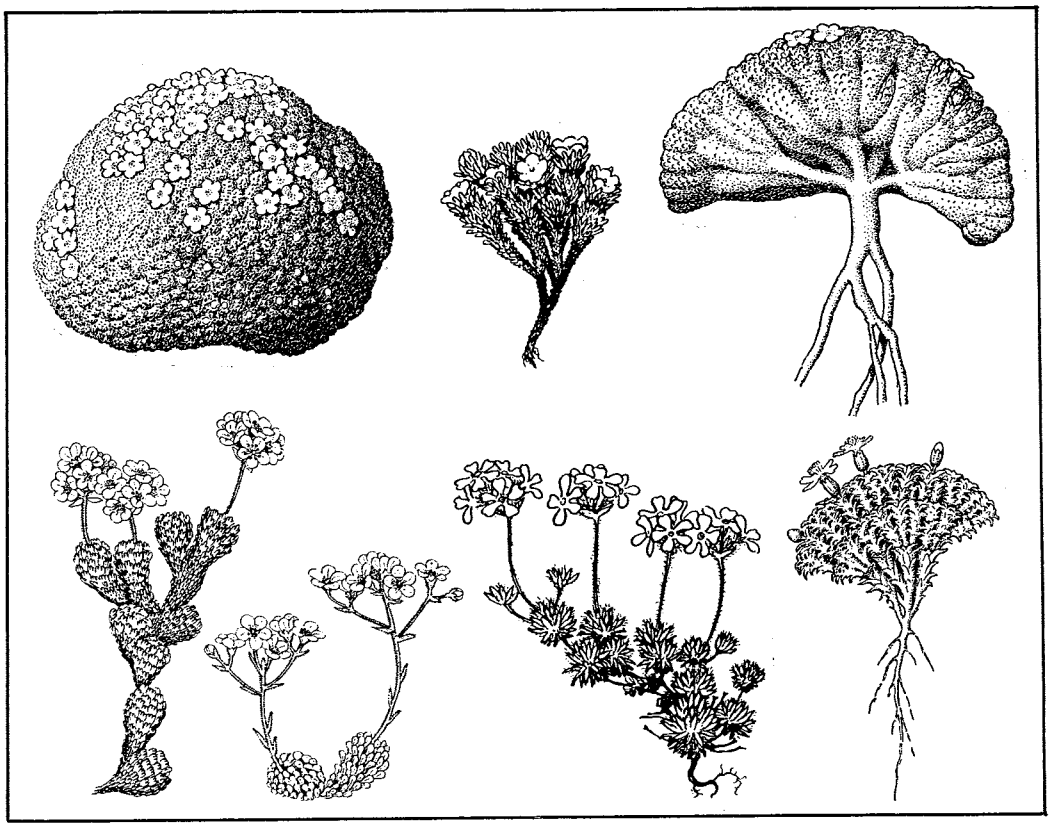


Figure 16. Chaméphytes à coussinets
En haut : *Androsace helvetica*, coussinet vu de face et en coupe longitudinale
En bas (de gauche à droite) : *Saxifraga iratiana*, *Saxifraga valdensis*, *Androsace villosa*, *Silene acaulis*

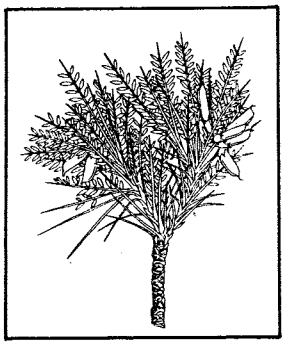
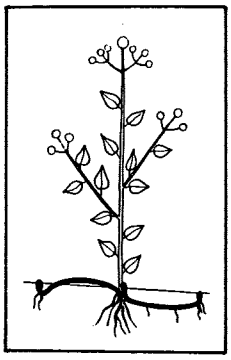


Figure 17. *Astragalus sirinicus* subsp. *gennargenteus*, chaméphyte à coussinet épineux



3. LES HÉMICRYPTOPHYTES

Les végétaux hémicryptophytiques (du grec (ἡμι = à moitié et κρυπτός = caché) sont normalement des plantes vivaces ou bisannuelles dont les organes de persistance sont endogés. Ceux-ci portent des pousses et des bourgeons pérennants qui, au cours de l'hiver écologique, sont logés au ras du sol, dans la couche de litière, ou dans l'abri formé par des pièces mortes ou vivantes affleurant en surface (ou par la neige).

N.B. Le sommet des souches cespiteuses ou des tumuli formés par des débris denses et serrés, persistant autour des portions vivantes et les élevant au-dessus de la surface du sol, constitue un prolongement de la surface édaphique dans l'air ambiant. Il en est de même pour une rosette foliaire.

Ces plantes connaissent un grand développement végétatif durant la période favorable, puis la mort de la partie aérienne. Les organes de persistance proprement dits sont des rhizomes (court, vertical, oblique, rampant), des bulbes ou des tubercules (géophytes), mais le plus souvent des tiges rampantes, des stolons, des rosettes ou des cespites permanents.
La classification habituelle de ces organismes repose principalement sur la nature morphologique de ces structures de persistance :

- les **hémicryptophytes cespiteux** : croissent en formant une grosse touffe; la protection des bourgeons pérennants est assurée par la montée du socle végétatif;

- les **hémicryptophytes rosettés ou subrosettés** : chez ces plantes, un groupe de feuilles appliquées contre le substrat réalise la formation d'une rosette dense qui procure l'abri aux bourgeons pérennants;

- les **hémicryptophytes rampants** : les organes de persistance raméaux et rampants se situent ici dans les couches organiques du substrat qui abrite aussi les bourgeons pérennants;

- les **hémicryptophytes scapeux** (scape = tige feuillée) : possèdent une structure végétative rejettant de souche ou des organes de persistance hypogés (non rampants dans le substrat).

Dans les deux derniers cas, l'appareil contenant les bourgeons pérennants n'est pas développé au cours de l'hiver écologique : il n'est donc pas visible.

La tendance hémicryptophytique est habituelllement liée aux substrats bien pourvus en matières organiques (formations forestières, prairies). Cette catégorie de végétaux paraît donc bien adaptée aux régions tempérées froides à humidité modérée.

3.1. LES HÉMICRYPTOPHYTES CESPITEUX

Dans cette catégorie d'hémicryptophytes, les anciennes feuilles et les tiges forment une console cespiteuse d'importance variable assurant la protection des jeunes pousses et des bourgeons pérennants qui se trouvent portés de la sorte à une certaine distance au-dessus du niveau du sol (= prolongement de la surface édaphique).

Cette console (touradon) se développe particulièrement chez certains hélophytes des tourbières ou des prairies mouilleuses (*Schoenus nigricans*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex paniculata*, *Carex ferruginea*, *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*, *Eleocharis palustris* - Figure 18).

D'autres types de touradons ou des touffes fibrilleuses existent chez des plantes des savanes intertropicales (poacées, cypéracées, liliacées à bulbes superficiels : *Albuca fibrillosa*).

Ailleurs encore (espèces tempérées praticoles), les pousses feuillées ne se déssèchent pas complètement et demeurent chlorophylliennes en hiver (*Deschampsia flexuosa*, *Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *Festuca ovina* - Figure 18).

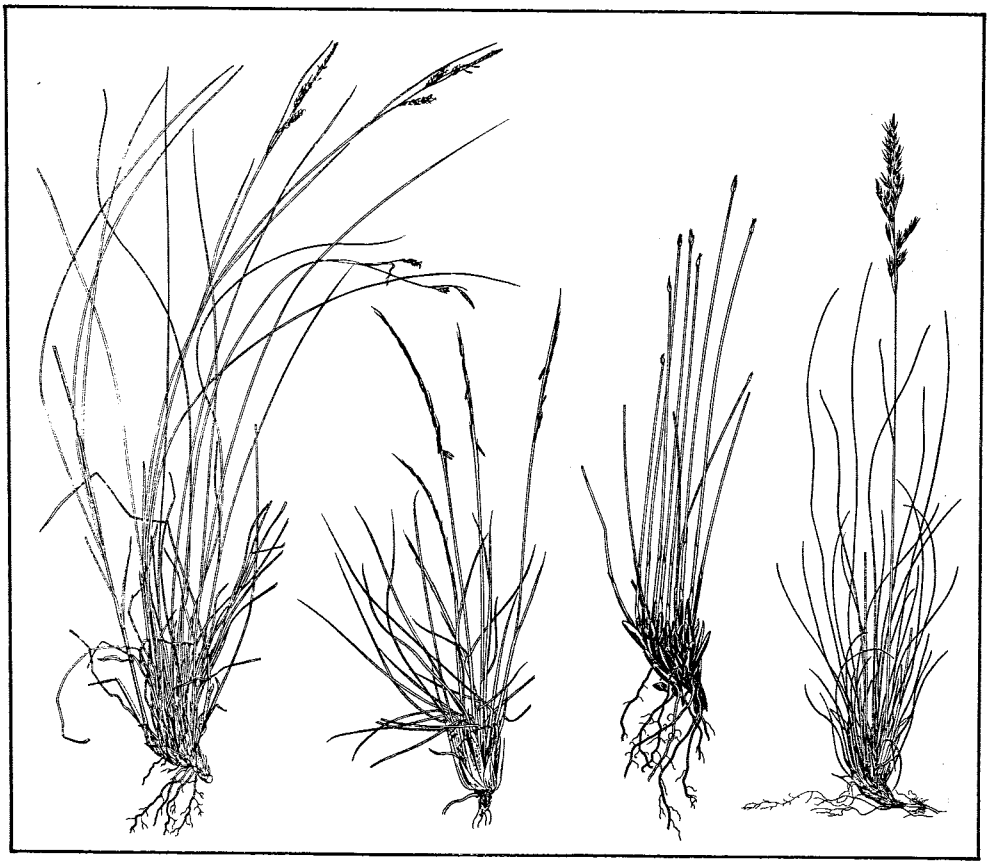


Figure 18. Hémicryptophytes cespiteux (de gauche à droite) :
Carex ferruginea, *Nardus stricta*, *Eleocharis palustris*, *Festuca ovina*

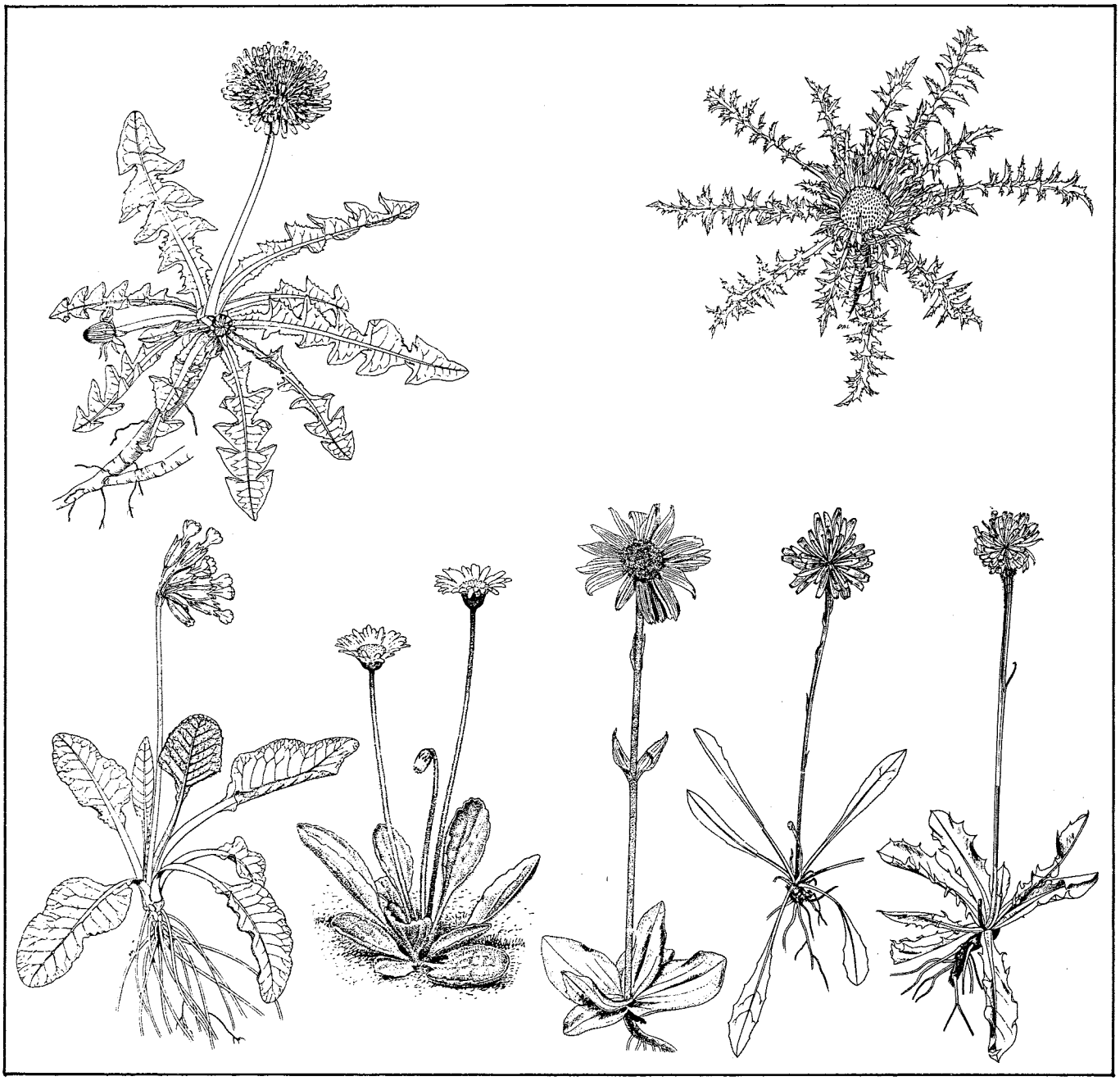


Figure 19. Hémicryptophytes rosettés
En haut (de gauche à droite) : *Taraxacum* sp., *Carlina acaulis*,
En bas (de gauche à droite) : *Primula veris*, *Bellidiastrum michelii*, *Arnica montana*, *Crepis aurea*, *Leontodon pyrenaicus*

3.2. LES HÉMICRYPTOPHYTES ROSETTÉS OU SUBROSETTÉS

Les vraies plantes à rosettes sont celles dont les bourgeons ne fournissent que des fleurs ou des inflorescences sans feuilles (hémicryptophytes acaules) (*Taraxacum, Carlina acaulis, Primula veris, Bellis perennis, Bellidiastrum michelii* - Figure 19) ou à pièces foliaires réduites (*Arnica montana, Crepis aurea, Leontodon pyrenaicus* - Figure 19). Chez les plantes subrosettées par contre, les tiges dressées portent des feuilles dont la dimension décroît régulièrement de la base au sommet (*Ranunculus, Oenothera, Chelidonium, Arabis hirsuta, Gentiana acaulis* - Figure 20). Il arrive même que la rosette soit flétrie au moment de la floraison : la nouvelle rosette de feuilles hivernantes se formera plus tard (beaucoup d'*Hieracium, Trifolium badium* - Figure 20).

Ces hémicryptophytes sont des plantes vivaces ou bisannuelles :

- **vivaces** : présence d'une rosette permantente ou formation de la rosette en fin de saison hivernale;
- **bisannuelles** : la rosette se forme ici en début de végétation, au cours de la première année d'existence, mais la mise à fleurs ne se produit qu'après satisfaction du besoin de vernalisation (donc à la saison suivante, après un premier hiver écologique) (*Digitalis purpurea*).

Cette catégorie d'hémicryptophytes est essentiellement présente dans les régions tempérées, là où l'hiver écologique est une saison froide.

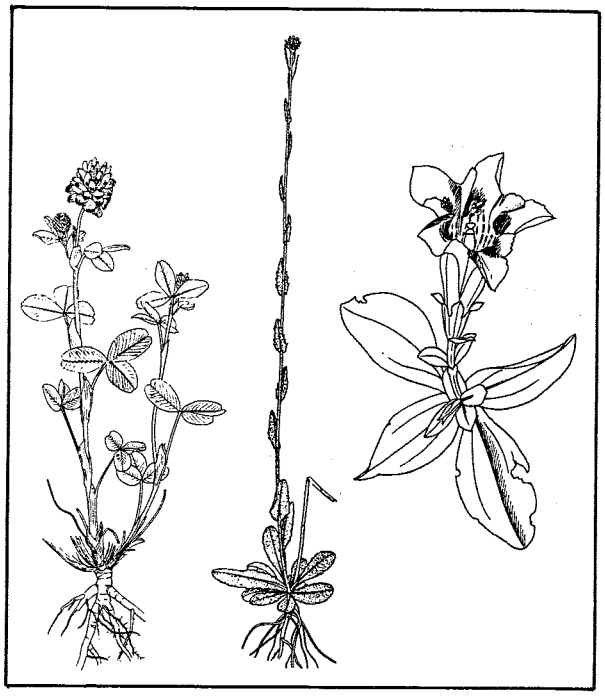


Figure 20. Hémicryptophytes subrosettés (de gauche à droite) : *Trifolium badium, Arabis hirsuta, Gentiana acaulis*

3.3. LES HÉMICRYPTOPHYTES RAMPANTS

Cette catégorie d'hémicryptophytes comprend des végétaux à tige souterraine (rhizomes = géophytes) ou à stolons plus ou moins enterrés et souvent radicants (racines adventives) (*Agrostis stolonifera, Fragaria vesca, Glechoma hederacea, Cynodon dactylon*).

Ils sont bien représentés dans les régions tempérées.

3.4. LES HÉMICRYPTOPHYTES SCAPEUX OU DRESSÉS

De nombreuses plantes herbacées de grande taille caractérisent cette catégorie. Elles possèdent des tiges feuillées durant la bonne saison et une souche (organe de persistance) enterrée, plus ou moins épaisse, tubérisée ou lignifiée. Les pousses initiales des tiges saisonnières sont différenciées à la fin de la saison qui précède l'hiver, alors que les feuilles basiliaires manquent ou sont disposées en une sorte de rosette (*Scrophularia nodosa*, *Geranium sanguineum*).

On y distingue :

- des **hémicryptophytes scapeux à tiges érigées** : *Hypericum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Scrophularia nodosa*, *Medicago sativa*, *Lamium album*,
- des **hémicryptophytes scapeux à tiges volubiles** (voire à vrilles) : *Humulus lupulus*, *Calystegia sepium*, *Tamus communis* (Figure 6).

Ce sont des plantes des régions tempérées.

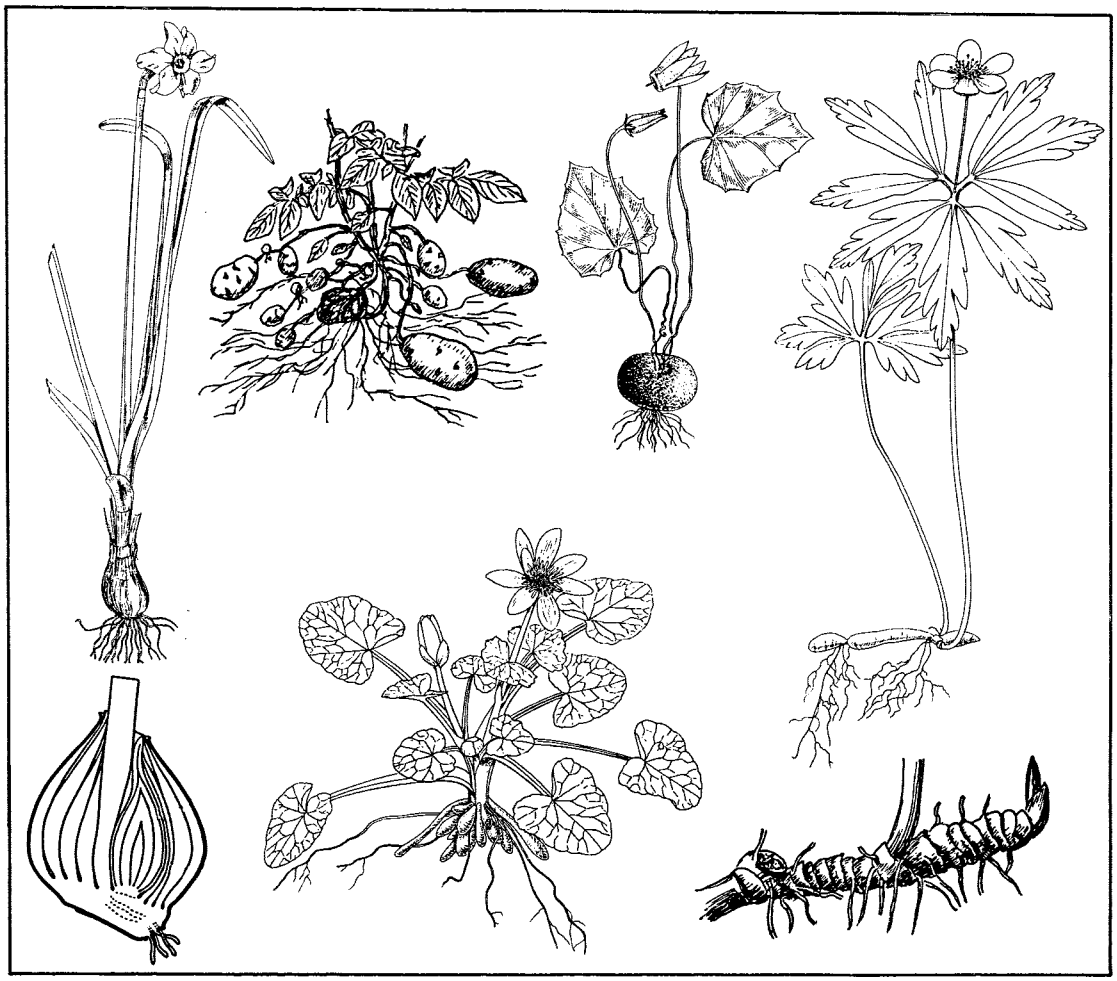
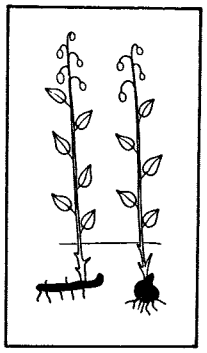


Figure 21. Quelques exemples de géophytes
En haut (de gauche à droite) : *Narcissus poeticus* (géophyte à bulbe), pomme de terre et *Cyclamen repandum* (géophytes à tubercule), *Anemone nemorosa* (géophyte à rhizome)
En bas (de gauche à droite) : bulbe de tulipe, *Ranunculus ficaria* (géophyte à tubercules), rhizome de *Polygonatum multiflorum*



4. LES CRYPTOPHYTES OU GÉOPHYTES

Chez les cryptophytes (du grec κρυπτός = caché), les organes de persistance et les bourgons pérennants sont situés dans le sol durant la mauvaise saison, entièrement abrités dans le substrat, et donc soustraits aux effets de la saison défavorable.
On parle le plus souvent de **géophytes** (bourgeons enfouis sous la terre), mais aussi d'**hélophytes géophytiques** qui sont des cryptophytes palustres à bourgeons pérennants développés dans un sol gorgé d'eau et surmontés d'une nappe d'eau.
Les géophytes au sens large sont souvent des végétaux à cycle végétatif court, caractérisés par la présence d'organes de persistance contenant des réserves et par une pousse végétative qui meurt après avoir fructifié. Durant la phase de repos, toute l'activité vitale est concentrée dans l'organe de persistance souterrain.
On y distingue :

- des **géophytes précoces** où la floraison se produit avant l'apparition des feuilles (*Colchicum*),

- des **géophytes tardifs** où la floraison et l'appariton des feuilles sont simultanées ou bien lorsque la floraison est consécutive au développement de l'appareil végétatif (*Narcissus*, *Eranthis*).

D'une manière générale, les géophytes sont des plantes qui paraissent particulièrement bien adaptées à un contexte écologique marqué par une courte période de végétation, notamment :

- par l'existence d'une longue saison défavorable (savanes, steppes),
- par l'existence d'une courte saison favorable (sous-bois forestier, régions froides et alpines).

La classification de cette catégorie de plantes se fonde essentiellement sur l'**homologie de l'organe de persistance** et permet de répertorier des **géophytes bulbeux** (*Narcissus*, *Tulipa* - Figure 21), des **géophytes tubéreux** (pomme de terre, *Ranunculus ficaria*, *Cyclamen repandum* - Figure 21), des **géophytes rhizomateux** (*Anemone nemorosa*, *Polygonatum multiflorum* - Figure 21) et des géophytes **radicigemmes**.

Sous l'angle écologique, la vie géophytique suscite un certain nombre de problèmes.

1. Puisque les bourgeons pérennants sont portés par des organes de persistance enterrés, la sortie des organes aériens doit se faire au moment opportun et nécessite un processus physiologique de levée de dormance (thermopériodisme à rythme saisonnier et variations d'humidité du sol).

2. La localisation et le maintien des organes de persistance à un certain niveau

dans le sol conditionne la recherche d'une protection optimale.

- Les plantes à rhizome monopodial (*Carex arenaria* - Figure 22) possèdent une structure souterraine qui s'enfonce verticalement (géotropisme positif), puis change de polarité (croissance horizontale) et devient diagéotropique.

- Les plantes à rhizome sympodial (*Polygonatum multiflorum* - Figure 22) ont une plantule issue de l'embryon qui demeure enfouie dans le sol et qui ne produit qu'une seule feuille. Le rhizome se développe obliquement par la suite et produit un bourgeon latéral dirigé vers le bas; celui-ci donnera naissance à une nouvelle feuille aérienne et ... ainsi de suite.

- Les plantes à tubercule (pomme de terre, *Helianthus tuberosus* - Figure 22) maintiennent toujours des tubercules temporaires à la bonne profondeur.

- Les plantes à bulbe (*Tulipa*, *Allium* - Figure 22) forment habituellement un bulbe latéral à partir d'un bourgeon axillaire du bulbe maternel qui s'épuise.

3. La percée du sol, indispensable pour permettre la sortie des organes saisonniers aériens, est un phénomène qui nécessite une force pouvant atteindre des valeurs de 10-14 atmosphères et, par conséquent, une protection efficace des organes tendres contre les meurtrissures. Celle-ci est réalisée par :

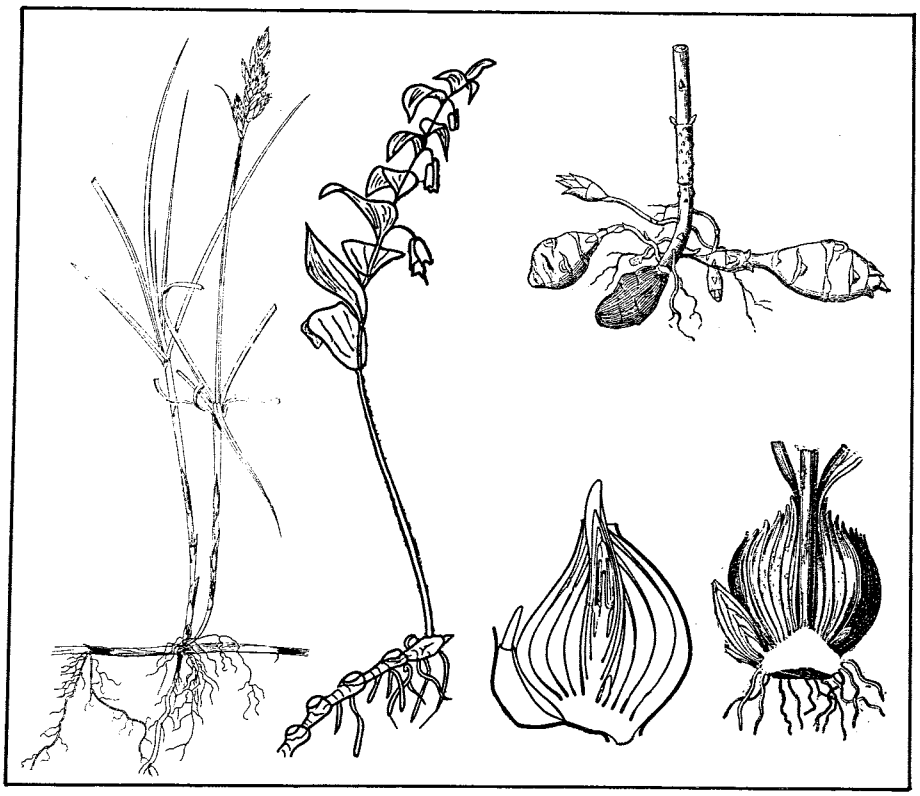


Figure 22. (de gauche à droite)
Carex arenaria : géophyte à rhizome monopodial
Polygonatum multiflorum : géophyte à rhizome sympodial
Helianthus tuberosus : géophyte à tubercule
bulbe de tulipe et bulbe d'oignon avec bulbe latéral

- une protection écailleuse à l'extrémité des axes (apex du bourgeon terminal) (*Asparagus*),

- des feuilles enroulées en fourreau écailleux (*Convallaria*),

- un cylindre creux et écailleux permettant le passage de la jeune pousse (*Colchicum*),

- l'imbrication de feuilles pliées en gouttière et comportant un capuchon conique (*Hyacinthoides*),

- une jeune tige recourbée en coude renforcé (*Anemone*, *Mercurialis*).

4. La protection des orgnes souterrains eux-mêmes doit être assurée :

   - par la différenciation d'assises protectrices subérisées (rhizomes, tubercules),

   - par la présence d'un cylindre cortical bien différencié chez tous les organes d'homologie racinaire,

   - par l'existence de réserves abondantes (spécialisation).

5. LES THÉROPHYTES

Les végétaux thérophytiques (du grec θέρος = belle saison) sont des plantes annuelles qui traversent la saison défavorable à l'état de diaspores (ce sont les seuls éléments responsables de la perpétuation de l'espèce). Les bourgeons pérennants de ces plantes sont uniquement ceux de la plantule embryonnaire, enfermés dans la graine qui est enfouie dans le sol ou repose à la surface du substrat.
Il résulte de cette définition que tous les thérophytes sont des **végétaux monocarpiques** passant la mauvaise saison en état maximal de repos sous forme de semence (= la seule partie vivante).

Le cycle vital des thérophytes (de la germination à la dissémination) est normalement plus court qu'une année calendrier. Plus encore, au sein de cette catégorie, les **éphémérophytes** (lieux arides) ne persistent parfois que quelques semaines, profitant de circonstances favorables particulièrement occasionnelles (*Mesembryanthemum*).

La classification de ces végétaux ne peut dès lors être basée que sur la périodicité du cycle végétatif. Il est possible de distinguer :

- les **annuelles printanières** (= thérophytes printaniers) : plantes qui germent tôt au printemps, qui fleurissent précocement et se dessèchent à la dissémination des diaspores. Elles ont des graines à dormance psychrolabile profonde (la levée de dormance est induite par des variations d'humidité) et sont vernalisables à l'état embryonnaire ou juvénile. Elles n'ont pas d'exigences photopériodiques particulières et n'ont que des besoins thermiques médiocres. [*Erophila verna*, *Saxifraga tridactylites*, *Aira caryophyllea*, *Arabidopsis thaliana*, *Cardamine hirsuta* - Figure 23, thérophytes (éphémérophytes) des régions arides].

- les **annuelles estivales** germent en été, ont une floraison tardive et disséminent leurs graines en automne. Ces plantes non vernalisables, indifférentes ou sensibles aux nyctopériodes, ont des besoins thermiques élevés (plantes thermophiles).
(*Setaria viridis*, *Alopecurus geniculatus*, *Bidens*, *Galinsoga parviflora*, *Chenopodium polyspermum*, *Impatiens parviflora*, *Echinochloa crus-galli*, *Juncus bufonius* - Figure 23).

- les **annuelles automnales** ont une germination automnale typique, voire au début de l'hiver, et passent la saison froide sous forme de rosette. Le développement végétatif, la floraison et la dissémination des graines se produisent au printemps. Ces graines, dormantes ou non, sont éventuellement xérolabiles.
De tels végétaux vernalisables à l'état de semence ou de rosette sont des **nyctopériodiques** (à floraison de printemps) ou des **héméropériodiques** (à floraison d'été).
(*Apera spica-venti*, *Arnoseris minima*, *Aira praecox*, *Teesdalia nudicaulis*).

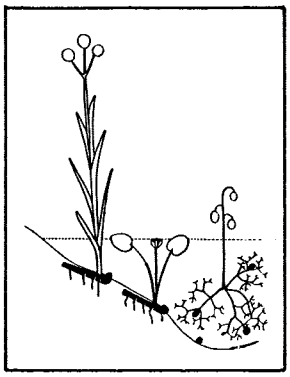
- les **annuelles sporadiques** ou **arythmiques** germent, se développent et fleurissent dès que les conditions sont favorables, quel que soit le moment de l'année. Ces plantes ne connaissent pas de

dormance séminale, ni d'exigences particulières pour l'induction florale. Elles peuvent même connaître plusieurs cycles au cours d'une même année. (*Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris*, *Lamium purpureum*, *Matricaria discoidea*, *Stellaria media*).

La tendance thérophytique est sensiblement mise en évidence dans les régions chaudes à saison sèche marquée ou à climat semi-désertique.



Figure 23. Thérophytes (de gauche à droite) :
Juncus bufonius : annuelle estivale
Cardamine hirsuta : annuelle printanière



6. LES HYDROPHYTES

Cette catégorie de végétaux regroupe toutes les plantes aquatiques vivant dans l'eau, sur l'eau ou au bord des eaux. Elles ont habituellement des aires de distribution très vastes et montrent une tendance marquée au cosmopolitisme. Appartenant pour la plupart à des formes biologiques évoquées précédemment, et donc déjà répertoriées ci-dessus, elles seront cependant rassemblées à nouveau ici dans un paragraphe qui leur est propre.

A côté des hydrophytes proprement dits, le cadre descriptif des **hélophytes**, des **amphibies** et des **pélophytes** mérite d'être précisé. Les diverses adaptations au milieu aquatique et les modifications d'organes qui s'y rencontrent seront discutées dans les chapitres suivants qui y sont consacrés.

6.1. LES HYDROPHYTES (sensu stricto)

L'appellation stricte d'hydrophytes s'applique aux végétaux dont la majeure partie de l'appareil végétatif se développe dans l'eau ou à la surface de l'eau (on parle aussi de **limnophytes** lorsqu'il s'agit de végétaux d'eau douce). Ce sont des cryptophytes à organes de persistance souterrains (= hydrogéophytes), parfois des hémicryptophytes à touradons ou des thérophytes (*Najas*, *Potamogeton*) (= hydrothérophytes).

Par l'intermédiaire de divers types de «propagules», la multiplication végétative est particulièrement active chez ces hydrophytes. Il s'agit de rhizomes ou de stolons (*Eichhornia crassipes*), de tubercules (*Nelumbo nucifera*, *Potamogeton*), de racines tubérisées (*Nymphoides peltata*), d'éléments de fragmentation (*Ceratophyllum*, *Elodea*, *Myriophyllum*, *Callitriche*), de gemmiparie (*Ceratopteris*) ou de bulbilles florales (*Ranalisma*, *Luronium natans*).

Les organes les plus spécialisés sous ce rapport sont les **hibernacles** : turions hivernants parfois très différenciés jouant un rôle très important dans la persistance et la multiplication de ces plantes (*Ceratophyllum*, *Hydrocharis*, *Potamogeton*). Ils sont formés par :

– l'extrémité cutinisée des axes et portant

des feuilles riches en matières de réserve qui entourent les bourgeons hivernants; celle-ci se détache plus ou moins de la plante-mère à la mauvaise saison;

– des rameaux courts (brachyblastes) spécialisés, contenant des réserves et portant des feuilles courtes et coriaces (*Hydrocharis*); ils se séparent, tombent et germent isolément.

Divers modes de classification peuvent être appliqués aux hydrophytes :

– une classification selon la **position de la plante**

  • **hydrophytes flottants** (ou **nageants**) : *Eichhornia crassipes*, *Lemna minor* (Figure 24), *Pistia stratiotes*, *Azolla filiculoides*,

  • **hydrophytes immergés** : *Utricularia*, *Ceratophyllum*, *Lemna trisulca*, *Elodea*, *Myriophyllum*,

  • **hydrophytes mixtes** : ce sont les plantes dont une partie de l'appareil végétatif se trouve sous l'eau, une autre à la surface de l'eau ou au-dessus de la surface. Dans ce dernier cas, les feuilles aériennes, nageantes ou immergées peuvent être fort diffférentes (hétérophyllie) (*Sagittaria sagittifolia*).
  Ranunculus aquatilis s.l. (sous-genre *Batrachium*), *Potamogeton fluitans* (Figure 24), *Polygonum amphibium*, *Nuphar lutea*.

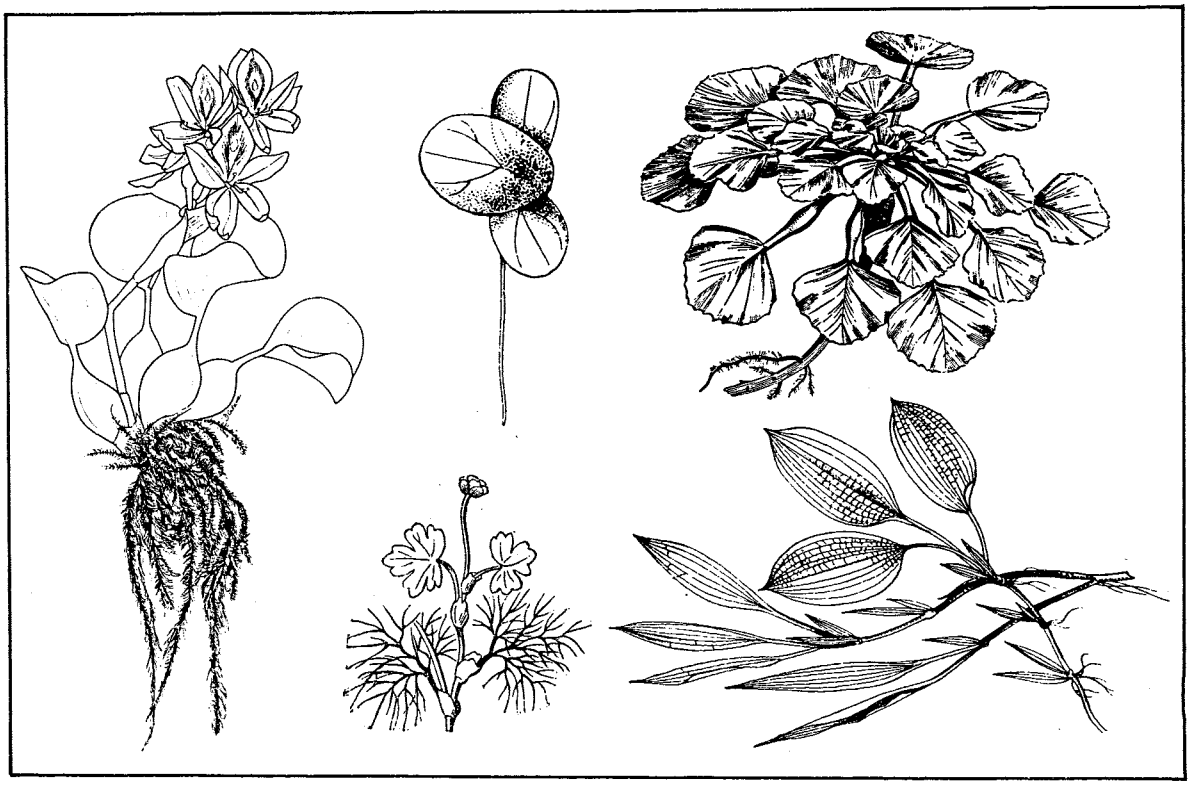


Figure 24. Hydrophytes
En haut (de gauche à droite) : *Eichhornia crassipes* et *Lemna minor* (hydrophytes flottants), *Trapa natans* (hydrophyte ancré à feuilles flottantes)
En bas : *Ranunculus aquatilis* et *Potamogeton fluitans* (hydrophytes mixtes à feuilles flottantes et submergées - hétérophyllie)

– une classification selon la **fixation au substrat**

  • **hydrophytes ancrés** (fixés) au fond de l'eau : *Trapa natans* (Figure 24), *Nymphaea, Potamogeton, Ranunculus fluitans, Hottonia palustris, Myriophyllum, Hippuris vulgaris,*

  • **hydrophytes libres** (flottants ou immergés à une certaine profondeur) : *Ceratophyllum, Lemna trisulca, Utricularia, Salvinia natans, Wolffia arrhiza, Hydrocharis,*

  • **hydrophytes mixtes** (pseudo-amphibies), flottants ou ancrés selon les fluctuations de hauteur du plan d'eau : *Pistia stratiotes, Stratiotes aloides, Eichhornia crassipes, Ceratopteris.*

– une classification selon la **localisation des fleurs** (ou la formation de l'appareil reproducteur)

  • dans l'eau (véritable hydrophilie, pollinisation sous l'eau ou cleistogamie) : *Najas, Zannichellia, Zostera,*

  • hors de l'eau : *Potamogeton, Hottonia* **palustris**, *Elodea,* Podostémacées.

6.2. LES HÉLOPHYTES

Contraiement aux hydrophytes, l'essentiel de l'appareil végétatif des hélophytes se développe hors de l'eau. Une partie au moins des organes assimilateurs est aérienne, alors que les systèmes enterrés (organes de persistance), les bourgeons pérennants et la base des tiges sont submergés. Ces plantes des roselières ou du bord des eaux peuvent donc supporter un assèchement quasi complet.
Acorus calamus, Calla palustris (Fgure 25), *Phragmites australis, Typha latifolia, Scirpus lacustris, Carex, Iris pseudacorus, Cyperus papyrus.*

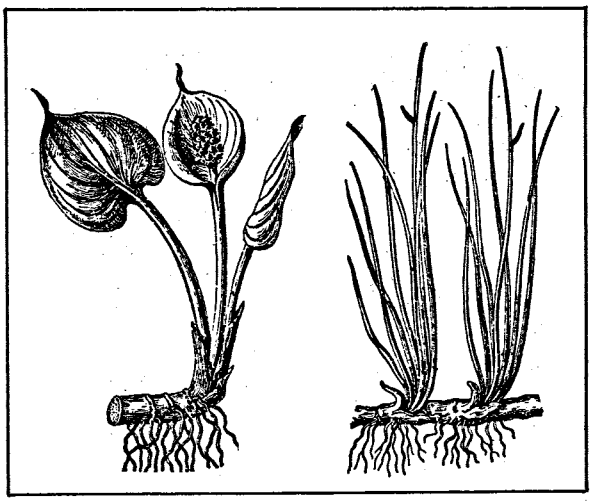


Figure 25. Hélophytes à rhizome : *Calla palustris* et *Acorus calamus*

6.3. LES AMPHIBIES

Ces plantes des biotopes à plan d'eau fluctuant (grève d'oscillation des mares, lacs et étangs) ont un appareil végétatif tantôt immergé, tantôt partiellement ou complètement exondé. Au cours de l'année, un fort abaissement de la nappe d'eau leur est nécessaire ou favorable.
Lobelia dortmanna, Littorella uniflora, Callitriche, Eleocharis acicularis, Juncus bulbosus.

6.4. LES PÉLOPHYTES

Les végétaux de cette catégorie sont les colonisateurs des vases exondées lors du retrait des eaux. Ils ne connaissent qu'une seule période de développement, lors de l'assèchement des berges et des grèves vaseuses. Ils disparaissent lors de la submersion, à la remontée du plan d'eau. Ce sont assez souvent des nitrophytes.
Ranunculus sceleratus, *Gnaphalium uliginosum*, *Bidens cernua*, *Eclipta alba*.

7. LES ÉPIPHYTES

Le mode de vie épiphytique implique normalement une totale indépendance des végétaux par rapport au sol; ce sont par conséquent des plantes qui vivent sur d'autres plantes (phorophytes) ou sur des structures aériennes diverses, sans en retirer de nourriture, et qui les utilisent donc uniquement à titre de support.
On distingue cependant :

- des **épiphytes authentiques**, indépendants du sol durant toute leur vie,

- des **hémi-épiphytes** : végétaux qui se développent de manière épiphytique au début et qui émettent par la suite des racines atteignant le sol (aracées) ou formant un véritable lacis autour du phorophyte (épiphytes étrangleurs, araliacées, *Ficus*),

- des **épiphytes accidentels** : plantes normalement terrestres, mais qui adoptent le mode de vie épiphytique grâce à des conditions propices (humus contenu dans des anfractuosités).

N.B. Les **épiphylles** sont des végétaux s'établissant sur des feuilles; il s'agit souvent de cryptogames (champignons, lichens, bryophytes) que l'on rencontre sur des espèces à feuillage persistant.

Le substrat doit pouvoir assurer un ancrage suffisant aux épiphytes et ceux-ci doivent obtenir aisément les éléments nécessairs à leur nutrition au départ de l'environnement (air, eau) ou via le substrat auquel ils s'accrochent. A ce propos, la satisfaction du besoin en eau est primordiale (pluviosité, inondation du micromilieu, vapeur d'eau atmosphérique et pouvoir évaporant de l'air, capacité de rétention en eau du socle porteur). D'autres problèmes encore concernent l'accessibilité de l'habitat, les modalités de dissémination des diaspores et leur fixation.

Parmi les épiphytes, diverses formes biologiques fondamentales sont reconnues (phanérophytes, chaméphytes) et il convient de les y rattacher. Si l'on tient compte du critère utilisé pour désigner ces formes biologiques (l'éloignement ou le rapprochement des bourgeons pérennants par rapport au substrat), cette notion de substrat doit être précisée en l'occurence. Qu'il s'agisse de l'écorce des arbres, des anfractuosités du rhytidome, des fourches de la ramure, des rigoles d'écoulement d'eau (rain-tracks) ou de niches contenant des matériaux organiques, ce sont en réalité des «**sols suspendus**» ou des **trappes à déchets** qui assurent aux bourgeons pérennants un abri comparable à celui du sol, durant la phase de repos maximal (= hiver écologique).

N.B. Du point de vue des formes biologiques, il n'existe aucun inconvénient majeur à rapporter à cette catégorie de plantes des hémiparasites ou même des parasites et des saprophytes arboricoles vivant dans des «sols suspendus».
De même, d'authentiques épiphytes peuvent être reconnus sur des supports artificiels de béton ou de métal et même sur des fils aériens (*Tillandsia usneoides* - broméliacées).

Les adaptations des végétaux au mode de vie épiphytique sont nombreuses et variées; elles comportent des particularités remarquables. Cette spécialisation très

poussée mérite d'être traitée séparément, hors du contexte global des adaptations; elle fera donc l'objet de l'analyse suivante.

7.1. LES ADAPTATIONS DES ÉPIPHYTES RELATIVES AU SUBSTRAT

L'énoncé des particularités relatives au substrat portera sur l'**ancrage des épiphytes**, sur les **propriétés chimiques des écorces** et sur la **diversité des sites favorables.**

7.1.1. L'ANCRAGE DES ÉPIPHYTES

L'efficacité de l'ancrage des épiphytes au phorophyte dépend directement de sa nature physique et permet de faire la distinction entre :

- les **épiphytes corticoles**, directement et uniquement fixés sur les écorces, sont des **épiphytes xérophiles** favorisés par l'irrégularité de surface du rhytidome (écorce rude, crevassée, fendillée, épaisse). Inversement, les écorces lisses et les péridermes qui s'exfolient sont peu propices à la colonisation par les épiphytes;
- les **épiphytes humicoles** sont des plantes plus exigeantes (**épiphytes mésophiles**) pour qui s'impose la nécessité d'un «sol» formé par des débris organiques retenus en un endroit quelconque du phorophyte.

7.1.2. LES PROPRIÉTÉS CHIMIQUES DES ÉCORCES

En s'écoulant le long des troncs, l'eau de pluie entraîne des substances dissoutes ou divers matériaux d'altération des tissus inertes (pH, conductivité électrolytique, contenu en sels et en substances solubles). De même, les caractéristiques physiques du rhytidome (crevasses, système alvéolaire, granulométrie des creux et perforations) sont favorables à la rétention des substances transportées par l'air (poussières).
Enfin, la composition chimique de l'écorce elle-même (tanins, composés organiques) joue un rôle important quant à l'installation et la prospérité des épiphytes.

7.1.3. LA DIVERSITÉ DES SITES FAVORABLES

Une multitude de possibilités d'implantation entre ici en ligne de compte; par leurs caractéristiques, elles déterminent les types d'épiphytes qu'on y rencontre.

On peut y répertorier :

- les couloirs préférentiels d'écoulement d'eau (rain-tracks),
- les blessures, chicots, coups de foudre ... provoquant l'écoulement de la sève (sap-tracks),
- les fourches du tronc et l'empattement des grosses branches permettant l'accumulation de débris,
- les grosses branches horizontales offrant généralement une possibilité de colonisation par les mousses et les lichens; il se forme éventuellement dans ce cas une sorte de draperie (= «sol suspendu») de nature tourbeuse, permettant une exploitation par les associations mycorhiziennes (orchidées).

7.2. LES ADAPTATIONS DES ÉPIPHYTES À L'EAU

La diversité des besoins hydriques et la disponibilité de l'eau sont des éléments primordiaux déterminant les grandes catégories d'épiphytes où l'on peut mettre en évidence des types **hygrophiles**, **mésophiles** et **xérophiles**.

7.2.1. LES ÉPIPHYTES HYDROPHILES

Ces végétaux sont localisés dans les sites les moins exposés aux fluctuations de l'humidité de l'air : dans les niches particulières ou aux niveaux les plus humides de l'habitat.
Mais parallèlement, ces sites sont aussi les moins éclairés. Il s'agira donc de plantes de taille médiocre, à feuilles minces (voire pellucides), à cuticule peu développée et, parfois, dépourvues de stomates (bryophytes, hyménophyllacées).

7.2.2. LES ÉPIPHYTES MÉSOPHILES

Cette catégotie d'épiphytes exploite des sites mieux éclairés de l'habitat. Ils se situent là où l'humidité atmosphérique est beaucoup moins stable et dépendent du substrat en ce qui concerne l'alimentation en eau. Ce sont en même temps des humicoles ou des collecteurs d'humus (fougères) qui créent eux-mêmes leur propre substrat de matières organiques.

- Les **fougères nidiformes** (*Asplenium nidus*, *Polypodium punctatum*) possèdent un rhizome court qui développe un grand nombre de feuilles en rosette, disposées en corbeille.
- Les **fougères de type *Platycerium*** (Figure 26) s'implantent sur les parois latérales du phorophyte et leur rhizome produit 2 sortes de frondes :

- des frondes stériles et aplaties qui embrassent la tige et deviennent marcescentes, coriaces, épaissies et spongieuses,
- des frondes fertiles, à la base des feuilles stériles, qui s'étalent horizontalement.

7.2.3. LES ÉPIPHYTES XÉROPHILES

Chez ces épiphytes, l'alimentation en eau dépend du ruissellement ou de la capture des eaux météoriques. Il s'agit de végétaux occupant les niches les plus éclairées (les plus ensoleillées), qui sont dès lors soumis à des variations thermiques importantes et qui subissent le plus directement les influences évaporantes de l'ambiance atmosphérique.

– L'existence de périodes critiques sévères et fréquentes en fait des végétaux **xérophytiques** ou provoque l'apparition de **xéromorphoses**. Ces organismes possèdent en effet des adaptations permettant la collecte de l'eau ou sa mise en réserve : succulence, formation d'organes à parenchyme aquifère (bulbes, pseudobulbes : *Epidendrum* - Figure 26, tubercules, bassins réservoirs : broméliacées).

– Dans d'autres cas, la limitation nécessaire des pertes d'eau est réalisée par une stricte **aphyllie** (*Rhipsalis* - Figure 26), par le développement d'importan-

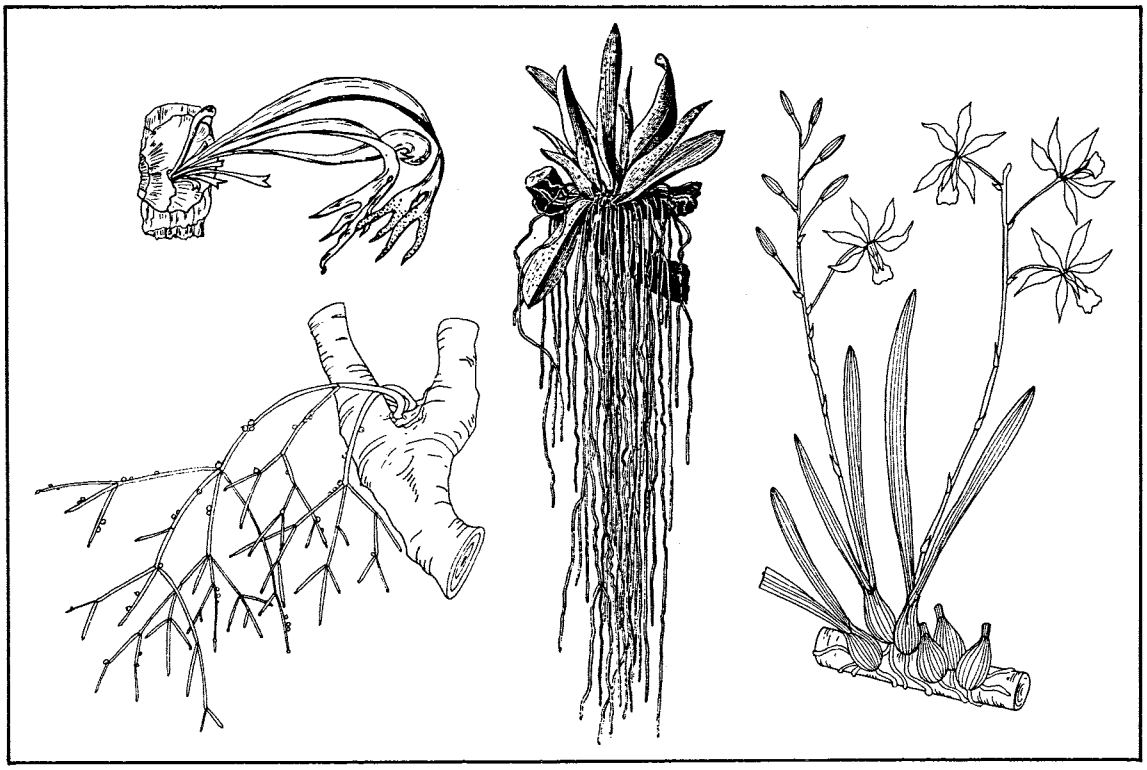


Figure 26. Quelques exemples d'épiphytes (de gauche à droite) :
Platycerium angolense (polypodiacée) : fougère épiphytique mésophile à 2 types de frondes
Rhipsalis (cactacée) : épiphyte xérophile aphylle
Oncidium (orchidée) : épiphyte xérophile à racines à velamen
Epidendrum pauciflorum (orchidée) : épiphyte xérophile à pseudobulbes

tes différenciations épidermiques et cuticulaires ou par le phénomène de subérisation.

- C'est également dans ce groupe que se rencontrent les plantes pourvues de **racines à velamen** (*Oncidium* - Figure 26) : ce sont des racines adventives qui pendent dans l'air et qui, par d'abondantes divisions du dermatogène, forment un tissu inerte et translucide à cellules dont les parois tangentielles sont abondamment perforées (= tissu spongieux, cf. les cellules hyalines des sphaignes). Ces structures n'effectuent pas une captation directe de la vapeur d'eau de l'air, mais se révèlent être d'efficaces collecteurs de l'eau météorique (brouillard, rosée, pluie).

7.3. LES ADAPTATIONS DES ÉPIPHYTES RELATIVES À LA DISSÉMINATION ET À L'ACCESSION DU SUBSTRAT

Il est évident que ces questions initiales et essentielles se posent au départ de toute forme d'installation des épiphytes. Le transport des diaspores s'effectue habituellement par le vent (**anémochores**) ou par l'intermédiaire des animaux (**zoochores**).

7.3.1. LES ÉPIPHYTES ANÉMOCHORES

Selon les caractéristiques morphologiques des diaspores (spores, graines, fruits), on distinguera :

- les **anémochores légers** dont les diaspores de taille minuscule sont emportées par le vent et facilement retenues dans les écorces, les touffes de mousses ... (orchidées, fougères);
- les **anémochores planeurs** possédant des diaspores ailées ou à aigrettes, dont la chute est suffisamment ralentie que pour pouvoir être retenues par les branches ou la ramure des phorophytes (*Tillandsia*, broméliacées).

7.3.2. LES ÉPIPHYTES ZOOCHORES (endozoochores)

Les semences, habituellement contenues dans ce cas à l'intérieur d'une enveloppe charnue, sont des diaspores succulentes qui seront ingérées par les animaux arboricoles (oiseaux, singes, damans...). Les graines proprement dites, qui sont résistantes au passage par le tractus digestif, seront éliminées avec les excréments où elles restent enrobées (baies de *Begonia*, *Medinilla* : mélastomatacées, *Rhipsalis* :cactacée - Figure 26).

7.4. LA RÉPARTITION DES ÉPIPHYTES SUR LE PHOROPHYTE

Selon leurs caractéristiques écologiques, particulièrement les besoins en lumière, et les adaptations qu'ils développent, les épiphytes colonisent des niches bien spécifiques sur les phorophytes.

7.4.1. LES ÉPIPHYTES HYGRO-SCIAPHILES

Localisés à la base des troncs, sur les contreforts ou les racines-échasses, ces épiphytes occupent préférentiellement une strate d'air confiné où les variations d'humidité atmospérique sont les plus tamponnées et où la fraction lumineuse est fortement atténuée.
L'exposition aux vents dominants (secs ou pluvieux) et l'existence de rigoles corticales (rain-tracks, sap-tracks), de même que l'inclinaison des troncs, conditionnent la hauteur atteinte par ces épiphytes.

N.B. Il existe aussi des espèces qui sont inféodées à la face inférieure des branches.

7.4.2. LES ÉPIPHYTES MÉSOPHILES

Ces végétaux ont une amplitude écologique relativement large, notamment en ce qui concerne les besoins photiques. Ils sont habituellement caractéristiques du haut des futs et des basses branches. Les plus typiques sont des **humicoles** qui colonisent les «sols suspendus».

7.4.3. LES ÉPIPHYTES XÉRO-HÉLIOPHILES

Très spécialisés et recherchant les parties ensoleillées ou sèches, ces épiphytes se rencontrent au niveau de la ramure du phorophyte, dans la partie sommitale des frondaisons.

8. LES SPECTRES BIOLOGIQUES

L'examen du peuplement végétal (cortège floristique) d'un territoire déterminé ou d'un groupement quelconque permet de mettre en évidence la répartition centésimale des formes biologiques présentes. Par exemple, l'inventaire des plantes vasculaires d'un massif forestier indique la présence de 100 espèces différentes comprenant 20 phanérophytes, 25 chaméphytes, 30 hémicryptophytes, 20 géophytes et 5 thérophytes. Le spectre biologique de ce territoire sera dès lors :

Ph : 20 %, Ch : 25 %,
H : 30 %, G : 20 %, Th : 5 %.

Cet éventail exprime un **spectre brut** où toutes les espèces interviennent, même si elles ne sont représentées que par un seul individu, dont la présence serait tout à fait fortuite. Il exprime bien la notion de **diversité floristique**, mais ne correspond guère à l'intervention réelle des formes biologiques dans la **physionomie** de la végétation.
Lorsqu'il importe de considérer cet aspect, il convient donc de corriger ou de pondérer ces valeurs en tenant compte de la dominance (recouvrement) ou de la quantité significative de chaque représentant : on obtient ainsi un **spectre pondéré** (ou spectre réel).

En partant de l'exemple précédent, si les phanérophytes occupent 48 % du terrain, les chaméphytes 16 %, les hémicryptophytes 80 %, les géophytes 8 % et les thérophytes 8 %, on arrive à un recouvrement total de 160 % qui s'explique sans difficulté par l'existence d'une stratification dans le couvert végétal. On pourrait d'ailleurs obtenir bien plus encore si la forêt est dense et fermée, s'il s'agit d'un taillis sous futaie ou si le massif n'est pas clairiéré. Dans cet exemple, le spectre centésimal des formes biologiques, établi selon leur degré de dominance (la surface elle-même étant ramenée à 100 %) s'établit comme suit :

Ph : 30 %, Ch : 10 %,
H : 50 %, G : 5 %, Th : 5 %.

Il est enfin bien souvent nécessaire d'exprimer la couverture végétale et sa composition par niveaux (par strates).

Si l'on tient compte de 4 strates dans l'exemple précédent (arbres, arbustes, herbes érigées, herbes basses ou humifuses), on pourrait y repérer une répartition des formes biologiques correspondant à :

- strate des arbres
  couverture de 20 % = Ph : 20 % -- 20 %
- strate des arbustes
  couverture de 28 % = Ph : 28 % ----- 28 %
- strate des hautes herbes
  à 8 % de chaméphytes et
  à 50 % d'hémicryptophytes -------- 58 %
- strate humifuse
  à 8 % de chaméphytes,
  30 % d'hémicryptophytes,
  8 % de géophytes et
  8 % de thérophytes ---------- 54 %

  Total ------ 160 %

Un tel spectre pondéré, établi par strates, fournit immédiatement une image très précise de la densité végétale et de sa structure à chaque niveau (y compris le couvert au niveau du sol : sol nu = 46 % de

la surface). Au niveau des écosystèmes homogènes, cette information revêt une signification réelle, à la fois physionomique et écologique.

8.1. LA PORTÉE FLORISTIQUE ET CHOROLOGIQUE DES SPECTRES BIOLOGIQUES

8.1.1. LES SPECTRES ET LES CLIMATS

La comparaison des spectres floristiques (spectres bruts) de différentes régions biogéographiques (Tableau 1) permet un regroupement des données et autorise ainsi un classement en diverses catégories, sur base de la prédominance du type biologique prépondérant.

- Dans le cadre I, où dominent les phanérophytes, toutes les régions citées jouissent d'un climat chaud et humide, particulièrement favorable au bon développement des plantes (caractère phytophile).

- Dans le cadre II, à dominance caractérisée de chaméphytes, les liaisons climatiques peuvent paraître hétérogènes, mais il est possible d'y clarifier cet ensemble en y reconnaissant 3 rubriques distinctes :

  - IIa : les climats froids, arctiques ou subarctiques,
  - IIb : les climats de haute montagne,
  - IIc : les climats intertropicaux de savanes à longue saison sèche.

Sous les climats froids et ceux de haute montagne (IIa et IIb), l'hiver long et rude se passe habituellement sous une couverture neigeuse importante qui favorise la présence des chaméphytes et réduit fortement le rôle des phanérophytes (souvent mêmes absents). Mais une dominance semblable de chaméphytes existe aussi dans les régions intertropicales à longue saison sèche (IIc) (= climats de savanes) où la saison défavorable à la végétation correspond bien à la définition antérieure de l'«hiver écologique». Il apparaît cependant une nuance importante ici : les phanérophytes, notablement présents à côté des chaméphytes, expliquent le caractère intermédiaire du spectre qui se trouve être ainsi mieux en conformité avec les conditions écoclimatiques des territoires concernés.

- Dans le cadre III, les hémicryptophytes jouent le premier rôle et caractérisent des contrées qui sont toutes soumises à un climat tempéré de type continental ou océanique.

- Dans le cadre IV, où se rencontrent en abondance les thérophytes, les climats des régions citées correspondent à des caractéristiques désertiques et steppiques (IVa) ou à des caractéristiques méditerranéennes (IVb). Il s'agit en effet de zones à climat chaud comportant une saison favorable occasionnelle ou de zones à alternance serrée de saisons propices et défavorables.

Tableau 1. Spectres biologiques de quelques régions biogéographiques						
Territoires	Formes biologiques					Cadre
	PH	Ch	H	G	Th	
Queensland (Australie «humide»)	**96**	2	-	-	-	**I**
Tshuapa (centre du Congo)	**71**	5	4	13	6	
Yangambi (est de la cuvette du Congo)	**70**	12	13	8	9	
Iles Seychelles	**61**	12	9	4	14	
Kaniama (sud Congo-lomami)	**43**	12	9	23	14	
Natal (sud-est Afrique)	**33**	19	18	24	7	
Groënland	0-1	**36-75**	25-57	0-7	-	**II**
Ile de la Désolation (Amérique australe)	14	**32**	48	2	4	a
Alaska	-	**23**	61	15	1	
Spitzberg	1	**22**	60	15	2	
Sierra Nevada (3 000 m)	-	**50**	50	-	-	b
Alpes (2 800 m et plus)	-	**25-35**	61-67	2-4	4-4	
Montagnes d'Ecosse (au-dessus de 1 000 m)	-	**27**	64	9	-	
Dwarka (Inde)	18	**50**	7	4	21	c
Kagera (Rwanda)	27	**38**	19	3	14	
Plaine de la Semliki (Congo)	30	**36**	13	9	12	
Bugesera (Rwanda)	29	**30**	16	10	16	
Georgie (USA)	23	4	**55**	10	8	**III**
Région parisienne	8	7	**52**	25	9	
Tennessee (USA)	21	2	**52**	15	12	
Danemark	7	3	**50**	22	18	
Belgique	6	6	**45**	18	25	
District «hesbayen» de la Belgique	6	6	**44**	18	27	
Sahara central	9	13	15	7	**56**	**IV**
Libye	9	13	19	11	**51**	a
Arizona	18	11	24	-	**47**	
Région caspienne	11	7	27	14	**41**	
Iles Canaries	19	19	10	4	**47**	b
Sud de la France	7	13	29	8	**43**	
Californie	26	7	18	7	**42**	
Argentario (Italie)	12	6	29	11	**42**	
Crète	9	13	27	10	**38**	

8.1.2. LA VARIATION DES SPECTRES AVEC L'ALTITUDE

L'exemple classique des Alpes (Tableau 2) met en évidence les conclusions suivantes.

Dans l'étage forestier (800-1000 m), la prédominance des hémicryptophytes est manifeste, mais celle-ci s'accroît encore jusque dans l'étage alpin (2200-2500 m) à partir duquel elle s'efface progressivement au profit des chaméphytes qui deviennent franchement dominants dans l'étage nival (3000 m).

Tableau 2. Spectre biologique des Alpes en fonction de l'altitude					
	Ph	Ch	H	G	Th
850 m	10	5	55	9	21
1200-1500 m	10	7	60	10	14
1900-2250 m	4	13	68	9	6
2500-2800 m	-	25	67	4	4
3000-3150 m	-	53	45	-	2
3300-3600 m	-	58	42	-	-
plus de 3600 m	-	67	33	-	-

La représentation des phanérophytes diminue fortement avec l'altitude et devient nulle dès que l'on franchit la limite des arbres et que l'on gagne l'étage alpin proprement dit.

Les thérophytes encore bien représentés dans l'étage forestier décroissent régulièrement avec l'altitude, s'effacent dans le subalpin et disparaissent dans l'étage nival.

En conclusion, l'étagement des types biologiques en montagne répond bien aux modifications progressives du phytoclimat; il permet de caractériser chaque étage par un spectre biologique inéquivoque.

8.2. OBJECTIONS ET COMMENTAIRES

La portée chorologique des spectres biologiques et leur corrélation avec les phytoclimats se heurtent néanmoins à certaines difficultés. Il s'agit essentiellement des **confusions entre flore et végétation**, car les spectres évoqués ci-dessus n'expriment en fait que la diversité floristique des types biologiques à l'intérieur d'une végétation donnée.

De même, certaines discordances peuvent apparaître : des territoires isoclimatiques n'ont pas nécessairement le même spectre de formes biologiques ou, inversement, des spectres identiques de formes biologiques peuvent se rencontrer dans des contrées à climat différent.

Ces difficultés peuvent notamment s'expliquer par le fait que la richesse floristique des régions résulte la plupart du temps de causes historico-génétiques mises en évidence par la phytogéographie. Dans les zones pauvres, là où peu d'espèces sont appelées à occuper le terrain, la concurrence se fait essentiellement entre individus. Au contraire, dans les zones riches, ce sont surtout les espèces qui vont se concurrencer.
Les spectres de formes biologiques n'expriment en réalité que la diversité floristique, sans constituer pour autant un fait écologique. Pour ce faire, ils devraient être établis par unités réelles de végétation (associations, groupements) croissant dans des conditions définies de milieu.

Mais en définitive, puisqu'il ne s'agit pas ici de comparer des types de végétation, la confusion précitée entre flore et végétation n'a pas de consistance. Celle-ci n'existe que dans la conception des auteurs et du lecteur non averti.

Les spectres floristiques des divers territoires incluent bien tout le cortège floristique de ces territoires, quel que soit le mode de répartition des unités de végétation, et c'est effectivement la diversité des types biologiques au sein d'une communauté florale que l'on recherche, en réponse aux conditions climatiques présentes.

LES ORGANES MODIFIÉS

Il existe chez les végétaux des organes modifiés aussi nombreux que variés dont l'importance, à côté des organes fondamentaux habituels (tiges, racines, feuilles), ne peut être négligée. Ils interviennent en effet à titre majeur dans la réalisation des formes biologiques précédemment évoquées et concourrent de manière efficace à l'exécution particulière de certaines fonctions. On les rencontre pratiquement dans presque tous les types de plantes. Ces organes modifiés montrent en général quelques caractères qui sont propres aux organes fondamentaux et **remplacent toujours** ces derniers, soit l'un de ceux-ci ou seulement une de ses parties, soit un ensemble d'organes fondamentaux. Ils se forment souvent assez tardivement dans le développement (l'organogenèse) de la plante ou ne sont présents que chez certaines plantes.

La reconnaissance et le classemement des organes modifiés utilisent un ensemble de critères morphologiques et descriptifs : l'**organographie**, l'**anatomie**, la **position** et l'**origine**. Ceux-ci permettent enfin de préciser les concepts essentiels d'**homologie** et d'**analogie** qui sont incontournables dans la définition appropriée des organes modifiés.

- L'**homologie** concerne des organes qui ont une signification morphologique identique, c'est-à-dire une origine semblable, tout en ayant des formes et des structures différentes.
  Exemple : l'épine raméale du prunellier (fonction de protection) et la vrille raméale de la vigne (fonction de fixation) sont des organes homologues (Figure 27).

- L'**analogie** rassemble des organes à morphologie apparemment identique et assurant une même fonction, mais dépourvus d'équivalence dans l'origine et le dévelopement.
  Exemple : bien qu'ayant éventuellement des origines différentes, toutes les épines (fonction

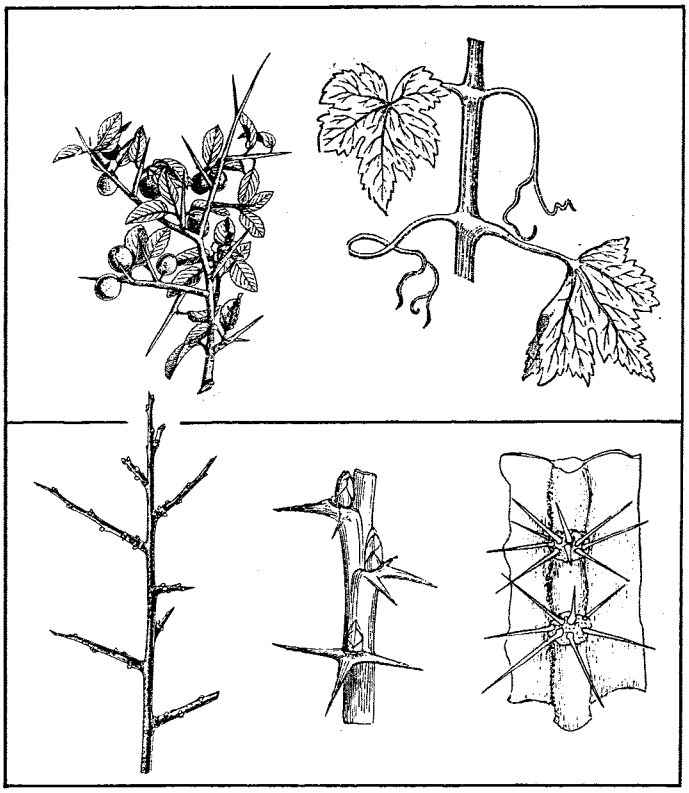


Figure 27. En haut : Organes homologues : l'épine raméale du prunellier et la vrille raméale de la vigne
En bas : Organes analogues : l'épine raméale du prunellier, les épines stipulaires du groseillier épineux et les épines feuilles des cactus

de protection) sont analogues (les épines raméales du prunellier, les épines stipulaires du robinier ou du groseillier épineux, les épines foliaires des cactus et du houx) (Figure 27).
N.B. L'homologie de ces organes analogues sera différente.

Les organes modifiés répertoriés ci-dessous seront cités dans l'ordre des fonctions qu'ils assument.

1. LES ORGANES MODIFIÉS ASSURANT L'ACCUMULATION DE RÉSERVES

Il s'agit d'organes permettant le stockage de substances produites par le métabolisme, qui seront mises en réserve (phase de repos) et utilisées au moment opportun, lors de la reprise d'une activité végétative (croissance et développement).
Il peut s'agir aussi d'une accumulation de substances nécessaires au métabolisme, lorsque celles-ci sont disponibles dans le milieu (eau dans les zones arides) : leur mise en réserve permettra la survie des organismes durant les périodes défavorables.

1.1. LES RACINES TUBÉRISÉES

Les racines tubérisées (carotte, betterave, radis) (Figure 28) sont des racines pivotantes typiques, dont l'hypertrophie permet une abondante accumulation de substances de réserve (sucres, amidon) dans les tissus du cylindre cortical.

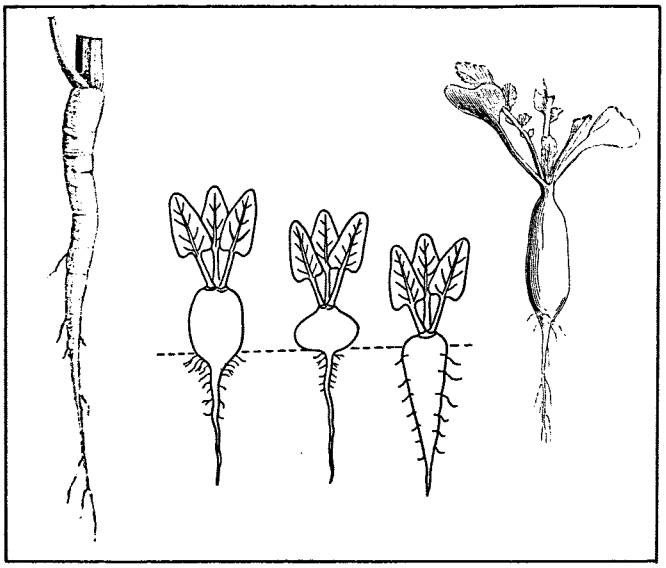


Figure 28. Racines tubérisées (de gauche à droite) : carotte, betterave fourragère, betterave rouge, betterave sucrière, radis

1.2. LES TUBERCULES-RACINES

Les tubercules-racines (pivoine, dahlia, orchis, orchis palmé) (Figure 29) sont des racines particulières du système racinaire qui paraissent lisses en surface et ont perdu leur possibilité de ramification. En raison de leur contenu en substances de réserve (inuline, amidon), elles constituent souvent des organes de persistance et, par là même, des organes de multiplication végétative.

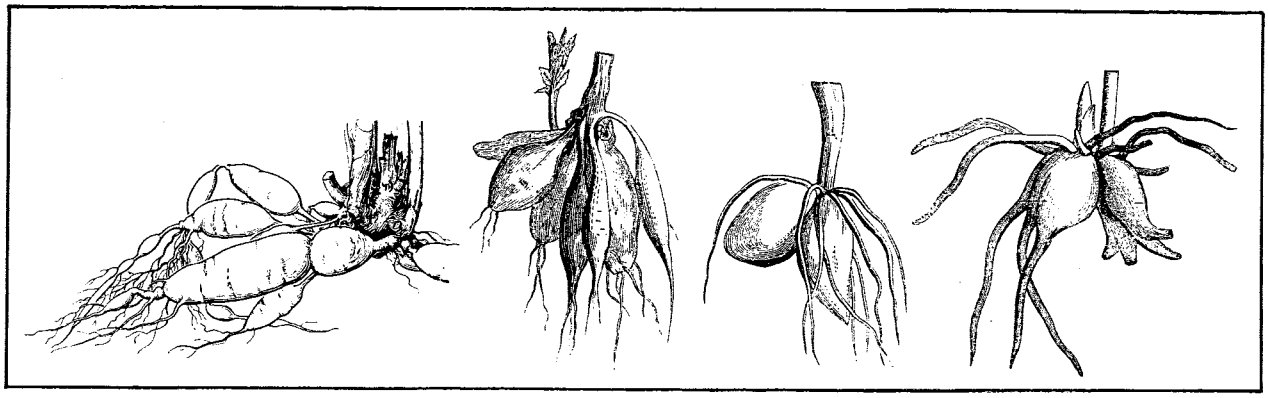


Figure 29. Tubercules-racines (de gauche à droite) : pivoine, dahlia, orchis, orchis palmé

1.3. LES COTYLÉDONS

Les cotylédons sont les premières feuilles hypertrophiées et souvent morphologiquement transformées de l'embryon (plantule) contenu dans les graines exalbuminées (gland du chêne, haricot). Les premiers stades de la germination utilisent les réserves (amidon) qu'ils renferment pour assurer le début du développement de la plantule.

1.4. LES RHIZOMES

Les rhizomes (iris, sceau de Salomon, cardamine, laîche des sables) (Figure 30) sont des tiges souterraines, généralement épaissies et pourvues de réserves qui assurent la persistance et la croissance de végétaux géophytiques; ils portent des feuilles coriaces et réduites, transformées en écailles, et donnent habituellement naissance à des racines adventives responsables de la fixation et de l'absorption. Par ces caractéristiques, les rhizomes sont également des organes permettant la multiplication végétative.

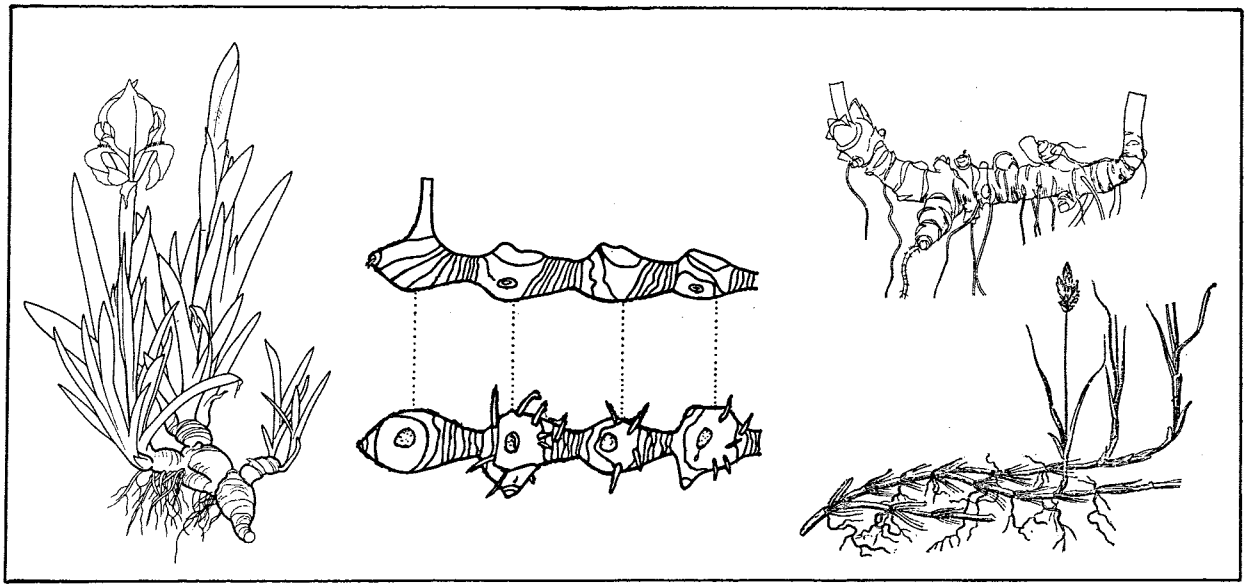


Figure 30. Rhizomes (de gauche à droite) : iris, sceau de Salomon (profil et face), cardamine, laîche des sables

1.5. LES TUBERCULES-TIGES

Les tubercules-tiges (cyclamen, corydale, topinambour, pomme de terre) (Figure 31) sont des portions arrondies de tiges en position normale (cyclamen) ou à l'extrémité de rhizomes produits par la plante-mère (pomme de terre) qui contiennent de grandes quantités de réserves nutritives (amidon).

Généralement lisses en surface, les tubercules présentent des cicatrices d'écailles (feuilles) et de bourgeons (= yeux de la pomme de terre). En épuisant les réserves du tubercule, les bourgeons assurent par leur développement la reprise de la croissance végétative.

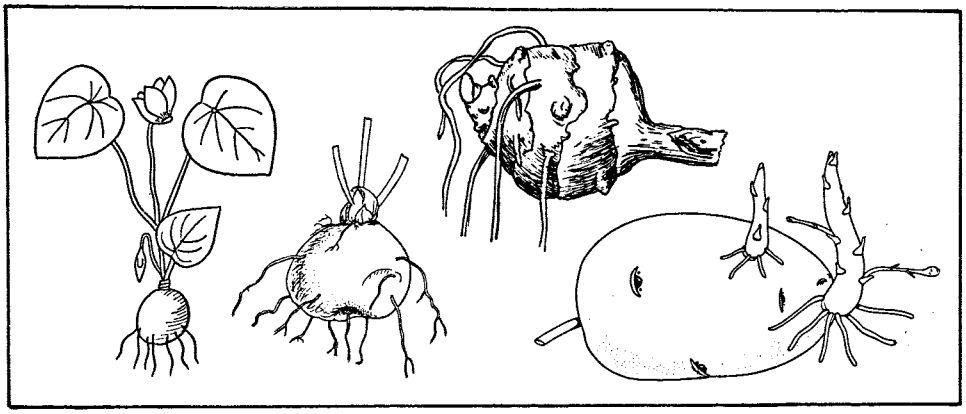


Figure 31. Tubercules-tiges (de gauche à droite) : cyclamen, corydale, topinambour, pomme de terre

1.6. LES BULBES

Les bulbes sont des bourgeons hypertrophiés, aux entrenoeuds très courts, caractérisant par leur position souterraine un grand nombre de géophytes. Selon la localisation des réserves qu'ils contiennent (huiles, amidon), on distingue différents types de bulbes, mais tous constituent les organes de persistance assurant la reprise de végétation, après une phase de repos, et, dans la plupart des cas, des organes de multiplication végétative (caïeux). Ils développent en effet un système de racines adventives et des bourgeons axillaires.

- Les **bulbes feuillés ou tuniqués** (ail, oignon, tulipe, jacinthe) (Figure 32) possèdent un axe feuillé et florifère étroitement entouré d'écailles charnues (ou tuniques) qui sont en fait des feuilles hypertrophiées contenant d'abondantes réserves.

- Les **bulbes écailleux** (lis) (Figure 32) sont constitués d'une structure assez semblable d'écailles protectrices et charnues, mais dont l'imbrication quelque peu différente, est moins continue et parfaite que dans le cas précédent.

- Les **bulbes pleins** (ou bulbes solides) (crocus, glaïeul) (Figure 32) sont des bourgeons où l'hypertrophie et la mise en réserve de substances se fait au niveau de l'axe; les feuilles périphériques protectrices ont perdu leur caractère charnu et sont ici réduites à des écailles sèches et filamenteuses.

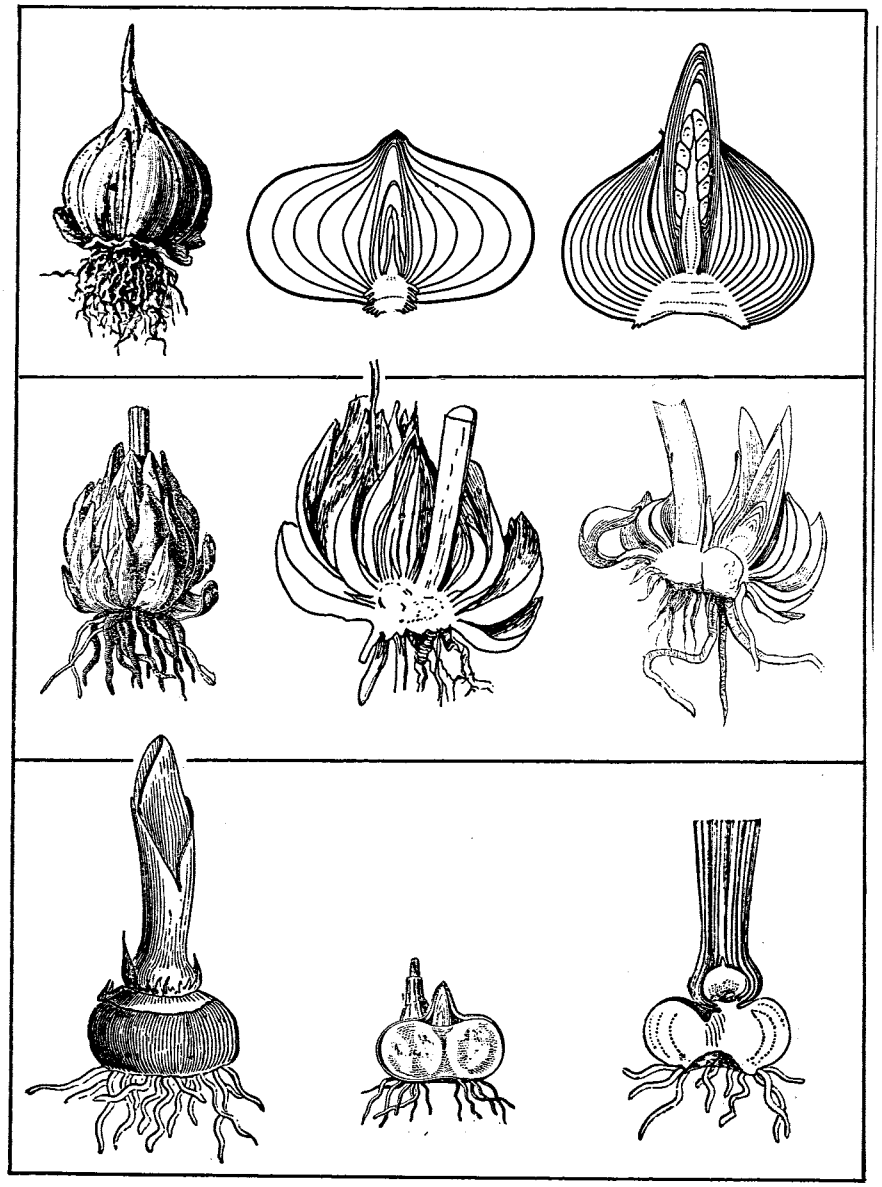


Figure 32. Bulbes
En haut : bulbes tuniqués (ail, oignon, jacinthe)
Au centre : bulbes écailleux (lis)
En bas : bulbes pleins (crocus)

1.7. LES BOURGEONS HYPERTROPHIÉS

Les bourgeons hypertrophiés (choux cultivés) sont en réalité de simples et énormes bourgeons contenant des substances de réserve dans des feuilles épaisses et imbriquées ou dans les grosses côtes (nervures) de celles-ci.

1.8. LES TIGES CHARNUES

Les tiges charnues, sphériques, cylindriques ou à port renflé (cactacées, euphorbes cactiformes) accumulent de grosses quantités d'eau dans des tissus particuliers (parenchymes aquifères), pouvant ainsi supporter de longues et sévères périodes d'aridité. Chez ces plantes succulentes ou crassulescentes, une réduction

maximale de l'appareil foliaire (épines des cactacées, plantes malacophylles) contribue fortement à lutter contre les excès de transpiration. D'étonnants phénomènes de convergence morphologique, en relation avec la succulence, se manifestent chez de nombreux végétaux appartenant à des familles différents (Figure 33).
Des structures similaires pour la mise en réserve de quantités d'eau disponible peuvent être signalées également chez les arbres-bouteilles (baobabs), les plantes à xylopode et toutes les succulentes des zones arides.
Il en est de même pour les plantes halophiles (milieux salins) (salicornes, *Arthrocnemum*) (Figure 34) ou pour les plantes des milieux secs et rocailleux (*Sedum*, *Sempervivum*) (Figure 34) qui font des réserves d'eau dans diverses parties de l'appareil végétatif.

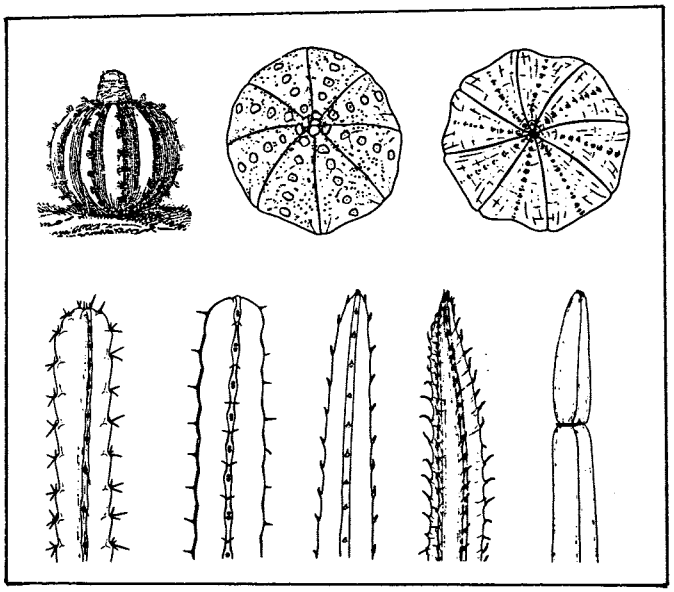


Figure 33. Tiges charnues
En haut (de gauche à droite) :
Echinocereus (cactacée),
Astrophylum asterias, *Euphorbia obesa* (euphorbiacées)
en bas (de gauche à droite) : convergence morphologique des tiges
de *Cereus* sp. (cactacée),
d'*Euphorbia heterochroma* (euphorbiacée)
de *Stapelia grandiflora* (asclépiadacée)
de *Senecio stapeliiformis* (astéracée)
de *Cissus quadrangularis* (vitacée)

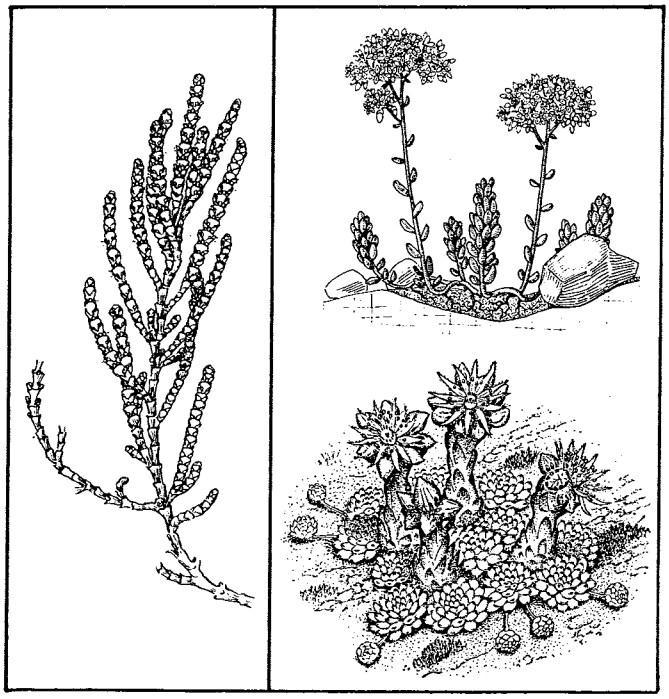


Figure 34. Succulence des tiges et des feuilles (à gauche) chez une plante halophile (*Arthrocnemum glaucum*, chenopodiacée) (à droite) chez des plantes rupicoles (*Sedum album* et *Sempervivum mon tanum*, crassulacées)

2. LES ORGANES MODIFIÉS ASSURANT L'ABSORPTION ET L'ASSIMILATION

Ces deux fonctions fondamentales des végétaux sont normalement assurées respectivement par le système racinaire qui absorbe l'eau et les matières en solution dans le substrat ou par les organes chlorophylliens aériens (feuilles) responsables de l'activité photosynthétique. Dans de nombreux cas, des modifications profondes ou partielles de ces organes (ou même d'autres organes) interviennent dans la réalisation des fonctions d'absorption et d'assimilation ou sont susceptibles d'y apporter des compléments.

2.1. LES RACINES-SUÇOIRS

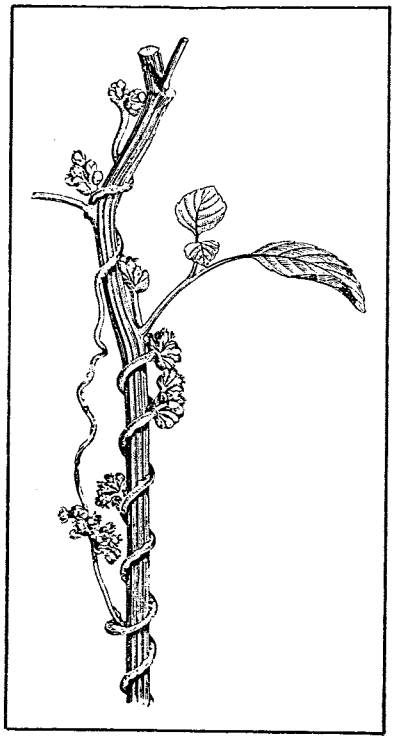


Figure 35. Cuscute : plante parasite non chlorophyllienne à racines-suçoirs

Les racines-suçoirs présentes chez les plantes parasites (orobanche, cuscute - Figure 35) ou chez les hémiparasites (gui) pénètrent profondément les tissus de leur hôte jusqu'au système vasculaire conducteur de sève. Elles y prélèvent directement des matières organiques par absorption.

Ces plantes habituellement très spécialisées sont inféodées à des hôtes bien spécifiques : les premières (parasites strictes) sont dépourvues de chlorophylle et n'effectuent pas de photosynthèse, les secondes (hémiparasites) utilisent le double système de l'assimilation chlorophyllienne et du parasitisme.

2.2. LES PNEUMATOPHORES

Les pneumatophores constituent un système racinaire caractéristique des plantes de mangrove : formation végétale marécageuse des régions intertropiclaes, à niveau d'eau soumis à l'action des marées et à substrat vaseux peu stable et asphyxiant. Les plantes à pneumatophores comme les palétuviers (*Avicennia*, *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Jussiaea*) (Figure 36) ou le cyprès chauve (*Taxodium distichum*) et diverses méliacées et fabacées possèdent des racines à croissance horizontale dont les ramifications dressées verticalement vers le haut dépassent le niveau de la vase

et émergent au moment des hautes eaux. L'extrémité de ces racines est munie d'un liège à lenticelles nombreuses assurant l'aération des parties envasées ou submergées dans ce milieu asphyxique.

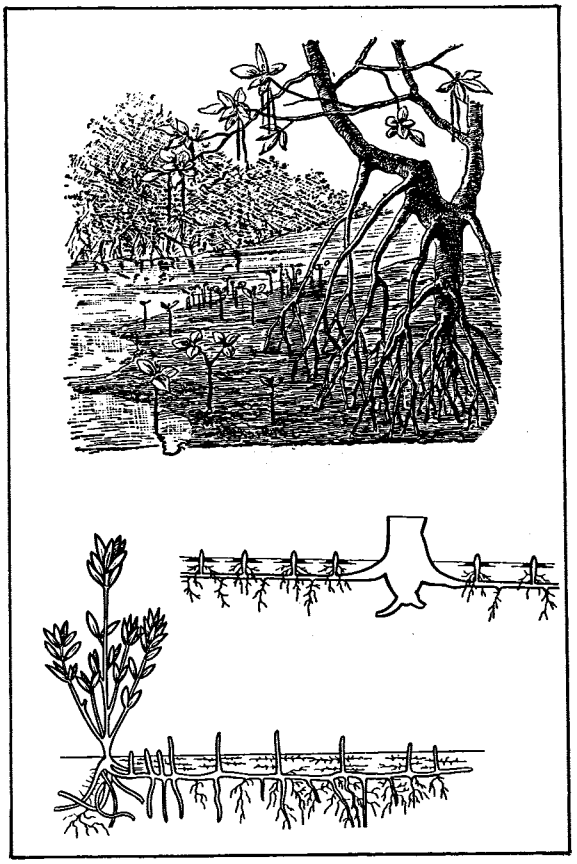


Figure 36. Pneumatophores des plantes de mangrove (palétuviers) (de haut en bas) :
–*Rhizophora mangle* (manglier) (rhizophoracée)
–*Sonneratia alba* (lythracée)
–*Avicennia nitida* (avicenniacée)

2.3. LES RACINES AÉRIENNES ASSIMILATRICES

Les racines aériennes assimilatrices, fréquentes chez les plantes tropicales épiphytes (*Ficus*), sont des structures racinaires aplaties et chlorophylliennes assurant une part complémentaire de l'activité photosynthétique du végétal dans des milieux forestiers denses, pluristratifiés et peu éclairés.

2.4. LES PIÈGES À INSECTES

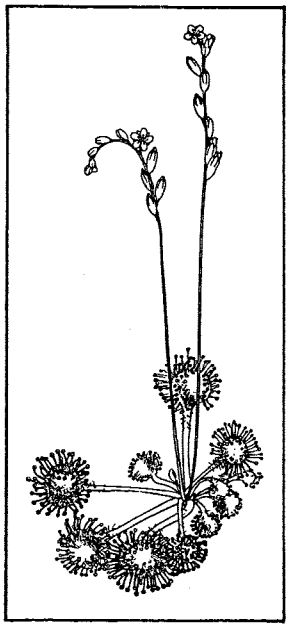


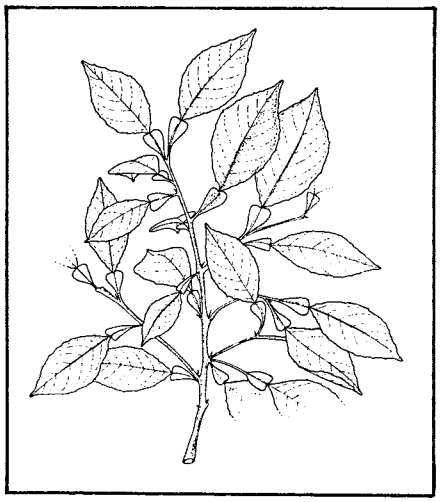
Figure 37. Une plante «insectivore», le rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia*, droséracée)

Les pièges à insectes qui se rencontrent chez les plantes dites «carnivores» ou «insectivores» contribuent à la nutrition organique et azotée des végétaux qui en sont pourvus (sans être absolument nécessaire pour autant). Les insectes et autres organismes qui sont plus ou moins efficacement capturés par ces structures y sont progressivement «digérés» par diverses substances dégradantes et assimilatrices.
Dans ce groupe morphologiquement varié d'organes modifiés, on distingue de simples poils glanduleux portés par des feuilles (*Drosera*) (Figure 37), des feuilles visqueuses (*Pinguicula*), des lobes foliaires dentés et mobiles de part et d'autre d'une nervure centrale (*Dionaea*), des urnes ou des cornets profonds et obturés (ascidies) formés par des feuilles entières (*Sarracenia, Darlingtonia*) ou par des parties de feuilles (*Nepenthes, Utricularia*).

2.5. LES STIPULES MODIFIÉS

Les stipules modifiés en lames foliaires importantes (*Lathyrus aphaca* - Figure 11) jouent un rôle assimilateur indéniable lorsqu'ils remplacent réellement une feuille inexistante ou complètement transformée (dans l'exemple cité ci-dessus, la feuille est transformée en vrille).

2.6. LES PHYLLODES



Les phyllodes (*Acacia, Eucalyptus*) sont des feuilles dépourvues de limbe, mais dont le pétiole modifié et la nervure médiane sont aplatis en lame chlorophyllienne; ils possèdent dès lors un rôle assimilateur évident.
Les feuilles unifoliolées et à pétiole ailé des rutacées (*Citrus*) (Figure 38), ainsi que divers cas de tiges ailées (*Lathyrus, Genistella sagittalis* - Figure 12) assurent la même fonction.

Figure 38. Feuilles avec pétiole ailé de *Citrus aurantium* (orange amère, rutacée)

2.7. LES CLADODES

Les cladodes (*Ruscus, Asparagus*) (Figure 39) sont des rameaux chlorophylliens aplatis qui ne comportent qu'un petit nombre d'entrenoeuds (parfois un seul : *Ruscus*). Tout en ayant une fonction assimilatrice prépondérante, ils portent normalement des fleurs et des fruits.

2.8. LES PHYLLOCLADES

Les phylloclades (*Rhipsalis, Epiphyllum* - cactacées) (Figure 39) sont des structures similaires aux cladodes, mais avec un plus grand nombre d'entrenoeuds.
Le cas particulier des raquettes d'*Opuntia* (figuier de Barbarie - cactacée) se range aussi dans cette catégorie d'organes modifiés et présente en outre des caractéristiques de succulence.

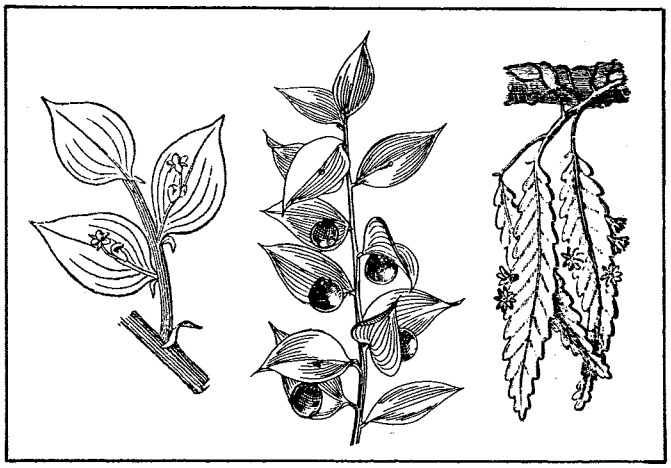


Figure 39. Cladodes et phylloclades (de gauche à droite) :
- cladodes de petit houx (*Ruscus aculeatus*, asparagacée) avec fleurs et fruits
- phylloclades de *Rhipsalis regellii* (cactacée)

3. LES ORGANES MODIFIÉS ASSURANT LA FIXATION ET LE SOUTIEN

Lorsque les organes normaux des végétaux (racines, tiges, troncs, feuilles) ne peuvent suffire à assurer la fonction de soutien et de fixation, des structures modifiées diverses ou des structures dérivées contribuent à stabiliser les organismes sur leur substrat ou à les maintenir aux positions adéquates dans le milieu. Dans un certain nombre de cas, il s'agit d'organes modifiés dont l'homologie est évidente, alors que, dans d'autres cas, il est question d'organes adventifs typiquememnt constitués pour assurer ces fonctions.

3.1. LES RACINES-CRAMPONS

Les **racines-crampons** du lierre (*Hedera helix*, aralicée - Figure 9), les **racines -ventouses** de la vigne vierge (*Parthenocissus tricuspidata*, vitacée - Figure 9) et les **racines-vrilles** des *Philodendron* (aracée - Figure 9) sont toutes des formations adventives aériennes apparaissant sur les tiges. Elles assurent la fixation de ce genre de lianes par un ancrage puissant dans le substrat (*Hedera*) ou par diverses techniques d'adhésion (ventouses, vrilles) sur des supports très variés.

3.2. LES RACINES-ÉCHASSES

Les racines-échasses sont de puissantes racines adventives (sortes de béquilles) partant du tronc ou des rameaux chez certains arbres des régions tropicales. Elles paraissent soutenir le tronc au-dessus du sol ou de l'eau, lorsque la base de celui-ci semble disparaître (ce qui peut effectivement arriver).

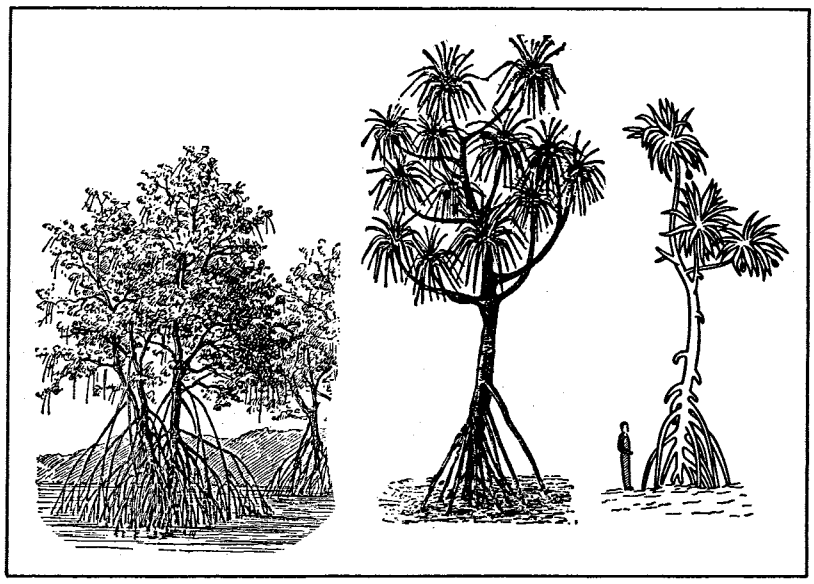


Figure 40. Racines-échasses (de gauche à droite) :
de palétuviers des mangroves (*Rhizophora*),
de vaquois (*Pandanus utilis, Pantanus dubius*)

L'exemple classique est celui des palétuviers, plantes typiques des mangroves (*Rhizophora, Avicennia* - Figures 36 et 40) vivant dans un milieu vaseux, mouvant et souvent peu stable, où il est nécessaire d'étayer les structures aériennes par un soutènement basal particulièrement important de béquilles.
De telles racines se rencontrent également chez le parasolier (*Musanga cecro-*

pioides, cécropiacée), des annonacées (*Xylopia staudtii*), des euphorbiacées (*Uapaca*) ou chez les vaquois (*Pandanus utilis*, *P. dubius*, pandanacées - Figure 40). Chez les figuiers banians et les figuiers des pagodes (vénération religieuse) (*Ficus benghalensis*, *F. benjamina*, *F. indica*, *F. religiosa* - moracées), l'énorme cime de ces arbres qui peut avoir un diamètre de 400-500 m et recouvrir plusieurs hectares (un seul individu) est en réalité soutenue par des milliers de racines adventives provenant des branches, qui, lorsqu'elles se fixent au sol, forment autant de piliers de soutènement et une véritable forêt inextricable, car elles se confondent avec le tronc principal.

3.3. LES RACINES-LIANES

Les racines-lianes des figuiers étrangleurs (*Ficus tinctoria*, *F. globosa* - moracées) sont encore des racines adventives aériennes qui se forment sur une plante initialement épiphyte, mais qui devient rapidement parasite par étranglement des troncs voisins. En entourant étroitement ceux-ci et en comprimant les tissus, ces racines deviennent coalescentes avec le phorophyte (fusion des tissus cambiaux) qui finit par dépérir.

3.4. LES RACINES-CONTREFORTS

Les racines-contreforts (ou racines-palettes) sont d'importantes formations ligneuses aplaties (plusieurs m de hauteur, plusieurs m de rayon) à croissance horizontale, mais remontant assez haut à la base des troncs des arbres des forêts équatoriales et subéquatoriales (sterculiacées, burséracées, moracées et bombacacées : *Ceiba pentandra* - Figure 41). Ces racines particulières sont en continuité avec les épaississements correspondants de la partie inférieure du fût de l'arbre et constituent dès lors un soubassement remarquable de puissance et de solidité pour ces géants de la forêt (arbres pouvant atteindre 70 m de hauteur). Leur présence s'avère particulièrement gênante lors de l'exploitation forestière du bois d'oeuvre.

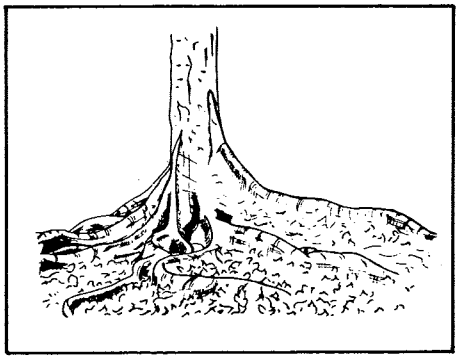


Figure 41. Racines-contreforts de fromager (*Ceiba pentandra*)

3.5. LES VRILLES CAULINAIRES

Les vrilles caulinaires (vigne, salsepareille, bryone - Figures 11 et 42, passiflore) sont des organes modifiés provenant normalement de primordiums gemmaires; ils sont donc strictement homologues de rameaux ou de pédoncules (vigne). En s'accrochant par enroulement à un support, avec éventuellement un effet de contraction hélicoïdale (bryone), ces vrilles assurent efficacement la fonction de fixation.

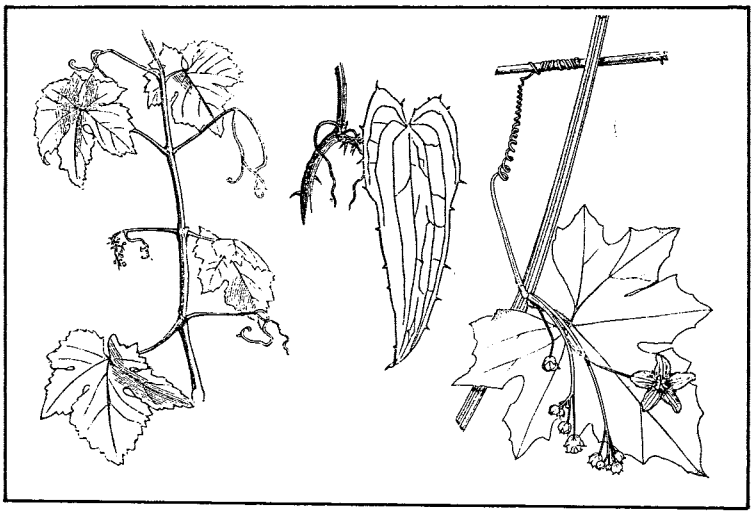


Figure 42. Vrilles caulinaires (de gauche à droite) : de vigne, salsepareille et bryone

3.6. LES VRILLES FOLIAIRES

Les vrilles foliaires (*Lathyrus aphaca*, *Lathyrus sylvestris*, *Pisum sativum* - fabacées, *Gloriosa superba* - colchicacée : Figures 11 et 43) sont des organes modifiés formés par des feuilles (pétiole et limbe chez *Lathyrus aphaca*) ou des parties de feuilles (pétiole chez *Clematis vitalba*, extrémité de la nervure centrale chez *Gloriosa superba*).

Chez les fabacées à feuilles composées-pennées (*Lathyrus sylvestris*, *Pisum sativum*), la(les) vrille(s) correspond(ent) aux folioles terminales : il s'agit donc de vrilles foliolaires. Dans tous les cas, la fixation par accrochage (enroulement) à un support est réalisée.

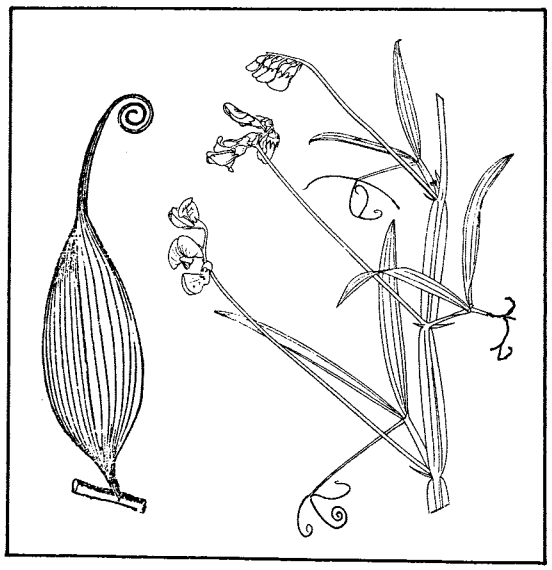
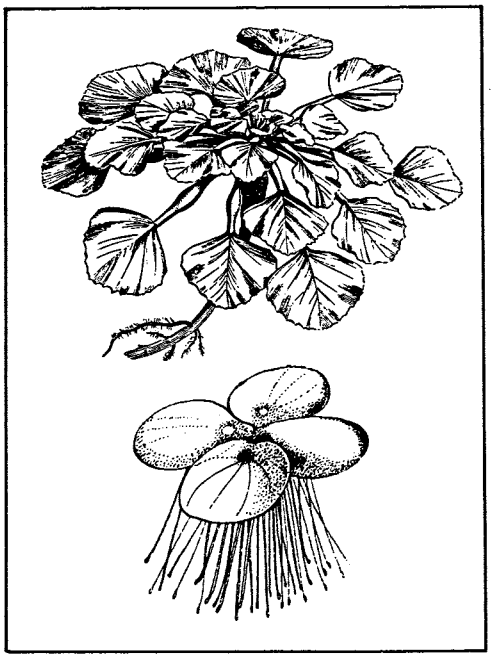


Figure 43. (de gauche à droite) vrille foliaire simple de *Gloriosa superba* et vrilles foliolaires de gesse des bois (*Lathyrus sylvestris*)

3.7. LES FLOTTEURS



Les flotteurs présents chez les plantes aquatiques (voir hydrophytes flottants, libres ou ancrés, p. 34) sont constitués de parties renflées de l'appareil végétatif (feuille, pétiole, fronde) occupées par une cavité aérifère (aérenchyme) (*Eichhornia crassipes* - pontédériacée, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* - lemnacées, *Trapa natans* - trapacée : Figures 24 et 44, *Pistia stratiotes* - aracée, *Azolla filiculoides* - azollacée). Ces éléments assurent parfaitement la flottaison et donc le maintien nécessaire hors de l'eau (le soutien) de certaines parties du végétal.

Figure 44. Exemples de flotteurs (de haut en bas) : feuilles à pétiole renflé fusiforme de la châtaigne d'eau (*Trapa natans*) et frondes flottantes de la lentille d'eau à plusieurs racines (*Spirodela polyrhiza*)

4. LES ORGANES MODIFIÉS ASSURANT LA PROTECTION

A côté des structures normales et habituelles (épiderme, rhytidome, substances vésicantes et irritantes, poils protecteurs, glanduleux et urticants (= trichome), aiguillons, épines diverses) assurant la protection des végétaux à l'égard de nombreuses agressions (météorologie, prédation), quelques organes modifiés contribuent efficacement à la réalisation de cette fonction.

4.1. LES ÉCAILLES ET LES BRACTÉES

Les écailles et les bractées sont des feuilles modifiées et réduites, persistantes ou caduques, parfois parcheminées et scarieuses, épaissies et imperméables, munies ou non de divers induments, qui forment la structure protectrice des bourgeons hivernants, de certaines tiges souterraines (rhizomes, bulbes, tubercules-tiges - Figure 45) ou de portions d'inflorescences, à la base des ramifications.
Leur structure morphologique pourtant très diversifiée ne laisse persiter aucun doute quant à leur réelle homologie foliaire (critère de position et cicatrices de nature foliaire).

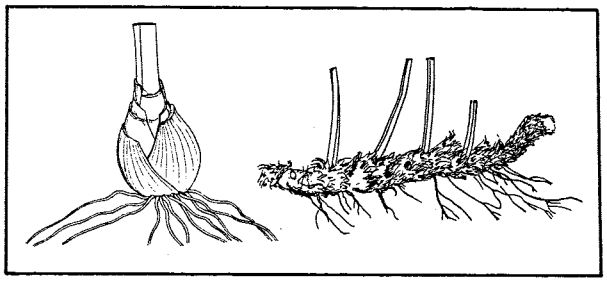


Figure 45. Ecailles protectrices (de gauche à droite) : sur un bulbe tuniqué et sur un rhizome

4.2. LES ÉPINES CAULINAIRES

Les épines caulinaires tirent leur origine de primordiums gemmaires : ce sont donc à proprement parler des rameaux normalement positionnnés à l'extrémité des axes ou à l'aisselle des feuilles sur les axes aériens. Elles peuvent elles-mêmes



Figure 46. Epines caulinaires (de gauche à droite) : *Prunus spinosa* (amygdalacée), *Crataegus monogyna* (malacée), *Hippophae rhamnoides* (éléagnacée)

porter des feuilles et/ou des fleurs et sont particulièrement caractéristiques des arbres et arbustes constituant les fruticées épineuses souvent impénétrables (*Prunus spinosa* - amygdalacée, *Crataegus monogyna* - malacée, *Hippophae rhamnoides* - éléagnacée, diverses cactacées : Figure 46).

4.3. LES ÉPINES FOLIAIRES

Les épines foliaires sont des feuilles entières (cactacées, euphorbiacées, *Berberis* - Figure 47) ou des parties de feuilles (stipules : robinier, *Ribes uva-crispa*, pétiole ou dents foliaires : *Ilex aquifolium*) transformées en organe acéré et piquant.
Dans certains cas (cactacées, euphorbiacées) de feuilles modifiées en épines, la fonction assimilatrice n'existe plus : elle est transférée pour la cause à la tige devenue chlorophyllienne. Ces épines foliaires sont habituellement portées en bouquet sur des axes courts (brachyblastes).

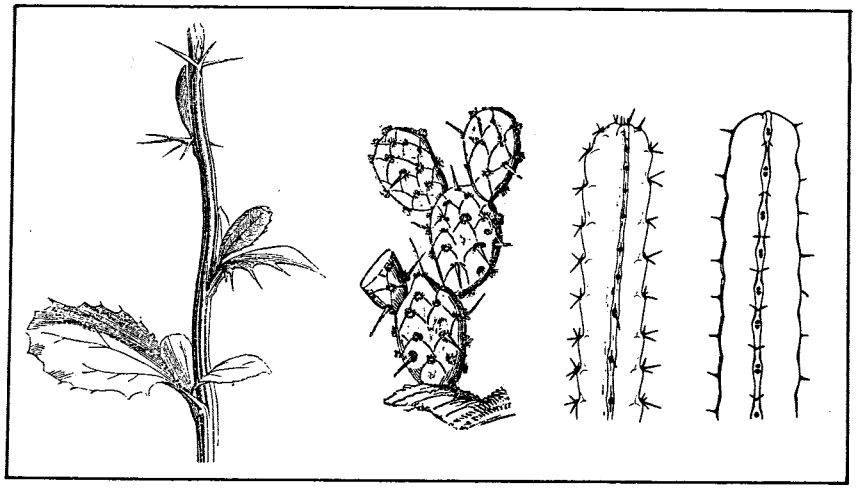


Figure 47. Epines foliaires (de gauche à droite) : *Berberis vulgaris* (berbéridacée), *Opuntia* et *Cereus* sp. (cactacée) et *Euphorbia heterochroma* (euphorbiacée)

4.4. LES ÉPINES-RACINES

Les épines-racines (quelques palmiers, *Macaranga* - euphorbiacée) correspondent à un système racinaire adventif présent sur le stipe ou sur le tronc d'espèces arborescentes et arbustives tropicales. Leur rôle protecteur est évident puisqu'elles réduisent considérablement la prédation en étant un réel obstacle à l'ascension des animaux arboricoles.

* * * *

N.B. Les aiguillons notamment présents chez les *Rosa* et les *Rubus* sont des productions épidermiques superficielles qui n'ont rien de commun avec les différents types d'épines cités ci-dessus en raison de leur appartenance au groupe des organes modifiés. Par ailleurs, il existe aussi des fruits et des graines munies d'épines protectrices; celles-ci sont également des structures superficielles formées par la paroi externe des fruits (péricarpe) ou par l'enveloppe de la graine (spermoderme).

5. LES ORGANES MODIFIÉS ASSURANT LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Au sein des organes modifiés, des cas particuliers de racines et de tiges aériennes ou souterraines interviennent fréquemment dans les processus de multiplication végétative, outre le fait qu'ils sont souvent aussi des organes de persistance (voir formes biologiques). Ces éléments naturellement présents dans le milieu et intervenant habituellement à la suite d'une séparation mécanique sont d'ailleurs largement utilisés dans diverses techniques horticoles et culturales courantes (marcottage, bouturage).

Les exemples classiques de bulbes, rhizomes et tubercules ont été traités ci-avant dans le paragraphe consacré à l'accumulation de réserves.

5.1. LES RACINES TUBÉRISÉES ET LES TUBERCULES-RACINES

Les racines tubérisées et les tubercules-racines sont effectivement des organes bien connus de propagation souterraine. Ils interviennent efficacement dans la réalisation de cette fonction par simple fragmentation ou par séparation de la plante-mère, pour autant qu'ils soient munis d'un bourgeon assurant la reprise de la végétation, après une phase de repos (*Dahlia, Cyclamen* - Figure 48).

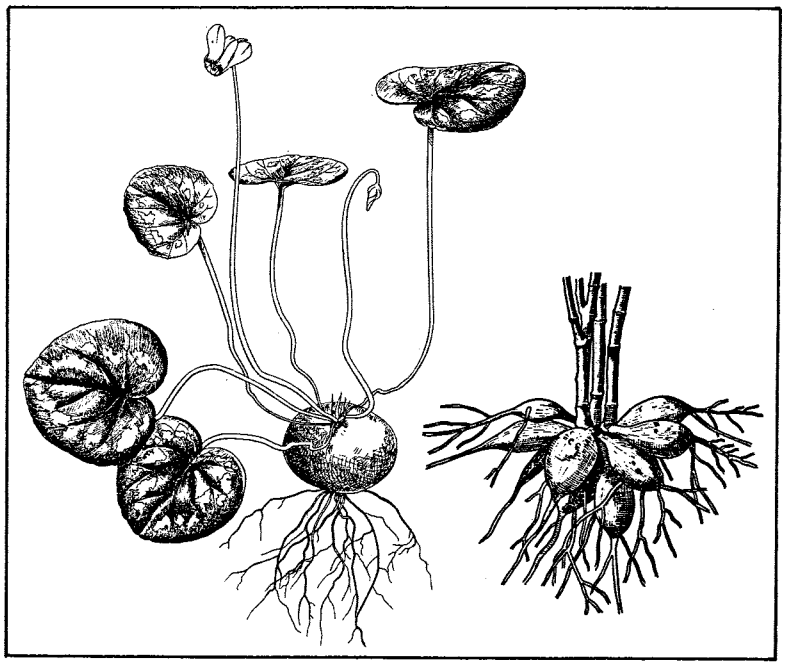


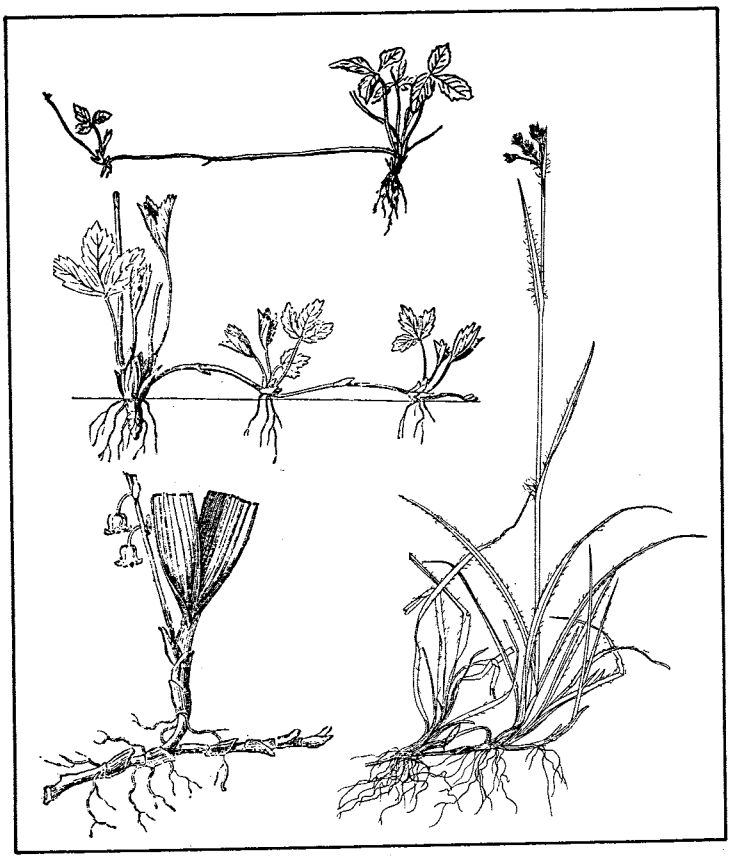
Figure 48. (de gauche à droite) tubercule-racine de *Cyclamen purpurascens* (géophyte à tubercules) et racines tubérisées de *Dahlia variabilis*

5.2. LES STOLONS ET LES RHIZOMES

Les stolons et les rhizomes sont des rameaux (= tiges) respectivememnt aériens et souterrains, à longs entrenoeuds, produisant aux noeuds (= emplacement des bourgeons) de nombreuses racines adventives. Il s'y forme ainsi de nouvelles plantes normalement constituées, parfaitement séparables de l'individu d'origine (fraisier, muguet, luzule - Figure 49).

On peut rapporter à ces exemples le cas des tiges radicantes (*Thymus, Mentha...*).

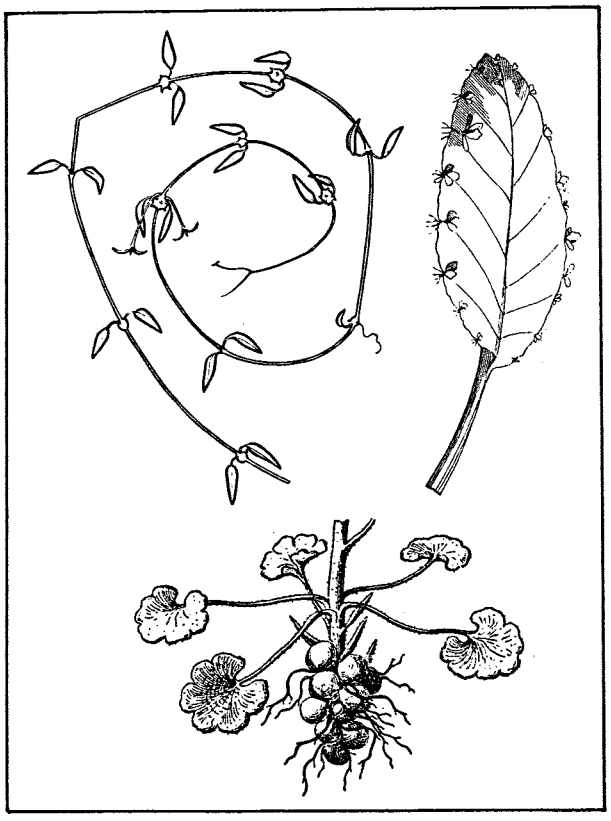
De même, les rejets (pousses apparaissant à la base d'une tige : rosiers) et les drageons (tiges prenant naissance sur une



racine souterraine : lilas, prunier) qui se forment à partir de bourgeons adventifs possèdent un rôle similaire.

Figure 49. En haut : stolons de fraisiers
En bas : rhizomes du muguet et de *Luzula campestris*

5.3. LES BULBILLES



Les bulbilles sont des bourgeons axillaires insérés à l'aisselle des feuilles (*Ceropegia*, *Saxifraga granulata*, ficaire - Figure 50) ou des bourgeons adventifs (*Kalanchoe* - Figure 50), avec ou sans racines adventives, modifiés en bulbes ou tubercules minuscules, facilement séparables. Après isolement de la plante-mère, ils régénèrent de nouvelles plantes.

N.B. Les caïeux utilisés pour la multiplication des géophytes à bulbe (tulipe) sont des bulbes secondaires apparaissant à l'aisselle d'une écaille d'un bulbe normal.

Figure 50. En haut (de gauche à droite) :
tubercules nodaux axillaires de *Ceropegia* sp. (asclépiadacée), bourgeons adventifs (plantules) sur la marge d'une feuille de *Kalanchoe* (crassulacée)
En bas : bulbilles axillaires de *Saxifraga granulata* (saxifragacée)

LES ADAPTATIONS DES VÉGÉTAUX

Dans des relations existant entre les végétaux et le milieu (domaine de l'écologie), le terme «adaptation» s'applique à toute disposition présentant une valeur certaine pour que l'organisme considéré puisse vivre et prospérer dans son habitat. Etant donné que chaque espèce a des besoins propres et se caracrérise par une amplitude de tolérance écologique, l'adaptation se présente commme l'**ajustement entre les besoins et la tolérance**. Il s'agit en définitive d'une relation de convenance ou d'appropriation entre l'effet à obtenir dans la vie du végétal et les moyens mis en oeuvre pour y parvenir.
On pourrait également concevoir ceci comme une «éthologie adaptative» car le milieu agit sur la physiologie de l'organisme, notamment sur ses différentes fonctions et, plus particulièrement, sur ses modalités de croissance et de développement. Les adaptations concernent ainsi toutes les modifications intervenant sur le plan structural, morphologique ou physiologique.

Mais il existe des **limites au phénomène d'adaptation**.
En effet, toute réponse au milieu n'est pas nécessairement favorable à la plante : dans le cas d'une sécheresse extrême qui entraîne une perte d'eau excessive (pouvant aboutir au flétrissement définitif et létal), l'adaptation consiste à réduire fortement la transpiration, mais un minimum d'activité vitale doit être maintenu.

Dans d'autres cas, certaines réactions au milieu paraissent indifférentes pour la plante : ce ne sont que des **ajustements**. Tel est le cas bien connu des variations de couleur des pétales d'*Hydrangea* en fonction du pH du substrat et de sa teneur en certains éléments (aluminium).
On peut enfin refuser de reconnaître la valeur de certaines adaptations qui ne sont que de simples réponses à des stimuli externes, lorsque celles-ci n'ont aucune incidence sur la persistance de l'individu ou de l'espèce : la croissance et l'élongation à l'obscurité (étiolement) en sont un exemple.

Différents **types d'adaptations** peuvent être mis en évidence. Lorsqu'il est question d'une adaptation spécifique, irréversible en soi puisqu'elle résulte de facteurs héréditaires, on considère celle-ci comme **passive**. La plante est adaptée au milieu parce qu'elle hérite d'une forme particulière ou d'un comportement. La forme cactoïde des cactacées ou des plantes des milieux désertiques se maintient quelles que soient les conditions d'habitat.

A l'inverse, l'adaptation individuelle qui résulte d'une plasticité physio-morphologique (possibilité de s'adapter) à un facteur du milieu est une **adaptation active** qui peut ne pas s'exprimer.
L'exemple de *Polygonum amphibium* semble bien démonstratif à cet égard. Chez

cette plante, la forme *natans*, liée au milieu aquatique, possède des feuilles flottantes, glabres et minces, à long pétiole et des tiges creuses sans éléments de soutien; par contre, l'accommodat terrestre subxérophile est muni de tiges rampantes à système de soutien bien différencié et qui portent des feuilles petites, épaisses et velues. Une bouture de la forme *natans*, cultivée en milieu sec, produira une plante conforme à cet accommodat terrestre.

La notion d'écotype

Les écotypes sont des végétaux qui manifestent un ensemble d'adaptations au milieu où ils s'épanouissent. Cette notion recouvre toute unité taxonomique (ou forme morpho-physiologique ou éco-physiologique) liée à des conditions stationnelles déterminées.

L'espèce n'est en réalité qu'un agglomérat d'écotypes (ou races) liés à certains types d'habitats ou d'aires géographiques.

Les **écophènes** : accommodats (= écotypes actifs) et écophénotypes, ne sont pas des taxons héréditaires, car ils sont dépourvus de particularités génétiques. Ils seront d'autant plus nombreux au sein de l'espèce que celle-ci est plastique ou ubiquiste (*Taraxacum, Plantago major, Agrostis*).

Quant aux écotypes passifs (= écotypes au sens strict, races écologiques, races physiologiques, biotypes, écogénotypes), ils forment souvent des mosaïques complexes de populations au sein de l'aire totale de l'espèce (*Knautia arvensis* : 2 races - prairies fauchées et prairies pâturées, *Molinia caerulea*).

Les **écoclines** sont des écotypes (passifs ou actifs) correspondant à la variation continue d'un même facteur; ils forment des séries écophylétiques (écotypes des chênes pyrénéens en fonction de l'altitude).

De nombreuses adaptations des végétaux ont été évoquées déjà dans le cadre descriptif des formes biologiques et des modifications d'organes. Elles concernaient surtout divers aspects morphologiques essentiels. Dans ce paragraphe, d'autres formes d'adaptations plus directement liées aux caractéristiques du substrat seront retenues : présence de calcaire, de sel et de composés azotés, sous forme d'éléments absorbables ou non dans le sol. Par ailleurs, le milieu aquatique ou le milieu de haute montagne déterminent chez les hydrophytes et les orophytes des structures adaptatives nombreuses sur lesquelles il est intéressant de revenir. Enfin, les particularités d'adaptation qui accompagnent les processus de dissémination des végétaux feront l'objet d'une brève description.

1. LES ADAPTATIONS AU CALCAIRE : CALCIPHYTES

Les états du calcaire dans le sol sont variables et déterminent diverses caractéristiques du substrat.

Les **carbonates actifs**, sous l'effet du CO_2 dissous, entrent en solution sous forme de bicarbonates $Ca(HCO_3)_2$ et engendrent des pH basiques, supérieurs à 7.

Les **carbonates inactifs** sont normalement insolubles dans un substrat proche de la neutralité ou dont le pH peut être inférieur à 7.

Le **calcium échangeable** (ions Ca^{++}) forme avec les colloïdes du sol un complexe adsorbant (floculation - peptisation) qui

influence directement le pH et agit aussi sur les micro-organismes qu'il contient; son action paraît donc particulièrement significative dans le type d'humification qu'on y rencontrera (formation de mull ou humus doux).

La distinction habituelle entre **calcicoles** (= calciphytes) et **calcifuges** (= oxylophytes) concerne dès lors une adaptation à caractère purement physiologique qui ne s'accompagne d'aucune différenciation morphologique évidente. On reconnaît cependant :

- des **calcicoles strictes** (*Seseli libanotis*, *Pulsatilla vulgaris*, *Helianthemum nummularium*) qui sont uniquement présentes sur des sols contenant au moins 3 % de carbonates actifs;

- des **calcicoles préférantes** (ou facultatives) (*Allium ursinum*, *Mercurialis perennis*, *Tamus communis*) qui sont inféodées aux sols à complexe fortement saturé en ions Ca^{++}, mais contenant moins de 3 % de $CaCO_3$. Il s'agit aussi de terres franchement calcaires;

- des **calcicoles indifférentes** (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Molinia caerulea*);

- des **calcifuges préférantes** (ou facultatives) (*Teucrium scorodonia*, *Convallaria majalis*, *Castanea sativa*) colonisant des sols dépourvus de $CaCO_3$ actif, mais à complexe adsorbant pouvant être saturé en ions Ca^{++} (carbonates inactifs);

- des **calcifuges strictes** (*Pteridium aquilinum*, *Arnoseris minima*, *Sphagnum*) qui fuient les sols à carbonates actifs et ceux dont le complexe adsorbant est saturé en ions Ca^{++}.

Il paraît difficile d'affirmer le caractère strictement calcicole, car il n'existe pas de plante exigeant vraiment une abondance de carbone actif; l'apparente «calcicolie» se modifie en effet selon les caractéristiques de l'habitat et de l'aire de distribution.
On met en évidence d'ailleurs que la plupart des plantes calcicoles perdent ce caractère dans le sud de l'Europe (*Helleborus foetidus*, *Buxus sempervirens*, *Quercus pubescens*) ou dans les steppes orientales (*Pulsatilla vulgaris*, *Prunus mahaleb*, *Koeleria pyramidata*); elles y recherchent d'autres propriétés physiques comme la chaleur (plantes thermophiles) ou la sécheresse (plantes xérophiles). La distinction calcicoles-calcifuges s'estompe fortement enfin dans les régions tropicales.
Mais tous les végétaux requièrent du calcaire à doses réduites. Lorsque ces doses sont plus élevées, le calcaire devient toxique et les plantes ont une croissance chlorotique réduite, par le fait que les membranes deviennent imperméables au fer. Chez les plantes calcifuges, ceci constitue un parfait exemple d'antagonisme ionique : en présence de l'ion Ca^{++}, il se produit une inhibition de l'absorption de l'ion K^+ (*Castanea sativa*) et des carences en azote et en manganèse (même avec un apport d'azote supplémentaire).

2. LES ADAPTATIONS AU SEL : HALOPHYTES

Une grande diversité de **sols salins** hébergent des végétaux qui ont acquis des adaptations de résistance au sel ou d'accumulation de sel. Parmi ceux-ci, les **sols marins**, baignés par l'eau de mer, les sols atteints par les eaux saumâtres ou ceux qui sont influencés par les embruns contiennent souvent 75 à 80 % de la valeur ambiante de salinité (NaCl).
Dans les **sols steppiques** ou **désertiques**, sous l'effet d'un climat aride, il se produit une remontée en surface et une accumulation des sels (Na_2SO_4 - $MgSO_4$ - sels sodiques). De même, l'altération des **laves sodiques** conduit à une libération de Na_2CO_3 et les **eaux thermales** ou **minéralisées** ont un important contenu en NaCl, Na_2CO_3, Na_2SO_4.

Si les **végétaux halophiles** (ou halophytes) ont été reconnus sur les terres salines en invoquant principalement l'action des chlorures, des problèmes similaires d'adaptation ont été mis en évidence sur des substrats où le sodium existe sous d'autres formes et c'est également le cas pour bien d'autres sels présents dans le substrat ($CaSO_4$ - $MgSO_4$ - $MgCl_2$ - $CaCl_2$ - K_2SO_4).
Ces **sols halomorphes** se reconnaissent aux propriétés suivantes : plus de 2 % de sels solubles, conductivité supérieure à 4 µS/cm à 20°C, efflorescences salines en surface, végétation spécialisée.
Les ions Na^+ et Mg^{++} présents dans ces sols brisent la dispersion normale des aggrégats et les sols sont ainsi réduits aux particules minérales élémentaires qui se tassent (altération de la porosité); lorsqu'ils sont mouillés, ils deviennent très mal aérés et sont asphyxiants pour ces végétaux.

En revanche, dans des sols où existent de grandes quantités de sels solubles, l'eau du sol est fortement chargée en électrolytes : ces sols à pH souvent élevé (supérieur à 8) se caractérisent par une pression osmotique élevée.

Malgré l'absence de caractéristiques morphologiques absolues, les adaptations des végétaux qui sont liées à la présence de sel permettent de distinguer des **halophytes vrais** et les **glycophytes** (plantes des substrats non salins), selon leur degré de résistance à la salinité :

- les **eu-halophytes** (ou halophytes obligés) (*Cakile maritima* : 3 à 6 % de NaCl, *Honckenya peploides* : 0,7 à 2 % de NaCl) ne sont habituellement présents que dans les milieux salins où ils tolèrent 1 % et plus de sodium ou de magnesium;

- les **mésohalophytes** (ou halophytes facultatifs) (*Tamarix gallica*, *Salsola kali*) sont des plantes également fréquentes sur des sols non salins, mais elles supportent des degrés de salinité variant entre 0,01 et 1 % de NaCl;

- les **glycophytes tolérants** (*Asparagus officinalis*, *Viola tricolor*, *Atriplex prostrata*) ne supportent que de faibles teneurs en sels de sodium et développent, dans ces conditions, des écotypes particuliers (adaptation active);

- les **glycophytes intolérants** : très nombreuses plantes des substrats dépourvus de sel.

Les halophytes manifestent cependant un certain nombre d'adaptations morphologiques observables :

- la succulence (*Salicornia, Suaeda, Atriplex, Glaux*),
- l'apparence glauque (excrétion de sel) (*Halimione portulacoides*),
- la présence de glandes sécrétrices de sel (*Glaux maritima*), d'hydathodes ou de pseudohydathodes (sortes de stomates aquifères non réglables) (*Tamarix*),
- la présence d'aérenchymes ou de pneumatophores (nature asphyxiante du substrat) (palétuviers des mangroves : *Avicennia nitida* - Figure 51),
- le port touffu et serré (voir caractéristiques des xérophytes),
- le système radiculaire superficiel (halophytes tolérants),
- la viviparie assurant la dissémination de plantules (difficultés de germination sur les substrats salins) (palétuviers des mangroves : *Rhizophora mangle* - Figure 51).

Les halophytes prennent souvent l'apparence de xérophytes et manifestent un comportement et des caractéristiques xéroplastiques. L'étude de ces végétaux montre qu'ils ne sont pas des économisateurs d'eau (comme les xérophytes) : leur transpiration vaut celle des vrais hygrophytes vivant en milieu humide.
Chez ces plantes spécialisées, diverses caractéristiques physiologiques sont habituellement présentes :

- une croissance peu active,
- une capacité d'accumuler le sel,
- l'excrétion des sels par des hydathodes (= stomates aquifères : ouvertures épidermiques non réglables par où l'eau s'échappe sous forme liquide au cours du phénomène de guttation; ces hydathodes se trouvent presque toujours dans le prolongement d'une petite nervure).

  Dans ce cas, l'extrait aqueux peut contenir jusqu'à 4 % de Cl^- ou de SO_4^{--},
- de très hautes valeurs de pression osmotique (ceci permet le maintien en toutes circonstances d'une pression de succion suffisante dans des substrats à pression osmotique élevée).

Pour les glycophytes au contraire, les sols salins s'avèrent physiologiquement secs et, indépendamment de leur toxicité, sont responsables de réelles difficultés dans l'établissement du bilan hydrique.

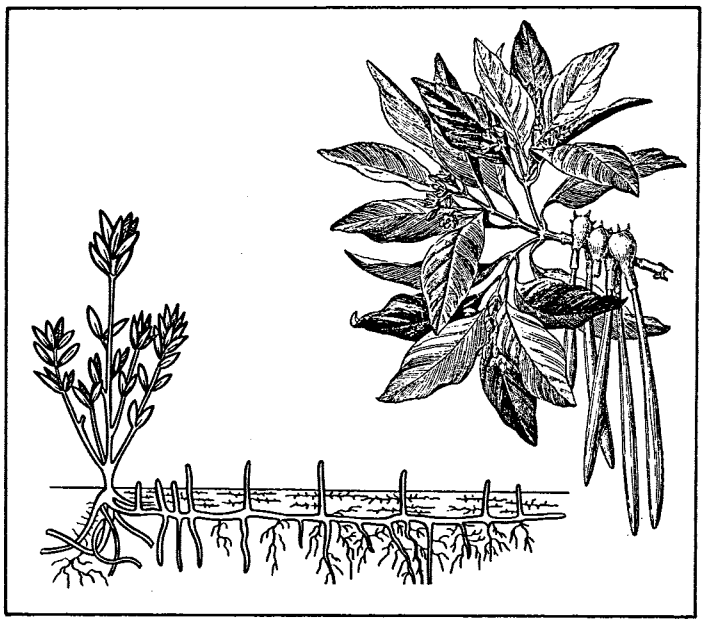


Figure 51. (de gauche à droite) :
système racinaire à pneumatophores d'un palétuvier (substrat salé asphyxique des mangroves) : *Avicennia nitida*, avicenniacée
graines vivipares (= plantules) d'un palétuvier : *Rhizophora mangle*, rhizophoracée

3. LES ADAPTATIONS AUX COMPOSÉS AZOTÉS : NITROPHYTES

Le cycle de l'azote en milieu naturel implique une fixation de l'azote atmosphérique (libre ou symbiotique) et des pertes par évaporation de l'azote ammoniacal dans les sols riches. Dans ces processus, la minéralisation de la matière organique joue un rôle prépondérant; elle se passe en deux étapes : une minéralisation rapide produisant du NH_3 (= ammonification) et une transformation des nitrites en nitrates (= nitrification). L'existence dans le sol de complexes humiques colloïdaux (humification) y constitue souvent des réserves importantes où l'azote peut être présent sous deux formes (minérale et organique) dont le rapport s'exprime en pourcentages de l'azote total (ou de la matière organique totale). Les débris végétaux sont les principaux pourvoyeurs de l'azote du sol et les plus riches d'entre eux (frêne, orme, aulne, charme, fabacées : *Robinia*, *Ulex*, *Genista*) se caractérisent par un rapport C/N relativement bas. En revanche, les plus pauvres (hêtre, pin, épicéa, éricacées : *Calluna*, *Erica*, *Vaccinium*) ont un rapport C/N élevé.

Parmi les végétaux, on distingue couramment les **nitrophiles** (= nitrophytes) et les **nitrofuges** selon leur degré de présence dans des sites plus ou moins riches en composés azotés.
Les premiers se montrent exigeants en ce qui concerne la nutrition azotée (nitrates solubles). Etant donné que l'optimum du processus de nitrification se situe sous pH 6-7, ces végétaux sont donc aussi le plus souvent des neutrophiles.
Les seconds sont des végétaux acidiphiles, peu exigeants quant à leur nutrition azotée (souvent sous forme ammonicacale). Ils sont de plus favorisés par l'existence de symbioses mycorhiziennes (épicéa, mélèze, pin, callune).

Bien qu'il n'existe pas non plus d'adaptations morphologiques particulières caractérisant la nitrophilie, puisqu'il s'agit essentiellement d'une relation nutritionnelle (métabolisme, physiologie), ce sont surtout les biotopes constituant l'habitat des nitrophytes qu'il importe de considérer ici. Ceux-ci sont effectivement nombreux et variés; ils se situent bien entendu :

- là où le niveau d'azote accessible est élevé;
- là où l'azote minéral nitrique constitue une part importante de l'azote total;
- là où la nitrification est active durant toute l'année ou durant certaines saisons.

On peut répertorier :

- les **sols riches en azote nitrique**, sous des climats arides : dans les steppes et les semi-déserts, une remontée de nitrates en surface accompagne la circulation de l'eau vers le haut (évaporation intense) (= phénomène à comparer avec l'halophilie). Les nitrophytes de ces régions sont d'ailleurs souvent aussi des halophytes (chénopodiacées - amaranthacées - nyctaginacées) et/ou des rudérales (*Artemisia*);
- les **stations enrichies en azote** correspondant aux reposoirs d'animaux (sauvages et domestiques). L'occupation

du terrain par ces nitrophytes s'accompagne ici d'une résistance au piétinement (plantes à rosettes) (*Plantago major - Lolium perenne - Salvia nilotica*);

- les **stations rudérales** où l'activité humaine entraîne le dépôt de matières organiques ou de sels azotés : ce sont les terrains vagues, les dépotoirs, les fermes et les fumiers, les bords de mer... (*Malva - Verbena officinalis- Hordeum murinum - Amaranthus - Chenopodium*);

- les **vases temporairement exondées** qui, exposées à un éclairement intense et à une élévation thermique, connaissent une minéralisation des matières organiques : la nitrification y est active. On rattache à ces sites les «curures» de fossés et de rivières. Etant donné la période d'assèchement relativement courte de ces substrats, les nitrophytes qu'on y rencontre sont le plus souvent des espèces annuelles, saisonnières et éphémères (thérophytes, éphémérophytes) (*Bidens - Ranunculus sceleratus - Rorippa - Eclipta alba*);

- les **sous-bois forestiers** et autres stations forestières à bonne nitrification ont habituellement des productions organiques importantes et connaissent des conditions favorables à une bonne nitrification (aération - saturation du complexe adsorbant). Les producteurs de matières organiques possédant un rapport C/N adéquat sont souvent des indicateurs d'«humus doux» (*Glechoma hederacea - Fraxinus - Adoxa moschatellina - Ulmus - Viola odorata - Ranunculus ficaria - Galium aparine - Galeopsis tetrahit - Urtica dioica*);

- les **biotopes enrichis en alluvions fertiles**, groupements alluviaux et ripicoles, inondés en hiver, s'enrichissent en limons bien pourvus en matières organiques. Sur les banquettes alluviales, les terres se ressuyent bien et la phase végétative se déroule en aérobiose avec nitrification active (*Alliaria petiolata - Anthriscus sylvestris - Aegopodium podagraria - Petasites hybridus*);

- les **coupes forestières et les groupements forestiers secondaires** où la matière organique du sol se trouve brutalement exposée en pleine insolation et subit un fort échauffement : la minéralisation aboutit à une libération rapide et massive de l'azote minéral (*Senecio ovatus - Atropa bella-donna - Rubus idaeus - Sambucus nigra*). Dans les sols acides à humus brut, sous les mêmes conditions, il se produit une apparition d'azote ammoniacal (*Digitalis purpurea - Epilobium spicatum - Senecio sylvaticus*).
En régions équatoriales, il existe de véritables forêts nitrophiles (*Trema orientalis* : ulmacée - *Musanga cecropioides* : parasolier, cécropiacée - *Croton* : euphorbiacée);

- les **terres cultivées** (groupements ségétaux et messicoles) où la nitrification est plus intense encore qu'en milieu forestier : les nitrates ont tendance à s'accumuler dans les couches de surface durant la saison sèche; ils sont dilués et percolent en profondeur durant la saison humide. Ces terres reçoivent habituellement des apports massifs d'azote soluble et des suppléments d'azote minéralisable sous forme de fumier (espèces messicoles : *Agrostemma githago - Centaurea cyanus - Papaver*; espèces ségétales - cultures sarclées : *Chenopodium polyspermum - Fumaria officinalis - Spergula arvensis*). Dans les jardins et les cultu-

res maraîchères à fumure organique et minérale massive, présence de nitrophytes très exigeantes qui sont aussi souvent des annuelles (thérophytes) en raison du traitement cultural (*Urtica urens* - *Mercurialis annua*).

4. LES ADAPTATIONS À L'EAU : HYDROPHYTES

Les hydrophytes constituent un groupe particulier de végétaux déterminant une forme biologique à part entière (voir ce paragraphe). Les adaptations déjà partiellement traitées qu'on y rencontre sont toutes en relation directe avec les propriétés de l'eau et il convient donc d'y revenir avec attention.

a) La **densité** et la **cohésion** élevées de l'eau conduisent les hydrophytes à construire des mécanismes efficaces de soutien et de flottement : ceci est notamment réalisé par l'existence de flotteurs, de poches ou de lacunes contenant des aérenchymes (tissus poreux dont les pores sont remplis d'air). Inversement, puisque ces végétaux se situent dans l'eau ou à la surface de l'eau, ils sont généralement dépourvus de tissus mécaniques rigides et la lignification y est peu marquée.

b) L'**isothermie** relative du milieu aquatique ne nécessite pas une protection particulière des organes des hydrophytes (au moins au niveau des organes immergés). Les tissus épidermiques sont dès lors peu développés, la cuticule reste mince (nulle chez *Elodea*) et il n'existe pratiquement pas de structures imperméabilisantes (subérine, cutine, poils protecteurs).

c) La présence de **gaz dissous** dans le milieu aquatique n'implique pas l'existence de dispositifs régulateurs, tels le fonctionnement des stomates, du moins pour les organes immergés. Par ailleurs, une mise en réserve des gaz provenant du métabolisme peut se faire au niveau des aérenchymes.

d) L'absorption des **réserves minérales dissoutes** n'est pas l'apanage unique des racines. Chez les hydrophytes, le système racinaire tend à disparaître (*Salvinia natans*, *Wolffia arrhiza*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*) ou à se réduire fortement , même chez les espèces enracinées. Habituellement, les poils absorbants ne sont pas formés (*Lemna*, *Myriophyllum*, *Nymphaea alba*).
Par contre , il existe une augmentation considérable de surface de l'appareil végétatif, notamment par le biais de la laciniation et de la minceur foliaires, dont le système vasculaire conducteur (nervures) se trouve considérablement réduit.

e) L'**extinction rapide et sélective de la lumière** dans l'eau selon la profondeur induit une stratification des organismes (sa limite est imposée par le point de compensation spécifique) : *Elodea* - 10 m, *Fontinalis antipyretica* - 18 m, *Potamogeton lucens* - 1 m, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Nymphoides peltata*

- 50 à 200 cm, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca*, *Lemna minor* - 5 à 75 cm.
En raison de l'entière diffusion de la lumière dans l'eau l'épiderme des hydrophytes devient un tissu chlorophyllien et le parenchyme chlorophyllien des feuilles immergées n'a plus sa structure bifaciale.

f) D'**autres propriétés physico-chimiques** de l'eau imposent aux hydrophytes un certain nombre d'adaptations particulières.
L'adaptation aux mouvements (courants) (= rhéophilie) se concrétise par une grande souplesse des tissus, par la forme et par différents modes de découpure du limbe : feuilles rubanées, découpées, perforées (*Aponogeton*) et laciniées (*Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum* - Figure 52), avec une nette tendance vers la filiformie. L'adaptation aux fluctuations du plan d'eau se réalise par une grande souplesse des organes et un allongement considérable des tiges et des pétioles (*Nuphar*, *Nymphaea*).
Les hydrophytes (et plus spécialement les hydrophytes vivaces) ont en outre une vie végétative très active qui donne naissance à une abondante production de matières organiques : leur pouvoir d'atterrissement s'avère dès lors fort important.
La pollinisation et la dissémination des diaspores (hydrochorie) doivent enfin être possibles par l'intermédiaire de l'eau.

Les particularités éco-physiologiques des adaptations liées au milieu aquatique se rangent en trois catégories : celles qui ont trait au système des lacunes et flotteurs à aérenchyme, celles qui concernent le bilan hydrique des hydrophytes et celles qui portent sur la reproduction et la dissémination de ces organismes.

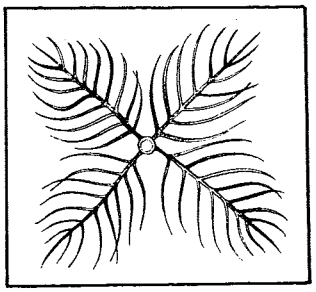


Figure 52. Feuilles pennatiséquées à divisions filamenteuses de *Myriophyllum spicatum* (haloragacée)

4.1. LES LACUNES, LES AÉRENCHYMES ET LES FLOTTEURS

L'important volume des «vides» de l'appareil végétatif des hydrophytes (porosité par rapport au volume total) (713 % chez *Pistia stratoides*, à comparer aux 77 % des plantes terrestres) répond avec satisfaction au problème du soutien dans l'eau (flottement total ou partiel) et à celui de l'approvisionnement en gaz (oxygène dans les pièces d'eau mal oxygénées et dans les boues asphyxiques). On a signalé à ce propos l'existence généralisée de **flotteurs** spécialisés qui peuvent être :

- des feuilles nageantes ou flottantes à long pétiole et à limbe flottant (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*);
- des vessies natatoires constituées de pétioles renflés (*Eichhornia crassipes*, *Trapa natans* - Figures 24 et 44), de racines adventives (*Ludwigia repens* - onagracée) ou d'entrenoeuds renflés (*Neptunia oleracea* - fabacée);
- des plantes entières flottantes (lemnacées - Figures 24 et 44);
- des utricules (*Utricularia*).

Il convient en outre de remarquer que ces varitations de «porosité» sont également des facteurs de «motilité» des organes des hydrophytes, en ce sens qu'ils

permettent d'importantes variations de niveau au sein du milieu liquide : hibernation sur le fond et remontée en surface au printemps. Chez *Lemna minor* notamment, les bourgeons pérennants formés en automne sont denses et peu lacuneux (tissus jeunes) : ce sont donc des propagules plus lourdes que l'eau et qui restent immergées. Au printemps, le développement d'une plantule à tissus poreux permet la remontée en surface, puisque la densité diminue.

Les cavités poreuses ont enfin un rôle respiratoire indéniable. C'est effectivement le cas des flotteurs et des lacunes, mais aussi celui d'un réseau continu de distribution (diffusion) existant entre les organes aériens (pores, stomates) et les organes immergés (*Nymphaea*). Chez les hydrophytes totalement immergés, les aérenchymes assurent un rôle de réservoir gazeux (l'oxygène produit par la photosynthèse et le CO_2 produit par la respiration nocturne).

4.2. LE BILAN HYDRIQUE

Puisque l'eau liquide se trouve toujours largement disponible dans le milieu aquatique (parties immergées et flottantes des végétaux) et que la tension de vapeur dans l'atmosphère est toujours élevée (parties émergées des végétaux), les seules questions qui se posent ici concernent les problèmes liés à la circulation de l'eau.

a) A propos de l'**absorption**, on pourrait croire que la réduction généralisée du système radiculaire chez les hydrophytes, sa disparition totale ou son médiocre développement réduisent la racine à un simple organe de fixation. Il n'en est rien en réalité, car la racine (organe non périmé) participe encore à l'absorption minérale (en complément, bien entendu, de l'absorption réalisée par les autres organes en contact avec l'eau).

b) La **pression osmotique** présente chez les hydrophytes est souvent assez faible; elle permet cependant d'engendrer une tension de succion suffisante et efficace vis-à-vis de l'ambiance, notamment par l'existence d'un gradient (de l'ordre de 2 atm) entre les racines et les feuilles.

c) L'**appareil stomatique** des hydrophytes (ou son succédané : hydathodes et hydropotes) ne persiste souvent que sur les portions émergées (face supérieure des feuilles flottantes : *Nymphaea, Polygonum amphibium*). Chez beaucoup d'espèces d'ailleurs, son développement est incomplet et son fonctionnement anormal. Par contre, chez les hydrophytes même complètement submergés, on peut mettre en évidence la présence de véritables **hydathodes** en relation avec les terminaisons vasculaires ou des **hydropotes** qui sont des stomates plus ou moins modifiés constituant des sortes de pores (les mesures d'exsudation de l'eau effectuées à ce niveau avec des potomètres noyés démontrent le caractère fonctionnel de ces organes).

Pression osmotique (atm)	Racines	Feuilles
Nymphaea alba	5,8	7,6
Pistia stratiotes	5,8	7,6
Elodea canadensis	-	8 à 10
Potamogeton natans	-	9 à 11
Trapa natans	-	5 à 10

d) La **transpiration et la perte d'eau**, contrairement à l'opinion courante, sont très actives chez les hydrophytes.
Les mesures de transpiration (en mg d'eau /dm²/heure) des organes émergés montrent souvent des valeurs supérieures à celles des plantes terrestres : *Eichhornia crassipes* : 3780, *Potamogeton natans* : 6480, *Nymphaea alba* : 1760, à comparer à *Syringa vulgaris* : 1280, *Taraxacum* sp. : 1550.
Quant à la perte d'eau active (qui peut être comparée à l'évaporation d'une nappe d'eau libre) et donc libérée par la plante, elle s'exprime par un pourcentage de l'évaporation potentielle : *Eichhornia crassipes* : 43-57 %, *Hippuris vulgaris* : 25 %, *Sagittaria sagitiifolia* : 12 %. D'une manière générale, ces pertes d'eau ont des valeurs de l'ordre de 25 à 70 % chez les hydrophytes, 10 à 25 % chez les hélophytes, 7 à 20 % chez les mésophytes, 3 à 6 % chez les xérophytes.
Dans ce contexte cependant, la résistance aux facteurs d'évaporation (le vent notamment), par l'intermédiaire d'une éventuelle régulation stomatique, est ici médiocre (feuilles retroussées de *Nymphaea alba*) et le rapport de cette perte d'eau par temps calme ou par temps venteux varie de 1 à 3.
Par ailleurs, la minceur ou l'absence de cuticule entraînent une rapide dessiccation des organes aériens : cette perte d'eau cuticulaire représente 31 à 71 % de la perte d'eau totale des hydrophytes, alors qu'elle est réduite à 12-22 % chez les mésophytes et les xérophytes.

e) Les valeurs du **déficit de saturation hydrique** s'avèrent rapidement sublétales pour les hydrophytes (limites d'endurance médiocres); elles entraînent très vite un début de flétrissement : *Sagittaria sagitiifolia* : 9,5 %, *Eichhornia crassipes* : 11,5 %, *Nymphaea alba* : 11,5 %, *Hippuris vulgaris* :14 %.

f) Le phénomène global de la **circulation de l'eau** (dans un système vasculaire xylémien) peut être confirmé par l'existence d'une absorption radiculaire réelle (pression radiculaire) et par la présence d'un niveau excréteur (hydathodes).

4.3. LA REPRODUCTION VÉGÉTATIVE, LA SURVIVANCE, LA DISSÉMINATION

La plupart des hydrophytes ont été décrits comme des plantes vivaces, à caractéristiques herbacées, où la lignification est généralement absente. Les phénomènes de reproduction végétative (stolons, propagules, tubercules, hibernacles) y sont nombreux et souvent très efficaces, ce qui explique le caractère «explosif» habituel de l'envahissement par des hydrophytes et leur **grand pouvoir d'atterrissement**.
En effet, ces plantes qui colonisent les vases ou qui forment parfois des masses flottantes considérables (radeaux flottants) sont responsables de la précipitation des substances organo-minérales transportées par l'eau : elles ralentissent dès lors le courant et provoquent la sédimentation des particules.

A propos de la dissémination, l'**hydrochorie** et, plus particulièrement la **nautohydrochorie**, sont ici de règle. Ces

processus impliquent forcément l'imperméabilité des enveloppes des diaspores (empêchant la germination prématurée) et divers dispositifs assurant le flottement (poches d'air : *Carex*, *Nuphar*).

5. LES ADAPTATIONS À LA HAUTE MONTAGNE : OROPHYTES

Les végétaux de haute montagne (= orophytes), tout spécialement ceux de l'**étage alpin**, connaissent des conditions extrêmes de milieu et des situations souvent peu hospitalières. Pour se maintenir dans ces sites et pouvoir y prospérer en accomplissant un cycle normal de végétation, les orophytes, qui sont la plupart du temps des plantes spécialisées, ont développé une série impressionnante d'adaptations remarquables. Un grand nombre d'entre elles ont été évoquées déjà dans les chapitres relatifs aux formes biologiques et aux organes modifiés; il est donc inutile d'y revenir avec détail.

Parmi les facteurs principaux qu'il importe de mentionner ici, on retiendra la **brièveté du cycle annuel de végétation** (réduction de l'appareil végétatif, nanisme) qui se trouve marqué par :

- des conditions thermiques et lumineuses extrêmes (gel, insolation violente, xéromorphoses, succulence, colorations exubérantes);
- un enneigement de longue durée (plantes rampantes, port en espallier);
- des vents violents (port en drapeau, feuilles coriaces);
- une évapotranspiration intense (pilosité, plantes en coussinet, duvet protecteur).

Le spectre des formes biologiques a mis en évidence pour ces sites de haute montagne une forte représentation des nanophanérophytes, des chaméphytes et des hémicryptophytes. Dans ces milieux, certaines caractéristiques du substrat (calcaire ou acide) formé de falaises abruptes, de pentes fortes et d'éboulis mouvants conditionnent aussi des sytèmes particuliers d'enracinement.

Quelques illustrations (Figures 53 à 60) destinées à fixer l'attention du lecteur reprendront l'essentiel des ces adaptations.

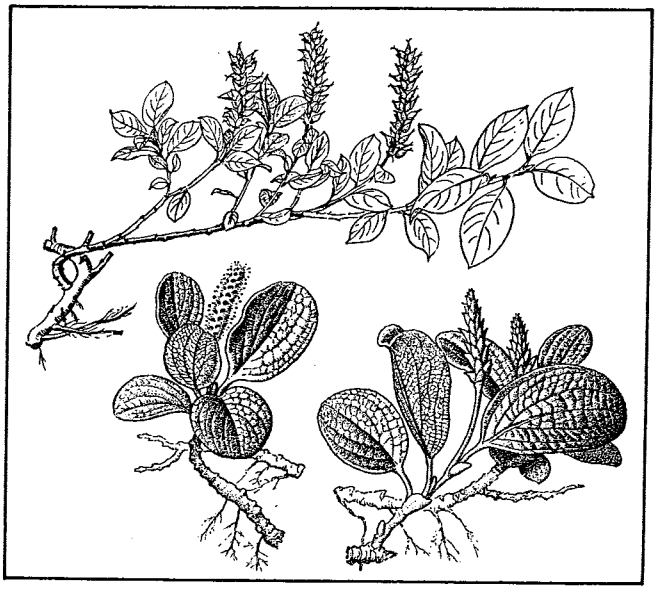


Figure 53. Nanophanérophytes à port en espalier (saules nains) en haut : *Salix pyrenaica* - en bas : *Salix reticulata*, pied mâle et pied femelle

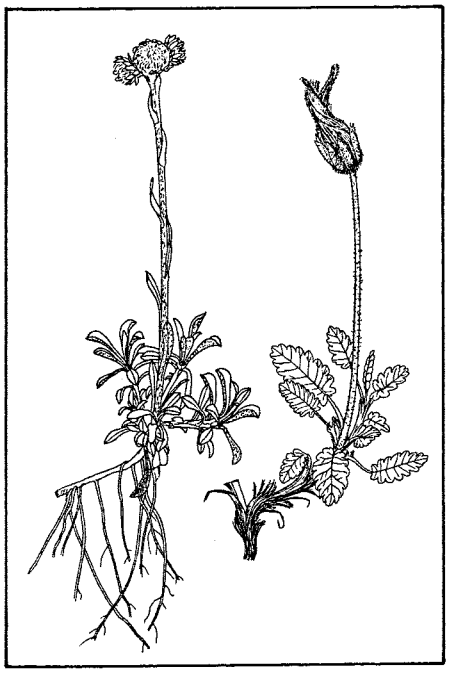


Figure 54. Chaméphytes (de gauche à droite) : *Antennaria dioica, Dryas octopetala*

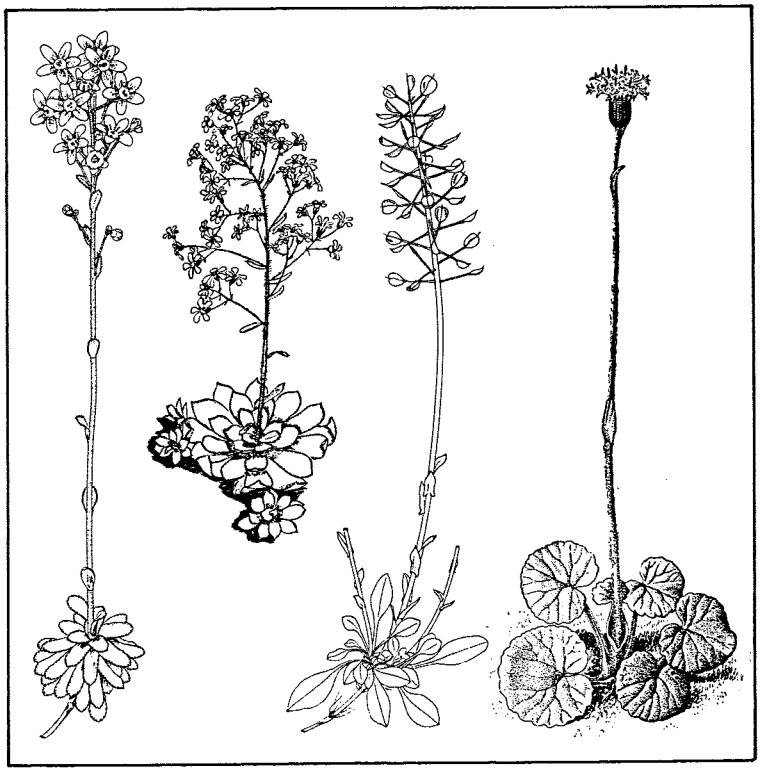


Figure 55. Hémicryptophytes à rosette (de gauche à droite) : *Saxifraga aizoon, S. Coyledon, Thlaspi montanum, Homogyne alpina*

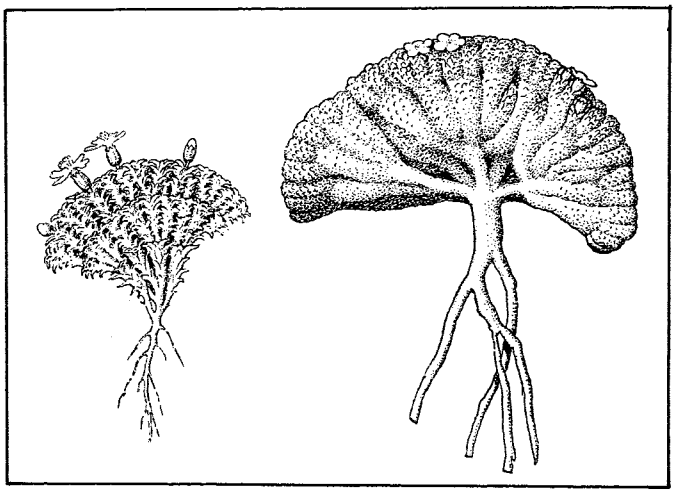


Figure 56. Hémicryptophytes à coussinet (de gauche à droite) : *Silene acaulis, Androsace helvetica*

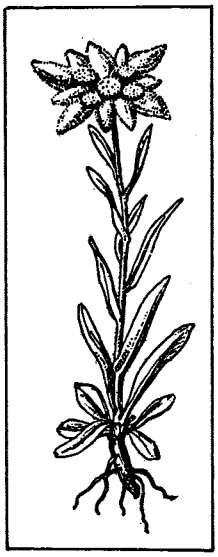


Figure 57. Pilosité (*Leontopodium alpinum*)

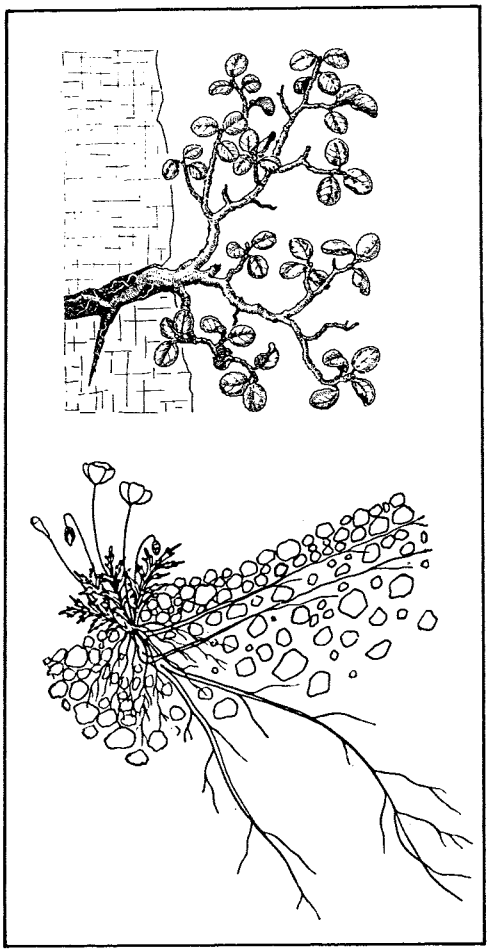


Figure 59. Stratégies d'enracinement (de haut en bas) :
- arbuste chasmophytique sur falaise verticale
- plante fixatrice d'éboulis (*Papaver rhaeticum*) à double système racinaire (superficiel et pivotant profond)

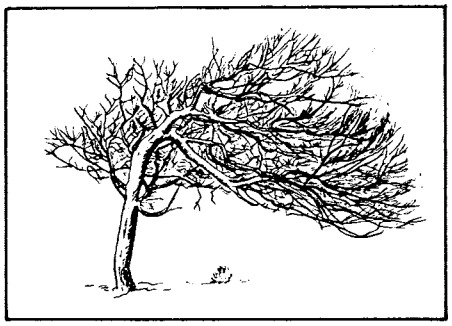


Figure 58. Port caractéristique en drapeau (*Fagus sylvatica*)

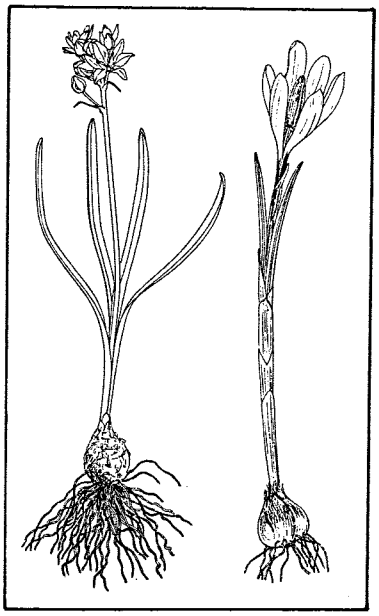


Figure 56. Cryptophytes (géophytes) à bulbe (de gauche à droite) : *Scilla verna, Crocus vernus*

6. LES ADAPTATIONS À LA DISSÉMINATION

Outre la graine et le fruit qui constituent les moyens les plus courants de dissémination des végétaux, il importe de prendre en compte ici tout ce qui peut être dispersé et qui soit capable de produire une nouvelle plante : d'une manière générale, le terme de **diaspores** désigne tous ces éléments confondus.
Les diaspores produites par les processus de reproduction sexuée sont des unités de dissémination fort nombreuses dans lesquelles se rangent l'embryon ou la plantule, la graine isolée, le fruit entier (= fruit-semence), le fruit entouré des enveloppes florales plus ou moins modifiées, l'inflorescence (complète ou partielle) ou la plante-mère elle-même (complète ou partielle).
Les diaspores produites par les processus de multiplication végétative correspondent à divers types de **propagules**, telles les bulbilles, les mitospores, etc., éléments souvent pluricellulaires qui se détachent (spontanément ou non) de la plante-mère.

Le classement des diaspores en vue de la dissémination se fait selon l'**efficacité présumée de l'organisation de la diaspore** elle-même ou selon son **efficacité adaptative à l'égard des facteurs du milieu**. On distinguera ainsi :

- l'**autochorie** : dissémination par la plante elle-même,
- l'**anémochorie** : dissémination par le vent,
- l'**hydrochorie** : dissémination par l'eau,
- la **zoochorie** : dissémination par les animaux,
- la **barochorie** : dissémination par la gravité (graines lourdes) (dans ce cas, il ne s'agit pas d'une dissémination au sens strict).

Les possibilités de dissémination des diaspores ont un rôle prépondérant dans l'organisation des végétations (groupements) et dans les phénomènes de spéciation. Elles limitent considérablement la compétition intraspécifique en éloignant les plantules les unes des autres (ainsi que de la plante-mère). Elles augmentent par contre l'aire géographique de l'espèce et multiplient dès lors ses chances de survie. Elles favorisent enfin une recombinaison génétique en rapprochant éventuellement des plantes issues de parents très différents.

6.1. L'ANÉMOCHORIE

Dans beaucoup de cas, le vent s'avère être un moyen de transport très efficace des diaspores : des distances de l'ordre de 50 à 200 km ont été notamment constatées lors de dragages aériens dans les hautes couches de l'atmosphère, mais il convient de considérer ici l'effet d'extrême dessiccation qui se manifeste dans ces conditions. La dissémination par anémochorie implique une classification des diaspores selon le rapport qui existe entre le poids et la surface portante (mg/cm²) : ce rapport détermine les **qualités aérostatiques**. Des **planeurs légers** auront un rapport faible (inférieur à 1), alors que les **planeurs lourds** auront un rapport compris entre 1 et 15.

Exemples	Poids (mg)	Surface portante (cm²)	Rapport (mg/cm²)
Filago	0,04	0,2	0,20
Centaurea	8,48	19,6	0,43
Tragopodon	15,48	13,8	1,12
Clematis	3,79	0,91	4,10
Acer	48,70	2,76	17,90

D'autres diaspores très volumineuses et donnant une large prise à l'action du vent resteront au sol (= diaspores rouleuses).
Un dernier type de classification peut encore être imaginé en fonction du temps de chute et permet de comparer des diaspores bien distinctes de ce point de vue (*Taraxacum officinale* : 0,4 m/sec, *Brachypodium pinnatum* : 2,5 m/sec).

6.1.1. LES PLANEURS LÉGERS

En fonction de la densité (faible) des diaspores ou de l'existence de structures permettant une portance aisée sur de grandes distances, on distinguera dans ce groupe :

- les **diaspores ténues** (spores de ptéridophytes, graines d'orchidées), éléments de dissémination de taille souvent très réduite, produits en très grand nombre et possédant généralement un embryon immature, totalement dépourvu de matières de réserve; leur poids moyen (*Eulophia* - orchidée africaine) est vraiment minime (0,00273 mg);

- les **diaspores à très faible densité** (orobanchacées, éricacées : *Pyrola*, *Rhododendron*), souvent caractérisées par l'existence de poches d'air;

- les **diaspores à aigrette** se caractérisent par un ensemble de soies dépendant d'une graine ou d'un akène. Ces soies (parfois même plumeuses) s'étalent à maturité et forment parachute [asclépiadacées, typhacées, poacées (*Imperata*, *Phragmites*), salicacées, onagracées (*Epilobium* - Figure 61), renonculacées (*Clematis*, *Pulsatilla* - Figure 61), astéracées (*Hieracium*, *Leontodon* - Figure 61)].
  Lorsque l'aigrette de soies est stipitée (*Tragopogon*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Lactuca* : astéracées - Figure 62), l'équilibre aérostatique se trouve encore accru.

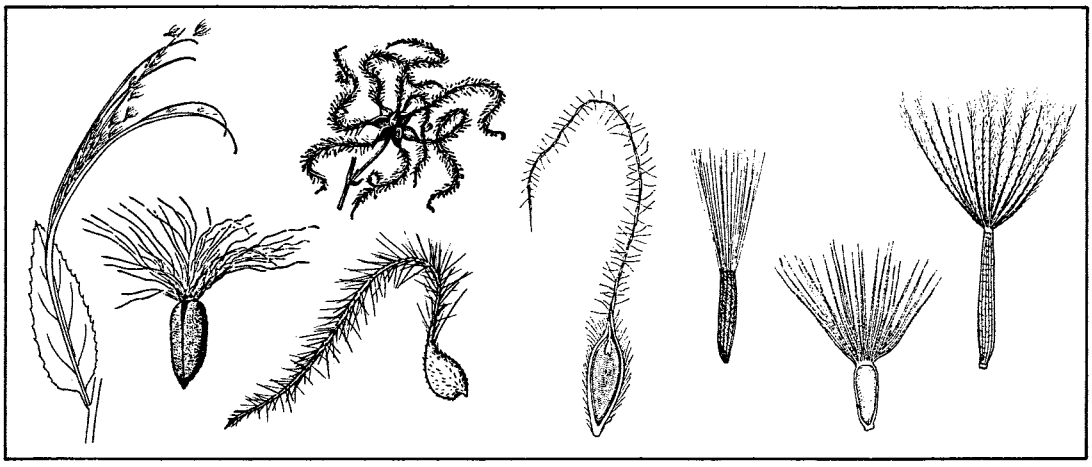


Figure 61. Planeurs légers - diaspores à aigrette (de gauche à droite) :
- *Epilobium montanum* - onagracée : libération des graines et graine couronnée d'une aigrette de soies
- *Clematis vitalba* - renonculacée : polyakène et akène avec style persistant plumeux
- *Pulsatilla vulgaris* - renonculacée : akène à bec allongé en arête plumeuse
- *Hieracium bifidum, Bellidiastrum michellii, Leontodon pyrenaicus* - astéracées : akènes surmontés d'une aigrette de soies (= pappus)

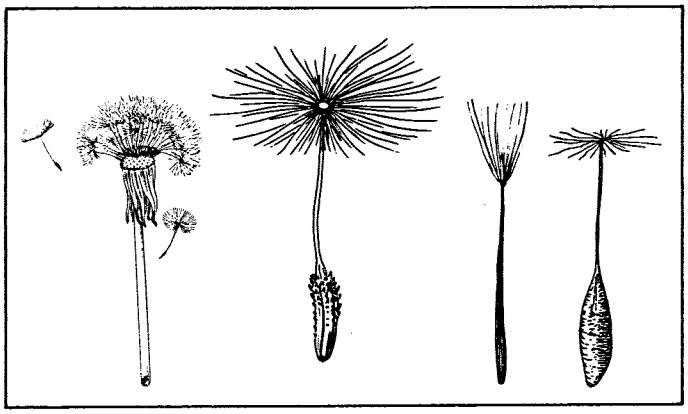


Figure 62. Planeurs légers - diaspores à aigrette stipitée (de gauche à droite) :
- *Taraxacum officinale* : libération akènes
- *Taraxacum officinale, Crepis rubra,* et *Lactuca perennis* - astéracées : akènes à aigrette stipitée

6.1.2. LES PLANEURS LOURDS

Dans ce groupe de diaspores, une dissémination habituelle par vent faible peut se faire sur des distances de plusieurs centaines de mètres, mais elle est cependant moins efficace que dans le cas précédent; cette efficacité augmente d'ailleurs en fonction de la hauteur du point de chute (arbres notamment).
Exceptionnellement, par vents violents ou tourbillonnants, la distance de transport peut atteindre plusieurs kilomètres.
La diversité de structure de la surface portante et le poids des diaspores permettent de répertorier ici différents types :

- les **diaspores à aigrettes de soies** moins bien conformées que dans le cas des planeurs légers (astéracées : *Centaurea, Scorzonera, Aster linosyris*) ont souvent des poils plus courts et moins

nombreux, associés à une diaspore (graine ou akène) généralement plus lourde;

- les **graines entourées d'un halo de poils** mous et flexueux (malvacées : *Hibiscus*, *Gossypium*) et relativement denses;

- les **caryopses à arêtes flexueuses** des poacées de savanes tropicales (*Chloris*, *Pennisetum*);

- les **diaspores ailées**, structures de dissémination anémochore munies d'ailes membraneuses ou de prolongements aliformes assurant la portance sur d'assez longues distances.

Elles consistent

- en graines à marge ailée ou présentant un prolongement membraneux (*Hippocratea* - célastracée, *Pterygota alata* - sterculiacée, *Entandrophragma* - méliacée, *Spergularia media* - caryophyllacée - Figure 63, *Pinus sylvestris* - pinacée - Figure 63);

- en akènes (diakènes) entourés d'une aile membraneuse (= samares) ou portant un prolongement aliforme bien développé (combrétacées, *Ulmus glabra* - ulmacée, *Betula alba* - bétulacée, *Fraxinus excelsior* - oléacée, *Acer pseudoplatanus* - acéracée - Figure 63);

- en infrustescences portant une bractée membraneuse persistante (*Tilia cordata* - tiliacée - Figure 63).

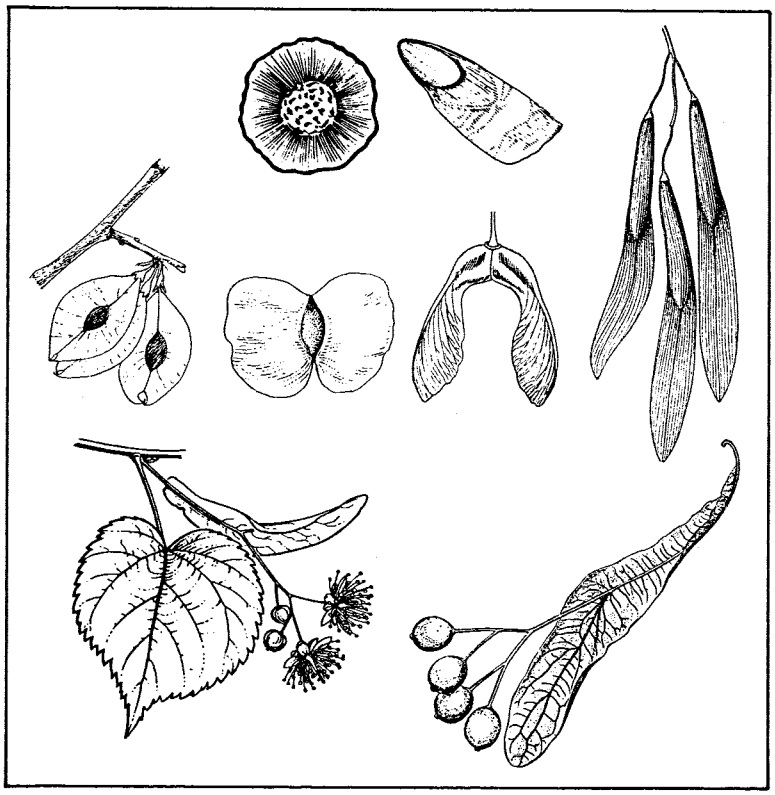


Figure 63. Planeurs lourds (de bas en haut et de gauche à droite) :
- graines ailées de *Spergularia media* (caryophyllacée) et de *Pinus sylvestris* (pinacée)
- samares d'*Ulmus glabra* (ulmacée), de *Betula alba* (bétulacée), *Acer pseudoplatanus* (acéracée) et de *Fraxinus excelsior* (oléacée)
- bractée membraneuse de l'inflorescence et de l'infrutescence de *Tilia cordata* (tiliacée)

6.1.3. LES ANÉMOCHORES ROULANTS

Chez ces végétaux, une partie de l'appareil végétatif aérien, comprenant les diaspores (fruits et graines), se détache à maturité et offre au vent une prise suffisante pour pouvoir être roulée sur le sol dans les espaces découverts.
Il s'agit le plus souvent d'éléments globuleux comme les infrutescences (têtes) de chardons, des fruits volumineux et renflés, plus ou moins déhiscents à maturité (*Colutea arborescens*, *Crotalaria* - fabacées). Ces végétaux, après transport, finissent par s'accumuler dans les chemins creux ou tapisser les dépressions.
Quelques cas typiques mentionnés sous les appellations de «chardons roulants» ou de «coureuses de steppes» sont bien connus : la rose de Jéricho (*Anastatica hierochuntica* - brassicacée) en est un exemple classique (la plante entière se déssèche et se recourbe vers l'intérieur pour former une boule qui se détache du sol) (*Asteriscus pygmaeus*, une astéracée des zones arides porte aussi ce nom et subit le même phénomène).
On rangera dans ce même groupe des structures parfois moins typiques comme les capitules d'*Eryngium campestre* et *E. maritimum* (apiacées), les inflorescences globuleuses de *Phlomis spica-venti* (lamiacée steppique) ou de *Plantago cretica* (plantaginacée) et diverses autres plantes des steppes ou des prairies [*Salsola kali* - chénopodiacée, *Alhagi camelorum* - fabacée (= manne du désert), *Psoralea* (fabacée des praires américaines)].

6.2. L'HYDROCHORIE

Le transport des diaspores par l'eau peut être considéré sous différents points de vue : dissémination par l'eau de pluie (**ombrohydrochores**), par les courants et le ruissellement (**nautohydrochores**), par l'eau de mer (**thalassochores**).
La nautohydrochorie et la thalassochorie notamment jouent un rôle important dans la mise en place des flores : cette affirmation se confirme d'ailleurs par la similitude constatée des flores amphi-atlantiques afro-américaines. Un autre cas particulier, intéressant sous ce rapport, a trait aux îles flottantes : des enchevêtrements végétaux de 30 - 100 m de long sont véhiculés par les courants océaniques de Sumatra à Madagascar.

Les questions liées à l'hydrochorie ne seront cependant évoquées qu'assez bièvement ci-dessous, car le contexte écologique propre aux catégories citées a déjà fait l'objet de descriptions antérieures.

6.2.1. LES THALASSOCHORES

Le transport de diaspores à la faveur de courants marins se fait parfois sur de grandes distances. Les adaptations qui sont requises à ce propos concernent principalement l'acquisition d'indispensables dispositifs assurant le flottement (voir ci-dessous) et la résistance à la salinité de l'eau.

6.2.2. LES NAUTOHYDROCHORES

Les eaux douces et saumâtres sont également d'importants véhicules de diaspores par l'existence de courants et du phénomène de ruissellement. On rencontre habituellement ce processus chez les hydrophytes (*Nuphar*, *Potamogeton*) et les hélophytes (*Carex*, *Lythrum*, *Echinochloa*, *Cyperus papyrus*). Quant aux arbres riverains, ils développent deux grands types de stratégies :

- formation de graines lourdes (barochores typiques) qui restent en relation avec la plante-mère et évoluent en plantules avant la dissémination (viviparie); ce cas s'observe couramment chez les espèces des mangroves (palétuviers, *Rhizophora mangle* : rhizophoracée - Figure 64);
- production de diaspores flottantes, munies de dispositifs variés assurant le maintien en surface (lacunes aérifères, réserves huileuses, imperméabilité des enveloppes) (cocotiers, *Elaeis guineensis*, *Phoenix reclinata* : palmacées, *Pandanus* : pandanacée).

Dans tous les cas, il importe qu'une germination prématurée ne se produise pas avant la dissémination : cette caractéristique est réalisée la plupart du temps par une sévère dormance des graines ou par l'existence de latences mécaniques.

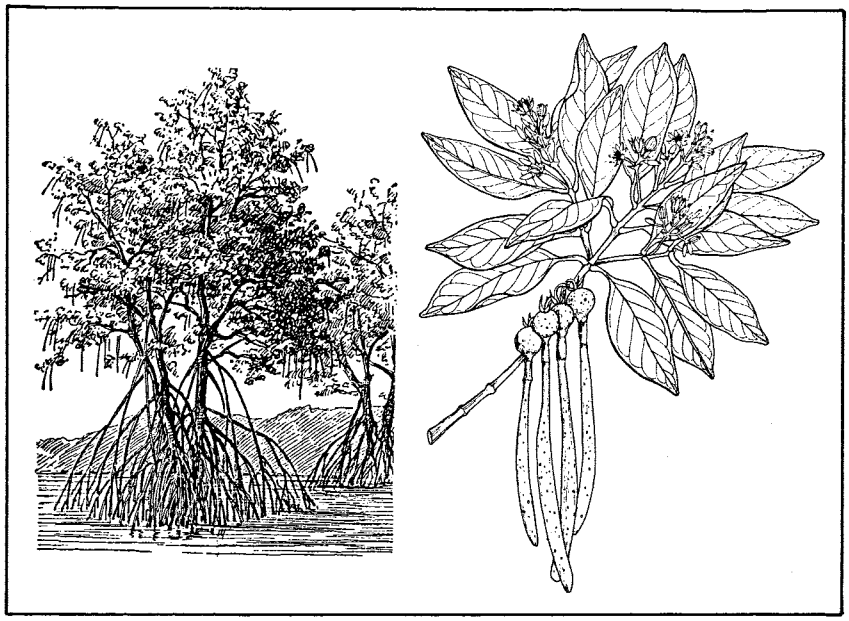


Figure 64. Le palétuvier (*Rhizophora mangle* - rhizophoracée) se caractérise par un système de soutien formé de racines-échasses et par des graines vivipares (plantules) portées par un rameau fleuri.

6.2.3. LES OMBROHYDROCHORES

La dissémination de ces diaspores correspond à deux modes d'action de l'eau de pluie. La force vive de l'impact des gouttes d'eau constitue souvent un excellent facteur de projection directe (graines de *Sedum acre*, akènes de *Caltha palustris*) pouvant agir également sur des organes annexes (inflorescences de *Salvia* : secouer et provoquer la vidange).
Les orages et pluies violentes sont généralement reponsables du dépôt de «laisses de ruissellement» souvent riches en diaspores de diverses origines (fruits, graines, propagules de lichens et d'hépatiques).

6.3. LA ZOOCHORIE

La dissémination des diaspores par les animaux peut correspondre à un **transport passif** (migrations, transhumances, nomadisme) lorsque celles-ci ne sont pas recherchées pour les besoins nutritionnels. En revanche, dans ce cas, les diaspores sont accrochantes ou adhésives (**épizoochorie**) pour pouvoir être fixées sur les plumes, sur la peau ou la toison des transporteurs.
Les exemples de **transport actif**, beaucoup plus fréquents et répandus, concernent des diaspores recherchées en tout ou en partie pour la nourriture (animaux herbivores, frugivores, granivores) :

- par ingestion et rejet des parties denses contenant l'embryon (après passage dans le tractus digestif) : **endozoochorie**;
- par ingestion des structure externes de la diaspore (la semence reste en place après le transport) : **périzoochorie**;
- par ingestion et destruction (de nombreuses pertes peuvent se produire au cours du transport) (il peut aussi être question de réserves nutritives accumulées en divers sites et non épuisées au cours de l'année de récolte) : **dyszoochorie**.

N.B. L'homme lui-même, au cours de ses nombreux déplacements (transports maritimes, fluviaux, aériens et routiers, guerres, nomadisme, élevage et cultures, tourisme, introductions fortuites ou volontaires) est également un puissant agent de dissémination des diaspores et fait partie, à ce titre, de la zoochorie.

6.3.1. L'ÉPIZOOCHORIE

Ce mode de dissémination, souvent très efficace, requiert la présence d'éléments de fixation sur la partie externe des diaspores; ceux-ci sont particulièrement nombreux et variés :

- **ancrage au moyen d'épines** (*Tribulus terrestris* : zygophyllacée, *Medicago* : fabacée - Figure 65) ou de **griffes** (griffe du diable - *Harpagophytum procumbens* : pédaliacée, *Trapa natans* : trapacée - Figure 65);

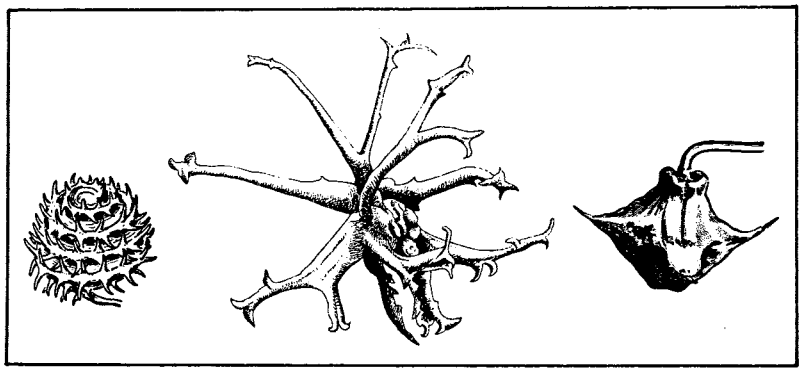


Figure 65. Epizoochorie (de gauche à droite) : ancrage au moyen d'épines (gousse de *Medicago* - fabacée) et de griffes (griffe du diable : *Harpagophytum procumbens* - pédaliacée, noix de *Trapa natans* - trapacée) sur les fruits

– **fixation par des poils accrochants** (*Achyranthes aspera* : amaranthacée), par des **pointes subulées**, par des **styles genouillés** (*Arctium lappa* : astéracée, *Geum urbanum* : rosacée - Figure 66) ou par quantité d'autres dispositifs d'ancrage constitués par :

  • des involucres de soies épineuses (*Cenchrus ciliaris* : poacée),

  • des akènes à cils rigides (*Blepharispermum*, *Ageratum*, *Spilanthes*, *Elephantopus*, *Cosmos* : astéracées - Figure 66),

  • des arêtes trifurquées, tordues ou genouillées (*Aristida*, *Andropogon*, *Stipa* : poacées),

  • des pappus à crochets (*Bidens* : astéracée - Figure 66),

  • des glochidies (poils à crochets) (*Cynoglossum officinale* : boraginacée),

  • des harpons (*Torilis*, *Daucus carota* : apiacées - Figure 66).

– **fixation par adhésion** réalisée par des fruits gluants (*Viscum album* : loranthacée) ou par des diaspores munies de poils glanduleux et collants (*Boerhavia* : nyctaginacée, *Plumbago* : plumbaginacée).

Un dernier moyen de dissémination épizoochore se fait enfin par le truchement d'une fixation (adhérente ou non) à la face inférieure des pattes des oiseaux migrateurs (palmipèdes notamment).

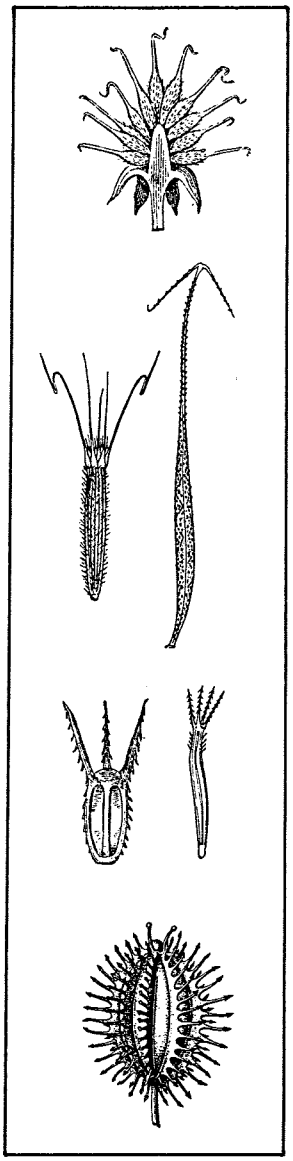


Figure 66. Epizoochorie - fixation au moyen de poils accrochants (de bas en haut) :
- styles genouillés des akènes de *Geum urbanum* (rosacée)
- akènes à cils rigides (*Elephantopus* et *Cosmos* - astéracées)
- akènes avec pappus à crochets (*Bidens* - astéracées)
- akènes à harpons (*Daucus carota* - apiacée)

6.3.2. L'ENDOZOOCHORIE

L'ingestion de fruits (particulièrement des fruits charnus : baies, drupes, infrutescences) et de graines (riches en amidon et en substances oléagineuses) est largement répandue chez tous les animaux frugivores et granivores (oiseaux et mammifères dont les chauve-souris). La partie charnue du fruit ou la graine elle-même sont consommées, alors que les parties dures ou sclérifiées (noyaux, pépins, akènes) sont rejetées. Chez certaines espèces à graines très dures, le passage par le tractus digestif est une nécessité préliminaire à la germination.
On peut évoquer ici de nombreux exemples : akènes (gland), baies (groseille, raisin, datte), drupes (prune, pêche, cerise), infrutescences charnues (figue, fraise), dont quelques-uns sont illustrés à la figure 67.

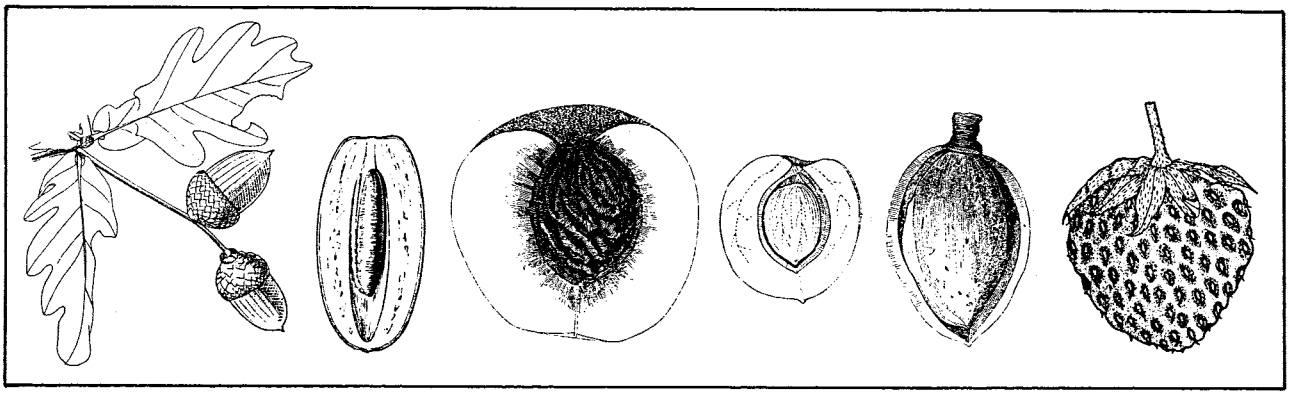


Figure 67. Endozoochorie (de gauche à droite) :
- akènes : glands de *Quercus robur* (fagacée)
- baies : datte (= baie monosperme) de *Phoenix dactylifera* (palmacée)
- drupes de pêcher : *Prunus persica*, d'abricotier : *Prunus armeniaca*, d'amandier : *Amygdalus communis* (rosacées - amygdalacées)
- réceptacle charnu et akènes de fraisier : *Fragaria ×ananassa* (rosacée)

6.3.3. LA PÉRIZOOCHORIE

Ce cas particulier de dissémination des diaspores concerne des éléments dont une part seulement de la structure externe charnue est recherchée (réceptacle, pédicelle, arille).
Les akènes à élaiosome (corps appendiculaire huileux) de quelques astéracées (*Wedelia hispida*), les graines de *Plantago*, les utricules de *Carex caryophyllea* en sont quelques exemples parmi d'autres. Il s'agit souvent en réalité d'une «myrmécochorie», puisque les fourmis paraissent être les agents les plus actifs dans ce transport.

6.3.4. LA DYSZOOCHORIE

Ce processus de dissémination des diaspores, lié d'une certaine manière à l'endozoochorie, est relatif à l'habitude qu'ont certains animaux à constituer des réserves nutritives dans leur aire de repos ou dans des cachettes dispersées. En raison du fait que celles-ci ne sont pas toujours complètement consommées,

qu'elles sont parfois «oubliées» par leurs propriétaires et qu'il existe de nombreuses pertes au cours des transports, ce phénomène de dyszoochorie contribue largement à la dissémination. On citera ici à titre d'exemples les glands, noisettes, faines et cônes de pins recherchés par les écureuils, les greniers à céréales dans les nids de hamster, les graines de plantain dans les fourmilières.

6.4. L'AUTOCHORIE

Certains végétaux ont la propriété d'assurer eux-mêmes la dissémination des diaspores par divers systèmes de projection active (**projecteurs mécaniques** et **projecteurs physiologiques**), mais celle-ci ne se fait jamais qu'à faible distance du pied fructifère.

Dans d'autres cas, la diaspore, formée au niveau de l'appareil végétatif aérien, se trouve conduite au niveau d'anfractuosités du substrat ou dans le sol : il s'agit alors d'une authentique autochorie.

6.4.1. LES PROJECTEURS MÉCANIQUES

Dans cette catégorie de diaspores, la dissémination par projection se produit le plus souvent par la déhiscence du fruit (divers types de capsules, schizocarpes) ou par la contraction brutale d'organes différenciés :

- chez les géraniacées (*Geranium sanguineum*, *Erodium* : Figure 68), le bec de la coque (= style) s'enroule en spirale et projette la graine;
- chez les acanthacées, il se produit une brusque séparation des deux valves de la capsule;
- chez les euphorbiacées (*Hura crepitans*, *Hevea*, *Euphorbia lathyris*), l'expulsion des coques est consécutive à l'éclatement du fruit (schizocarpe);
- chez les fabacées (*Genista*, *Vicia*, *Lupinus*, *Bauhinia purpurea* - Figure 68), une déhiscence avec torsion des valves de la gousse provoque la libération des graines.

On a relevé dans certaines circonstances des distances considérables de projection : *Geranium rotundifolium* : 1,8 m, *Lupinus digitatus* : 7 m, *Hura crepitans* : 14 m, *Bauhinia purpurea* : 15 m, *Hevea* : 20 m.

6.4.2. LES PROJECTEURS PHYSIOLOGIQUES

La déhiscence du fruit provoquant la projection des graines se produit ici par des différences de turgescence (différences de pression osmotique) entre divers tissus : il en résulte une déchirure et le déclenchement brutal (déhiscence) d'organes élastiques (valves de la capsule) (*Impatiens noli-tangere*, *Impatiens glan-*



Figure 68. Autochorie (de haut en bas) :
- par projection mécanique chez les géraniacées (*Geranium, Erodium*)
- par projection mécanique chez les fabacées (*Vicia*)
- par projection physiologique chez les balsaminacées (*Impatiens*) ou chez *Ecballium elaterium* (cucurbitacée)

dulifera : balsaminacées - Figure 68). Chez *Ecballium elaterium* (cucurbitacée - Figure 68), lors de la chute du fruit mûr et de la contraction du péricarpe par réduction de turgescence, les graines contenues dans un milieu fluide sont éjectées de manière explosive par la brisure du pédoncule. Dans d'autres cas encore (*Oxalis*), la pression de croissance de la columelle à l'intérieur du fruit provoque son éclatement et la projection des graines.

6.4.3. LES GÉOCARPES

Ce mode de dissémimnation des diaspores n'implique aucune forme de projection puisque c'est le végétal lui-même qui assure la mise en place des graines au niveau d'un substrat favorable : il s'agit donc du cas le plus authentique d'autochorie.

L'exemple le plus remarquable est sans doute celui de l'arachide (*Arachis hypogaea* : fabacée) où la croissance du pédicelle fructifère force le jeune fruit à s'enfoncer dans le sol pour terminer sa maturation. Chez la «ruine de Rome» (*Cymbalaria muralis* : scrophulariacée), les fleurs, après pollination, sont soumises à un phototropisme négatif : lorsque le fruit se développe, le pédicelle amorce une courbure vers les anfractuosités sombres (fentes des murailles) où le fruit vient s'insinuer.

6.5. LA BAROCHORIE

A proprement parler, la barochorie n'est pas une adaptation à la dissémination des diaspores. En raison de leur poids important (parfois plusieurs kg) et des lois de la gravité, certaines diaspores atteignent des vitesses de chute supérieures à 2,5 m/s. La distance de dissémination ne varie, dans ces conditions, qu'en fonction de la topographie et notamment de la pente du terrain. L'exemple de la noix de coco (*Cocos nucifera* : palmacée - Figure 69) peut être considéré comme un cas typique de dissémination barochore puisque la graine lourde et arrondie atteint facilement le sol où elle peut rouler (lorsqu'elle est libérée dans la mer, en zones littorales, sa dissémination thalassochore est assurée par les courants marins sur de grandes distances). Un autre exemple, cité déjà dans le cadre de la nautohydrochorie, est celui des plantes vivipares de mangroves (*Rhizophora* - Figure 64) où la diaspore est en réalité une plantule bien formée, possédant un hypocotyle massif, renflé et pointu, qui doit se libérer de la plante-mère et qui peut se ficher directement en position favorable dans la vase.

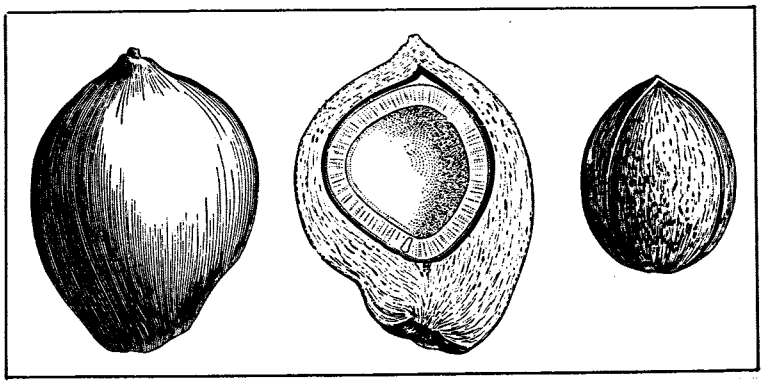


Figure 69. Barochorie : noix de coco (*Cocos nucifera* : palmacée) (de gauche à droite) : fruit entier, coupe longitudinale, noix