S'ÉVITER, SE RÉAJUSTER,

DE L'ART DE LA COH

Patrick Blanc*

Les tiges feuillées de *Selaginella wallichii* s'évitent en s'affaissant progressivement (Malaisie).

*Botaniste, chercheur au CNRS

SE MIMER, SE RÉPÉTER

ABITATION CHEZ LES PLANTES DE SOUS-BOIS

Pas de superposition pour les feuilles d'*Alocasia longiloba* (Malaisie).

Bien sûr, personne ne se demande pourquoi son *Philodendron* ou son *Monstera* oriente toutes ses feuilles vers la fenêtre ; en effet, chacun sait que les plantes ont tendance à orienter leurs feuilles vers la lumière. Pourtant, on pourrait s'étonner de constater qu'en dehors de cette orientation vers la source de plus forte luminosité, les feuilles se disposent de façon harmonieuse, c'est-à-dire avec régularité et sans se superposer. Or, le mouvement les réorientant vers la lumière devrait les amener à se superposer, au moins en partie, comme cela se déduit aisément en comparant la longueur des entre-nœuds sur la tige (donc la distance entre chaque feuille) à la longueur du limbe des feuilles : très souvent le limbe est 5 à 10 fois plus long que l'entre-nœud. Ainsi, la non-superposition de cet ensemble de feuilles attirées vers la même source de lumière est nécessairement due à des réajustements secondaires qui dispersent les limbes des feuilles vers le haut et vers le bas, ainsi qu'à gauche et à droite, par rapport à leur zone d'apparition sur la tige. L'ensemble des feuilles se distribue ainsi selon une forme globale en ellipse à axe vertical. Tous ces réarrangements des feuilles les unes par rapport aux autres expriment donc une cohabitation harmonieuse des différents organes d'une même plante (en l'occurrence, les feuilles), qui s'évitent en s'éloignant suffisamment les unes des autres, alors qu'elles sont attirées par la même source lumineuse.

Ces phénomènes qui se rencontrent aussi, et sous différents aspects, dans la nature font actuellement l'objet d'études de la part de l'auteur et les premières observations sont présentées ici. Ces études des interactions dynamiques entre des feuilles ou des individus en fonction des ressources, fait donc l'objet d'une discipline que l'on peut qualifier d'"éthologie végétale".

Les principales ressources pour les plantes sont la lumière, l'eau, le gaz carbonique et les éléments minéraux nutritifs. Parmi celles-ci, la moins fluctuante est la concentration en gaz carbonique ; en moyenne de 360 ppm dans les basses couches de l'atmosphère terrestre, elle est souvent supérieure en sous-bois à cause de la décomposition des matières organiques et des faibles mouvements d'air. La teneur en CO_2 est ainsi souvent de 450 à 500 ppm dans le premier mètre au-dessus du sol en sous-bois, ce qui constitue évidemment un avantage pour les plantes dès que l'intensité lumineuse est suffisante pour permettre d'assurer une photosynthèse supérieure à la respiration. Pour la plupart des plantes, l'augmentation de gaz carbonique reste favorable et entraîne une augmentation de la photosynthèse directement proportionnelle au moins jusqu'à 800 ppm, tant que les autres ressources ne sont pas limitantes.

La lumière est une ressource beaucoup plus variable : alors que les feuilles des couronnes des arbres qui constituent la canopée forestière reçoivent 100 % de l'intensité lumineuse, les feuilles des plantes des sous-bois ne reçoivent en moyenne que 1 % de cette intensité, soit environ 20 micro- einstein par mètre carré et par seconde, ou selon une autre unité plus facile à mesurer, environ 1 000 lux. La lumière moyenne des sous-bois en pleine journée varie de 250 à 600 lux, selon les sites et selon que le ciel est plus ou moins clair. C'est lors du passage de taches de soleil diffractées par les trous dans le feuillage de la canopée, que l'intensité peut monter jusqu'à 5 000 lux pour une tache d'environ 30 centimètres et atteindre 20 à 30 000 lux pour une tache d'environ 1 mètre de diamètre. Ce sont ces taches, dont le temps de passage sur un site est de courte durée (de quelques secondes à quelques minutes selon leur taille), qui augmentent la moyenne pour arriver à 1 000 lux. Mais on voit donc que les plantes de sous-bois, tout comme les plantules d'arbres, reçoivent une intensité lumineuse dont le rapport varie de 1 à 100 voire davantage, selon qu'elles sont soumises ou non à une tache de soleil. Cette faible intensité lumineuse moyenne n'autorise donc qu'une croissance très lente en sous-bois. Mais, dès que l'on se rapproche d'une clairière, due à la chute d'un arbre (chablis), ou à la présence de gros blocs rocheux, ou encore en lisière de forêt, ou sur les berges d'une rivière, l'intensité lumineuse augmente considérablement. Dès que l'intensité dépasse 10 à 20 % en moyenne par rapport à celle reçue en milieu ouvert, un nouveau cortège d'espèces apparaît, qui sont des espèces héliophiles, donc adaptées aux fortes intensités lumineuses, contrairement aux espèces sciaphiles du sous-bois. Sous ces intensités lumineuses, les vitesses de croissance sont évidemment beaucoup plus rapides et ce sont ces lisières forestières, avec leur enchevêtrement d'arbustes et de lianes, qui sont à l'origine de cette image de jungle impénétrable.

Les ressources en eau sont souvent considérées comme étant non limitantes pour la croissance en forêt tropicale humide, mais en fait une saison sèche existe toujours, à laquelle se surajoutent de petites périodes sèches de quelques jours, voire de quelques semaines pendant la grande saison des pluies.

Sous-bois clair en forêt tropicale

Bords de rivière en forêt tropicale

rturbée (*Le Tour du Monde*, 1874)

Chemin dans la forêt brésilienne.

Ainsi, une semaine sans pluie, avec une température de l'ordre de 25 ° C en sous-bois, entraîne une sécheresse des couches superficielles du sol. Bien évidemment, la surface d'un rocher moussu sera sèche après seulement deux à trois jours sans pluie. Plus une espèce de plante (ou un individu) est petite, plus elle sera sensible à ces stress hydriques en sous-bois, car le système racinaire est toujours faiblement développé contrairement à certaines petites espèces de garrigues ou de déserts. L'intensité lumineuse du sous-bois est en effet trop faible pour permettre le développement d'un abondant système racinaire coûteux en énergie, les tissus des racines étant directement issus de l'activité photosynthétique. Ces problèmes de pénurie expliquent pourquoi la plupart des petites espèces saxicoles (poussant sur les rochers) ou épiphytes (poussant sur les troncs des arbres) en sous-bois présentent des adaptations à la sécheresse sous forme, notamment, de feuilles charnues, voire succulentes, comme chez de nombreux *Peperomia, Begonia, Pilea, Impatiens, Saintpaulia*, par exemple. Ainsi, de nombreuses plantes à feuilles succulentes ne sont pas du tout originaires de sites directement exposés à la pleine lumière, comme dans les déserts, mais bien au contraire de rochers situés en sous-bois. Ces ressources limitantes en eau en sous-bois, du fait des périodes sèches et du faible système racinaire, sont également responsables, tout comme la faible intensité lumineuse, d'une croissance lente.

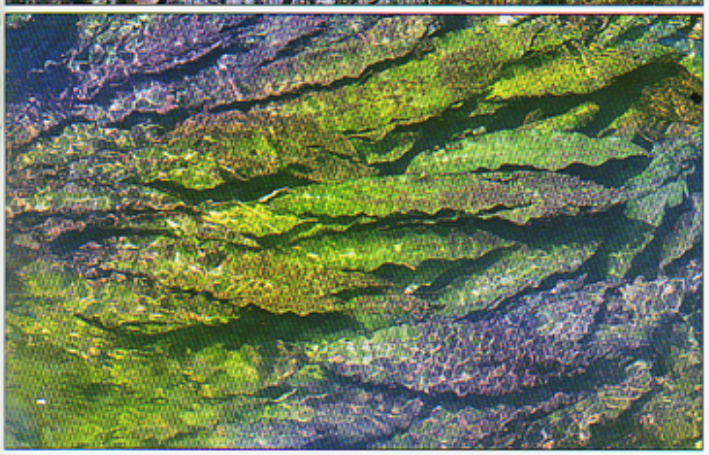
Parmi ces petites espèces dont les racines se développent surtout dans la mince pellicule d'humus située juste sous les feuilles mortes jonchant le sol, ou sous la pellicule de mousses recouvrant les troncs ou les rochers, les ressources en éléments minéraux ne sont vraisemblablement pas limitantes. Par ailleurs, beaucoup de sels minéraux sont dilués par la pluie qui rince les feuilles des arbres depuis la canopée jusqu'au sol ; ces sels minéraux proviennent des sécrétions des feuilles, des bactéries, mousses et hépatiques qui recouvrent les feuilles, ainsi que des défécations d'insectes, d'oiseaux et de chauves-souris notamment. Le potassium directement assimilable par les plantes est ainsi souvent en concentration supérieure dans l'eau de pluie qui a traversé les couches de la forêt par rapport à celle de la solution du sol. De plus, l'eau de pluie mouille toutes les feuilles si bien qu'elle constitue une sorte d'engrais foliaire. C'est ainsi une erreur de croire que les espèces épiphytes, comme de nombreuses Orchidées, Broméliacées ou Fougères, par exemple, ne disposent que de très faibles ressources minérales.

Ainsi, pour les plantes de sous-bois, c'est la faible intensité lumineuse et la pénurie récurrente en eau qui conditionnent une croissance lente. D'après des mesures de photosynthèse et de croissance comparée entre sous-bois et canopée, il apparaît que les plantes de sous-bois poussent en moyenne dix fois moins vite que les arbres exposés dans la canopée. On remarque donc que ce rapport n'est pas de 1 à 100, comme pourrait le laisser supposer le rapport d'intensité lumineuse, mais seulement de 1 à 10, en raison des nombreuses stratégies adaptatives des plantes de sous-bois leur permettant de capter et d'utiliser au mieux la faible intensité lumineuse,

et, en outre, en raison des stress subis par les feuilles des arbres, directement exposées à des excès de lumière, à des températures élevées en milieu de journée avec, de surcroît, une atmosphère sèche. Mais cette vitesse de croissance, dix fois plus faible, entraîne une vulnérabilité des plantes face à tous les traumatismes récurrents : les périodes sèches qui réduisent encore la croissance ou entraînent même la perte des feuilles ou des extrémités des tiges, herbivorie due aux insectes et à tout le cortège de mammifères folivores, attaques par les parasites (bactéries, champignons, virus), glissements de terrain et arrachement par les torrents temporaires lors de fortes pluies, chute incessante des éléments de la canopée (feuilles, brindilles, branches, fruits). Tous ces traumatismes sont responsables d'un degré d'occupation faible de la surface disponible, par les plantes de sous-bois : en moyenne, tous milieux confondus, seulement environ 2 % de la surface du sol seraient ainsi occupés. Bien sûr, dans les biotopes régulièrement soumis à des déficits en eau, comme sur les crêtes ou sur les hauts de pentes, la densité est extrêmement faible, alors que dans les milieux humides, comme les bas de pentes, les berges des ruisseaux, les abords de cascades, la densité est beaucoup plus élevée. De même, les forêts de moyenne montagne, entre 800 et 1 500 mètres d'altitude, sont souvent plus riches en espèces et en individus en raison de la pluviométrie plus importante et de l'humidité atmosphérique plus élevée. Cette faible occupation moyenne du sous-bois, qui s'oppose donc à l'image habituelle de la jungle, ne signifie pas pour autant que le nombre d'espèces soit faible : selon les régions et les types forestiers, on peut estimer qu'entre le quart et le tiers des espèces de plantes de la forêt (tous types biologiques confondus, arbres, lianes, arbustes, herbacées, parasites), sont des plantes de sous-bois. Ainsi, en Malaisie, sur 8 000 espèces de plantes à fleurs, 1 740 espèces sont des plantes de sous-bois herbacées ou arbustives ; à cela, il faut ajouter la plupart des 650 espèces de fougères qui colonisent essentiellement les berges, les pentes, les rochers et les bases de troncs. Ainsi, en sous-bois, le territoire est très peu occupé globalement, mais par un grand nombre d'espèces. Cette faible occupation a pour corollaire une absence de relations de proximité entre les plantes, en dehors des milieux davantage occupés comme le bas des pentes et abords de ruisseaux. Ainsi, dans le milieu moyen du sous-bois des forêts tropicales, comme les vastes surfaces de sol plat ou faiblement vallonné des forêts de plaine, chaque individu est dissocié de l'autre et ne présente aucune interaction avec lui, que ce soit au niveau du feuillage ou du système racinaire.

C'est dans ces milieux que l'on rencontre une grande diversité des formes globales du feuillage des plantes qui peut se distribuer en disque, en tore (gerbe ou entonnoir), en lame (plaquée au sol ou à croissance oblique au-dessus du sol), en cylindre, en cône, en spirale. Par ailleurs, les dimensions des espèces sont très variables : des espèces de quelques centimètres de hauteur se retrouvent dans le même milieu que des espèces atteignant 2 ou 3 mètres.

En haut : Répartition harmonieuse des feuilles de *Rhaphidophora pteropoda* en sous-bois sombre (Malaisie). En bas : *Sasa quelpaertensis* envahit tout l'espace, avec superposition des feuilles en sous-bois clair (Corée du Sud).



De haut en bas : Le rare *Philodendron wittianum* recouvre un rocher (Guyane) ; une *Impatiens* dissocie ses feuilles en sous-bois ; *Piper sarmentosum* envahit une lisière (Malaisie) ; superposition des feuilles de *Lagenandra ovata* dans un torrent (Inde).

Cet éparpillement des individus va donc de pair avec une grande diversité des modes de croissance. Le milieu étant toujours loin d'être totalement occupé, tous les modes de croissance adaptés aux conditions du sous-bois peuvent apparaître ; ainsi la sélection ne s'opère pas sur la performance par rapport à la vitesse de croissance ni sur l'utilisation maximale des ressources vis-à-vis des plantes voisines, puisqu'il n'y a pas de plantes voisines. Dans ce milieu qui ne reçoit qu'1 % de la pleine lumière, certaines espèces poussent évidemment plus vite que d'autres, mais cette vitesse de croissance supérieure ne peut pas pour autant permettre à ces espèces de coloniser tout le milieu car les destructions récurrentes évoquées précédemment ramènent le taux moyen d'occupation du milieu à seulement environ deux centièmes de la surface. Pour une plante, il est d'ailleurs tout aussi intéressant, face à ces traumatismes, de pousser très lentement, mais avec une bonne résistance aux traumatismes (bonne fixation au sol, forme globale du feuillage laissant glisser les éléments tombant de la canopée, feuilles rigides, défenses chimiques...), que de pousser plus rapidement mais d'être plus vulnérable. Ainsi, un *Aspidistra* à croissance très lente, mais à feuilles très résistantes et vivant plusieurs années, est tout aussi bien adapté au sous-bois qu'un *Begonia* qui poussera beaucoup plus vite mais dont les tiges gorgées d'eau se cassent à la moindre chute de branche. Toutes les solutions présentant un faisceau d'adaptations aux conditions de vie dans les sous-bois, par un biais ou un autre, peuvent donc être retenues dans l'évolution sans que celle-ci soit guidée par les relations de compétition entre plantes. C'est donc la diversité dans l'inventivité des adaptations qui est garante du succès évolutif pour les plantes des sous-bois.

Dans ce milieu moyen du sous-bois, les seules relations de proximité concernent les feuilles d'un même individu qui doivent se disposer le mieux possible, sans se superposer, pour capter la faible lumière. Mais dans les milieux à ressources plus élevées, comme les abords de ruisseau, les surfaces horizontales de rochers accumulant l'humus ou les milieux hyper-humides en moyenne montagne, la densité de plantes de sous-bois peut être beaucoup plus élevée. Dans ces milieux favorables (lumière légèrement plus forte, substrat plus épais et donc plus riche, réduction ou absence de stress hydrique pendant les périodes sèches), les plantes de sous-bois sont souvent proches les unes des autres jusqu'à constituer une canopée plus ou moins horizontale et continue, à une hauteur variant entre 0,30 et 1,50 mètre au-dessus du sol, selon le cortège d'espèces présentes. Dans ces milieux où l'intensité lumineuse reste cependant très faible par rapport aux milieux les plus exposés (ces sous-bois relativement clairs ne reçoivent en effet que 1,5 à 3 % de la pleine lumière) on n'observe pas de superposition des feuilles mais simplement une juxtaposition. Et ce sont précisément ces relations de côtoiement entre individus, et non plus seulement entre les feuilles d'un même individu, qui seront abordées ici.

Dissociation des tiges de *Selaginella willdenowii* (Malaisie).En bas : Rejets en spirale de *Costus englerianus* (Cameroun) ; 2 types de feuilles de *Sonerila hirsuta*.(Malaisie)

Selon le mode de croissance, qui est responsable de la forme globale du feuillage d'une plante, on observe une tendance naturelle à éloigner les feuilles les unes des autres ou, au contraire, à les distribuer avec des risques de recouvrement. En règle générale, lorsque la tige est développée, avec des entre-nœuds d'une longueur comparable à celle des feuilles, celles-ci se succèdent le long de la tige sans se superposer. C'est ce que l'on observe chez les plantes à tiges traçantes au sol, ou des plantes à tige verticale distribuant les feuilles selon un ensemble cylindrique, ou encore des plantes à tige tournant en spirale, permettant à chaque niveau de feuilles de recevoir la lumière latérale. Mais dans le cas des très nombreuses espèces de sous-bois poussant en rosette (forme globale du feuillage en disque, en gerbe, en couronne, en entonnoir), la tige est donc complètement réduite et contractée au niveau du sol (ou des troncs pour les épiphytes et des rochers pour les saxicoles). Ainsi, toutes les feuilles sont émises à partir du centre de la plante et chaque nouvelle jeune feuille doit trouver sa place dans l'ensemble du feuillage existant déjà. C'est précisément surtout chez ces plantes en rosette que les mouvements d'évitement entre feuilles sont observés. Les tissus de soutien et de conduction de la sève, qui constituent donc les tiges, sont coûteux en énergie et beaucoup d'espèces à tige développée ont tendance à réduire cette longueur de tige en sous-bois et à distribuer le maximum de feuilles possible à partir de cet axe support. Ainsi, ches les espèces à tige poussant plus ou moins horizontalement (plagiotropie), les feuilles recouvrent entièrement l'espace circonscrit par la tige, en émettant des feuilles petites et à pétiole court au centre, qui recouvrent en partie la tige nue, et des feuilles plus grandes et à long pétiole de part et d'autre de la tige. Grâce à ces corrélations de dimensions du limbe et de longueur des pétioles, les feuilles occupent tout l'espace sans se recouvrir. On voit donc que cette anisophyllie (succession régulière de feuilles différentes sur une même tige) est une solution intégrée génétiquement par la plante pour éviter la superposition des feuilles et rentabiliser au mieux l'énergie investie dans la tige.

Variation de la longueur des entre-nœuds de la tige de *Piper sylvaticum*. (Malaisie) ; Feuilles en spirale de *Philodendron placidum* (Guyane).

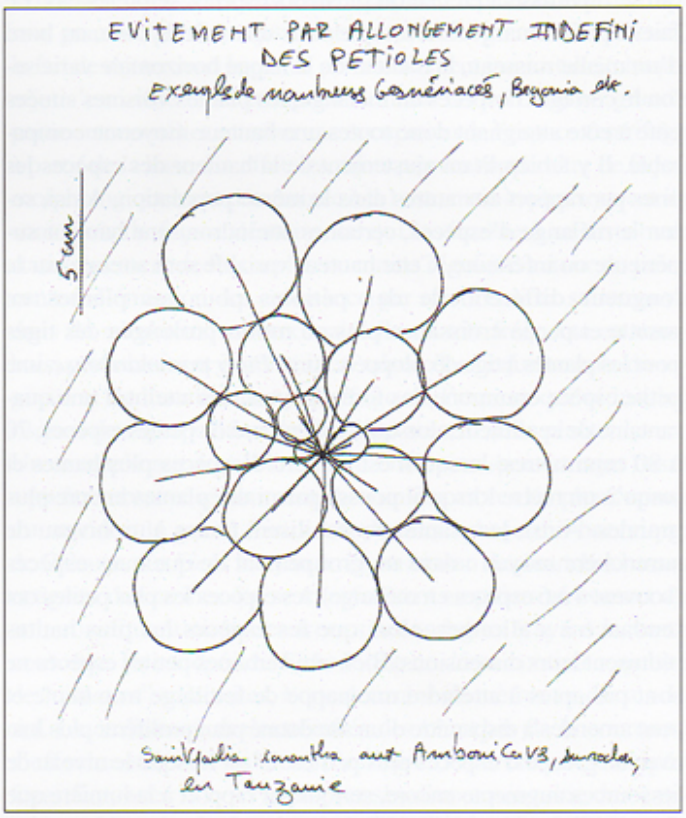
Pour les espèces dont le feuillage se distribue en disque, le problème de superposition des feuilles est particulièrement aigu puisqu'elles apparaissent toutes à partir du centre et s'étalent de façon centrifuge. On observe deux types de réponse adaptative à ce risque de superposition. Dans le premier cas, les feuilles sont émises simultanément en début de saison des pluies et les premières feuilles présentent un très long pétiole, amenant les limbes en périphérie du disque, et les feuilles suivantes présentent un pétiole de plus en plus court, si bien que les limbes couvrent progressivement le centre du disque. C'est ce que l'on observe également dans nos jardins chez *Fatsia japonica*, lorsqu'il pousse à l'ombre, comme dans ses sous-bois originels. Dans le second cas, les feuilles sont émises les unes après les autres de façon continue et régulière pendant toute la saison des pluies et parfois pendant la majeure partie de l'année si les plantes poussent sur des rochers suintant même en saison sèche. Beaucoup de *Begonia, Impatiens, Peperomia, Pilea, Saintpaulia,* par exemple, poussent ainsi. Chez toutes ces espèces,

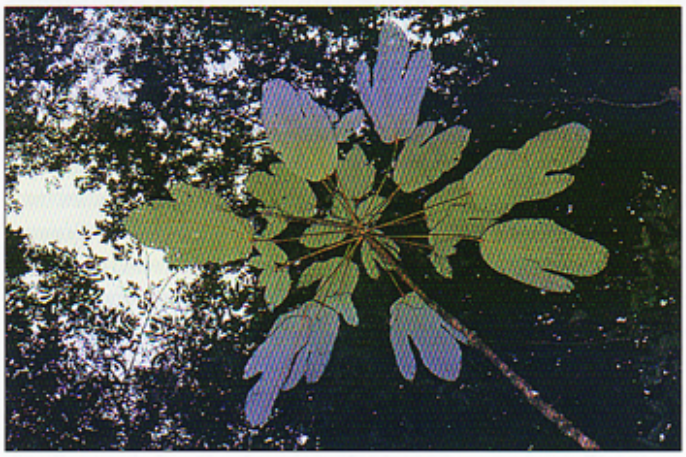
Ficus erecta ; en haut, en sous-bois les feuilles se disposent en disque. En bas, en pleine lumière, elles se distribuent le long des tiges redressées et se chevauchent.

En haut : Exceptionnelle disposition en spirale des folioles d'un *Schefflera*
En bas : Allongement continu des pétioles du très rare *Begonia rajah* (Malaisie).

le pétiole s'allonge durant toute la durée de vie de chaque feuille (de quelques mois à trois ans environ, selon les espèces et le milieu). Le limbe grandit également mais atteint rapidement ses dimensions quasi-définitives : souvent la cinquième ou sixième feuille d'une rosette en disque présente un limbe de taille maximale alors que la rosette renferme une douzaine de feuilles. Ainsi, les petites feuilles à pétiole court occupent le centre du disque et les feuilles plus âgées, à pétiole de plus en plus long, s'étalent en s'éloignant progressivement du centre, évitant la superposition des limbes.

Beaucoup de plantes sont également capables de modifier leur mode de croissance selon l'environnement lumineux. En règle générale, plus l'intensité lumineuse est forte, plus les tiges sont grosses et avec de longs entre-nœuds, ce qui assure une forte croissance en longueur et de bonnes possibilités d'envahissement du milieu ; par ailleurs, sous une forte lumière, les feuilles peuvent être dispersées ou au contraire regroupées et en partie superposées, sans que cela nuise à la croissance, puisque cette ressource en lumière n'est précisément pas limitante. Il en résulte souvent une organisation plus variable du feuillage qui ne se distribue plus selon une hiérarchie précise, garante d'une forme globale harmonieuse. Une espèce de sous-bois, placée dans un environnement lumineux plus intense, peut perdre ainsi sa forme globale caractéristique et présenter une organisation plus simple, liée à une croissance plus rapide. Ainsi, *Ficus erecta*, des sous-bois hyper-humides et des abords de cascades en Extrême-Orient (Chine, Japon, Corée du Sud), présente-t-il des tiges latérales constituées d'une succession de rosettes de feuilles parfaitement étalées en disque et dissociées les unes des autres en sous-bois alors qu'il émet des tiges obliques, plus ou moins régulièrement feuillées sur toute leur longueur, lorsqu'il pousse en pleine lumière. D'une façon générale, les arbustes



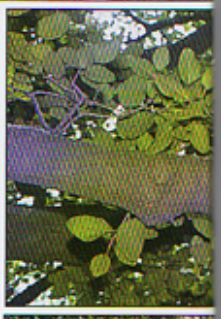


Variation programmée et fixe de la longueur des pétioles dans la couronne en disque d'une Sterculiacée (Guyane).

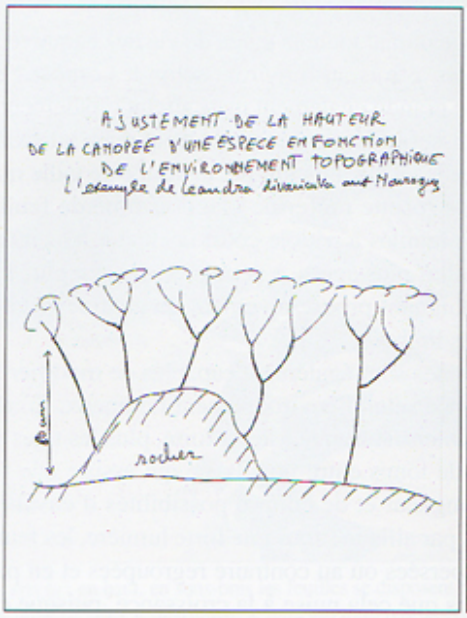
de sous-bois à tiges ramifiées ont tendance à émettre des tiges horizontales à feuilles régulièrement distribuées et sans superposition en sous-bois, alors que leurs tiges se redressent et distribuent leurs feuilles de façon plus aléatoire, avec des superpositions fréquentes, dans les sites plus éclairés.

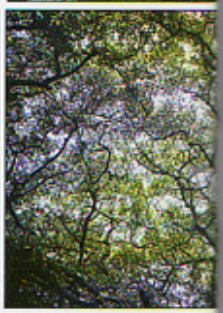
L'ajustement de la hauteur et de la vigueur d'une plante peut s'effectuer aussi par rapport à la hauteur atteinte par les plantes voisines. Comme on l'a vu précédemment, c'est surtout lorsque le niveau des ressources (lumière, eau, éléments nutritifs) est légèrement supérieur, comme aux abords des ruisseaux ou des cascades en sous-bois, que les plantes se côtoient pour former une strate continue de feuillage au-dessus du sol. Cette strate continue de feuillage, au lieu d'être chaotique et de hauteur variable, s'étale le plus souvent en une nappe horizontale régulière. Cette nappe unistratifiée de feuillage appartient à de nombreux individus, qui se répartissent en une ou plusieurs espèces selon les cas. Le fait le plus remarquable est que dans une même zone, au bord d'un même ruisseau, la hauteur de la nappe horizontale varie selon le cortège d'espèces en mélange, les plantes voisines situées côte à côte atteignant donc toutes une hauteur moyenne comparable. Il y a bien là un ajustement de la hauteur des espèces les unes par rapport aux autres dans la même population. Ainsi, selon le mélange d'espèces, certaines atteindront une hauteur supérieure ou inférieure. Cette hauteur variable sera atteinte par la longueur différentielle des pétioles pour les plantes en rosette et par la croissance plus ou moins prolongée des tiges pour les plantes à tige déceloppée. Ainsi *Piper paramaribense*, une petite espèce commune des forêts guyanaises atteint-il une quarantaine de centimètres lorsqu'il est entouré de petites espèces, 70 à 80 centimètres, lorsqu'il est entouré d'espèces plus hautes et jusqu'à un mètre lorsqu'il pousse parmi des plantes encore plus grandes. Ainsi, les plantes se stabilisent toutes à un niveau de surenchère moyen : dans un groupement de quelques espèces (souvent 4 à 6 espèces en mélange), les espèces les plus petites ont tendance à s'allonger, alors que les espèces les plus hautes réduisent leurs dimensions. Bien sûr, certaines petites espèces ne sont pas aptes à atteindre une nappe de feuillage trop haute et sont amenées à disparaître d'un site donné pour proliférer plus loin avec un groupe d'espèces plus petites. C'est lorsque le niveau de ressources augmente encore, surtout par rapport à la lumière que de nouvelles espèces héliophiles plus grandes et plus vigoureuses apparaissent, éliminant ainsi les espèces de sous-bois.

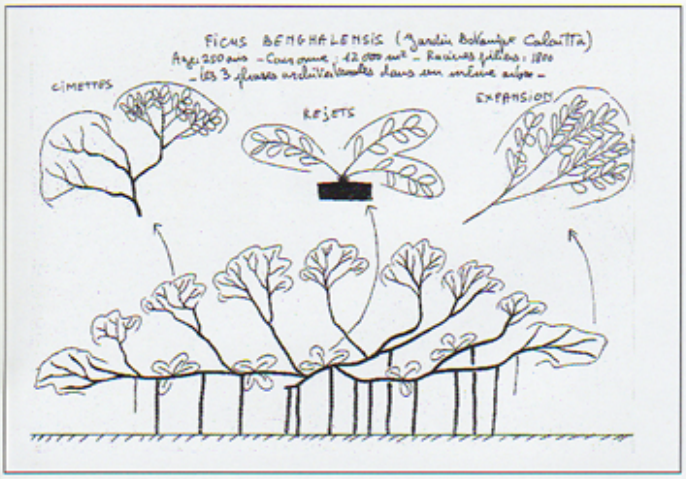
En sous-bois, la cohabitation s'effectue donc en s'ajustant à un niveau moyen de hauteur, qui permet aux feuilles de la nappe de se côtoyer sans se superposer. C'est évidemment dans ces milieux occupés par une surface continue de feuillage que s'expriment les mouvements de réorientation des feuilles les unes par rapport aux autres pour éviter les superpositions. Comme exemples asiatiques de stratification en nappe horizontale constituée d'un mélange d'espèces, on peut citer des nappes recouvrant les rochers à environ 5 centimètres de hauteur, avec des *Begonia, Sonerila, Argostemma, Elatostema, Bœsenbergia*, des nappes à une vingtaine de centimètrs de hauteur avec un mélange de *Didymocarpus, Ophiorrhiza, Globba, Malaxis*, d'autres *Elatostema* et *Begonia*, ou une nappe à environ 1 mètre de hauteur avec un mélange de *Schefflera, Ficus, Cyrtandra, Alocasia, Forrestia,*

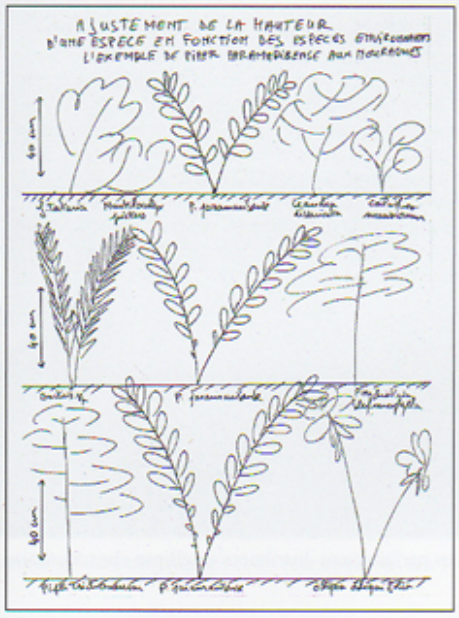


En haut : *Ficus elastica* s'installe sur les palmiers à huile, les premières branches retombantes étant issues de rejets basaux,et détail d'apparition des rejets basaux (Malaisie)Avec l'âge, *F. elastica* émettra des branches dressées qui passeront à travers la couronne du palmier. En bas : Gravure du *Ficus benghalensis* du jardin botanique de Calcutta en 1869 (*Le Magasin pittoresque*), et photo du même *Ficus* en 2002 : le tronc principal a disparu et tout l'ensemble de la couronne est soutenu par les racines piliers issues des branches basses horizontales.









A gauche, de haut en bas : Rejets à grandes feuilles apparaissant de façon centrifuge à partir des mamelons situés sur les grandes branches horizontales à 3 mètres du sol chez le *F. benghalensis* de Calcutta ; couronne du *Ficus* avec "timidité" des cimettes ; rejets d'un *Pandanus* s'éloignant de façon centrifuge à partir du centre initial nécrosé, au jardin botanique de Bogor (Java).

Costus, et encore d'autres *Elatostema*, par exemple. Cet ajustement moyen d'une canopée à une seule strate horizontale en sous-bois se retrouve aussi dans l'absorption par le groupe de plantes contiguës de la variabilité topographique : lorsqu'une nappe de plantes s'étale au-dessus du sol dans une zone où émerge un rocher, celui-ci est recouvert par les plantes, mais cette saillie est très atténuée dans la couche de feuillage. Ainsi, les plantes situées en contre-bas émettent des tiges longues, tandis que les plantes poussant sur le rocher émettent des tiges plus courtes.

Tous ces réajustements de hauteur des plantes les unes par rapport aux autres sont souvent facilités par le mode de croissance consistant à émettre une succession de rejets basaux issus d'un même centre enraciné dans le sol. Ces rejets basaux ajustent leur vigueur (donc leur hauteur, leur nombre de feuilles, la dimension des feuilles, l'aptitude à fleurir…) aux ressources du milieu : plus le niveau en ressources est élevé, ou plus les plantes avoisinantes sont grandes, plus les rejets sont vigoureux et grands. Par ailleurs, le fait de rejeter rend la plante potentiellement immortelle (chaque rejet s'enracine et se comporte comme un individu en grande partie autonome) et entraîne une occupation de l'espace centrifuge à partir de la base. En effet, les rejets peuvent apparaître de façon morphologiquement déterminée à la base, mais le plus souvent ils sont émis de façon aléatoire, ce qui les amène à se distribuer statistiquement de façon plus ou moins régulière autour du point central d'émission. La croissance par rejets basaux se retrouve dans de nombreux milieux mais elle est très fréquente en sous-bois, probablement justement en raison des réajustements de vigueur et de l'occupation centrifuge de l'espace qui réduit les risques de superposition du feuillage au sein de la plante.

Un exemple remarquable du lien entre sous-bois et rejet basal a pu être observé récemment chez un des arbres les plus connus du monde : le grand *Ficus benghalensis* du jardin botanique de Calcutta. Ce *Ficus* banyan émet, au niveau des branches basses et âgées, des racines qui se transforment en piliers au contact du sol, constituant ainsi des troncs secondaires étayant la vaste couronne. La canopée du *Ficus* forme un dôme continu constitué de "cimettes" adjacentes, à une douzaine de mètres au-dessus du sol. La croissance des extrémités des branches de la couronne s'effectue selon le schéma classique des arbres de canopée forestière, avec une série de pousses d'une quinzaine de centimètres chacune, très densément feuillées, et dont les feuilles se superposent en grande partie. Mais sous la couronne, entre 3 et 4 mètres au-dessus du sol, un tout autre mode de croissance se manifeste : sur les grosses branches horizontales qui ont émis les racines-piliers, apparaissent des ensembles de rejets ne dépassant pas un mètre de longueur. Ces rejets sont issus d'un petit mamelon sur la branche, qui a pour origine l'agglomération de toutes les bases des rejets anciens. Ils sont souvent groupés par 3 à 5 et sont émis de façon centrifuge si bien qu'ils s'étalent plus ou moins horizontalement selon une forme globale en disque. Chaque rejet émet de grandes feuilles disposées horizontalement et bien dissociées les unes des autres, sans aucun recouvrement. Ainsi, au sein d'un même individu, on rencontre un mode de croissance caractéristique de la pleine lumière, avec émission de pousses à feuilles superposées, et un mode de croissance caractéristique des sous-bois, avec rejets à feuilles non recouvrantes.

Feuilles étalées pendant la journée chez *Ataenidia conferta* (Gabon).

Feuilles redressées la nuit chez le même individu.

Il apparaît donc qu'en dehors des modes de croissance permettant d'emblée d'éviter aux feuilles de se recouvrir (tiges développées, anisophyllie, longueur variable des pétioles, rejets basaux…), d'autres comportements sont beaucoup plus plastiques, la plante réagissant morphologiquement aux conditions du milieu (niveau des ressources, obstacles, traumatismes…) ou au voisinage biologique (présence et dimensions des plantes voisines). Mais nous avons vu que certains modes de croissance, particulièrement dans le cas des plantes en rosette (formes globales en disque, couronnes, gerbes, entonnoirs) amènent au contraire les feuilles à se distribuer dans une surface délimitée et finie, de dimensions constantes pendant toute la durée de la vie de la plante. Une nouvelle feuille doit donc trouver sa place parmi les feuilles plus anciennes, sans recouvrir les feuilles encore jeunes et à photosynthèse active.

Les feuilles bougent, il suffit de penser au peuplier tremble pour s'en souvenir. Le fait de pouvoir bouger leur permet de résister aux impacts mécaniques du vent ou de s'affaisser en cas de sécheresse, par exemple.

On est amené à considérer trois éléments d'un point de vue structurel : la tige, généralement cylindrique et peu mobile (en dehors des tiges à nœuds lignifiés, le pétiole, qui constitue l'élément porteur du limbe de la feuille (souvent long, fin, cylindrique et souple), et enfin le limbe, élément qui assure la photosynthèse (avec une vaste surface et peu mobile par lui-même). Ainsi, parmi ces trois éléments structurants, seul le pétiole présente une réelle mobilité, du fait qu'il agit comme un bras de levier vis-à-vis du limbe. Mais cette mobilité revêt deux principaux aspects : soit le pétiole est très souple sur toute sa longueur (comme dans le cas du tremble), permettant ainsi des mouvements répétitifs amenant le limbe à se déplacer au moindre souffle de vent pour revenir à une position moyenne, soit le pétiole est rigide et les mouvements du limbe sont très lents et entraînent son déplacement vers une nouvelle position qu'il gardera un certain temps (au minimum une journée, mais souvent plusieurs semaines, voire toute la durée de sa vie). Ces mouvements lents effectués par un pétiole long et rigide concernent la courbure du pétiole lui-même sur toute sa longueur, mais surtout une courbure très forte à la base du pétiole (insertion sur la tige) et à son sommet (insertion sur le limbe). Ces zones constituent souvent un renflement qui a reçu divers noms : *pulvinus*, d'une façon générale, *geniculum* pour les Aracées, *callus* pour les Marantacées par exemple. D'un point de vue mécanique, on sait que ces torsions sont dues à des déplacements d'eau dans des cellules dont les parois sont en accordéon, et qui sont donc capables d'augmenter ou de réduire considérablement leur volume.

Feuilles parfaitement distribuées en ellipse chez *Monstera lechleriana*. (Guyane).

En fait, les mouvements les plus remarquables et faciles à observer sont ceux des feuilles des Marantacées : elles sont

Parfaite distribution des feuilles de *Philodendron squamiferum* (Guyane).

Détail montrant la perte de 3 feuilles entraînant la réorientation des feuilles vivantes.

Tige du *M. lechleriana* montrant les traumatismes et les réorientations des feuilles.

étalées pendant la journée et se redressent dès que la nuit tombe. Ces mouvements quotidiens peuvent être interprétés comme une solution permettant à la plante d'éliminer toutes les feuilles mortes et brindilles des arbres et de les amasser au cœur de la rosette pour constituer un monticule central d'humus. Mais ce mouvement est également interprété, dans le cadre présent, comme une solution pour redisposer chaque jour au mieux les feuilles au sein de la couronne. Chez les Aracées, le *geniculum* au sommet du pétiole permet des réajustements des feuilles les unes par rapport aux autres. Ainsi, toutes les espèces lianescentes de la sous-famille des Monsteroïdées (*Monstera, Rhodospatha, Scindapsus, Rhaphidophora*…) ainsi que les espèces herbacées comme les *Spathiphyllum*, présentent des feuilles distiques, c'est-à-dire que les feuilles sont émises selon deux lignes verticales opposées, de part et d'autre de la tige plaquée au tronc d'arbre. Ainsi, toutes les feuilles devraient se superposer en 2 ensembles, sur la gauche et sur la droite lorsqu'on est face à la plante. Or, il apparaît que les feuilles se distribuent non pas en deux zones très denses, mais dans tout l'espace disponible le long du tronc, le plus souvent sur un demi-cylindre vertical. Il apparaît donc que pour ces plantes, la symétrie bilatérale imposée par l'agencement initial des feuilles (phyllotaxie distique) est détournée secondairement en une symétrie axiale qui permet une distribution régulière et harmonieuse des feuilles. Ces mouvements sont essentiellement dus aux torsions à la base et au sommet des pétioles. Et lorsque des feuilles ont été cassées, l'ensemble du feuillage reste inscrit dans le demi-cylindre ou dans une couronne pour des plantes disposant de tout l'espace, ce qui signifie que les feuilles âgées sont encore capables de se réajuster à la suite de traumatismes ayant éliminé une ou plusieurs feuilles d'une même partie de la couronne.

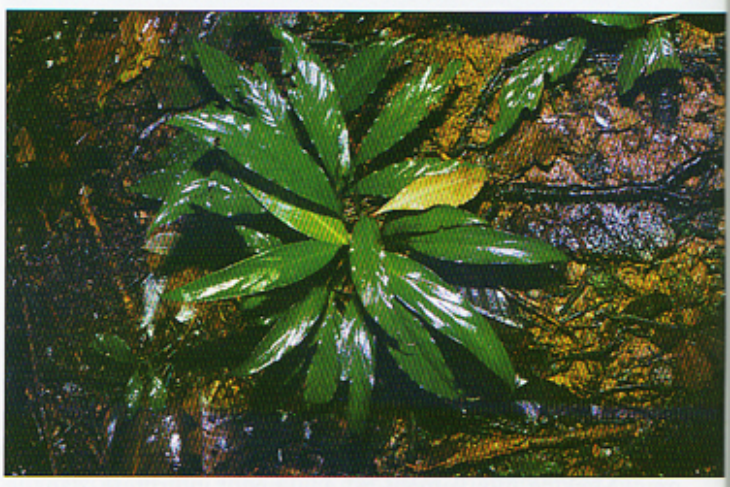
Ces mouvements ont déjà pu être suivis dans le temps chez *Philodendron billietiae* une espèce de Guyane récemment décrite (bien que commune). Cette espèce lianescente possède des feuilles à long pétiole cylindrique et vaste limbe triangulaire. Sa croissance a pu être suivie pendant plusieurs mois sur un Mur Végétal, au domicile de l'auteur. Étant donné que les entre-nœuds de la tige sont réduits à 2 ou 3 centimètres de longueur, alors que le limbe atteint 50 centimètres, on est amené à considérer que la plante constitue une grande rosette. Une source lumineuse fixe (tube halogène), permet d'appréhender d'autant mieux les mouvements des feuilles puisqu'elles devraient toutes se superposer les unes aux autres pour recevoir le maximum de lumière, si des déplacements secondaires n'intervenaient pas. Or, même dans ces conditions les feuilles ne se chevauchent pas mais se répartissent selon une demi-coupole harmonieuse, une feuille étant produite tous les deux mois. Chaque nouvelle feuille, pendant la dizaine de jours que dure son

déploiement, effectue des mouvements de haut en bas et de gauche à droite, selon une ellipse. Le matin, le limbe est subvertical (donc orienté vers la source lumineuse) et le soir, il se redresse. Ce mouvement elliptique à partir du bras du levier que constitue le pétiole se poursuit pendant tout le temps du déploiement de la feuille (5 à 6 jours), puis la feuille se stabilise face à la lumière, mais dans le site le moins occupé par les feuilles sous-jacentes. En effet, les feuilles ne sont pas totalement jointives et des espace vides de quelques centimètres de largeur subsistent entre les limbes. Mais cet espace libre est évidemment de dimensions bien inférieures à celles du limbe de la nouvelle feuille. Ainsi, les feuilles sous-jacentes sont partiellement ombrées par la nouvelle feuille. Pendant les jours que dure la stabilisation de la plus jeune feuille, on observe un déplacement latéral des deux feuilles sous-jacentes, sur quelques centimètres leur permettant ainsi d'être à nouveau directement exposées à la lumière. Mais ce déplacement entraîne un recouvrement des feuilles encore plus âgées situées dessous. Les feuilles les plus anciennes tendent à s'abaisser et finissent par se heurter au support (Mur Végétal ou tronc d'arbre dans la nature), si bien qu'elles sont recouvertes par des feuilles plus jeunes et disparaissent alors en se nécrosant. Il apparaît donc une succession complexe de phases dans ces déplacements des feuilles, mais qui aboutissent à une disposition optimale des feuilles jeunes et photosynthétiquement actives et à un éloignement, puis une disparition, des feuilles les plus âgées. Tous ces réajustements ont bien sûr une origine biologique liée aux interactions entre les feuilles. Le problème reste évidemment de comprendre quelle est la nature de ces interactions et, surtout, quel est le stimulus permettant le déplacement des feuilles. Des travaux effectués notamment sur des semis groupés de diverses plantes ont permis de montrer que les plantules s'évitent en allongeant leur tige et en la courbant éventuellement. De ces expériences, il a pu être montré que c'étaient les rayons lumineux rouge sombre et proche infrarouge qui étaient

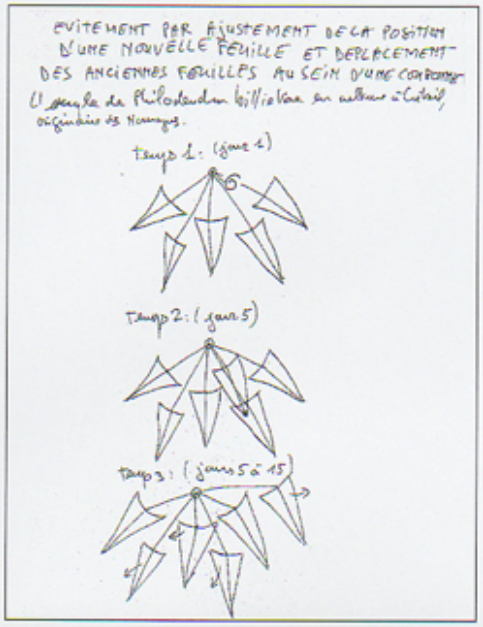
De gauche à droite et de haut en bas. Mouvements des feuilles anciennes en réponse à l'apparition d'une nouvelle feuille chez *Philodendron billietiae*, originaire de Guyane, en culture à Créteil. Jour 1 : jeune feuille se déroulant ; jour 3 : la jeune feuille se posisionne dans l'espace libre ; jour 6 : la jeune feuille est stabilisée ; jour 17 : les feuilles plus âgées, sous-jacentes, se sont écartées pour s'exposer à la lumière ; jour 48 : toutes les feuilles se sont repositionnées ; 4 mois plus tard, deux nouvelles feuilles sont apparues et l'ensemble du feuillage s'est progressivement repositionné.

Mimez-vous les

Face aux contraintes d'un milieu, les plantes répondent par des sélections adaptatives. Ainsi, dans la pénombre des sous-bois, les plantes ont développé des processus biochimiques et morphologiques leur permettant de capter et d'utiliser au mieux cette faible énergie. En Amérique, en Afrique et en Asie, on retrouve ainsi des structures comparables, bien que les espèces soient différentes. Ces réponses adaptatives similaires, face à une même contrainte, sont qualifiées de convergences qui se traduisent par exemple par l'adoption d'une vingtaine de formes globales du feuillage en sous-bois, selon les espèces. Mais une même forme peut être réalisée selon des dimensions différentes : une plante en rosette avec une gerbe de feuilles peut ainsi mesurer de 0,20 à 3 mètres de hauteur selon l'espèce. Or, il apparaît que dans les milieux à faible niveau de ressources, les espèces sont sous forme d'individus isolés et présentent des dimensions très variables. Mais dès que le niveau de ressources est légèrement plus élevé, les plantes ont des re-



lations de proximité et leur feuillage s'étend surtout en nappe continue, comme on l'a vu, selon un niveau de déploiement moyen du feuillage. Ainsi, dans ces conditions, ce



Ci-dessus : Les feuilles de la couronne centrale de *Phyllagathis hispida*, (Malaisie), laissent la place à une feuille de la couronne de la plante voisine. Ci-dessous, de gauche à droite : Couronne homogène évoquant une seule plante grâce à la disposition régulière et harmonieuse des feuilles ; seule la couleur légèrement différente des deux plus jeunes feuilles pourrait laisser planer un doute (Guyane). L'analyse de la couronne révèle la présence de 2 tiges appartenant à 2 espèces de 2 genres différents : l'herbacée *Spathiphyllum humboldtii* et la jeune liane *Rhodospatha venosa*..

responsables de ces mouvements. En effet, les feuilles absorbent essentiellement les longueurs d'ondes bleues ainsi que les rouges clairs pour la photosynthèse et sont transparentes aux rouges sombres. Par ailleurs, les feuilles réfléchissent également par leur surface ces mêmes rouges sombres. Ainsi, l'hypothèse la plus vraisemblable dans le cas de l'évitement des feuilles des espèces de sous-bois, concerne donc un jeu complexe d'interactions lumineuses par passage des rouges sombres à travers les feuilles sus-jacentes, et une réflexion de ces mêmes longueurs d'ondes par les feuilles sous-jacentes, amenant ainsi les feuilles à se réajuster les unes par rapport aux autres.
Mais ces mouvements, qui doivent donc organiser la distribution des feuilles des plantes en rosette, se retrouvent aussi lorsque plusieurs individus différents cohabitent avec des relations d'extrême proximité, comme on l'a vu précédemment dans le cas des ensembles pluri-individuels et souvent pluri-spécifiques constituant une nappe continue de feuillage. De nombreux exemples ont ainsi pu être observés dans la nature, dans lesquels les plantes en mélange évitent de superposer leurs feuilles. Un cas spectaculaire fut observé à la station de recherche CNRS des Nouragues (Guyane), où une unique couronne était constituée de deux plantes différentes : *Spathiphyllum humboldtii* et *Rhodospatha venosa*. Toutes les feuilles se répartissaient de façon régulière et harmonieuse et c'est en séparant les deux plantes que l'auteur fut amené à voir que les feuilles s'évitaient tout en constituant une couronne unique. Cela montre que les interactions, vraisemblablement d'origine lumineuse (mais il ne faut pas exclure d'autres hypothèses relatives à des substances volatiles émises ou à des interférences électro-magnétiques par exemple), sont perceptibles non seulement par les feuilles d'un même individu, mais encore par les feuilles de deux individus différents appartenant ou non à la même espèce. On observe donc là une universalité de ces relations de proximité aboutissant à la disposition optimale des feuilles de plantes.

UNES LES AUTRES !

sont les espèces les plus proches quant à leur forme et leurs dimensions qui ont le plus de chances de cohabiter sans s'éliminer. On peut ainsi avoir de grandes difficultés à distinguer un *Elatostema* d'un *Begonia*, ou encore un *Dracaena* d'un *Pandanus* ou d'un *Mapania*, bien que ces plantes appartiennent à des familles différentes. On observe donc une occupation de l'espace par une nappe homogène de feuillage appartenant à plusieurs espèces, grâce au fait que les plantes se ressemblent physiologiquement, anatomiquement, morphologiquement et physionomiquement. Contrairement à ce qui est souvent admis, ce n'est donc pas par des stratégies d'exploitation des ressources différentes que les plantes cohabitent (diversité des "niches" écologiques), mais bien par des stratégies totalement similaires qui les amènent à se mélanger en occupant au maximum une surface définie par le degré de vigueur moyen de l'ensemble des espèces en mélange. On est ainsi face à un mode de mimétisme qui permet un ajustement progressif entre les individus d'espèces différentes, sans que l'une "récupère" un quelconque avantage par rapport à l'autre, contrairement aux modes de mimétisme décrits chez les animaux.

Ainsi, dès que l'on aborde les milieux riches en ressources, comme les lisières forestières aux abords de grandes rivières, de routes ou de chablis à l'intérieur de la forêt, on retrouve les vieilles images de la jungle impénétrable. Ce caractère impénétrable des lisières est lié au fait que les plantes profitent de conditions de croissance très favorables : forte luminosité, abondance d'eau et de ressources minérales. Bien évidemment, dans ces milieux, une intense compétition s'installe et les espèces les plus performantes éliminent celles qui le sont moins, cette performance étant essentiellement basée sur la vitesse de croissance et la capacité à recouvrir les autres plantes, les privant ainsi de lumière. Le succès des lianes dans ces milieux s'explique par leur aptitude à pousser très vite, puisqu'elles émettent beaucoup de feuillage et peu de tissus de soutien coûteux en énergie : au lieu de se soutenir elles-mêmes, elles utilisent les supports (troncs et branches) élaborés par les arbres et les arbustes. On considère qu'aux abords de chablis relativement petits peuvent coexister des espèces de sous-bois et des espèces de lisière héliophiles, entraînant ainsi une richesse en espèces plus élevée que dans les sous-bois non perturbés avoisinants. Mais en fait, cette richesse ne concerne que les sites d'une même zone, car, dès que l'on analyse le cortège d'espèces situées dans une autre lisière, souvent simplement à quelques kilomètres, on constate que les espèces de sous-bois sont en partie différentes de celles rencontrées sur le site précédent, alors que les espèces pionnières, à très large répartition, restent les mêmes. Et à l'échelle d'une région, il apparaît clairement que les perturbations telles que les lisières à haut niveau de ressources font chuter la biodiversité, en raison de ces mécanismes de compétition qui sélectionnent essentiellement les critères relatifs à la vitesse de croissance, donc à la capacité d'envahir et d'éliminer les autres espèces. Nous avons donc vu que, selon le niveau des ressources, et particulièrement l'intensité lumineuse et la disponibilité en eau, on pouvait considérer trois tendances dans lé mode d'occupation des biotopes par les plantes de sous-bois des forêts tropicales. Dans un premier cas, avec un faible niveau de ressources (sous-bois moyen, tels que les vastes zones à mi-pente ou les larges plages de sol forestier situé à plus d'une dizaine de mètres d'un ruisseau), les individus de plantes

Mimétisme : *Alchornea floribunda et Palisota ambigua* (à droite), au Gabon.

Dans un chablis (Guyane), un *Cecropia sciadophylla* a fini par tuer

de sous-bois sont en faible densité, souvent séparés les uns des autres par une distance de un à quelques mètres, et ne présentent donc entre eux aucune relation de proximité. C'est dans ces vastes zones de sous-bois que l'on rencontre le maximum d'espèces (entre la moitié et les deux-tiers de tout le cortège des espèces herbacées et arbustives du sous-bois), d'une grande diversité morphologique et physionomique : les dimensions des plantes, les modes de croissance et les formes globales sont variables selon les espèces. Ainsi, dans ce milieu, la sélection s'opère sur tous les modes d'organisation (physiologie, anatomie, morphologie) susceptibles de permettre aux plantes de capter et d'utiliser au mieux le faible niveau des ressources, mais sans que les grandes vitesses de croissance ou les dimensions maximales soient particulièrement privilégiées, puisqu'il n'y a pas d'interaction avec des voisins susceptibles d'interférer vis-à-vis de ces ressources.

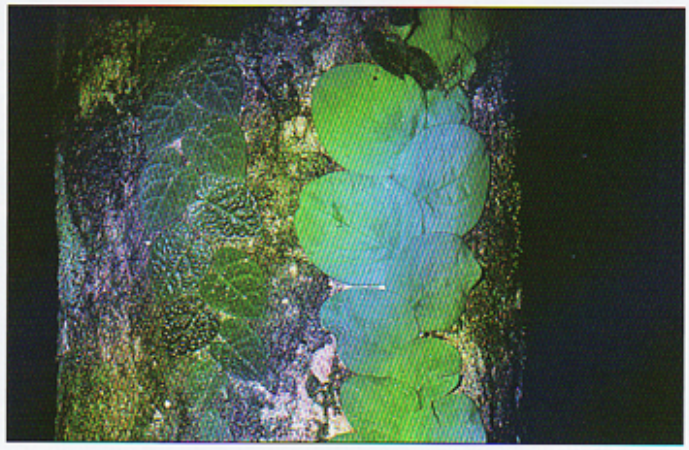
Ainsi, contrairement à des schémas darwiniens mal compris et un peu simplistes, on peut considérer que l'évolution est guidée par une inventivité et une créativité par rapport à l'utilisation des faibles ressources mais non pas par une compétition, c'est-à-dire une surenchère vis-à-vis de l'utilisation des ressources par rapport aux voisins (puisqu'il n'y a pas de voisins, comme ce fut discuté précédemment, en raison des destructions récurrentes).

voisin (à gauche) en pompant sa sève grâce aux anastomoses racinaires.

Dès que le niveau de ressources en lumière et en eau (ou souvent les deux ensemble) augmente, comme sur des talus en bord de chemin, sur les berges des ruisseaux, sur les sommets horizontaux de gros blocs rocheux, aux abords de cascades par exemple, les individus de plantes de sous-bois deviennent plus nombreux et peuvent même former une nappe continue de feuillage, comme on l'a vu précédemment, les mouvements des feuilles permettant aux plantes de se côtoyer de façon contiguë sans se superposer. Nous avons vu que cette nappe de feuillage est le plus souvent constituée de plusieurs espèces. Dans ces milieux à niveau moyen de ressources, on constate donc une forte occupation de la surface disponible, avec localement un grand nombre d'espèces, mais à l'échelle d'un vaste massif forestier (c'est-à-dire couvrant une surface de l'ordre de 1 000 à 10 000 kilomètres carrés), le nombre total d'espèces est moins important que dans les milieux à plus faible niveau de ressources. Ceci s'explique par le fait que les plantes de ces milieux à niveau moyen de ressources, sont souvent de grandes espèces (0,30 à 1,50 mètre de hauteur), formant beaucoup de fruits à pulpe (baies et drupes) attractives pour les oiseaux et les chauves-souris, qui dispersent ainsi les graines déféquées sur de vastes distances. L'aire de répartition de ces espèces est donc plus vaste que celle des espèces poussant isolément sur le sol forestier ou les rochers, dont les fruits sont souvent formés en faibles quantités (niveau de ressources bas), et souvent dispersés autour de la plante mère (particulièrement dans le cas des espèces à fruits secs en capsule qui n'intéressent pas d'éventuels disperseurs) ; les aires de répartition de ces espèces sont beaucoup plus réduites, avec, en conséquence, un endémisme plus étroit et un haut niveau de biodiversité, dès que l'on considère l'échelle du vaste massif forestier.

Lorsque le niveau des ressources est élevé (lisières forestières, etc.), la biodiversité végétale chute, malgré l'apport d'espèces héliophiles, cette chute étant due à la compétition entre individus et entre espèces, ainsi qu'à la production massive de fruits. Ceux-ci attirent tout un cortège d'animaux dispersant les graines sur de vastes distances, favorisant ainsi les échanges génétiques, avec une tendance à la sélection des individus les plus performants vis-à-vis surtout d'un critère : la vitesse de croissance qui va de pair avec la capacité à recouvrir et éliminer les autres individus.

Selon les observations effectuées par l'auteur dans de nombreux massifs forestiers du monde tropical et sub-tropical, il apparaît donc qu'un niveau bas de ressources est garant d'une biodiversité structurale et spécifique maximale, tandis qu'un niveau moyen de ressources entraîne un niveau moyen de biodiversité, mais avec des relations de proximité entre plantes qui privilégient le côtoiement harmonieux à la compétition, alors qu'un niveau élevé de ressources fait chuter la biodiversité structurale spécifique en raison d'une sexualité exacerbée, et d'une sélection privilégiant la compétition, c'est-à-dire en l'occurence la capacité à pousser vite et à recouvrir les voisins, tendant ainsi à les éliminer. D'une façon plus générale, il semble que dans les milieux stables à long terme (avec, bien sûr, des perturbations et destructions récurrentes, mais de faible amplitude), tels que les sous-bois, les falaises et pentes rocheuses, les zones sub-désertiques, ces milieux étant par ailleurs caractérisés par un niveau de cetaines ressources faibles, la compétition ne peut se manifester : les plantes sont trop peu nombreuses et souvent séparées les unes des autres par des obstacles (rochers, troncs, ruisseaux…), elles poussent lentement et si elles sont amenées à se côtoyer, ce sont des relations de proximité avec les mécanismes d'évitement décrits qui se manifestent, garants d'une harmonie des formes ; la compétition, liée à un haut niveau de ressources est donc plutôt garante d'une disharmonie et d'une chute de la biodiversité.



Mimétisme : *Ficus villosa* et *Rhaphidophora korthalsii* (Bornéo).