

Climat mondial et distribution des biomes végétaux

F. I. Woodward¹, M. R. Lomas¹ et C. K. Kelly²

1 Centre NERC pour la dynamique du carbone terrestre et Département des sciences animales et végétales, Université de Sheffield, Sheffield S10 2TN, Royaume-Uni

2 Division de la biodiversité et de l'écologie, Université de Southampton, Bassett Crescent East, Southampton SO16 7PX, Royaume-Uni

Les biomes sont des zones de végétation caractérisées par le même type biologique. Les définitions traditionnelles des biomes incluent également des descripteurs géographiques ou climatiques. Cette approche décrit une large gamme de biomes pouvant être corrélés à des conditions climatiques caractéristiques ou à des enveloppes climatiques. L'application de la technologie de télédétection à l'observation fréquente des biomes a conduit à un éloignement de la définition souvent subjective des biomes vers une définition objective. Des observations soigneusement caractérisées de la forme de vie, par satellite, ont été utilisées pour reconsidérer la classification des biomes et leurs enveloppes climatiques. Cinq grands biomes arborescents peuvent être reconnus par les satellites en fonction de la longévité et de la morphologie des feuilles : sempervirents à aiguilles, sempervirents latifoliés, caducifoliés à aiguilles, latifoliés-caducifoliés en saison froide et latifoliés-caducifoliés en saison sèche. Le biome caducifolié à aiguilles se trouve dans les climats les plus froids du monde, où la sécheresse estivale et par conséquent, le biome caducifolié en saison sèche sont absents.

Les définitions traditionnelles des biomes sont assez statiques, impliquant l'absence de changement de spectre biologique au fil du temps au sein de leurs enveloppes climatiques particulières. Cependant, ce caractère statique s'avère inexact puisqu'il y a eu une invasion mondiale des prairies et des terres agricoles dans la végétation forestière. La propagation mondiale des graminées, un nouveau super-biome, a probablement été initiée il y a 30 à 45 millions d'années par une augmentation de l'aridité mondiale, et a été entraînée par la propagation naturelle des perturbations dues au feu et au pâturage animal. Ces perturbations ont été encore étendues au cours de l'ère holocène par les activités humaines qui ont augmenté les surfaces terrestres disponibles pour le pâturage des animaux domestiques et les cultures. La situation actuelle est que les graminées se trouvent désormais dans la plupart, voire dans tous les biomes, et dans de nombreuses régions, elles dominent et définissent le biome. Les terres agricoles augmentent également, définissant un composant nouveau et relativement récent du super-biome des prairies. Dans le cas des prairies et des terres agricoles, diverses formes de perturbations, en particulier les perturbations fréquentes, conduisent à des extensions continues des plages de ces biomes.

INTRODUCTION

Les biomes sont de vastes regroupements d'espèces végétales définis en fonction de la physionomie reconnaissable des espèces dominantes. La classification par le type biologique est nécessaire car les espèces individuelles sont généralement géographiquement trop limitées pour englober l'ensemble de la gamme environnementale et géographique du type biologique et du biome reconnaissables. Il a également été courant d'inclure un élément géographique ou de localisation dans la définition, tel qu'équatorial, tropical ou boréal.

Holdridge (1967) a fourni une classification détaillée des différents biomes en termes de physionomie et de climat, souvent appelées enveloppes climatiques. Cette méthode intègre profondément le climat dans la définition des biomes. L'approche s'est éloignée des démarches antérieures, par exemple celles

de Schimper (1898) et Walter (1931), visant à comprendre les limites de la distribution en termes de processus biologiques critiques.

Une vue simplifiée de l'enveloppe climatique des biomes (figure 1) indique que l'emplacement géographique, par exemple tropical et boréal, joue autant un rôle dans la définition d'un biome que le climat. L'utilisation de la localisation pour définir les biomes devrait généralement être évitée lors de l'étude de la distribution géographique des biomes, car cela conduit à la circularité. L'inclusion du climat dans la définition d'un biome devrait également être évitée car le climat lui-même définit la distribution d'un biome (Woodward 1987), avec un potentiel supplémentaire de circularité. Les biomes qui incluent des arbres (figure 1) fournissent un point de départ pour la définition, car ils se trouvent dans tous les biomes sauf trois et sont des caractéristiques facilement reconnaissables.

Une approche basée uniquement sur ce qui peut être vu par télédétection a été développée. Le programme IGBP-DIS a élaboré une telle classification des biomes (tableau 1) dans laquelle l'emplacement géographique ne joue aucun rôle. La classification traditionnelle des biomes (figure 1) crée également des limites nettes entre les biomes, alors qu'en réalité, on observe souvent de larges zones de transition entre les biomes adjacents. Le programme IGBP-DIS (tableau 1) définit les forêts dans les zones de transition entre les biomes comme des forêts mixtes, de sorte que les zones de transition sont en fait considérées comme des biomes. Les biomes dominés par les arbres sont définis comme des forêts lorsque la hauteur de la canopée dépasse 2 mètres et représente plus de 60 % de la couverture. L'effet de seuil entraînera également une limite artificielle entre les biomes, en particulier lorsque la zone de transition est étendue.

Le programme IGBP-DIS (tableau 1) a également utilisé la télédétection pour identifier et classer les biomes arbustifs. L'analyse des formations arbustives n'a pas été tentée ici en raison d'une véritable incertitude, du moins parmi les auteurs, quant à la manière de définir les formations arbustives. Elles peuvent être considérées comme contenant des plantes ligneuses de moins de 2 mètres de hauteur (tableau 1), mais il existe de nombreux cas où des plantes ligneuses de plus de 2 mètres de hauteur sont également classées comme des arbustes (Smith et al. 1997) et où des plantes ligneuses de moins de 2 mètres de hauteur sont définies comme des arbres. Ce manque de clarté dans la définition a empêché leur description ici, bien que ce biome présente un intérêt phylogénétique majeur, notamment dans la flore australienne (Crisp et al. 2004 ; Hill 2004).

Il est également important d'éliminer la subjectivité lors de la définition de la distribution des biomes, en particulier lors de l'étude de l'importance du climat. Les données des images satellites conviennent bien à cette exigence ; même si le processus d'interprétation des données brutes de luminance nécessite un modèle, il est généralement objectif. L'approche adoptée ici consiste à utiliser des données de télédétection interprétées (DeFries et al. 2000) pour étudier la distribution à l'échelle mondiale des classes phytionomiques de la végétation.

À l'heure actuelle, la distribution des arbres par télédétection satellite a été soigneusement déterminée et validée (DeFries et al. 2000) ; cependant, aucune équivalence n'est disponible pour les arbustes et les graminées. Par conséquent, l'approche initiale concerne les arbres. Cette approche est ensuite étendue pour inclure notamment les graminées, en utilisant d'autres sources de données sur la distribution.

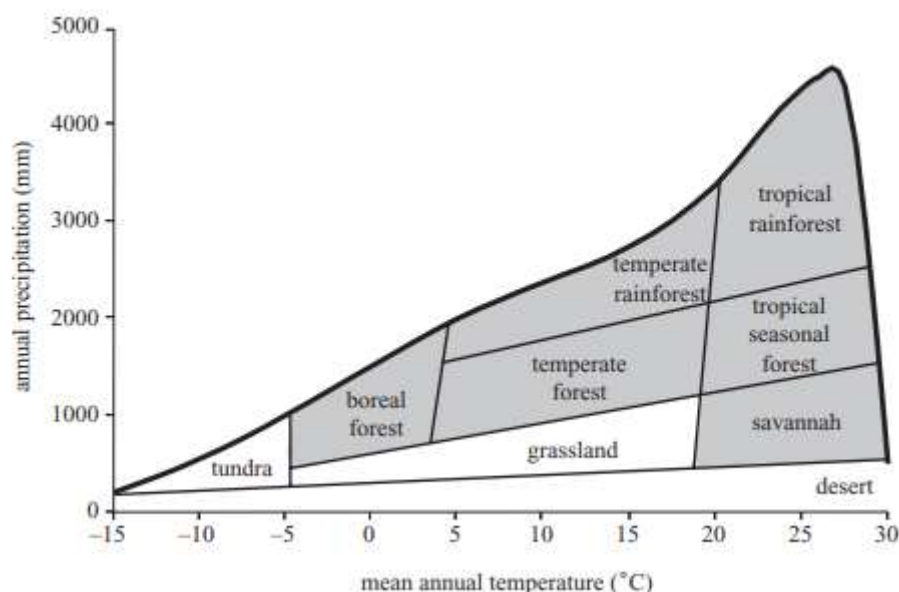


Figure 1. La distribution des biomes traditionnellement définis en fonction de la température annuelle et des précipitations. La zone ombrée comprend tous les biomes qui contiennent des arbres. (Modifié d'après Woodward & Lomas 2004.)

Tableau 1. La classification de la couverture terrestre IGBP-DIS. (Modifié d'après Woodward et al. 2001.)

Classification	Commentaire
Forêts sempervirentes à aiguilles	Paysages dominés par des arbres avec une couverture de canopée de plus de 60 % et une hauteur dépassant 2 m. Presque tous les arbres restent verts toute l'année. La canopée n'est jamais sans feuillage vert.
Forêts latifoliées sempervirentes	Paysages dominés par des arbres avec une couverture de canopée de plus de 60 % et une hauteur dépassant 2 m. Presque tous les arbres restent verts toute l'année. La canopée n'est jamais sans feuillage vert.
Forêts caducifoliées à aiguilles	Paysages dominés par des arbres avec une couverture de canopée de plus de 60 % et une hauteur dépassant 2 m. Composées de communautés d'arbres à aiguilles saisonnières avec un cycle annuel de périodes avec et sans feuilles.
Forêts latifoliées caducifoliées	Paysages dominés par des arbres avec une couverture de canopée de plus de 60 % et une hauteur dépassant 2 m. Composées de communautés d'arbres à feuilles larges saisonnières avec un cycle annuel de périodes avec et sans feuilles.

Forêts mixtes	Paysages dominés par des arbres avec une couverture de canopée de plus de 60 % et une hauteur dépassant 2 m. Composées de communautés d'arbres avec des mélanges ou des mosaïques des quatre autres types de couverture forestière. Aucun des types de forêt ne dépasse 60 % du paysage.
Formations arbustives fermées	Terres avec une végétation ligneuse de moins de 2 m de hauteur et une couverture de canopée arbustive de plus de 60 %. Le feuillage de la formation arbustive peut être persistant ou caduc.
Formations arbustives ouvertes	Terres avec une végétation ligneuse de moins de 2 m de hauteur et une couverture de canopée arbustive entre 10 et 60 %. Le feuillage de la formation arbustive peut être persistant ou caduc.
Savanes boisées	Terres avec des systèmes herbacés et d'autres sous-étages, et une canopée forestière de 30 à 60 %. La hauteur de la couverture forestière dépasse 2 m.
Savanes	Terres avec des systèmes herbacés et d'autres sous-étages, et une canopée forestière de 10 à 30 %. La hauteur de la couverture forestière dépasse 2 m.
Prairies	Terres avec des types de couverture herbacée. La couverture d'arbres et d'arbustes est inférieure à 10 %.

2. CLIMAT ET DISTRIBUTION MONDIALE DES ARBRES

(a) Sources de données

DeFries et al. (2000) décrivent des techniques pour cartographier la distribution mondiale des arbres à une résolution de 1 km à partir de données satellites lorsque leur couverture de canopée varie entre environ 10 % et 80 %. La limite inférieure est davantage liée aux limites de détection de l'approche, même s'il ne semble pas que des physionomies particulières d'arbres dépassent environ 80 % de la couverture de la canopée. Les données sont disponibles à l'adresse : <http://glcf.umd.edu/data/treecover/latlongProjection.shtml>. La procédure classe les arbres en deux physionomies reconnaissables et deux phénologies : à feuilles persistantes, caduques, à feuilles larges et à aiguilles. Ces classes de base sont non seulement reconnaissables, mais il existe une compréhension considérable des interactions critiques entre le climat et les processus biologiques qui limitent leurs distributions à la fois dans l'espace climatique et géographique (Woodward 1987).

La corrélation entre la distribution des biomes et le climat a traditionnellement été réalisée en utilisant les distributions géographiques de la température annuelle et des précipitations (figure 1). Pour cela et pour les comparaisons sur la période de 1901 à 1970, les données climatiques ont été dérivées par New et al. (2000). Cette série de données évite les augmentations de température observées au cours des deux dernières décennies et auxquelles la végétation peut réagir, mais de manière incomplète (Woodward & Lomas 2004). Les données ont été interpolées pour fournir une couverture mondiale, sur une base mensuelle, pour le XXe siècle ; la résolution la plus fine de la base de données est de 0,5° de latitude et de longitude.

(b) Observations

Les quatre classes physionomiques des arbres montrent des distributions géographiques contrastées mais se chevauchant (figures 2-5), ce qui indique l'étendue des zones de transition entre les types de biomes. En effet, il semble que les classes mixtes d'arbres, dominent la scène mondiale. Les transitions nettes entre les types de végétation (figure 1) ne sont pas observables sur la végétation terrestre actuelle. Les arbres sempervirents à feuilles larges (figures 2 et 4) dominent avec les arbres à aiguilles sempervirents ou caducifoliés (figures 3 et 5) qui sont principalement cantonnés à l'hémisphère nord. Les arbres caducifoliés sont largement répartis mais ne dominent que rarement un biome particulier ; cela peut en partie être dû à l'intrusion de l'agriculture et des prairies dans différentes parties du monde.

La température annuelle moyenne (figure 6) et les précipitations (figure 7) moyennes (modifiées d'après New et al. 2000) indiquent des corrélations évidentes avec la distribution des arbres. Les limites nord des arbres sempervirents à aiguilles (figure 5) correspondent approximativement à l'isotherme de - 5 °C (figure 6), et les forêts sempervirentes à feuilles larges de l'Amazonie et de l'Afrique centrale. se trouvent là où les précipitations mensuelles moyennes dépassent environ 140 mm. L'approvisionnement en eau par les précipitations est essentiel pour la croissance des plantes, car la teneur en eau des plantes est souvent supérieure à 95 % du poids frais. Le dioxyde de carbone absorbé par la photosynthèse a un coût de perte d'eau simultanée, de sorte que la productivité est fortement corrélée à la perte d'eau des plantes et donc aux besoins en eau (Woodward 1987).

Des relations mécanistiques directes existent entre les précipitations et le type de biome (Woodward 1987). Alors que la relations entre la température annuelle moyenne et la distribution des arbres n'est pas linéaire. Aussi, des caractéristiques physiologiquement plus pertinentes, telles que la température de la saison de croissance et la température minimale absolue peuvent être corrélées avec la température annuelle moyenne. De vastes régions de la biosphère terrestre ont des températures annuelles moyennes inférieures au point de congélation de l'eau, où peu ou pas de croissance se produit. Ainsi, si la température est déterminante dans la distribution, il faut considérer certaines composantes de la température annuelle moyenne, telle que la température de la saison de croissance, par exemple.

La température annuelle moyenne n'a pas de relation mécanistique directement évidente avec la distribution des plantes. En revanche, la température minimale (mais pas la température maximale) y est liée de manière causale. Woodward (1987) a établi à partir d'observations la présence de températures cardinales pour la survie de différents types fonctionnels d'arbres. Les espèces sensibles au froid sont impactées à partir de 10°C et meurent à 0°C. Des températures entre - 15 °C et - 20 °C tuent les espèces sempervirentes à feuilles larges sensibles au gel. Les espèces dépendant de la

surfusion pour éviter les blessures, et qui sont généralement des espèces caducifoliées à feuilles larges, survivent jusqu'à un seuil d'environ - 40 °C. Ces températures extrêmes enregistrées comme températures minimales absolues dans les stations météorologiques (Müller 1982) peuvent se produire occasionnellement seulement (Woodward 1987), mais elles ont une fréquence suffisante pour influencer la survie des arbres.

Malheureusement, l'ensemble de données climatiques mondiales ne contient pas d'observations de température minimale absolue. Cependant, la température moyenne du mois le plus froid est fortement corrélée à la température minimale absolue (Müller 1982). La carte de la température minimale moyenne annuelle (figure 8) identifie la région la plus froide de la biosphère terrestre, en Sibérie, où les forêts caducifoliées à aiguilles dominent (figures 3 et 5). En revanche, les températures minimales dans les zones où les arbres sempervirents à feuilles larges prédominent dépassent toutes 0 °C (figures 2 et 4).

(c) Enveloppes climatiques

Une résolution de 0,5° de latitude et de longitude fournit 33 000 points de comparaison entre les occurrences de différentes classes physiologiques et phénologiques et le climat. Par conséquent, les diagrammes de dispersion entre les variables climatiques et la distribution, pour tous les points, fournissent des indications hautement résolues sur les enveloppes climatiques, étayées directement par une compréhension des processus critiques qui limitent la survie.

Les classes d'arbres sempervirents et caducifoliés (figure 9a,b) montrent de larges distributions dans l'enveloppe climatique définie par la température minimale annuelle et les précipitations totales. Cela contraste avec la classe à feuilles d'aiguille, qui n'est distribuée que dans les climats avec une température minimale inférieure à 15 °C. Bien que la végétation caduque se trouve dans la plupart des climats, à l'exception des plus humides, il existe des discontinuités notables. La classe à feuilles en aiguilles caduques n'est présente que dans les climats avec une température minimale inférieure à - 30 °C. La classe caduque froide se trouve à des températures minimales entre -30 °C et 5 °C, tandis que la classe à feuilles caduques en période de sécheresse se trouve là où la température minimale dépasse 7 °C et sur une très large gamme de précipitations annuelles. Les arbres à feuilles larges caduques en période de sécheresse présentent un chevauchement considérable avec l'enveloppe climatique des arbres à feuilles larges persistantes.

Cinq classes de types d'arbres peuvent être reconnues et définies comme des biomes. Les cinq classes sont les arbres à feuilles persistantes à feuilles d'aiguille, les arbres à feuilles larges persistantes, les arbres à feuilles d'aiguille caduques, les arbres à feuilles larges caduques et les arbres à feuilles larges caduques en période de sécheresse, en se basant sur la taille et la longévité des feuilles, mais en y ajoutant la nécessité de reconnaître les comportements liés au froid et à la sécheresse. Cela pourrait être réalisé par télédétection de la température du couvert forestier (Schmugge & Kustas 1999) et de l'état hydrique du couvert forestier (Park et al. 2004). Les enveloppes climatiques de ces biomes sont très larges et incompatibles avec des résolutions climatiques plus fines, telles que celles employées par Holdridge (1967), mais elles présentent l'avantage considérable d'être observables.

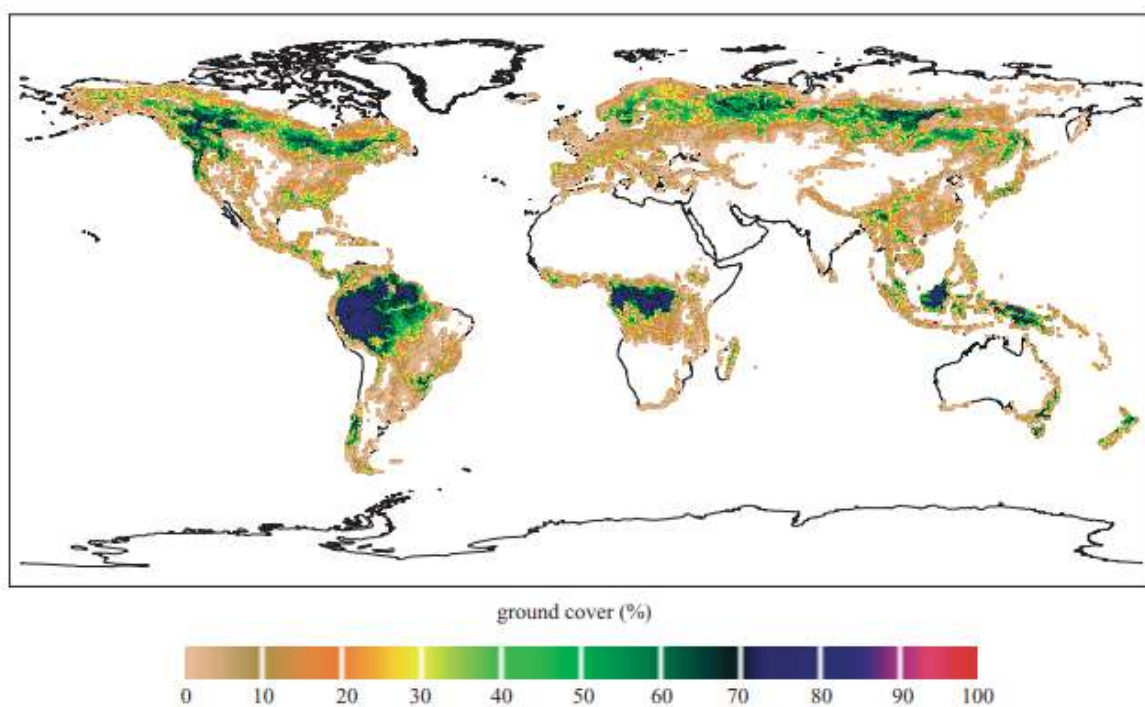


Figure 2. Distribution à l'échelle mondiale des arbres à feuilles persistantes (pourcentage de la couverture au sol). Toutes les données sur les arbres proviennent du projet de couverture continue des arbres de l'University of Maryland Global Land Cover Facility, disponibles sur : <http://glcf.umd.edu/data/treecover/latlongProjection.shtml>.

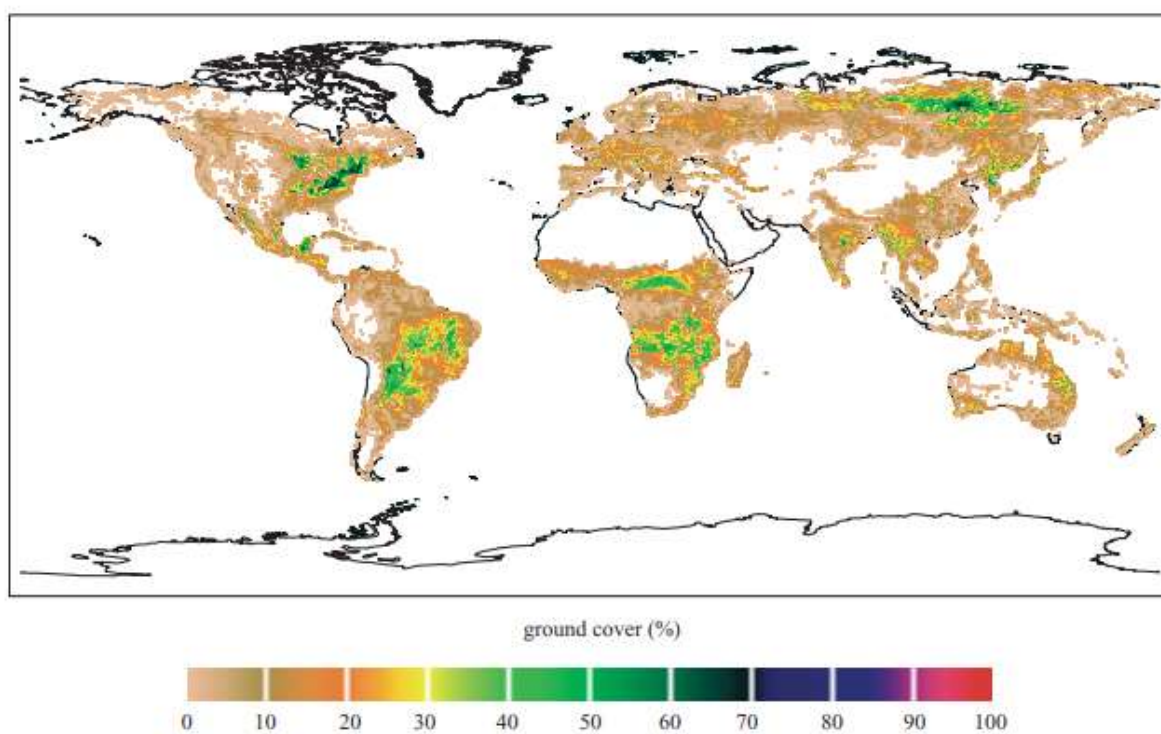


Figure 3. Distribution à l'échelle mondiale des arbres à feuilles caduques (pourcentage de la couverture au sol).

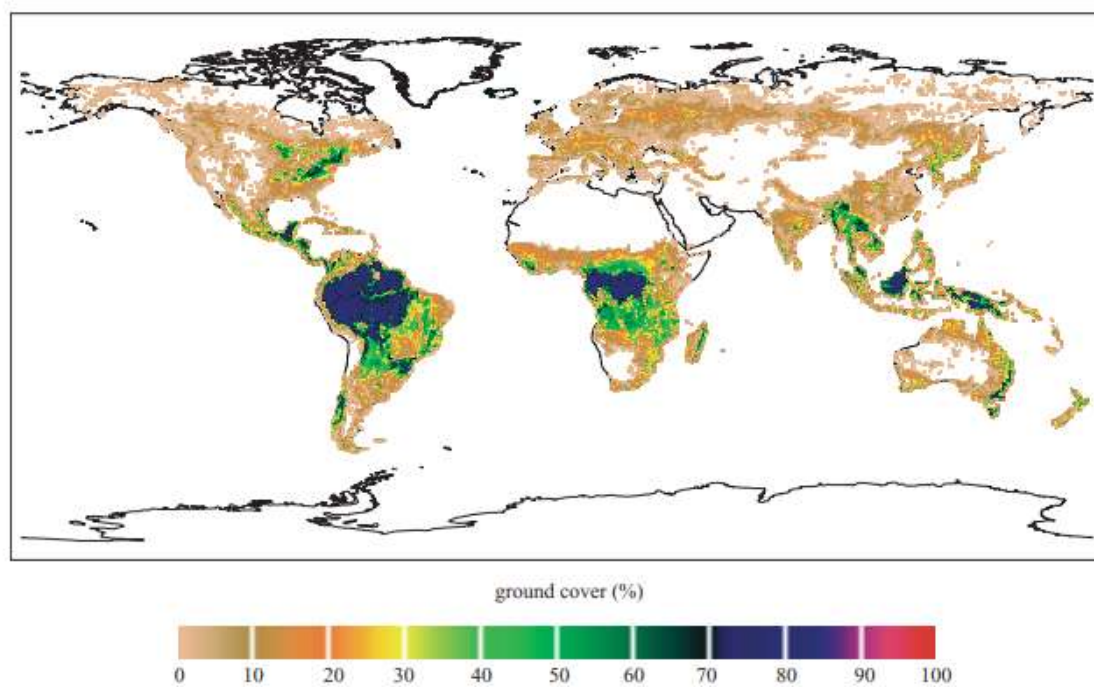


Figure 4. Distribution à l'échelle mondiale des arbres à feuilles larges (pourcentage de la couverture au sol).

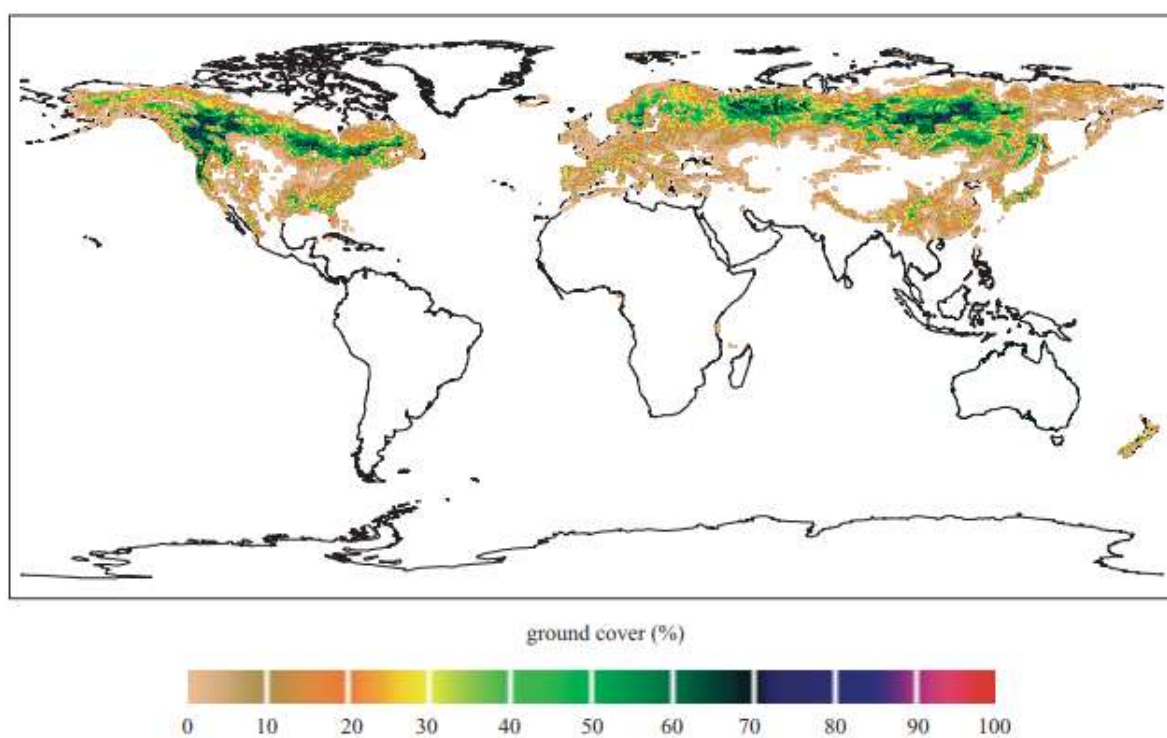


Figure 5. Distribution à l'échelle mondiale des arbres à feuilles aciculaires (pourcentage de la couverture au sol).

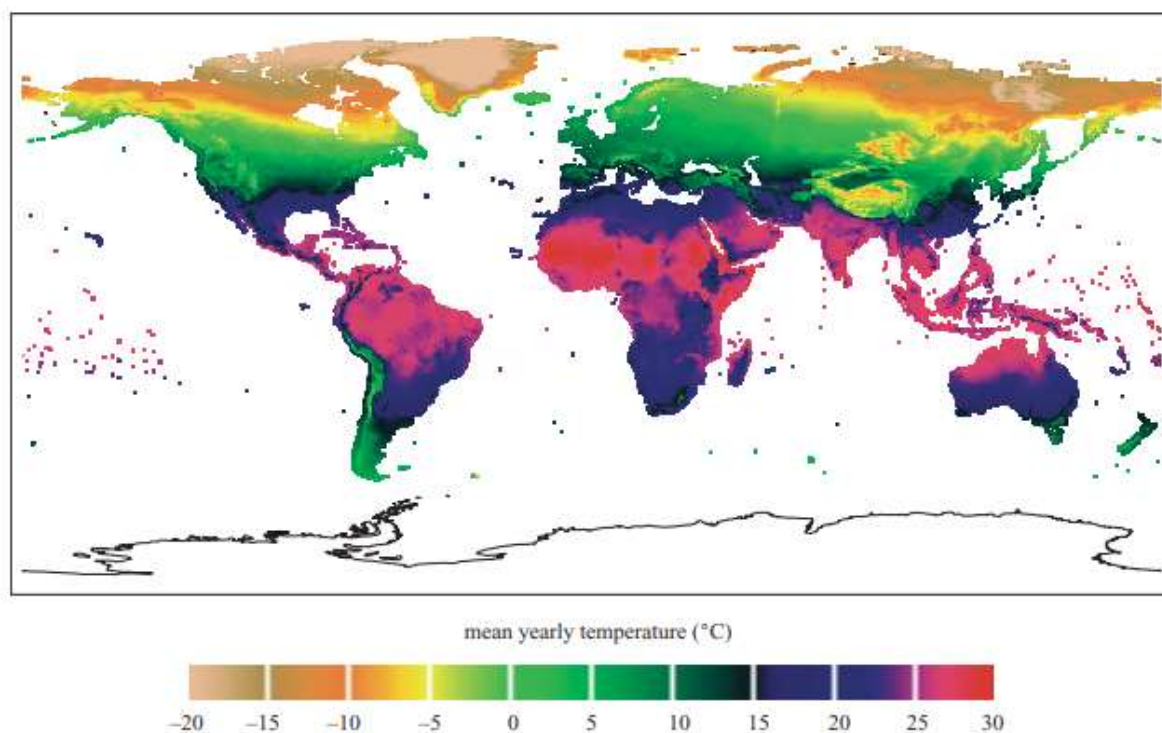


Figure 6. Température annuelle moyenne pour la période de 1901 à 1970. (Modifiée d'après New et al. 2000.)

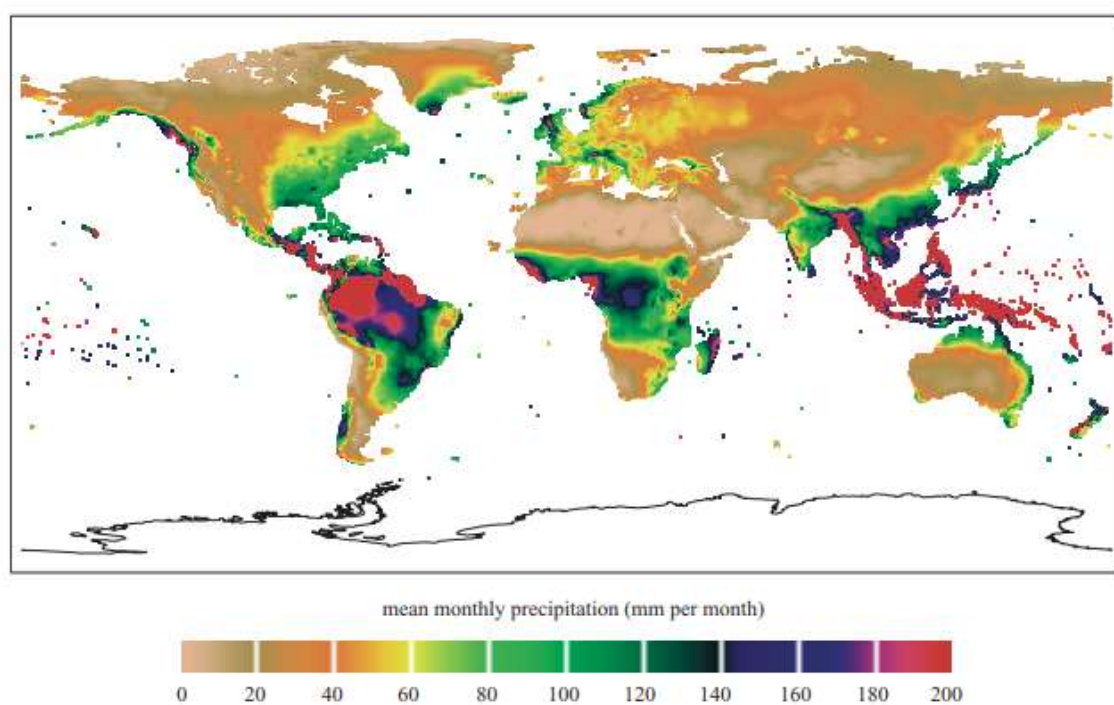


Figure 7. Précipitations mensuelles moyennes pour la période de 1901 à 1970. (Modifiée d'après New et al. 2000.)

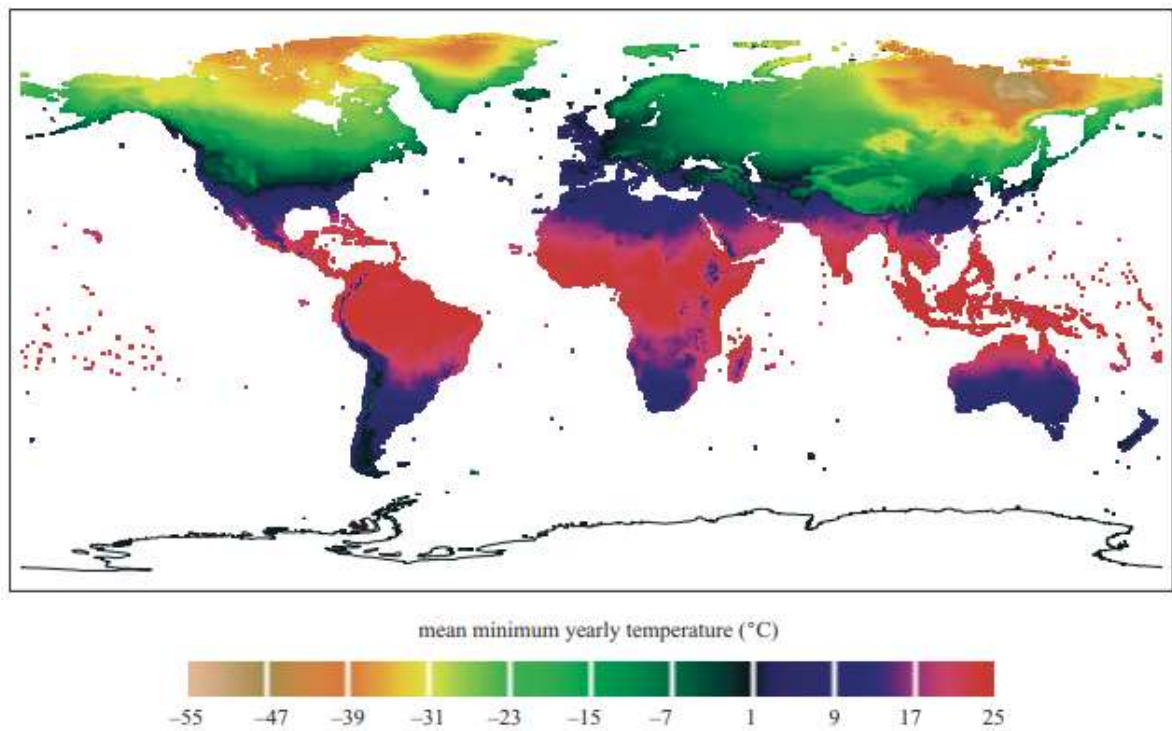


Figure 8. Température minimale annuelle moyenne (sur une base mensuelle) entre 1901 et 1970. (Modifiée d'après New et al. 2000.)

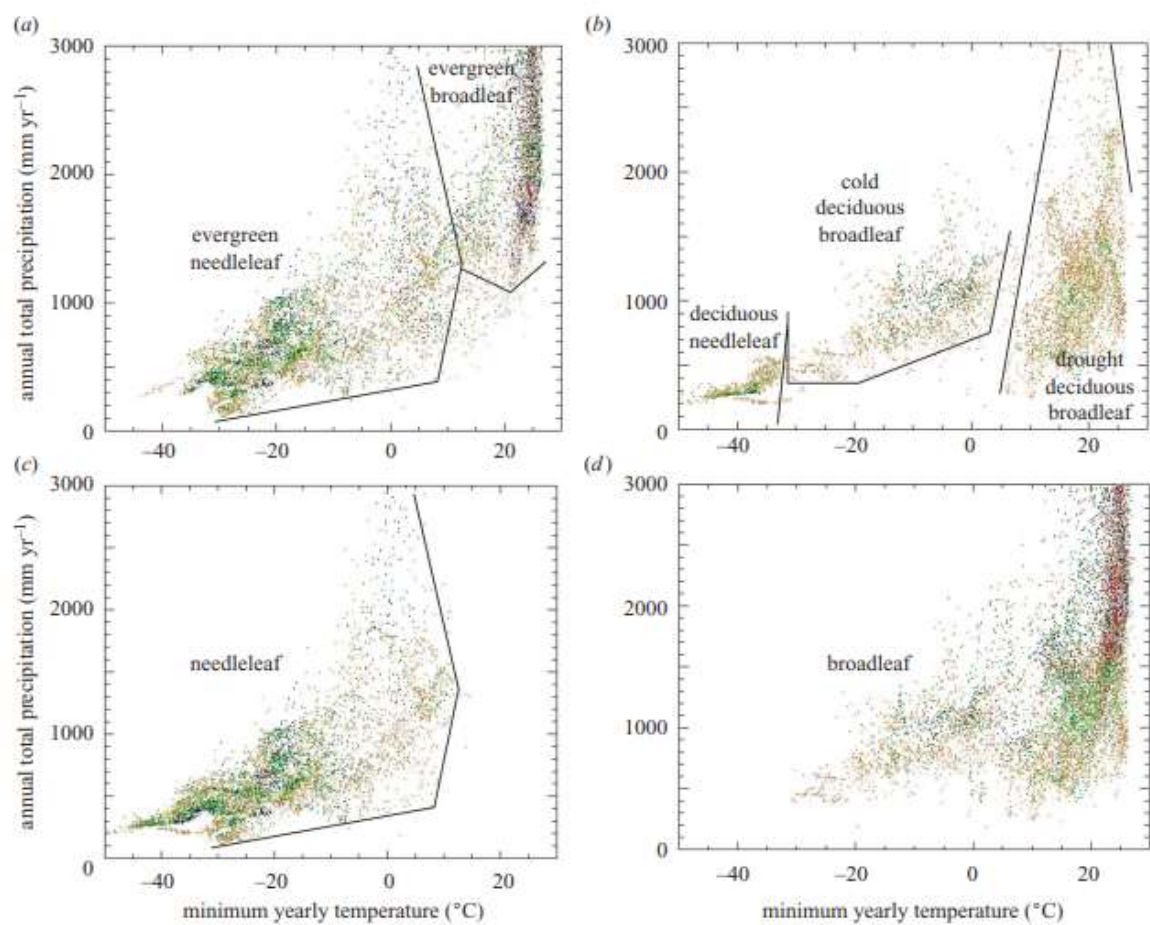


Figure 9. Diagrammes de dispersion de la couverture forestière (pourcentage de la couverture terrestre) par rapport à la température minimale annuelle moyenne (en °C) et aux précipitations totales annuelles (en mm). (a) À feuilles persistantes ; (b) à feuilles caduques ; (c) à feuilles en aiguilles ; et (d) à feuilles larges. Les totaux des précipitations sont limités à 3000 mm pour une meilleure résolution des climats à faibles précipitations. Le code couleur est le même que pour les figures 2 à 5. Les lignes de délimitation sont tracées à l'œil nu.

3. LES PRAIRIES

(a) L'origine des graminées

La majeure partie des 400 millions d'années de vie sur terre a été dominée par la présence d'arbres (Beerling & Woodward 2001). Leur hauteur et leur longévité ont favorisé leur domination des biomes terrestres. En revanche, les graminées ont une durée de vie beaucoup plus courte, ayant évolué il y a environ 55 à 70 millions d'années (Kellogg 2001) et étendant leur distribution à partir de leurs origines dans les forêts tropicales il y a seulement environ 30 à 45 millions d'années. Cette expansion et la diversification rapide semble avoir été initiée par des changements environnementaux mondiaux, en particulier une plus grande aridité (Zachos et al. 2001). L'expansion géographique des prairies vers les hémisphères nord et sud a été favorisée par les perturbations. En plus du changement climatique, le pâturage, plutôt que la broutage, a augmenté en abondance et a évolué rapidement à mesure que la gamme des prairies s'est étendue (Retallack 2001). Les animaux de pâturage ont réduit la régénération des espèces d'arbres en combinaison avec la propagation du feu, ce qui a eu un impact significatif sur la survie des arbres mais moins sur les graminées en raison de la position de leurs méristèmes protégés au niveau ou en dessous de la surface du sol.

Une étape évolutive majeure chez les graminées a été l'émergence d'espèces à métabolisme photosynthétique de type C4. L'origine de ce type de métabolisme n'est pas certaine, mais elle s'est probablement produite pour la première fois il y a environ 25 millions d'années (Kellogg 2001). L'expansion initiale et l'évolution des graminées de type C4 ont été lentes, mais des extensions de gamme notables, observées dans de nombreux enregistrements paléocéologiques, se sont produites il y a environ 8 millions d'années. Les graminées à métabolisme photosynthétique de type C4 ont parmi les taux de photosynthèse les plus élevés (Pagani et al. 1999) mais elles sont généralement confinées aux climats chauds et très chauds, car le métabolisme dans son ensemble, y compris la photosynthèse et la croissance (Lawlor 1993), est sensible aux températures de refroidissement, une caractéristique qui limite fortement la saison de croissance dans les climats froids.

La rapidité de croissance des graminées de type C4, associée à leur occurrence générale dans des climats chauds et au moins semi-arides et saisonnièrement secs, indique que de tels biomes sont particulièrement sujets aux incendies (Bond et al. 2003). Les incendies peuvent se produire avec une grande fréquence, empêchant efficacement la régénération des arbres et se propageant même dans les zones boisées (Bond & Van Wilgen 1996). Les perturbations sont donc un facteur clé dans les prairies, ce qui est généralement en contradiction avec la propagation et même la survie des arbres forestiers. On peut donc soutenir que les cartes actuelles des biomes du monde ne représentent pas un état de répartition stable, mais plutôt une propagation graduelle par attrition des prairies à la place des arbres.

(b) La répartition actuelle des graminées

La combinaison du changement climatique et des perturbations a donc fortement favorisé la propagation des graminées. Des techniques objectives pour la cartographie des prairies ouvertes par télédétection sont disponibles (Yamano et al. 2003), mais elles peuvent échouer à identifier la présence de graminées en tant que sous-bois forestier. Les prairies de type C4 ne peuvent pas être différenciées des prairies de type C3 sur la base de leur physiologie particulière et de leur structure foliaire. Il existe une certaine possibilité de détection basée sur la dynamique phénologique (Davidson & Csillag 2001). Cependant, cette approche n'a pas été tentée à l'échelle mondiale. En revanche, il est relativement simple et précis de modéliser l'occurrence des graminées de type C3 et C4, en utilisant une compréhension de la physiologie de base (Still et al. 2003). Des cartes à l'échelle mondiale de la distribution des graminées de type C3 (figure 10) et C4 (figure 11) ont été modélisées (Woodward & Lomas 2004). Les modèles sont en bonne concordance avec les observations indépendantes de la répartition des prairies (Beerling & Woodward 2001; Woodward & Lomas 2004). Les graminées de type C3 prédominent dans l'hémisphère nord (figure 10), en particulier dans les steppes d'Asie centrale et autour des marges des déserts froids, mais aussi avec des occurrences notables dans le sud de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande et de l'Amérique du Sud. Les graminées de type C4 dominent dans les régions plus chaudes du monde (figure 11), où les graminées de type C3 sont peu abondantes. Les graminées de type C4 se trouvent en périphérie des déserts chauds et arides, mais elles se répandent facilement dans les zones boisées après un incendie (Bond & Van Wilgen 1996).

c) Enveloppes climatiques

Les graminées peuvent croître sur une plage plus large de température minimale et de précipitations (figure 12) que n'importe quelle classe d'arbres (figure 9). Les graminées de type C3 se développent là où les températures minimales sont inférieures à 15 °C, tandis que les graminées de type C4 se développent là où les températures minimales dépassent 20 °C. Dans toutes les régions, la croissance et l'activité de type C4 seront limitées aux périodes de l'année où la température dépasse la plage de refroidissement (Woodward 1987). Bien qu'il y ait un chevauchement considérable dans leurs enveloppes climatiques, cela ne se réalise pas géographiquement, les graminées de type C4 dominant les latitudes tropicales et de l'hémisphère sud.

La nature cosmopolite de la distribution des prairies indique que tous les biomes devraient, en principe, être considérés comme des mélanges physionomiques, tels que la forêt latifoliée-caducifoliée en saison froide et les graminées : une définition pas si simple. L'observation la plus remarquable est que, en l'espace de 40 millions d'années au maximum, les graminées ont évolué et se sont répandues dans tous les biomes terrestres : c'est le nouveau super-biome. Sa capacité à modifier la nature des perturbations en favorisant notamment les animaux de pâturage et les incendies a créé des pressions inhabituelles pour l'ensemble des forêts mondiales.

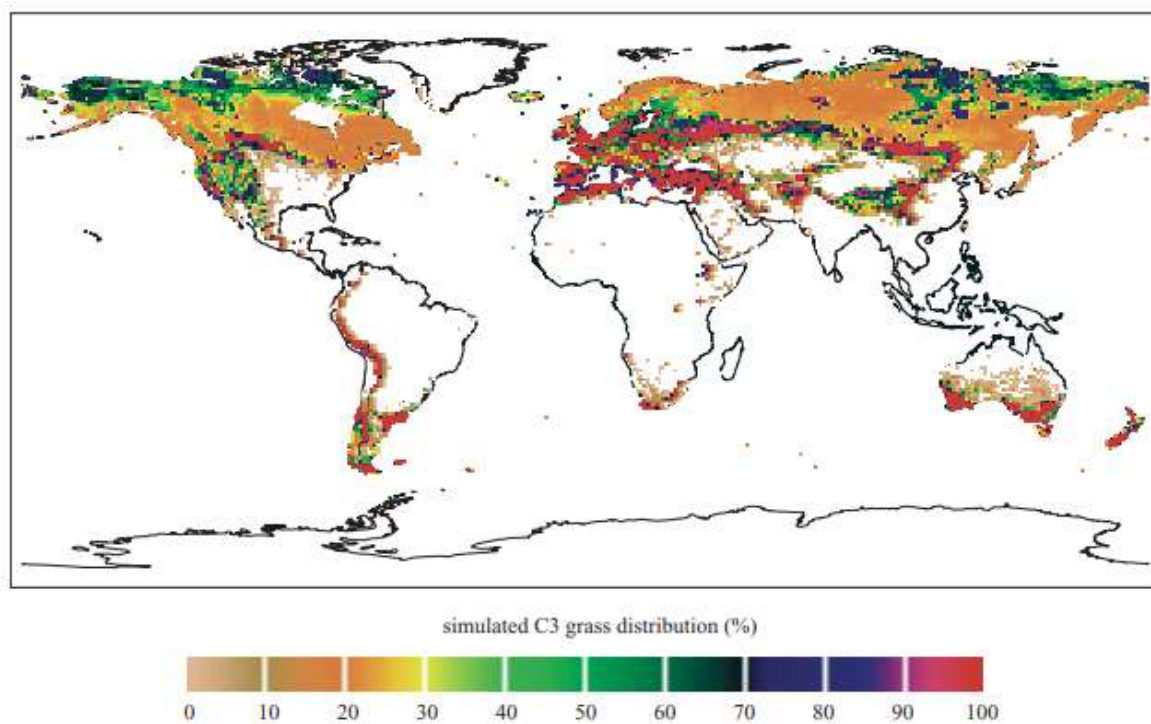


Figure 10. Distribution modélisée des graminées de type C3 pour la période de 1990 à 2000. (Modifié d'après Woodward & Lomas 2004.)

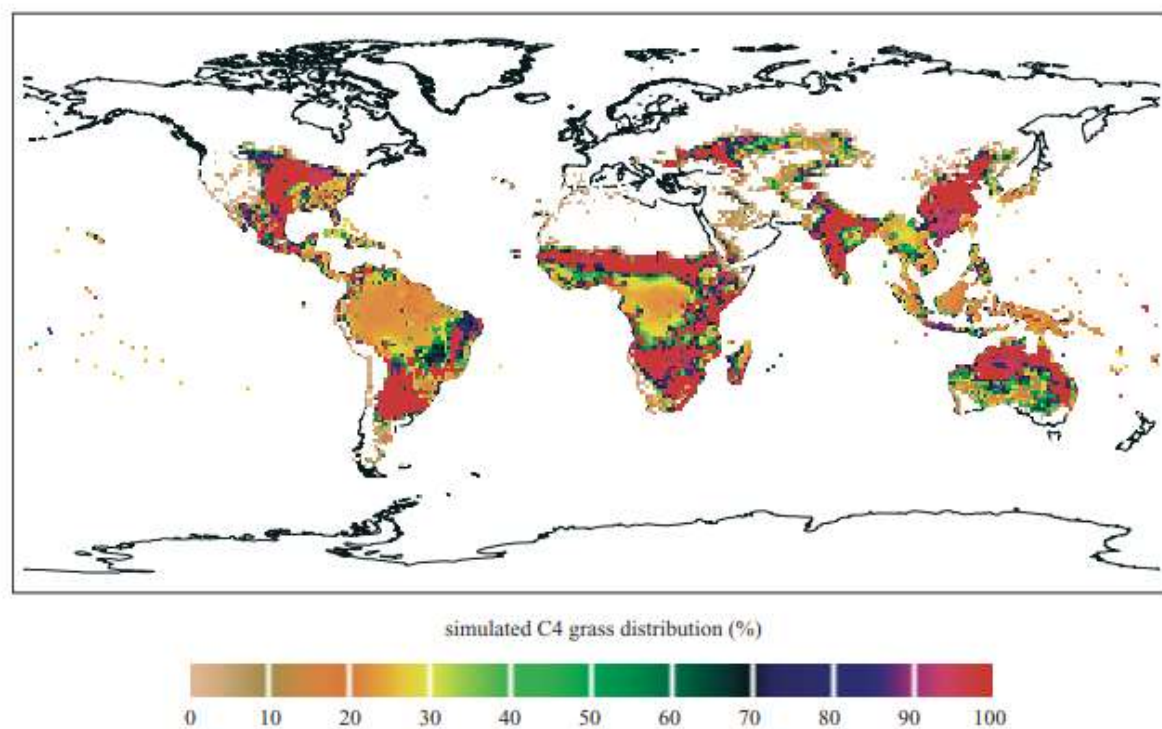


Figure 11. Distribution modélisée des graminées de type C4 pour la période de 1990 à 2000. (Modifié d'après Woodward & Lomas 2004.)

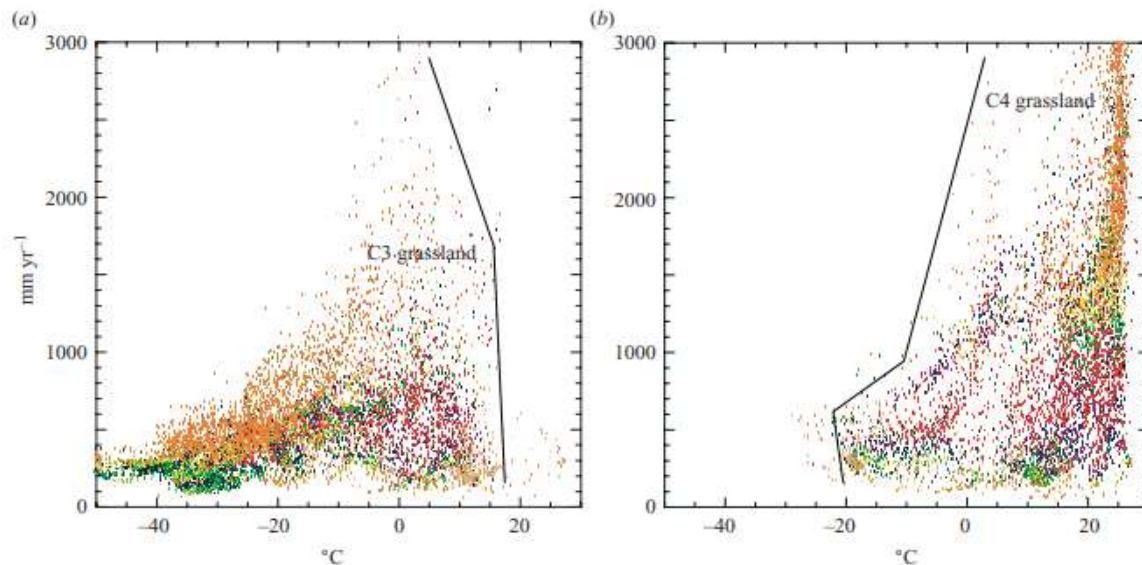


Figure 12. Diagrammes de dispersion de la couverture en graminées (pourcentage) par rapport à la température minimale annuelle moyenne (°C) et aux précipitations annuelles totales (mm). (a) graminées de type C3 ; et (b) graminées de type C4. Le code couleur est le même que pour les figures 10 et 11. Les lignes de délimitation sont tracées à main levée.

LES TERRES CULTIVÉES

(a) Biomes cultivés et gérés

Les humains ont influencé le paysage depuis plus d'un million d'années, à la recherche de nourriture. Une influence majeure a été l'utilisation du feu à cette fin (Goudie 1990), ce qui a conduit à des extensions géographiques progressives des prairies. Cependant, les principales incidences des humains sur la biosphère terrestre ont eu lieu dès le début de l'Holocène, il y a environ 10 000 ans (Goudie 1990). Cette époque a été marquée par la domestication de cultures et d'animaux pour l'alimentation. Les graminées cultivées sont devenues une source alimentaire majeure, tout comme la viande des animaux domestiques, qui étaient à leur tour élevés en particulier dans les prairies naturelles. Ces changements majeurs ont entraîné une expansion considérable des zones de prairies, désormais différenciables en cultures et pâturages : environ 12 millions de km² de forêts ont été défrichés pour la production de cultures depuis le XVII^e siècle (Ramankutty & Foley 1999). Actuellement, environ 18 millions de km² sont cultivés et les animaux domestiques paissent désormais sur une superficie de terres 2,5 fois plus grande que celle utilisée pour les cultures (Loomis & Connor 1992).

Ces perturbations humaines, sur une période très courte (Ramankutty & Foley 1999), ont eu un impact significatif sur la végétation naturelle (figure 13). L'étendue actuelle des terres cultivées et gérées a été quantifiée (GLC 2000) à partir de données satellites (figure 13). La superficie des terres cultivées chevauche considérablement les zones modélisées de graminées de type C3 et C4 (figures 10 et 11), ce qui n'est pas surprenant car de telles zones naturelles seraient facilement adaptables à l'élevage. Cependant, il y a également une forte intrusion dans les zones boisées, en particulier dans les zones de végétation décidue (figures 3 et 9) ainsi que dans les zones à feuilles persistantes d'Asie du Sud-Est (figure 2, 4 et 9). La grande fraction de terres cultivées dans le sous-continent indien et certaines régions de l'Europe indique une conversion importante de la végétation forestière naturelle (Goudie 1990) en terres cultivées.

(b) Enveloppes climatiques

Le biome cultivé et géré se trouve dans une très large gamme de conditions climatiques (figure 14), n'étant absent que dans les climats les plus froids, caractéristiques des forêts décidues à aiguilles. Ce biome peut également être maintenu avec une très faible précipitation annuelle, de moins de 100 mm par an. La plus grande fraction de terres cultivées se trouve dans l'enveloppe climatique des forêts latifoliées-caducifoliées en saison froide, tandis que la plus faible fraction se trouve dans l'enveloppe climatique des forêts latifoliées sempervirentes. Cette différence reflète également des conditions du sol très différentes entre ces deux types de végétation, le premier étant beaucoup plus riche en éléments nutritifs (Trudgill 1988).

La présence humaine dans ce biome géré, en plus des vastes zones de prairies, entraîne des perturbations fréquentes dues au bétail et aux incendies. En 2000, la superficie totale brûlée enregistrée par satellite était de 3 505 184 km² (GBA 2000), avec les plus grandes fractions se produisant dans les prairies et les terres gérées (figure 15). Cette carte montre la nature implacable de la propagation des perturbations dans les forêts naturelles du monde.

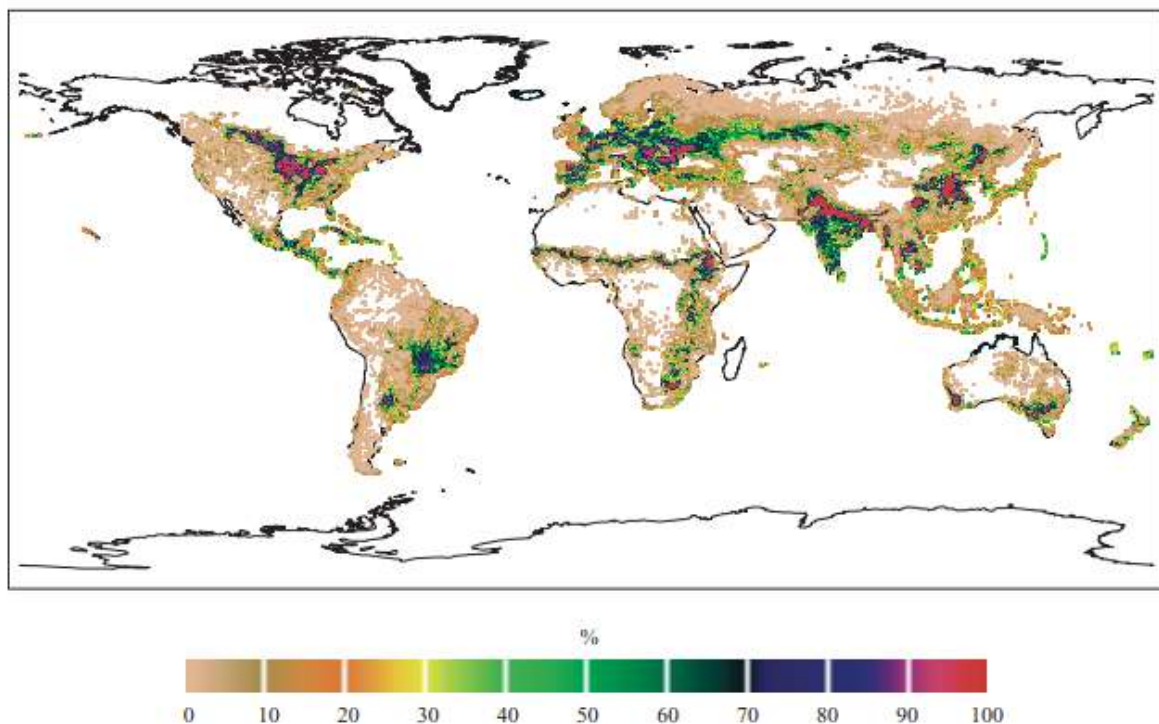


Figure 13. La répartition mondiale des terres cultivées et gérées. (Modifié d'après GLC 2000.)

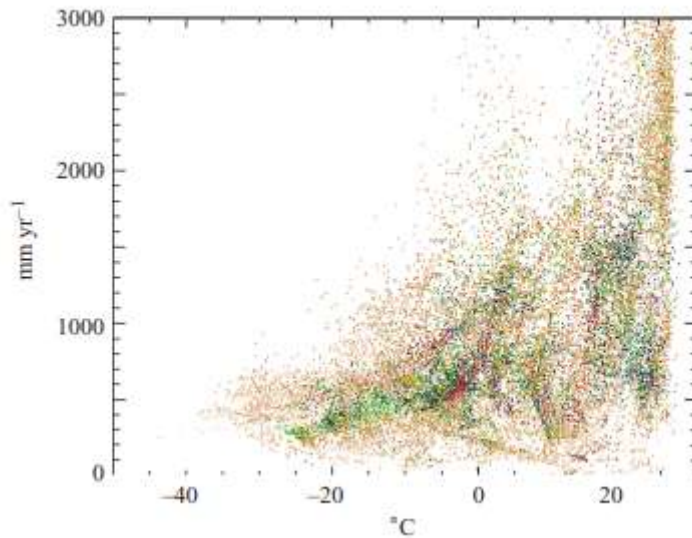


Figure 14. Diagramme de dispersion de la couverture terrestre cultivée et gérée (en pourcentage) par rapport à la température annuelle minimale moyenne (°C) et aux précipitations annuelles totales (mm). Le code couleur est le même que pour la figure 13.

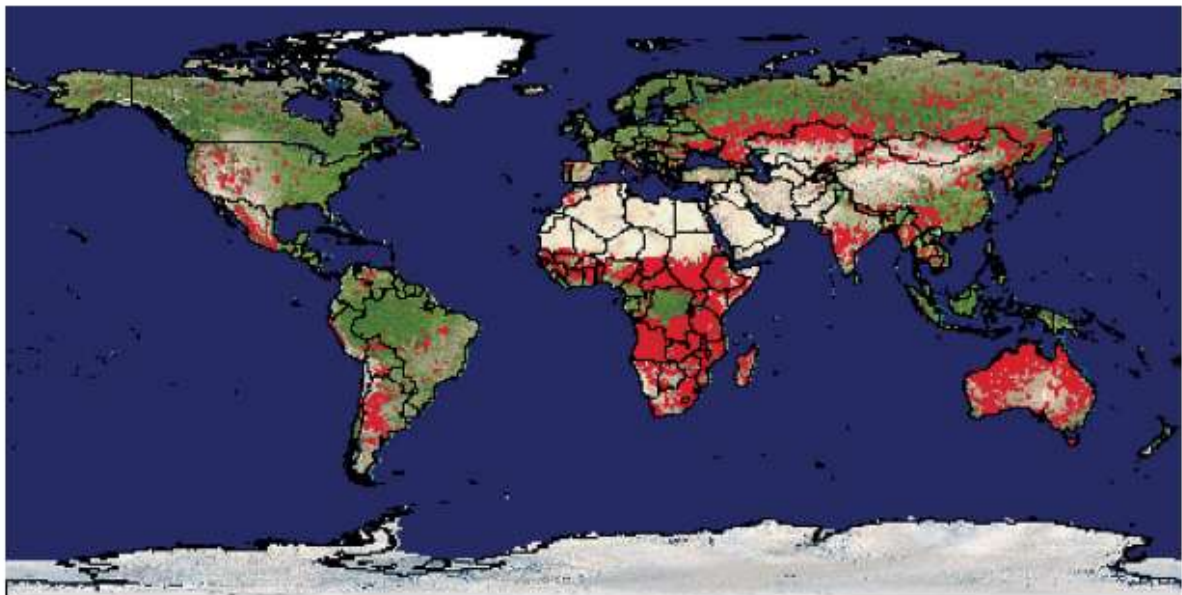


Figure 15. Carte mondiale de la superficie brûlée (en rouge) déterminée à partir de l'analyse d'observations satellites. (Modifié à partir de GBA 2000).

5. CONCLUSIONS

Les biomes ont été traditionnellement définis en fonction de la physiologie des plantes et de leur répartition géographique ou de leur climat. On observe une tendance à s'éloigner de ce type de biome non observable pour passer à une définition basée sur des caractéristiques des plantes entièrement observables par des satellites de télédétection. Cela offre la possibilité de classifications objectives, bien que cela puisse être difficile à réaliser. Cette approche offre également une fréquence élevée

d'observations répétées tout au long de l'année, fournissant des mesures à grande échelle inégales de la phénologie et de la dynamique des biomes.

Les observations par satellite, en plus des données climatiques mondiales, indiquent qu'il n'y a qu'un seul biome avec une enveloppe climatique unique : la forêt caducifoliée à aiguilles (figure 9). Bien que ce biome échappe au biome cultivé, il y a clairement un chevauchement avec les prairies de type C3, ainsi qu'avec les formations arbustives, qui n'ont pas été prises en compte ici. L'enveloppe climatique des forêts sempervirentes à aiguilles chevauche celle des forêts latifoliées-caducifoliées en saison froide, et il y a un chevauchement considérable entre les forêts caducifoliées en saison sèche et les forêts latifoliées sempervirentes. Dans tous ces cas, les prairies et les terres cultivées et gérées sont également présentes à des fréquences variables.

Le concept de biome peut être étayé par des différences physiologiques et phénologiques évidentes, telles que le comportement persistant et caduc, et la structure latifoliée ou à aiguilles. Cependant, le chevauchement climatique entre la plupart de ces biomes majeurs suggère que l'histoire à long terme et la migration sont cruciales pour étayer les emplacements géographiques réels. La perspective historique est encore amplifiée lorsqu'on réalise que les graminées, qui constituent le nouveau super-biome, grâce à leur lien avec toutes les formes de perturbation, avancent lentement sur les forêts anciennes, en plus de modifier le climat en cours de route. En réunissant l'écologie et l'histoire, il est donc nécessaire de mettre beaucoup plus l'accent sur la perturbation, sous toutes ses formes, et sur la manière dont elle a impacté l'histoire et la phylogénie des terres et des biomes.

REFERENCES

Beerling, D. J. & Woodward, F. I. 2001 *Vegetation and the terrestrial carbon cycle: modelling the first 400 million years*. Cambridge University Press.

Bond, W. J. & Van Wilgen, B. W. 1996 *Fire and plants*. London: Chapman & Hall.

Bond, W. J., Midgley, G. F. & Woodward, F. I. 2003 The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biol.* 9, 973–982.

Bredenkamp, G. J., Spada, F. & Kazmierczak, E. 2002 On the origin of northern and southern hemisphere grasslands. *Pl. Ecol.* 163, 209–229.

Crisp, M., Cook, L. & Steane, D. 2004 Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 1551–1571. (doi:10.1098/rstb.2004.1528.)

Davidson, A. & Csillag, F. 2001 The influence of vegetation index and spatial resolution on a two-date remote sensing derived relation to C4 species coverage. *Remote Sens. Environ.* 75, 138–151.

DeFries, R., Hansen, M., Townshend, J. R. G., Janetos, A. C. & Loveland, T. R. 2000 A new global 1 km dataset of percent tree cover derived from remote sensing. *Global Change Biol.* 6, 247–254.

GBA 2000 Global burnt area 2000 project. JRC, Ispra. See <http://www.grid.unep.ch/activities/earlywarning/preview/ims/gba/>

GLC 2000 Global land cover 2000 database. European Commission, Joint Research Centre, 2003. See <http://www.gvm.sai.jrc.it/glc2000/defaultGLC2000.htm>

- Goudie, A. 1990 The human impact on the natural environment. Oxford: Blackwells.
- Hill, R. S. 2004 Origins of the southeastern Australian vegetation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 1537–1549. (doi:10.1098/rstb.2004.1526.)
- Hoffmann, W. A. & Jackson, R. B. 2000 Vegetation–climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *J. Clim.* 13, 1593–1602.
- Holdridge, L. R. 1967 Life zone ecology. San Jose´, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Kellogg, E. A. 2001 Evolutionary history of the grasses. *Pl. Physiol.* 125, 1198–1205.
- Lawlor, D. W. 1993 Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes, 2nd edn. Harlow, UK: Longman Scientific & Technical.
- Loomis, R. S. & Connor, D. J. 1992 Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press.
- Mu¨ller, M. J. 1982 Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. The Hague, The Netherlands: Junk.
- New, M., Hulme, M. & Jones, P. 2000 Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901–96 monthly grids of terrestrial surface climate. *J. Clim.* 13, 2217–2238.
- Pagani, M., Freeman, K. H. & Arthur, M. A. 1999 Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses. *Science* 285, 876–879.
- Park, S., Feddema, J. J. & Egbert, S. L. 2004 Impacts of hydrologic soil properties on drought detection with MODIS thermal data. *Remote Sens. Environ.* 89, 53–62.
- Ramankutty, N. & Foley, J. A. 1999 Estimating historical changes in global land cover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochem. Cycles* 13, 997–1027.
- Retallack, G. J. 2001 Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling. *J. Geol.* 109, 407–426.
- Schimper, A. F. W. 1898 Pflanzegeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, Germany: Fischer-Verlag.
- Schmugge, T. J. & Kustas, W. P. 1999 Radiometry at infrared wavelengths for agricultural applications. *Agronomie* 19, 83–96.
- Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I. 1997 Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. IGBP book series, vol. 1. Cambridge University Press.
- Still, C. J., Berry, J. A., Collatz, G. J. & DeFries, R. S. 2003 Global distribution of C₃ and C₄ vegetation: carbon cycle implications. *Global Biogeochem. Cycles* 17, 1006.
- Trudgill, S. T. 1988 Soil and vegetation systems. Oxford: Clarendon.
- Walter, H. 1931 Die Hydratur der Pflanzen und ihre physiologisch-o¨kologische Bedeutung. Jena, Germany: GustavFischer-Verlag.
- Woodward, F. I. 1987 Climate and plant distribution. Cambridge University Press.
- Woodward, F. I. & Lomas, M. R. 2004 Vegetation dynamics: simulating responses to climatic change. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 79, 643–670.

Woodward, F. I., Lomas, M. R. & Lee, S. E. 2001 Predicting the future productivity and distribution of global terrestrial vegetation. In *Terrestrial global productivity* (ed. J. Roy, B. Saugier & H. A. Mooney), pp. 521–541. San Diego, CA: Academic.

Yamano, H., Chen, J. & Tamura, M. 2003 Hyperspectral identification of grassland vegetation in Xilinhot, Inner Mongolia, China. *Int. J. Remote Sens.* 24, 3171–3178.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001 Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686–693.

GLOSSARY

IGBP–DIS: International Geosphere Biosphere Programme, Data and Information Systems