

Le système des "zones de vie" du Dr Leslie R. HOLDRIDGE et l'essor d'une école d'écologie tropicale

Jean-François BEAUVAIS* et Patrick MATAGNE**

Le concept de "zone de vie" a été élaboré en Amérique Centrale entre 1947 et 1967 par le botaniste et écologue américain Leslie R. HOLDRIDGE.

Arrivé au Costa Rica en 1949, l'auteur était alors à la recherche d'un système de classification des grandes formations végétales, qui permettrait de comparer différentes unités de végétation. Il fait école sous les tropiques et élabore une méthodologie que l'école d'HOLDRIDGE, dont le centre se trouve au Costa Rica, souhaite transposer à toutes les latitudes.

1. Aux origines du système :

Le système des "zones de vie" permet de définir des formations végétales à partir des trois paramètres climatiques que sont la température, les précipitations et l'humidité. Sur le plan épistémologique, HOLDRIDGE s'inscrit dans le cadre conceptuel de la tradition physionomique européenne de la phytogéographie qui, née à l'aube du XIX^e siècle¹, a conduit à élaborer de nombreux systèmes de classification. Ceux du Danois RAUNKIAER (1905) et du Français FELDMANN (1938), qui ont décrit des "types biologiques" intéressant les plantes vasculaires et les algues, sont les plus connus. Leurs classifications se basent sur les adaptations des espèces aux facteurs climatiques, à la physionomie et à la stratification des peuplements. Les aspects géographiques et phénologiques sont donc pris en compte. RAUNKIAER utilise le suffixe -phytes pour les plantes vasculaires (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, cryptophytes, thérophytes), FELDMANN le suffixe -phycées pour les algues (phanérophycées, hémiphanérophycées, chaméphycées, hémicryptophycées, éphémérophycées, hypnophycées)².

* Analyse scientifique : J.-F. B., 71, Grand'Rue, 16110 LA ROCHEFOUCAULD.

** Analyse épistémologique et rédaction : P. M., 43, rue Auguste Comte, 37000 TOURS.

1 - A. von HUMBOLDT : *Essai sur la géographie des plantes*, 1805.

GRISEBACH, A. R. H. : *Ueber den Einfluss des Clima auf die Begränzung des Naturlichen Floren*, *Linnaea*, 12, 1838.

Né en 1907 dans le Connecticut, HOLDRIDGE, formé aux U.S.A. dans les années 1930-1940³, se réfère aussi à l'écologie dynamique américaine. La formation devient alors "un groupe d'associations végétales à l'intérieur d'une division naturelle de climat, lesquelles, prenant en compte les divisions édaphiques et les étapes de succession, ont une physionomie similaire dans n'importe quelle partie du monde"⁴. Il s'agit donc d'une synthèse entre les définitions proposées par la tradition physionomique européenne et par l'écologie successione américaine.

Anatomie du système⁵

Intégrant ces différents concepts, les "zones de vie" sont des aires géographiques hétérogènes délimitées par les variations de trois paramètres climatiques. Le diagramme qui en découle est une représentation bidimensionnelle d'un modèle tridimensionnel (figure 1). Les deux paramètres considérés comme primordiaux sont la température et les précipitations, tandis que l'humidité est exprimée par le rapport suivant :

$$R = \frac{ETP}{P} \text{ appelé "rapport de l'évapotranspiration potentielle".}$$

L'ETP est la quantité d'eau théorique qui peut être rendue à l'atmosphère, d'une part par la totalité de la couverture végétale, d'autre part par le sol et sa communauté, sous un apport d'eau initial suffisant. HOLDRIDGE la considère comme une variable de la biotempérature et l'obtient en multipliant celle-ci par une constante égale à 58,93. Ainsi, $ETP = 58,93 \times T^{b_{10}}$.

L'évapotranspiration potentielle est vue comme une fonction de la biotempérature, concept créé par HOLDRIDGE lui-même, et des précipitations, la biotempérature étant la moyenne annuelle des températures qui permettent la croissance et l'activité physiologique de la végétation (photosynthèse, respiration, etc.). Ces températures sont comprises entre 0° C et 30° C. Par la suite, le concept de biotempérature a subi quelques révisions, notamment en 1966 et à l'occasion d'études plus récentes sur les impacts potentiels de changements climatiques sur la production forestière du Costa Rica, qui prennent en compte les variations en latitude, par exemple pour des températures supérieures à 24° C (soit entre 24° C et 30° C).

2 - J. FELDMANN, "Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée ; la côte des Albères", *Revue algologique*, **10**, 1938.

C. RAUNKIAER, "Types biologiques pour la géographie botanique", *Bulletin de l'Académie des sciences et lettres du Danemark*, 1905.

R. MOLINIER, P. VIGNES, *Écologie et biocénotique*, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel-Paris, 1971, p. 158-160.

3 - Il obtient son doctorat en botanique en 1947 à l'université du Michigan.

4 - L. R. HOLDRIDGE - *Curso de ecología vegetal*, Programa de cooperación técnica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (I.I.C.A.), San José, Costa Rica, 1953, p. 9.

5 - En référence à H. JIMÉNEZ SAA, *Anatomía del sistema de ecología basada en zonas de vida de L. R. HOLDRIDGE*, Centre Científico Tropical, San José, Costa Rica, 1993.

Ces trois facteurs : biotempératures (bioT), précipitations (P) et rapport de l'évapotranspiration potentielle (R), forment des axes gradués logarithmiquement, en mailles triangulaires définissant des unités hexagonales appelées formations bioclimatiques, formations végétales ou encore "zones de vie".

Le diagramme est présenté en bidimensionnel et en surimpression des régions latitudinales et étages altitudinaux (mis en corrélation avec la biotempérature). En réalité, il représente un modèle tridimensionnel. En effet, c'est seulement à une latitude de base tropicale que tous les étages, c'est-à-dire sept, peuvent être représentés. Si l'on s'éloigne de part et d'autre de l'équateur vers les pôles, les valeurs plus faibles de la biotempérature (au niveau de la mer) définissent l'étage de base d'une région latitudinale, dont les étages altitudinaux ne seront plus représentés que par un diagramme réduit d'un niveau par la base, ainsi de suite vers les régions de plus grande latitude.

Par conséquent, le nombre de "zones de vie" diminue de l'équateur aux pôles. Le diagramme utilisé en tridimensionnel permet d'en dénombrer 134 en allant jusqu'à la région subpolaire.

Les lignes grasses des hexagones représentent les limites de chaque "zone de vie". Elles sont toutes coupées par les lignes guides de bioT, P et R, formant six triangles dans chaque hexagone (figure 2). Ces triangles sont des zones de transition. À l'intérieur de chacune d'elles, deux des trois facteurs principaux correspondent à la même région ou étage, à la même province d'humidité ou bande de précipitation, formant le corps principal de l'hexagone (non transitionnel). Le troisième facteur correspond à la région, étage, province d'humidité ou régime de précipitation de l'hexagone voisin. Ceci explique la situation transitionnelle des associations qui entrent dans ces triangles. Une nomenclature est alors établie. Ces zones de transition sont caractérisées, sur le terrain, par une biodiversité particulièrement riche, comme dans toute situation transitionnelle en écologie.

Il existe à l'intérieur d'une "zone de vie", qui constitue un premier niveau de division environnementale, des sous-unités ou associations qui prennent en compte les variations atypiques (édaphiques, topographiques, hydriques et atmosphériques). Autrement dit, une "zone de vie" délimite un ensemble relativement hétérogène de végétation, soit un groupe d'associations, avec cependant des similitudes. Ce sont des effets secondaires qui vont entraîner des sortes de "déviation" de l'influence climatique ou dite zonale, provoquant des influences plus localisées sur la physionomie, la structure, la morphologie, etc.

L'association étant caractérisée par sa physionomie (localement par quelques espèces dominantes), des études menées par des écologues et des forestiers ont permis de définir une procédure qui permet, sur le terrain, d'évaluer la physionomie de la végétation. Il s'agit d'établir des profils forestiers, des mesures de densité, de dimensions, de fréquences des espèces arborescentes, d'étudier la forme des houppiers d'arbres canopéens, etc.

Ainsi, quatre grands groupes d'associations sont définis :

- l'association climatique : aucun facteur environnemental ne vient perturber les principaux facteurs climatiques qui régissent la "zone de vie" ;
- des associations édaphiques : les variations édaphiques y modifient l'équilibre de l'eau (pH, salinité, granulométrie, topographie, roches mères, etc.), conduisant à des physionomies particulières ;

- des associations hydriques : dans le cas des terrains immergés par des eaux peu profondes, toute l'année ou une partie de l'année ;
- des associations atmosphériques : dues à une anomalie climatique (azonale), comme par exemple une répartition inhabituelle des précipitations sur l'année, qui caractérise un climat méditerranéen ou de mousson, les phénomènes de nébulosité en forêt de haute montagne tropicale, les situations de vents forts plus ou moins constants.

Le cas de la forêt de prémontagne humide de Monteverde, à 1 700 m d'altitude dans la cordillère de Tilarán au Costa Rica, est particulièrement intéressant. En effet, c'est en conjuguant deux facteurs exceptionnels, topographique et surtout atmosphérique, qu'on explique une situation de forêt nébuleuse à une altitude beaucoup plus faible que celle qu'autoriseraient des conditions climatiques plus classiques, vers 3 000 m d'altitude. C'est la rencontre des vents alizés Caraïbes du N-E avec les vents chauds du Pacifique orientés S-O qui déclenche localement cette nébulosité à l'origine d'une exceptionnelle biodiversité, puisque la température reste plus élevée en moyenne à 1 700 m que dans une forêt nébuleuse classique.

L'écologie d'HOLDRIDGE

HOLDRIDGE propose sa classification des formations végétales du monde à partir de données climatiques simples, pour répondre à un besoin précis. En effet, dans les années 1940, il se heurte à des difficultés d'application aux régions tropicales des systèmes existants. Les travaux qu'il conduit jusqu'au début des années 1960 restent peu connus des Américains du Nord, notamment parce qu'ils sont publiés en espagnol. En 1966 HOLDRIDGE rédige *The life zone system*, puis surtout *Life zone ecology* en 1967, publié par le Centre scientifique tropical de San José⁶. Un ouvrage important paru en 1971 propose des méthodes d'étude de terrain conduites au Costa Rica et en Thaïlande entre 1964 et 1966 par une équipe dirigée par HOLDRIDGE⁷, qui a bénéficié de nombreuses données et d'importants moyens militaires. Ces études (46 sites forestiers du Costa Rica) conduisent à accréditer l'idée que le système de HOLDRIDGE est prédictif. Jusqu'à présent, les "zones de vie" ont été déterminées et cartographiées par HOLDRIDGE et ses élèves dans la plupart des pays d'Amérique latine, dans une partie de l'Afrique, de l'Asie et de l'Amérique du Nord⁸.

6 - J.-F. BEAUVAIS - "L'approche parataxonomique en dendrologie néotropicale du Centre Scientifique de San José au Costa Rica ; la formation du Dr Humberto JIMENÉZ SAA", *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, 28, 1997 : 170-176.

7 - HOLDRIDGE L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H., LIANG, T., TOSI, J. A. Jr. : *Forest environment in tropical life zones a pilot study*, Pergamon Press, Oxford-New York-Toronto-Sydney-Braunschweig, 1971.

8 - Bolivie, Brésil, Colombie, Costa Rica, Panama, République Dominicaine, Paraguay, Équateur, Salvador, Guatémala, Honduras, Nicaragua, Haïti, Puerto Rico, Pérou, Vénézuéla, Est des USA, Afrique du Nord, Mozambique, Nigéria, Cameroun, Thaïlande, Timor, Australie.

FIGURE 1
DIAGRAM FOR THE CLASSIFICATION OF WORLD LIFE ZONES OR PLANT FORMATIONS

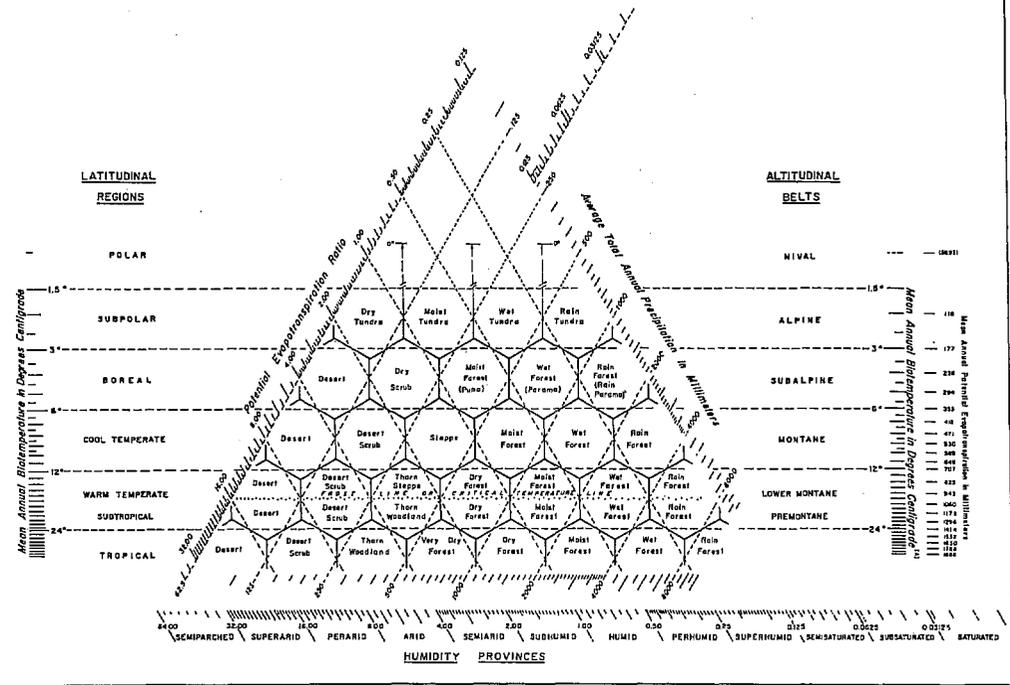


Figure 1

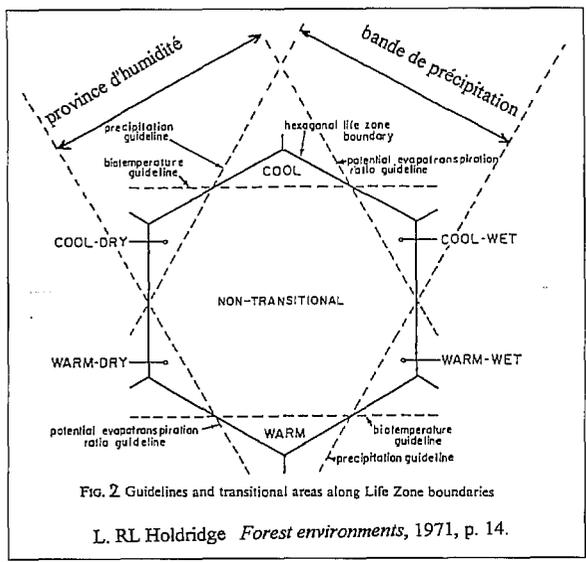


Fig. 2 Guidelines and transitional areas along Life Zone boundaries

L. RL Holdridge *Forest environments*, 1971, p. 14.

Figure 2

115 articles dans 38 revues font référence au système d'HOLDRIDGE entre 1965 et 1986⁹. Il est utilisé dans les domaines de l'écologie (53% des citations), de la botanique, de l'ornithologie, de la mammalogie, de l'herpétologie, de la foresterie, de la conservation, de l'entomologie, de la pédologie, de l'hydrologie, de la climatologie, de la géologie et de la mycologie. Des études récentes de foresterie se réfèrent encore à HOLDRIDGE¹⁰.

Son école s'est structurée autour du C.C.T. Parmi les élèves d'HOLDRIDGE, qui vit actuellement dans les Caraïbes, certains appartiennent au C.C.T. (Joseph TOSI, Rafael BOLANOS, Vicente WATSON, Humberto Jiménez SAA) et à C.A.T.I.E. (José ARZE), d'autres travaillent en Colombie (César PÉREZ, Sigifredo ESPINAL), au Honduras (Nelson Agudelo CIFUENTES), aux U.S.A. (Gary HARTSHORN).

Les applications sont nombreuses. Elles permettent de comparer différentes unités de végétation très éloignées géographiquement, facilitent l'étude des écosystèmes perturbés par les activités humaines, fournissent des indications utiles à une exploitation durable des terres et à la mise en place de programmes qui ont un impact important sur l'environnement.

Par ailleurs, le système des "zones de vie" a donné lieu au développement d'une école tropicale, dont les modèles sont les écosystèmes les plus complets et les plus complexes de la planète. Il impose donc au botaniste "tempéré" qui souhaite s'y référer un changement de point de vue, une véritable révolution copernicienne.

9 - *Ecology, Biotropica, Hydrobiologia, Journal of Mammalogy, Science, American Midland Naturalist, The American Naturalist, Missouri Botanical Garden Annals, Environmental Management, American Journal of Botany, Journal of Ecology, Oecologia, Ambio (Puerto Rico), Canadian Journal of Forest Research, Environmental Conservation, Journal of Applied Ecology*, etc. Jennings, Environmental Research Center, Washington, State University Pullman. *Use of the Holdridge life zone system*, 1986.

10 - LOPEZ, J., JARA, L. F., MESÉN, F. - "Variación en resistencia de *Cedrela odorata* al ataque de *Hypsipyla grandella*", *Revista Tropical Centroamericana*, **19**, avril-juin 1997 : 20-25.