

L.6414
9)

UNIVERSITE DE ROUEN
Laboratoire d'Ecologie végétale

UNIVERSITE DE LILLE II
Laboratoire de Botanique

Station Internationale de Phytosociologie
de Bailleul

THESE

présentée à

l'UNIVERSITE DE ROUEN HAUTE-NORMANDIE

pour obtenir le

DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

par

Bruno DE FOUCAULT

SYSTEMIQUE, STRUCTURALISME ET SYNSYSTEMATIQUE
DES PRAIRIES HYGROPHILES DES PLAINES ATLANTIQUES FRANCAISES

TOME I

soutenue le 26 juin 1984

FRILEUX, P.N.,	Professeur à l'Université de Rouen, Président
DELPECH, R.,	Professeur à l'I.N.A. Paris-Grignon, Rapporteur
GEHU, J.M.,	Professeur à l'Université de Paris V, Directeur de la Station Internationale de Phytosociologie de Bailleul, Rapporteur
PEDROTTI, F.,	Professeur à l'Université de Camerino, Rapporteur
BOULLARD, B.,	Professeur à l'Université de Rouen, Examineur
GEHU-FRANCK, J.,	Professeur à l'Université de Lille II, Examineur
LACOSTE, A.,	Professeur à l'Université de Paris XI, Orsay, Examineur.

Prof. Dr J.-M. GEHU
Mendries F 59270 BAILLEUL

SOMMAIRE

INTRODUCTION.	1
Partie I. LA METHODOLOGIE PHYTOSOCIOLOGIQUE SIGMATISTE.	
1. Nécessité d'une théorie formelle de la phytosociologie sigmatiste ..	7
2. L'étape analytique	8
2.1. surface homogène	8
2.2. le choix de la surface à relever	9
2.3. le relevé phytosociologique	9
3. Première étape synthétique: mise en évidence et interprétation des syntaxons	10
3.1. traitement des données	10
3.2. le syntaxon élémentaire (Sy. E.)	11
3.3. caractérisation des Sy. E.	11
3.4. le déterminisme des Sy. E.: la loi phytosociologique	12
3.5. interprétation des Sy. E. définis: l'association végétale et ses variations	13
3.6. description d'une association végétale	14
4. Deuxième étape synthétique: le synsystème	17
5. La nomenclature phytosociologique	18
6. La prévision en phytosociologie sigmatiste	19
7. Conclusions sur la méthodologie phytosociologique sigmatiste	23
Partie II. LE CLIMAT ATLANTIQUE EUROPEEN.	
1. Principe de la transposition de la méthode phytosociologique à une typologie climatique	27
2. Choix des paramètres climatiques; sources utilisées	28
3. Exposé de la méthode suivie	29
4. Problèmes posés par l'application de cette méthode	31
5. Originalité et essai de typologie des climats atlantiques européens .	32
5.1. climats continentaux et climats méditerranéens	32
5.2. essai de typologie des climats atlantiques européens	32
5.3. conclusion: essai de synthèse climatique	45
6. Corrélations avec la chorologie phytosociologique	48
Partie III. CONTRIBUTION A UNE ETUDE SYSTEMIQUE DES PRAIRIES HYGROPHILES DES PLAINES ATLANTIQUES FRANCAISES.	
1. Le système en phytosociologie	51
1.1. notion de système	51
1.2. application à la phytosociologie	51
1.3. nature des relations dans les systèmes prairiaux hygrophiles ...	52
1.4. modèle d'étude d'un système pastoral	55
1.5. limites de cette étude	55
2. Le système acide eu-atlantique	57
2.1. introduction géographique sur le Massif armoricain	57
2.2. les paysages armoricains	59
2.3. <i>Juncus-Filipenduletum ulmariae</i>	63
2.4. <i>Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori</i>	64
2.5. <i>Oenantho-Agrostietum caninae</i> à <i>Juncus acutiflorus</i>	68

2.6.	<i>Oenanthe peucedanifoliae</i> - <i>Brometum racemosi</i>	71
2.7.	<i>Juncus acutiflori</i> - <i>Cynosuretum</i>	73
2.8.	<i>Cirsio dissecti</i> - <i>Scorzoneretum humilis</i>	74
2.9.	<i>Caro verticillati</i> - <i>Juncetum acutiflori</i>	81
2.10.	<i>Anagallido</i> - <i>Pinguiculetum lusitanicae</i>	85
2.11.	passage aux <i>Oxycocco</i> - <i>Sphagnetea</i>	88
2.12.	schéma relationnel	88
3.	Le système acide nord-atlantique	91
3.1.	introduction géographique	91
3.2.	groupement à <i>Ranunculus repens</i> - <i>Juncus acutiflorus</i>	91
3.3.	<i>Comaro</i> - <i>Juncetum acutiflori</i> (comparaison avec le <i>Crepido</i> - <i>Juncetum</i>)	93
3.4.	passage aux <i>Oxycocco</i> - <i>Sphagnetea</i>	96
3.5.	schéma relationnel	98
3.6.	annexe: <i>Caricetum trinervi-fuscae</i>	99
4.	Les systèmes alcalins atlantiques	101
4.1.	le cadre biophysique	101
4.2.	les paysages	108
4.3.	les mégaphorbiaies alcalines	112
4.4.	<i>Gratiolo</i> - <i>Oenanthetum fistulosae</i>	120
4.5.	<i>Oenanthe</i> - <i>Agrostietum caninae</i> à <i>Gratiola officinalis</i>	124
4.6.	<i>Eleocharo</i> - <i>Oenanthetum fistulosae typicum</i>	128
4.7.	gr. à <i>Mentha pulegium</i> - <i>Ranunculus sardous</i>	131
4.8.	<i>Plantagini</i> - <i>Menthetum pulegii</i>	132
4.9.	<i>Rumici</i> - <i>Alopecuretum geniculati</i>	134
4.10.	<i>Senecio</i> - <i>Oenanthetum mediae occidentale</i>	135
4.11.	<i>Blackstonio</i> - <i>Silaetum silai typicum</i>	140
4.12.	<i>Potentillo</i> - <i>Deschampsietum mediae</i> race occidentale	146
4.13.	<i>Hordeo</i> - <i>Lolietum perennis</i>	148
4.14.	<i>Pulicario</i> - <i>Juncetum inflexi typicum</i>	152
4.15.	<i>Hydrocotylo</i> - <i>Juncetum subnodulosi typicum</i>	156
4.16.	<i>Cirsio</i> - <i>Schoenetum nigricantis</i>	160
4.17.	<i>Anagallido</i> - <i>Eleocharetum quinqueflorae</i>	163
4.18.	Schémas relationnels	
5.	Les systèmes intermédiaires entre systèmes acides et systèmes alcalins	171
5.1.	introduction géographique; données sur les paysages	171
5.2.	<i>Juncus</i> - <i>Filipenduletum ulmariae epilobietosum hirsuti</i>	178
5.3.	<i>Eleocharo</i> - <i>Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori</i>	180
5.4.	<i>Oenanthe</i> - <i>Agrostietum caninae</i> à <i>Juncus acutiflorus</i>	181
5.5.	<i>Senecio</i> - <i>Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori</i>	183
5.6.	<i>Succiso</i> - <i>Silaetum silai occidentale</i>	183
5.7.	<i>Pulicario</i> - <i>Juncetum inflexi juncetosum acutiflori</i>	185
5.8.	<i>Cirsio</i> - <i>Scorzoneretum humilis festucetosum pratensis</i> <i>Hydrocotylo</i> - <i>Juncetum subnodulosi</i> à <i>Agrostis canina</i> gr. à <i>Ranunculus repens</i> - <i>Juncus acutiflorus</i>	188
5.9.	<i>Cirsio</i> - <i>Schoenetum nigricantis</i> à <i>Dactylorhiza maculata</i> <i>Caro</i> - <i>Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi</i>	189
5.10.	marais à <i>Myrica gale</i> - <i>Molinia coerulea</i>	190
5.11.	<i>Juncus subnodulosi</i> - <i>Pinguiculetum lusitanicae</i>	192
5.12.	passage aux <i>Oxycocco</i> - <i>Sphagnetea</i>	194
5.13.	schémas relationnels	194
6.	Le système alluvial basque	199
6.1.	le cadre biophysique	199
6.2.	les paysages basques	199
6.3.	<i>Juncus</i> - <i>Filipenduletum ulmariae</i> basque	203
6.4.	gr. à <i>Juncus acutiflorus</i> - <i>Oenanthe pimpinelloides</i>	203
6.5.	<i>Mentha</i> - <i>Festucetum arundinaceae</i>	205
6.6.	gr. à <i>Carum verticillatum</i> - <i>Lycnitis flos-cuculi</i>	208
6.7.	<i>Caro verticillati</i> - <i>Juncetum acutiflori</i> basque	210
6.8.	schéma relationnel	212

7. Le système alluvial arrière-littoral à <i>Cyperus longus</i>	215
7.1. introduction géographique	215
7.2. les paysages végétaux	215
7.3. <i>Carici-Cyperetum longi</i>	218
7.4. <i>Eleocharo-Oenanthetum fistulosae</i>	221
7.5. <i>Trifolio patentis-Brometum racemosi</i>	221
7.6. <i>Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori</i> <i>Junco-Cynosuretum pulicarietosum dysentericae</i>	223
7.7. <i>Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi</i>	224
7.8. <i>Hordeo-Lolietum perennis</i>	225
7.9. schéma relationnel	226
8. Le système subhalophile thermo-atlantique	231
8.1. le cadre biophysique	231
8.2. les paysages végétaux	233
8.3. <i>Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae</i>	235
8.4. <i>Ranunculo ophioglossifolii-Menthetum pulegii</i>	238
8.5. <i>Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae</i>	240
8.6. <i>Carici divisae-Lolietum perennis</i>	245
8.7. <i>Plantagini-Trifolietum resupinati</i>	246
8.8. schéma relationnel	248
9. Le système subhalophile nord-atlantique	251
9.1. introduction géographique	251
9.2. les paysages végétaux	251
9.3. <i>Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum</i> subhalophile	255
9.4. <i>Rumici-Alopecuretum geniculati</i> subhalophile	258
9.5. <i>Junco gerardi-Agrostietum albae typicum</i> <i>Agrostio-Caricetum vikingensis</i>	258
→ 9.6. <i>Pulicario-Juncetum inflexi typicum</i> var. à <i>J. gerardi</i>	262
9.7. <i>Junco-Blysmetum compressi</i>	265
9.8. <i>Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi typicum</i> var. à <i>Lotus tenuis</i>	269
9.9. schéma relationnel	269
10. Le système des falaises marneuses de la Manche	275
10.1. <i>Samolo-Caricetum vikingensis</i> nord-atlantique	277
10.2. <i>Epilobio-Equisetetum telmateiae</i>	277
→ 10.3. <i>Pulicario-Juncetum inflexi tussilaginetosum</i>	281
10.4. gr. à <i>Blackstonia perfoliata-Juncus subnodulosus</i>	281
10.5. conclusion	282
11. Le système des falaises cristallines vendéennes	285
11.1. <i>Samolo-Caricetum vikingensis occidentale festucetosum</i> pr.	288
11.2. <i>Soncho maritimi-Schoenetum nigricantis festucetosum</i> pr.	291
11.3. gr. à <i>Euphorbia portlandica-Scirpus holoschoenus</i>	293
11.4. conclusion	295
12. Le système dunaire hygrophile nord-atlantique	299
12.1. gr. à <i>Eleocharis palustris</i>	300
12.2. <i>Drepanoclado-Caricetum trinervis</i>	300
12.3. <i>Calamagrostio-Juncetum obtusiflori</i>	302
12.4. <i>Ophioglosso-Calamagrostietum epigei</i>	302
12.5. gr. à <i>Carex trinervis-Schoenus nigricans</i>	303
12.6. <i>Acrocladio-Salicetum arenariae</i>	304
12.7. chorologie des associations	304
12.8. <i>Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae</i> nord-atlantique	306
12.9. schéma relationnel	308
13. Le système dunaire hygrophile armoricain	309
13.1. gr. à <i>Eleocharis palustris-Agrostis stolonifera</i>	312
13.2. <i>Potentillo-Caricetum fuscae</i>	314
13.3. <i>Teucrio-Agrostietum stoloniferae</i>	314
13.4. <i>Junco maritimi-Schoenetum nigricantis</i>	318
13.5. <i>Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae</i> thermo-atlantique	322
13.6. schéma relationnel	322

14. Le système dunaire hygrophile calcicole centre-et sud-atlantique	325
14.1. <i>Holoschoeno-Schoenetum nigricantis</i>	326
14.2. <i>Samolo-Holoschoenetum</i>	328
14.3. schéma relationnel	330
15. Le système dunaire hygrophile des sables landais	331
16. Le système dunaire subhalophile thermo-atlantique	337
16.1. les paysages	337
16.2. gr. à <i>Scirpus americanus</i>	337
16.3. <i>Junco gerardi-Agrostietum albae cynodontetosum</i> <i>Samolo-Caricetum vikingensis</i> fo.	340
16.4. <i>Soncho-Schoenetum nigricantis calamagrostietosum epigei</i>	341
17. Les paysages de landes régressives occidentales	343
17.1. introduction générale	343
17.2. les paysages de landes armoricaines et ligériennes	347
17.2.1. <i>Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae</i>	348
17.2.2. <i>Caro verticillati-Molinietum coeruleae</i>	352
17.2.3. <i>Peucedano gallici-Molinietum coeruleae</i>	356
17.3. les paysages de landes entre Charente et Adour	361
17.3.1. introduction géographique	361
17.3.2. les paysages végétaux	363
17.3.3. gr. à <i>Thorella verticillatinundata-Agrostis canina</i>	366
17.3.4. gr. à <i>Carex punctata-Scirpus holoschoenus</i>	366
17.3.5. <i>Erico scopariae-Molinietum coeruleae</i>	369
17.3.6. <i>Blackstonio-Silaetum silai ericetosum scopariae</i>	374
17.4. les paysages de landes au sud de l'Adour	377
17.4.1. introduction géographique	377
17.4.2. <i>Cirsio filipenduli-Molinietum coeruleae</i>	378
17.5. les paysages de landes nord-atlantiques	385
17.5.1. introduction géographique et paysagère	385
17.5.2. gr. à <i>Eleocharis multicaulis-Agrostis canina</i>	386
17.5.3. <i>Junco acutiflori-Molinietum coeruleae</i>	386
17.5.4. à propos du <i>Selino carvifoliae-Juncetum acutiflori</i>	389
17.6. les chemins des landes hygrophiles	391
17.6.1. introduction paysagère	391
17.6.2. <i>Lobelio urentis-Agrostietum caninae</i>	392
17.6.3. <i>Carici binervis-Agrostietum caninae</i>	396
17.6.4. <i>Carici demissae-Agrostietum caninae</i>	400
17.6.5. <i>Agrostio-Anthemidetum nobilis</i>	402
17.6.6. <i>Poo-Plantaginetum coronopi</i>	407

Partie IV. ESSAI DE SYNTHÈSE : INTRODUCTION A UN STRUCTURALISME PHYTOSOCIOLOGIQUE

1. Le structuralisme: une logique de la diversité	411
1.1. généralités sur le structuralisme	411
1.2. sur les fondements du structuralisme	412
1.3. quelques démarches structuralistes dans les sciences humaines ..	413
2. Application aux sciences naturelles et particulièrement à la phytosociologie	414
3. Quelques structures phytosociologiques non prairiales	414
3.1. structures biologiques	414
3.2. structures phytogéographiques	415
3.3. structures systématiques	415
3.4. les végétations de plantes flottantes	416
3.5. les végétations phanérogamiques marines	416
3.6. la structure des <i>Adiantetea</i>	416
3.7. les grandes roselières	416
3.8. les <i>Littorelletea uniflorae</i>	417
3.9. les <i>Isoeto-Nanojuncetea</i>	418

3.10. les <i>Montio-Cardaminetea</i>	419
3.11. les <i>Sedo-Scleranthetea</i>	420
3.12. les <i>Calluno-Ulicetea</i> et les landes	420
3.13. les tourbières bombées	420
3.14. structure et vicariance	421
4. Structures dans les mégaphorbiaies	423
4.1. structures biologiques	423
4.2. structures écologiques	424
4.3. structures dynamiques	426
4.4. conclusion sur les mégaphorbiaies	429
5. Structures topographiques dans les systèmes hygrophiles	431
5.1. les systèmes non inondables	432
5.2. les dépressions longuement inondables	432
5.3. les prairies inondables de niveau moyen	433
6. Structures biotiques de pâturage et de piétinement	435
7. Le passage des prairies hygrophiles méso-eutrophes aux bas-marais:	
première structure de <i>Molinion</i>	437
7.1. aspects systémiques	437
7.2. aspects écologiques	442
7.3. passage aux <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>	444
8. Structures topographiques dans les bas-marais:	
seconde structure de <i>Molinion</i>	447
9. Quelques aspects de la dynamique forestière régressive:	
troisième structure de <i>Molinion</i>	449
9.1. aspects syndynamiques	449
9.2. aspects synécologiques	452
9.3. sur l'origine préforestière des espèces du <i>Molinion</i>	453
10. Structure relationnelle entre groupements hygrophiles oligotrophes et <i>Isoeto-Nanojuncetea</i> : quatrième structure de <i>Molinion</i>	455
11. Synthèse sur la structure de <i>Molinion</i>	459
12. Structures chorologiques d'appauvrissements floristiques	461
13. Structures synfloristiques: rôle des espèces prairiales	
banales dans les prairies	463
13.1. concept d'espèce prairiale	463
13.2. analyses synfloristiques de prairies hygrophiles	464
13.3. espèces prairiales dans les <i>Caricetea fuscae</i> et plus généralement dans les végétations primitives	470
13.4. rôle des espèces prairiales dans les prairies hygrophiles méso-eutrophes	471
13.5. séries évolutives herbagères naturelles et provoquées: des systèmes hygrophiles aux systèmes mésophiles	472
13.6. sur l'origine des espèces prairiales	480
14. Conclusion sur la démarche structuraliste appliquée à la phytosociologie	483

Partie V. ESSAI SYNSYSTEMATIQUE SUR LES PRAIRIES HYGROPHILES EUROPEENNES

Introduction à la cinquième partie	487
1. Existence de trois unités majeures	489
1.1. le tableau synthétique 165	489
1.2. conséquences synsystématiques du concept de relation systémique ...	490
1.3. interprétation du tableau 165 bis	493
1.4. définition des trois unités majeures	497
2. Synsystématique des mégaphorbiaies	499
2.1. positions classiques sur la place du <i>Filipendulion ulmariae</i>	499
2.2. les manteaux subalpins	499
2.3. les mégaphorbiaies	501
3. Synsystématique des prairies non tourbeuses	513
3.1. positions classiques sur la synsystématique des prairies non tourbeuses	513
3.2. synsystématique des prairies européennes	514

4. Synsystématique des bas-marais	541
4.1. positions classiques sur la synsystématique des bas-marais	541
4.2. analyse de quelques problèmes initiaux	543
4.3. analyse du tableau 219	551
4.4. la classe des <i>Caricetea fuscae</i>	555
5. L'ordre des <i>Scheuchzerietalia palustris</i>	589
6. Résumé synsystématique général	591
7. Synthèse chorologique majeure: cinquième structure de <i>Molinion</i>	595
8. Structure synsystématique: concept d'unité inférieure limitée d'une unité supérieure selon un gradient	601
9. Annexe: appartenance phytosociologique de quelques espèces herbacées hygrophiles	605
 CONCLUSION GENERALE	 613
 BIBLIOGRAPHIE	 617
 INDEX DES TABLEAUX	 665
INDEX DES CARTES	671
NOMENCLATURE DES NOMS CITES	673
DEPARTEMENTS CITES SOUS LEUR NUMERO MINERALOGIQUE	675

INTRODUCTION

On peut considérer, en première approximation, que la phytosociologie sigmatiste, dont l'esprit animera tout le travail présenté ici, est née avec la thèse du botaniste zurichois J. BRAUN-BLANQUET (1884-1980) portant sur l'étude des associations végétales des Cévennes.

Certes, on doit reconnaître que l'idée était dans l'air depuis les travaux phytogéographiques du XIX^{ème} siècle (en particulier H. LECOCQ, vers 1850) se cristallisant notamment dans les réflexions de Ch. FLAHAUT (1852-1935), dont quelques unes ont été réunies dans l'introduction à la flore de l'abbé COSTE (FLAHAUT 1901) ; la monographie du lac de Grandlieu publiée par E. GADECEAU en 1909 est une étape notable de ce développement scientifique.

La méthode sigmatiste est née aussi d'un échange fructueux entre le botaniste zurichois, l'homme de terrain, et un phytogéographe montpelliérain, élève de FLAHAUT, plus théoricien et fondamentaliste, J. PAVILLARD (1868-1961) ; ces échanges se sont concrétisés dans le "Vocabulaire de Sociologie Végétale" (BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1922), première tentative pour uniformiser le langage de la science naissante, de la méthode qualifiée dès cette période de "zuricho-montpelliéraine" par TANSLEY. Un ouvrage plus complet sera publié quelques années après (BRAUN-BLANQUET 1928) ; il sera réédité, complété (dernière édition en 1964), traduit en anglais (1932).

Pourtant après 1915, la phytosociologie française s'est développée dans plusieurs directions, aux destinées diverses et dont l'influence à l'heure actuelle est très variable. On doit parler en premier lieu de ce que l'on peut dénommer l'école parisienne ; née à Paris autour de P. ALLORGE (1891-1944) et du Muséum d'Histoire Naturelle, elle a développé une phytosociologie pas toujours distincte de la phytogéographie. Je crois qu'on peut réunir au sein de cette école les noms de R. GAUME (1885-1964), L. RALLET (1897-1969), R. DE LITARDIERE (1888-1957), G. MALCUIT (1882-1960), P. JOUANNE (1900-1926), M. DENIS (1897-1929), G. LEMEE, P. CHOUARD, P. JOVET ; leur oeuvre est importante, surtout au niveau régional, et consiste essentiellement en une somme de monographies analytiques d'importance géographique variable : le Vexin (ALLORGE 1922), les Vosges (MALCUIT 1928), la Brenne (RALLET 1935), le Perche (LEMEE 1937), le Valois (JOVET 1949)... ; elle consiste aussi en de courtes notes telles que celles de GAUME sur les forêts de Preuilley (1924), Orléans (1924b), de CHOUARD sur le Tonnerrois (1926-27) le Confolentais (1924), de RALLET sur le Montmorillonais (1928), de JOUANNE sur l'Ardenne (1926), le Lieuvain (1928), l'Aisne (1926-27). Pourtant, en dehors de P. ALLORGE, leur chef de file, l'analyse prime ; la vision synthétique est assez réduite ; les données floristiques sont assez peu souvent réunies en tableaux ; ce sont fréquemment des listes synthétiques ou même de simples rapports floristiques ; plusieurs de ces données portent sur des unités hétérogènes sur le terrain. L'impact de cette école parisienne de phytosociologie à la limite de la phytogéographie est encore sensible aujourd'hui car plusieurs botanistes actuels s'y rattachent. Par ailleurs, de nombreuses régions parcourues par ces pionniers n'ont pas encore été étudiées par les méthodes modernes, si bien que tous ces travaux sont la seule base bibliographique existant pour nous, chercheurs actuels ; il faut d'autant plus reconnaître la valeur de ces apports que plusieurs sites étudiés par ces botanistes sont actuellement disparus ou très modifiés, telles certaines stations de GAUME que j'ai voulu réétudier ; si l'on est capable de faire de la "paléo-phytosociologie récente" (GEHU 1973b), de leurs listes, on peut retirer les principaux groupements végétaux et les consigner sur des cartes chorologiques.

Une petite école phytosociologique française a eu beaucoup moins d'échos que la précédente ; c'est celle qui s'est animée autour des idées de l'agronome G. KUHNHOLTZ-LORDAT. La phytosociologie y est vue essentiellement sous son angle appliqué : on recherche des espèces indicatrices, des associations indiquant des stades précurseurs des "bonnes cultures", des stades valorisables, des stades post-

cultureaux ; on y étudie le rôle des feux ; les schémas dynamiques y tiennent une place importante, toujours dans une optique d'utilisation par l'homme. Il s'agit donc d'une phytosociologie très appliquée, on pourrait dire d'une "ethnophytosociologie" qui n'a eu vraiment d'échos qu'auprès de J.-P. BARRY et H. STEHLE, phytogéographe et agronome français qui a appliqué ces idées aux Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique).

Au-delà de ces deux écoles françaises, les idées précises de BRAUN-BLANQUET font leur chemin ; le maître lui-même attire des élèves français : R. MOLINIER (1899-1975), G. TALLON (1890-1972), A. QUANTIN, M. GUINOCHE ; des botanistes étrangers viennent aussi à la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine (la S.I.G.M.A.) : R. TÜXEN (1899-1980), B. PAWLOWSKI (1898-1971), W.C. DE LEEUW, J. LEBRUN, W. KOCH, E. SOROCEANU, J. KLIKA, O. DE BOLOS, A.R. PINTO DA SILVA, S. PIGNATTI, V. GIACOMINI, L. ILLJANIC... De retour dans leur pays, ces élèves deviennent à leur tour chefs d'école en propageant les idées du maître par un enseignement qui reste surtout oral. L'un de ces élèves, l'allemand R. TÜXEN devait reprendre les principes posés par BRAUN-BLANQUET, en les codifiant, les précisant, faisant ainsi de la phytosociologie sigmatiste une science précise, aussi bien au niveau analytique (le terrain) qu'au niveau synthétique (tableaux et synsystèmes). Devenant lui aussi prestigieux chef d'école, il a eu un rayonnement considérable qui dépasse l'Allemagne et l'Europe ; parmi ses élèves, on peut rapporter les noms de S. RIVAS-GODAY (1905-1981) et S. RIVAS-MARTINEZ en Espagne, J.-M. GEHU dans le nord de la France, A. MIYAWAKI au Japon... A leur tour, ces personnalités sont devenues chefs d'école dans leur pays. A côté des progrès réellement rapides de la phytosociologie de terrain, la phytosociologie théorique est moins avancée ; à cette réflexion formaliste mais aussi épistémologique s'attache le nom de M. GUINOCHE, disciple direct du maître zurichois. Parallèlement et très récemment, une autre discipline se développe, la symphytosociologie qui vise la description des paysages par les associations végétales selon les méthodes sigmatistes ; à ses progrès, s'attachent les noms de R. TÜXEN, J.-M. GEHU, S. RIVAS-MARTINEZ, O. HEGG, Cl. BEGUIN...

A la lumière de cette brève histoire de la phytosociologie, il s'avère que cette science a environ 70 ans d'âge et que de nombreuses régions d'Europe ont fait l'objet d'études précises de leur végétation. Pendant toute une période, les grands travaux furent des monographies régionales, visant à décrire la plupart des groupements végétaux d'une région naturelle ; on peut citer dans cet ordre d'idée les grandes études de BRAUN-BLANQUET (1915, 1965-67), LEMEE (1937), GEHU (1961), LERICQ (1965), WATTEZ (1968) et récemment FRILEUX (1977). Avec le recul actuel et à la suite de ces monographies, on peut maintenant se permettre d'approfondir un type donné de végétation, l'étudier sur une grande échelle et tenter une synthèse systématique au niveau d'une partie conséquente de l'Europe ; à l'étude analytique à peu près complète d'une petite région, se substitue actuellement une étude analytique plus limitée en thème, plus vaste en surface, suivie d'une étude synthétique. On peut ainsi rappeler les travaux de A. DELELIS (1973) sur les manteaux et fourrés préforestiers, A. SCOPPOLA (1982) sur les végétations de lentilles d'eau... C'est aussi dans cet esprit qu'ont été présentées les synthèses des classes suivantes : *Calluno-Ulicetea* (RIVAS-MARTINEZ 1979), *Trifolio-Geranietea sanguinei* (DE FOUCAULT, RAMEAU et ROYER 1983). Ces travaux constituent les préludes indispensables aux prodromes des diverses classes de végétation, qui visent non seulement la construction de synsystèmes, mais aussi l'étude complète des associations végétales, y compris leurs variations, sur la base de tous les relevés publiés ; les prodromes actuellement édités sont ceux des *Spartinetea* (BEEFTINK et GEHU 1973), *Littorelletea uniflorae* (DIERSSEN 1975) et *Violetea calaminariae* (ERNST 1976).

Le but de la thèse que je présente ici est de proposer une ordination synsystématique nouvelle de la végétation des prairies humides européennes. En collaboration avec J.-M. GEHU (1980), j'ai antérieurement publié un essai

synthétique sur les prairies à *Juncus acutiflorus* et *Molinia coerulea* d'Europe occidentale. De nouvelles réflexions, des recherches récentes ont montré que cet essai était encore tout à fait insuffisant, quoique peu des coupures proposées soient remises en cause. Pour remplir ce programme, pour donc, présenter une synthèse valable des prairies humides européennes, il convient d'avoir des informations assez précises au niveau des grands domaines climatiques européens, lesquels interviennent de manière décisive sur le déterminisme des groupements prairiaux et coïncident souvent avec les grandes coupures synsystématiques. En Europe centrale, les prairies humides sont relativement bien connues car elles ont fait l'objet de recherches assidues auxquelles restent attachés les noms de R. TÜXEN, E. OBERDORFER, E. BALATOVÁ, S. HORVATIC... Dans les régions méditerranéennes occidentales, il en est de même grâce à BRAUN-BLANQUET, à ses disciples et aux écoles espagnoles. Dans les régions atlantiques, on possède des informations consistantes sur la Belgique, la Hollande, l'Espagne du nord-ouest, le Portugal. En revanche, comme il existe peu de phytosociologues britanniques, la végétation de Grande-Bretagne est très mal connue. En France occidentale, depuis les travaux de l'école parisienne résumés précédemment, la végétation prairiale a très peu été étudiée; une grande partie de ma thèse comblera donc cette lacune.

Un des problèmes, toutefois, qui se posent à ce niveau est celui des limites du concept de "prairie". Pour les phytogéographes, il recouvre une formation complexe (un paysage) à caractère steppique, sous climat aride à semi-humide de l'intérieur des grands continents, sur sol isohumique (chernozem, brunizem), c'est-à-dire la prairie américaine, ukrainienne, australienne, la pampa argentine, le veld d'Afrique du Sud; ce n'est bien sûr pas ce type de formation qui sera considéré ici.

Pour les agronomes, ce concept recouvre, avant tout, un ensemble de producteurs primaires organisés en une communauté végétale, susceptible d'être utilisée sous une forme ou une autre par des consommateurs primaires (bovins, ovins...), le terme de la chaîne trophique étant l'homme, consommateur secondaire; le concept est aussi souvent sous-tendu d'implications économiques. Tel n'est pas le but de la présente étude, bien qu'elle puisse être le point de départ de recherches de cet ordre. Pour les phytosociologues, enfin, le concept de prairie est d'abord limité par un caractère biologique au sens de RAUNKIAER : la prairie est une communauté structurée par des hémicryptophytes et s'oppose ainsi aux landes (chamaephytes), aux manteaux (nanophanérophytes), aux pelouses à thérophytes, aux grandes roselières et magnocariçales (grands héliophytes). Cependant, les communautés à petits héliophytes ont une structure les apparentant aux communautés prairiales et pourront être étudiées comme telles. Par ailleurs, toutes les communautés hémicryptophytiques ne sont pas toujours considérées comme des prairies : ainsi, au vocable de "pelouse" sont souvent associés des caractères plus écologiques que biologiques : oligotrophie ("pelouse maigre") et xéromorphie ("pelouse xérophile" ; on parle peu de "pelouse hygrophile"). Mais la séparation entre prairie et pelouse est parfois floue. Il existe enfin une formation végétale que l'on range souvent parmi les prairies parce qu'elle est structurée par des espèces que l'on considère comme des hémicryptophytes : ce sont les "mégaphorbiaies" de structure générale pourtant bien différente des prairies. Il me semble d'ailleurs que l'on devrait définir une forme biologique particulière au sein des hémicryptophytes, les grandes herbes ou "macrohémicryptophytes", bien qu'elle puisse offrir des intermédiaires avec les héliophytes. En définitive, si l'on désire présenter une étude des prairies, il faut avoir de ce concept une vision assez large (de la pelouse à la limite des roselières, mégaphorbiaies, bas-marais), pourvu que le critère biologique qui définit la formation hémicryptophytique soit respecté. D'ailleurs, tous ces milieux offrent de telles relations entre eux qu'on ne peut les étudier isolément. C'est aussi à cette conclusion qu'est arrivé GALLANDAT (1982) dans son étude des prairies humides du haut Jura.

Mon mémoire sera donc ainsi structuré :

- une première partie sera consacrée à une présentation de la méthodologie phytosociologique sigmatiste, avec l'introduction de quelques réflexions nouvelles ;
- une deuxième partie sera consacrée à une typologie des climats atlantiques européens selon une méthode inspirée de la démarche sigmatiste, en prélude à l'étude des prairies hygrophiles ;
- la troisième partie consistera en une contribution à la connaissance phytosociologique des prairies humides de l'ouest, du nord-ouest et du nord de la France, selon la méthode présentée dans la première partie. Ces prairies seront considérées comme éléments de systèmes prairiaux en interrelations ;
- la quatrième partie sera un essai de synthèse de la troisième partie: en appliquant à la phytosociologie la démarche structuraliste introduite dans les sciences humaines, je montrerai que, finalement, tous ces systèmes fonctionnent de la même manière et que ces invariants fonctionnels peuvent être étendus aux systèmes continentaux ;
- sur la base des données nouvelles apportées par la troisième partie et des réflexions structuralistes développées dans la quatrième, je consacrerai la cinquième et dernière partie à une ordination synsystématique des prairies d'Europe occidentale et moyenne, en prélude aux prodromes de ces milieux.

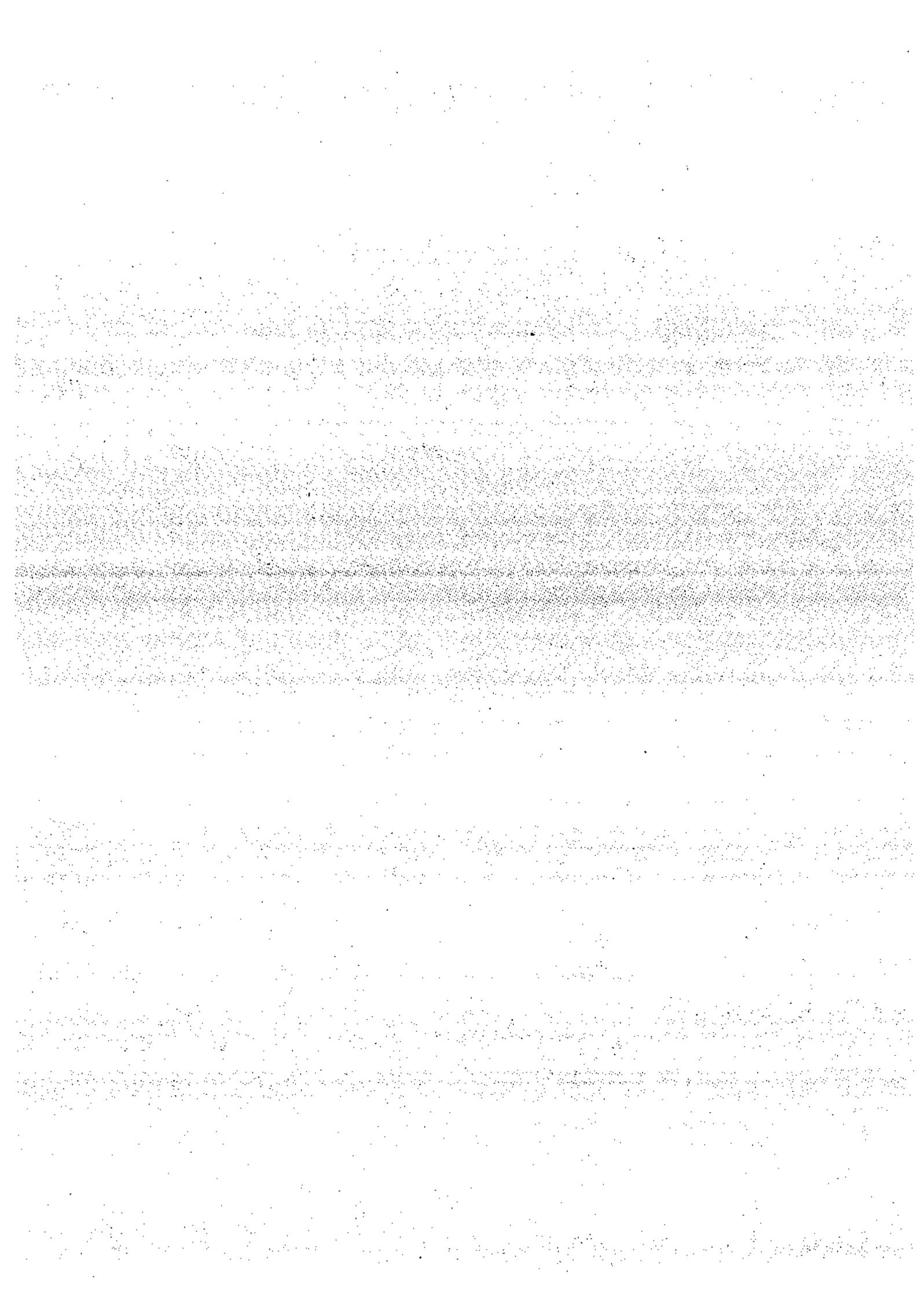
Toutefois, avant d'aborder la première partie de ce mémoire, je dois remplir l'agréable devoir de rendre hommage aux personnalités qui ont la mission de le juger :

- le professeur P.-N. FRILEUX, qui m'a prodigué de nombreux encouragements, conseils, renseignements oraux ou écrits, que j'ai tenu à reporter dans mon texte ; que ces quelques lignes soient une occasion de lui témoigner une fois de plus l'amitié qui nous lie ;
- le professeur J.-M. GEHU, l'un de ces chefs d'école dont j'ai parlé dans cette introduction, directeur de la riche Station Internationale de Phytosociologie de Bailleul, sans laquelle ce mémoire n'aurait pas été tel que je le présente ici ; il a assuré l'encadrement de cette thèse, prenant sur ses nombreuses activités le temps nécessaire pour la lire et l'argumenter ; de tout cela, je le remercie très vivement ;
- le professeur J. GEHU-FRANCK, fidèle collaboratrice du professeur J.-M. GEHU et responsable du laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie auquel j'ai l'honneur d'appartenir ; qu'elle trouve ici l'assurance de mon respectueux dévouement ;
- le professeur R. DELPECH, agronome et grand spécialiste de la prairie permanente, qui a toujours suivi mes recherches avec intérêt dès leurs très modestes débuts ; je suis très heureux de le retrouver à mes côtés pour cette étape majeure de ma carrière scientifique ; je lui en suis très reconnaissant ;

- le professeur F. PEDROTTI, qui a spontanément accepté de juger ce mémoire consacré aux prairies hygrophiles, milieux qu'il connaît particulièrement bien ; je le remercie pour l'honneur qu'il me fait à cette occasion ;
- le professeur A. LACOSTE, auquel je rends hommage de l'intérêt qu'il porte à mes recherches phytosociologiques, sous leurs diverses faces (France, Antilles, phytosociologie théorique) ;
- le professeur B. BOULLARD, dont les thèmes de réflexion sont un peu éloignés de la phytosociologie ; j'espère cependant qu'il trouvera de quoi éveiller sa curiosité scientifique compte tenu des idées générales discutées dans ces lignes.

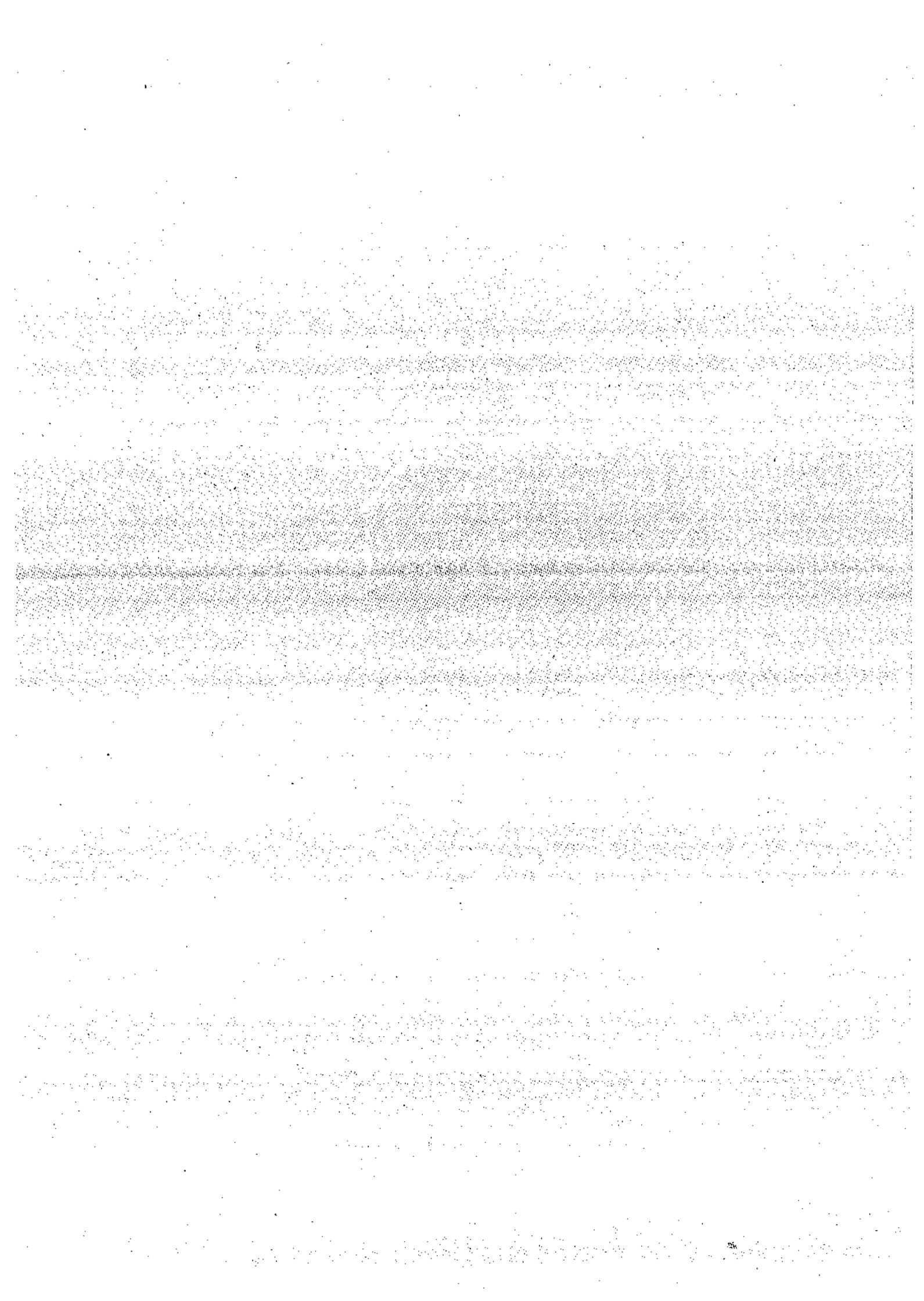
Dans mes remerciements, je ne saurais oublier tous ceux qui, à des titres divers, ont permis l'amélioration et l'achèvement de ce gros travail. En particulier, je dois une aide souvent efficace dans ma recherche bibliographique à R. CARBIENER (Strasbourg), J. IZCO (Santiago de Compostela), J. LUNQVIST (Vindeln), R. FABRI (Bruxelles) et surtout à R. SCHUMACKER (Liège) auquel je dois aussi de précieux conseils lors de quelques échanges. D'autres amis m'ont indiqué des stations particulièrement intéressantes ou même m'ont transmis des relevés inédits : M. BON (St Valéry/Somme), J.-B. BOUZILLE (la Roche/Yon), R. DAUNAS (président de la S.B.C.O., Royan), F. DUHAMEL (Lille), Ch. LAHONDÈRE (Royan), A. LECOINTE (Caen), M. PROVOST (Caen), J.-R. WATTEZ (Amiens). En dépit de la fréquente solitude du phytosociologue, la phytosociologie est aussi une école de l'amitié, un tissu tressé par delà les frontières.

Je dois enfin une dette toute particulière à Madame M.-O. DHENNIN-
DERYCKERE, qui a assuré la plus grande partie de la préparation matérielle de ce mémoire ; elle n'a ménagé ni ses efforts ni ses conseils pour le parfaire ; pour tout cela, qu'elle reçoive mes très amicaux remerciements.



PARTIE I

LA METHODOLOGIE
PHYTOSOCIOLOGIQUE SIGMATISTE



La méthode d'investigation utilisée pour décrire les groupements végétaux présentés ici est la méthode issue des échanges entre le zurichois J. BRAUN-BLANQUET et le montpelliérain J. PAVILLARD, dite pour cette raison zuricho-montpelliéraine, dite aussi sigmatiste, du nom de la station de recherches dirigée par BRAUN-BLANQUET. Qu'est donc cette méthode qui a vu son aire d'application s'étendre avec succès à une grande partie de notre planète ? Pour moi, la phytosociologie sigmatiste est d'abord une taxonomie, je dirai mieux une "morphologie", au sens étymologique du terme, c'est-à-dire un "discours" (*logos*) sur des "formes" ("*morphe*"). Le concept de forme doit être pris au sens de la Gestalttheorie ("théorie de la forme") : on peut définir une forme comme un objet de perception occupant un volume de l'espace-temps ; ce concept correspond pour notre science à l'individu d'association. La botanique, la zoologie sont aussi des morphologies pour des formes correspondant aux individus végétaux ou animaux ; il en est de même de la linguistique avec le phonème (j'introduis dès maintenant une discipline qui offre beaucoup de ressemblances avec la phytosociologie ; j'y reviendrai à plusieurs reprises). La phytosociologie n'est donc pas une branche de la botanique, pas plus qu'elle n'est une partie de l'écologie végétale. La botanique est, relativement à la sociologie végétale, la science dans laquelle le phytosociologue trouvera les objets utiles à la description des formes auxquelles il s'intéresse ; l'écologie végétale n'intervient qu'au niveau de la causalité des catégories synthétiques par lesquelles sera résumée la diversité des formes-individus d'association ; par là même, l'écologie végétale s'introduit aussi dans les applications pratiques de la phytosociologie.

La sociologie végétale, née il y a environ 70 ans, a longtemps été une discipline assez empirique ; malgré quelques éléments théoriques apportés par divers auteurs, il me semble que beaucoup de pierres manquent encore pour construire un édifice solide. Sans doute, l'intérêt d'une démarche souvent abstraite pour consolider les bases de notre science échappe peut-être à certains ; aussi vais-je montrer en un premier paragraphe la nécessité d'une théorie de la phytosociologie sigmatiste.

1 - NECESSITE D'UNE THEORIE FORMELLE DE LA PHYTOSOCIOLOGIE SIGMATISTE

Il est clair, pour beaucoup d'épistémologues, qu'une science donnée ne peut guère progresser sans théorie ; le programme consiste à mettre au point une démarche aussi rigoureuse et précise que possible, autant qu'on puisse le faire en phytosociologie où interviennent de façon déterminante le flou et l'aléatoire, et, ainsi, de quitter l'empirisme (la "coupure épistémologique" de BACHELARD). Le but essentiel est de mieux travailler, de détruire ou de corriger des principes qu'on peut encore rencontrer dans certains travaux et qui se révèlent faux ou qui ne résistent pas à une analyse critique un peu poussée. Il s'agit d'écrire ce que plusieurs chercheurs pensent sans l'écrire, soit leurs propres réflexions, soit même, leurs doutes. Par ailleurs, une science solide peut aisément répondre aux arguments de ses détracteurs (et il n'en manque pas pour notre discipline), dont quelques-uns, il faut l'avouer, sont bien fondés. La rigueur des fondements entraîne inévitablement la précision et la clarté des concepts et du vocabulaire ; cela est très important, car une science mûre est avant tout un dialogue au moyen d'une "langue bien faite" (CONDILLAC).

Par là, on apporte un autre argument en faveur de la théorie, l'enseignement. Une discipline solitaire ne devient véritablement science que si elle devient générale, transmissible aux autres, "sociale" au sens de BACHELARD : "dans la proportion où une science devient sociale, c'est-à-dire facile à enseigner, elle conquiert ses bases objectives". L'histoire des sciences montre de fait quelques exemples de l'influence de la présentation pédagogique d'un sujet sur le progrès théorique qui en a résulté, notamment en mathématiques (oeuvres de J. LIOUVILLE, C. JORDAN, D. HILBERT). D'ailleurs les échanges entre le maître, souvent enfermé dans ses habitudes, et l'élève, sans idées a priori prêt même à chercher les points faibles dans les démonstrations enseignées

sont source de progrès vers l'objectivité pour la discipline en question. Sachant enfin que l'apprenti phytosociologue devra en grande partie repasser par les étapes conquises successivement par la phytosociologie (un peu comme, selon HAECKEL, reprenant les idées de SERRES et MÜLLER, le développement d'un individu, l'ontogénèse, résume rapidement sa phylogénèse), il convient d'abréger au maximum la période d'apprentissage de la discipline ; seule une démarche précise et transmissible peut remplir ce programme même si "les stades pédagogiques ne sont pas entièrement homologues aux stades historiques" (G. BACHELARD).

Il n'est évidemment pas question, dans le cadre de ce travail, de présenter une théorie de la phytosociologie sigmatiste que je compte développer dans les années à venir. Seuls quelques aspects seront abordés dans les paragraphes suivants.

Ainsi que je l'ai déjà écrit en introduction à cette partie, la phytosociologie sigmatiste vise d'abord la description des formes que sont les individus d'association ; ce programme sera rempli en deux étapes essentielles, analytique dans un premier temps, synthétique dans un second. Le résultat est la classification des formes en catégories abstraites dont certaines porteront le nom d'association végétale et dont on peut préciser la causalité ou déterminisme. Une synthèse plus vaste vise à comparer ces catégories et à les ordonner en systèmes hiérarchiques.

2 - L'ETAPE ANALYTIQUE

De la définition qui a été donnée d'une forme, il s'ensuit que la perception joue un rôle fondamental en sociologie végétale. La perception première du phytosociologue est globale : le paysage apparaît dans sa totalité ; dans une analyse ultérieure, il est décomposé en ses éléments constitutifs, les individus d'association (terme qui me paraît impropre mais consacré par l'usage) ; une analyse encore plus fine montre que ceux-ci peuvent être décomposés en individus végétaux. Les formes constituées par ces derniers ont déjà été décrites par les botanistes ; elles ont été classées en catégories, la plupart de celles-ci étant interprétées comme espèces ou variations d'espèces, à un niveau hiérarchique infraspécifique (sous-espèce, variété...). A la suite de LINNE, on a fait correspondre une étiquette, un nom à chacune de ces catégories. Par suite des progrès de la nomenclature, on doit faire choix d'une flore de référence ; j'ai choisi de me référer à la flore de la Belgique et des contrées limitrophes (DE LANGHE et al. 1978) et, pour les espèces absentes de l'aire couverte par cet ouvrage, Flora Europaea (TUTIN et al. 1964-1980).

2.1. Surface homogène

Le phytosociologue utilise donc les données de la botanique pour décrire un individu d'association. Celui-ci est en fait un "ensemble flou" de végétaux (DE FOUCAULT 1980, p.21) ; dans la délimitation d'une surface représentative de l'individu, on négligera donc les transitions. Cette surface sera homogène selon les facteurs du milieu ; puisque l'homogénéité absolue n'existe pas ("il n'y a jamais rien dans la nature qui ait des parties parfaitement unifornes", LEIBNITZ), la décision du phytosociologue sera souvent un compromis entre une microhétérogénéité négligeable et une macrohétérogénéité déterminante. Du fait, d'autre part, que les végétaux occupent un volume spatial non nul, la liste spécifique R qu'on est amené à réaliser sur une surface est fonction de l'aire s de celle-ci ; cette fonction est qualitativement représentée par la courbe aire-espèce $R = R(s)$. Pour un individu donné, cette courbe définit deux points, l'un s_{max} correspond à l'aire maximale d'une surface compatible avec

l'homogénéité (donc les transitions), l'autre s_{\min} correspond à la classique "aire minimale" (GUINOCHE 1973, p.34). Dans le cas de la prairie, l'aire minimale est voisine de 20 mètres carrés ; toutefois dans certains cas particuliers, on ne dépassera pas 1 à 3 mètres carrés.

2.2. Le choix de la surface à étudier

Si l'on sait maintenant reconnaître une surface homogène, se pose cependant la question de savoir ce que l'on va étudier et relever car, les capacités humaines étant limitées, nous n'avons pas le loisir de considérer l'ensemble, la population, de toutes les situations possibles.

Il existe deux premiers critères évidents de choix : l'opportunité (on s'intéresse à un problème particulier, dans mon cas, des formations prairiales; je serai forcé de laisser de côté un grand nombre de données) et l'homogénéité floristique (on se détournera des formes complexes, des mélanges...). Pourtant, le phytosociologue choisit encore en fonction d'autres critères.

La position des statisticiens sur le problème du choix est claire : on portera son observation sur un échantillon de la population, le choix de cet échantillon étant remis au hasard d'un tirage (échantillonnage direct ou stratifié). En pratique, cependant, la démarche du phytosociologue est rarement celle-ci ; une autre attitude face à l'échantillonnage le guide habituellement. Qualifiée parfois de "flair", "d'intuition", supposée donc emprunte de subjectivité, quoique souvent inconsciente, elle apporte nombre de données dont il est difficile de nier l'objectivité. Notre science aura tout à gagner à s'interroger quelque peu sur cette attitude, sur ce qui guide le phytosociologue dans son choix.

Beaucoup de philosophes scientifiques, d'épistémologues ont reconnu depuis longtemps qu'il est des données de départ stériles ; certains faits sont sans portée ; ils "ne nous enseignent rien qu'eux-mêmes ; ces faits-là, semble-t-il, se produisent une fois, mais ne sont pas destinés à se renouveler" (H. POINCARÉ), alors que d'autres sont très instructifs (les "faits privilégiés" de BACON) . Il existe donc une hiérarchie des faits scientifiques. Ne pouvant connaître tous les faits particuliers, on s'intéressera à ceux qui se répètent ou qui ont des chances de se répéter ; le fait unique n'a aucun intérêt : Ce n'est pas une position exclusivement scientifique ; les objets qui portent un nom dans la vie courante sont des objets qui se répètent : "comme la connaissance usuelle, la science ne retient des choses que l'aspect répétition" (H. BERGSON). Ce sera donc notre premier grand critère de choix.

Je pense qu'il existe un second critère important : on choisira aussi ce qui peut s'expliquer au moyen de données externes (écologiques, historiques, dynamiques, chorologiques) : "nous n'appréhendons du monde extérieur que ce que nous sommes capables de comprendre" (J. ULLMO). Cette position a pour corollaire immédiat, éventuellement, le "retour en arrière" ; en effet, on peut avoir négligé une situation mal comprise à un moment donné et y revenir ultérieurement, après l'avoir mieux comprise en fonction de l'expérience acquise, de réflexions nouvelles.

2.3. Le relevé phytosociologique

Une fois choisie une surface à étudier, on délimite au moins mentalement l'aire à relever et on effectue la liste des taxons végétaux présents sur cette surface, liste appelé "relevé". De la définition de la forme comme volume dans l'espace-temps, il convient de replacer le relevé dans l'espace (localisation) et dans le temps (date de l'opération). Très généralement, les relevés que j'ai effectués ont été quantifiés au moyen des coefficients semi-quantitatifs classiques d'abondance-dominance (+ à 5) et de sociabilité (1 à 5)

(GUINOCHE 1973, p. 15), auxquels j'ai ajouté le symbole r pour des taxons représentés par de rares individus.

A ce niveau, se pose aussi le problème de l'intégration ou non des bryophytes dans les relevés phanérogamiques, indépendamment des compétences bryologiques. Je ne peux développer ici les arguments théoriques, essentiellement liés à la théorie du phénomène scientifique, qui me font conclure que, dans la plupart des groupements hygrophiles étudiés ici, les bryophytes forment à eux seuls des communautés cryptogamiques qui se superposent aux communautés phanérogamiques, en tant qu'éléments de phytocénoses. Donc, sauf cas particuliers, car on ne peut généraliser cette démarche sans réflexion préalable, j'ai négligé les bryophytes dans les relevés phanérogamiques.

3 - PREMIERE ETAPE SYNTHETIQUE : MISE EN EVIDENCE ET INTERPRETATION DES SYNTAXONS

La réunion d'un grand nombre de relevés effectués selon la méthode précédente rend compte de la diversité des situations naturelles.

Pour mettre en ordre ce chaos, il est nécessaire de réaliser une synthèse et de classifier, c'est-à-dire de ranger par catégories, tous les relevés.

3.1. Traitement des données

Le but du traitement est de ranger en catégories homogènes tous les relevés. En pratique, deux méthodes essentielles peuvent être employées :

- une méthode manuelle, dite "des tableaux" : partant d'un tableau brut de relevés, on cherche, en observant les corrélations positives et négatives entre espèces, à réaliser une partition de ce tableau brut en tableaux homogènes plus petits ;
- les méthodes automatiques par analyse factorielle en composantes principales ou mieux des correspondances (BRIANE et al. 1974) ; ces méthodes utilisent la représentation vectorielle du relevé et imposent l'emploi d'un ordinateur.

Pour des raisons pratiques, j'ai utilisé la première méthode ; sans douter de la valeur de la seconde, je ne crois pas que celle-ci soit plus objective que celle-là car, à mon avis, ce n'est pas à ce niveau que se pose le problème de l'objectivité mais plus loin dans la démarche (voir I-3-5).

Dans le but de mettre en évidence des catégories, on impose en général de travailler en présence-absence et non en abondance-dominance ; je conteste en partie ce procédé, pour les raisons suivantes. Dans l'ouvrage de GUINOCHE (1973), on peut lire ces deux phrases : "en présence d'une étude sur les associations végétales d'un territoire, il est possible d'en dégager les formations végétales sans retourner sur le terrain" (p.1) et "il est très difficile, même pour les meilleurs phytosociologues, de se dégager totalement de la notion plus immédiatement accessible de formation végétale (...). On a intérêt (...) à travailler sur des tableaux où (...) seules la présence ou l'absence des espèces sont notées" (p. 17). Ces deux phrases me semblent contradictoires ; si la phytosociologie veut dépasser la phytogéographie, elle doit cependant l'englober sans rien perdre des apports de celle-ci ; pour dégager les formations végétales d'un tableau d'association, il est nécessaire de tenir compte des espèces dominantes, de la physionomie, de la structure biologique au sens de RAUNKIAER puisque c'est ce caractère qui définit la formation. Prenons un exemple simple (tableau 1) : soient les tableaux suivants à 2 relevés, l'un 1-A, en abondance-dominance, l'autre 1-B identique à 1-A considéré en présence-absence.

	1-A		1-B	
	1	2	1	2
<i>Calluna vulgaris</i>	54	12	+	+
<i>Erica tetralix</i>	23	+	+	+
<i>Molinia coerulea</i>	12	54	+	+
<i>Juncus acutiflorus</i>	+	23	+	+

Tableau 1 : Abondance-dominance, présence-absence et formations végétales

Le tableau 1-B est on ne peut plus homogène statistiquement ; pourtant, malgré la connaissance de la morphologie et de la biologie des espèces, il est impossible d'en déduire une quelconque donnée sur les formations végétales correspondantes à cause des espèces transgressives de l'une dans l'autre. Le tableau 1-A est aussi statistiquement homogène mais on peut en déduire des données sur les formations correspondant aux 2 relevés ; on s'aperçoit qu'il est structurellement hétérogène puisqu'il réunit un relevé de lande (rel. 1, *Calluno-Ericetum tetralicis*) et un relevé de prairie à molinie (rel.2 : *Junco-Molinietum* ; notons au passage que le terme si usuel de "lande à molinie" est impropre sur le plan structurel). C'est ce tableau 1-A qui apporte le maximum d'informations, notamment sur les formations. La méthodologie à suivre me semble donc un compromis entre les utilisations de la présence-absence et de l'abondance-dominance : on doit commencer par travailler à structure biologique homogène, donc définir les formations, et, à l'intérieur des catégories biologiques ainsi isolées, travailler en présence-absence. Ainsi, on est sûr de ne pas négliger l'aspect formation végétale dont la phytosociologie doit absolument rendre compte et ne pas tomber dans l'excès contraire en décrivant des faciès au lieu de groupements végétaux.

3.2. Le syntaxon élémentaire

Un ensemble de relevés ayant des espèces communes constitue une catégorie, dont les fondements sont à rechercher dans la théorie mathématique des ensembles, catégorie qu'on appelle plus couramment un "syntaxon" en sociologie végétale. Il existe cependant un type fondamental de catégorie, la catégorie homogène qui correspond à un syntaxon qu'on peut qualifier d'élémentaire (abréviation Sy-E) et qui possède des propriétés particulières. Le Sy-E sera décrit par un tableau homogène doué d'une symétrie interne statistique. Un critère classique, dû à RAUNKIAER, permet, semble-t-il, de reconnaître un tableau homogène, donc un Sy-E (mais pas forcément une association végétale) : l'histogramme de présence construit à partir de ce tableau (GUINOCHET 1973, p.53) doit avoir la forme d'une courbe en L, U ou J ; une courbe différente, irrégulière ou en Ω , doit correspondre à un tableau hétérogène, décrivant plusieurs Sy-E. En fait, j'ai montré (DE FOUCAULT 1979) que ce critère est une condition nécessaire mais non suffisante d'homogénéité ; cela signifie que, si l'on observe une courbe irrégulière ou en Ω , le tableau est certainement hétérogène ; en revanche, si l'on observe une courbe en L, U, J, le tableau n'est pas obligatoirement homogène ; cette restriction peut limiter l'utilisation de ce critère.

3.3. Caractérisation des Sy-E

En conséquence de la définition du Sy-E, celui-ci rassemble plusieurs relevés d'individus qui se ressemblent, aux variations aléatoires près ; le Sy-E sera donc caractérisé par la répétitivité de la combinaison floristique des relevés du tableau homogène correspondant ; on justifie ainsi a posteriori, le premier grand critère de choix du relevé (voir I-2-2), la répétition du fait scientifique. Comme toute forme, le Sy-E est défini par le conflit entre des

facteurs d'unité, de symétrie, et des facteurs d'opposition, de dissymétrie. Dans l'absolu, en lui-même, le Sy-E est défini par les éléments communs à ses différents relevés (espèces constantes) ; par rapport aux autres Sy-E, il est défini par des différences, des éléments différentiels. On énoncera, d'une manière générale, que le Sy-E se définit absolument par ses espèces constantes et relativement par ses espèces différentielles.

On introduit ainsi l'important concept relatif d'espèce différentielle d'un Sy-E T_1 par rapport à un autre T_2 . Je crois qu'on peut distinguer deux niveaux d'espèces différentielles : une espèce sera dite différentielle positive de T_1 par rapport à T_2 si elle est présente significativement dans T_1 et non dans T_2 ; une espèce sera dite différentielle négative de T_1 par rapport à T_2 si elle est significativement absente en T_1 alors qu'elle est présente dans T_2 (elle est alors, évidemment, différentielle positive de T_2 par rapport à T_1). L'introduction de cette distinction peut sembler superflue ; elle me paraît cependant utile car je l'utiliserai dans ce mémoire.

Il est fort instructif de comparer cette démarche phytosociologique avec celle qui a été adoptée par la linguistique moderne. J'ai déjà rappelé précédemment que cette science était avant tout une morphologie des phonèmes, des mots et partant, des langues. Or, les éléments de la linguistique sont toujours définis en opposition, comme les Sy-E : "les mots...doivent consister en des combinaisons d'éléments de différenciation Mais... toutes les combinaisons d'éléments de différenciation ne sont pas admises" (TROUBETZKOY) ; "dans la langue ..., ce qui distingue un signe, voilà tout ce qui le constitue ; c'est la différence qui fait le caractère, comme elle fait la valeur et l'unité" (F. DE SAUSSURE). Effectivement, les linguistes ont introduit le concept de "trait pertinent" pour opposer un mot, un phonème à un autre ; le phonème, par exemple, se définit alors par la somme des traits pertinents qui le distinguent des autres phonèmes de la langue. Ces traits pertinents ("distinctive feature", ou traits distinctifs ou éléments différentiels) correspondent exactement à nos espèces différentielles. D'ailleurs, plus généralement, toute forme n'existe que par rapport aux autres : "je ne crois pas aux choses, mais aux relations entre les choses" (G. BRAQUE).

3.4. Le déterminisme des Sy-E, la loi phytosociologique

Si la phytosociologie est d'abord une morphologie aboutissant à la mise en évidence de catégories, les Sy-E, elle est beaucoup plus cela : je vais montrer qu'elle possède le caractère d'une physique.

Le déterminisme en sociologie végétale, c'est, en simplifiant, la recherche des causes des groupements végétaux. La causalité se rattache phénoménologiquement aux concepts de "cause" et "d'effet", un phénomène étant cause d'un autre lorsque celui-ci, l'effet, a pour origine celui-là.

En phytosociologie, la végétation est un effet et la causalité tient essentiellement à l'ensemble F des facteurs écologiques, dynamiques et historiques. Par là, l'écologie végétale et de nombreuses sciences naturelles viennent rejoindre la phytosociologie ; mais, comme je l'ai déjà écrit, on ne peut réduire celle-ci à une branche latérale de celles-là. En plus des variables causales de F, il existe d'autres causalités secondaires :

- la phénologie φ , variation floristique temporelle en relation avec la biologie des espèces ;
- la surface relevée s, lorsqu'elle est inférieure à l'aire minimale ;
- le hasard h, qui joue un rôle fondamental dans notre science.

La plupart du temps, on réduit la causalité à F ; il faut être conscient du fait qu'on ne peut raisonner ainsi que si l'on a pu auparavant éliminer l'effet de φ (en complétant éventuellement le relevé au cours d'une saison de végétation), de s (certitude, par exemple, d'avoir opéré sur une aire au moins

égale à l'aire minimale). En ce qui concerne h, on ne peut que minimiser son influence par le rassemblement du plus grand nombre possible de relevés.

Sur le plan épistémologique, pourtant, ce qui est fondamental, ce sont moins ces deux concepts isolés de cause et d'effet que la relation qui existe entre eux, car de celle-ci dérive directement le concept de "loi scientifique". En science, la loi naît effectivement de la répétition absolue de la relation entre une cause et un effet ; c'est une dyade, un concept binaire, "un lien constant entre l'antécédent et le conséquent" (H. POINCARÉ). Ainsi la classique loi d'Ohm, en électricité, $V = R \times I$, exprime la variation (effet) d'une des grandeurs V (différence de potentiel), R (résistance), I (intensité) face à une variation (cause) d'une des autres. La chimie possède aussi sa loi ; c'est la réaction entre des corps chimiques : $A+B \rightarrow C+D$, la flèche symbolisant la relation entre causes (corps de gauche) et effets (corps de droite). En phytosociologie, la relation binaire entre une partie de l'ensemble F des variables écologiques et un Sy-E est assimilable à une loi scientifique. C'est en ce sens que j'ai prêté, plus haut, à cette science le caractère d'une physique, car elle est l'étude de lois causales. Alors que la loi de la physique classique est quantitative et rigoureuse, on remarquera que la loi phytosociologique est seulement qualitative et statistique. Par ce dernier trait, elle se rapproche des lois de la physique quantique moderne : "dans la mécanique quantique, la causalité signifie donc qu'on peut conclure de l'état initial d'un système à ses états futurs en les prenant le premier comme le second, au sens statistique" (MARCH 1965). On se convaincra rapidement qu'en taxonomie pure, botanique, zoologie..., il n'existe pas de lois ; la taxonomie n'est pas une physique, mais seulement une morphologie.

Par la loi phytosociologique, le Sy-E admet donc une définition écologique qui s'ajoute à sa définition floristique et statistique. D'autre part, en reportant sur une carte géographique la localisation spatiale des relevés le définissant, on s'aperçoit que le Sy-E s'inscrit dans une aire géographique plus ou moins vaste, limitée par les facteurs écologiques ; ainsi le Sy-E admet en outre une définition chorologique. En vertu d'une certaine loi de parenté statistique entre les relevés d'un Sy-E (DE FOUCAULT 1979), il faut s'assurer effectivement qu'une composition floristique est répétitive en plusieurs sites distincts et non liée à une station unique. Je propose de qualifier de "défini" (qualificatif au moins provisoire pour un concept qui me semble important) un Sy-E qui admet une définition floristique, statistique, écologique et chorologique. Je conserverai alors le terme imprécis, indiquant une idée d'attente, de "groupement végétal" pour un syntaxon (élémentaire ou non) dans lequel manque la définition statistique (nombre de relevés insuffisant), écologique (causalité non précisée ou encore mal perçue) ou chorologique (relevés provenant d'un site unique).

3.5. Interprétation des Sy-E définis : l'association végétale et ses variations

Le problème, maintenant, est d'interpréter les Sy-E définis et d'introduire le concept, fondamental en phytosociologie, d'association végétale.

Effectivement, en dépit de toutes ses propriétés algébriques, statistiques... (je ne puis insister là-dessus ici), le Sy-E défini n'est pas l'unité de base de la sociologie végétale, mais l'association. Sans entrer dans les détails de l'histoire de ce concept, la définition la plus récente de l'association végétale est celle de GUINOCHE (1973) : "une association végétale est une combinaison originale d'espèces dont certaines, dites caractéristiques, lui sont plus particulièrement liées, les autres étant qualifiées de compagnes".

En effet, il existe des cas dans lesquels, parmi l'ensemble des espèces différentielles positives d'un syntaxon T_1 par rapport à un autre T_2 , certaines sont absolument caractéristiques de T_1 , c'est-à-dire qu'elles "y ont une fréquence, même si celle-ci est faible, manifestement plus élevée que dans les

autres groupes" (GUINOCHET, l.c. p.18).

Malheureusement, les vraies caractéristiques ne peuvent exister que dans les régions à flore riche et diversifiée, soit parce que les espèces sont climatiquement favorisées (régions méditerranéennes et tropicales), soit parce que l'isolement précoce de ces régions a permis l'expression d'une spéciation et d'un endémisme importants. Dans la plupart des autres régions, il n'existe guère d'espèces caractéristiques au sens énoncé plus haut, bien que plusieurs phytosociologues utilisent, à tort, ce concept pour des espèces ayant une large amplitude écologique ou chorologique. On a alors appliqué ce concept à une échelle plus restreinte et l'on peut parler d'espèce "caractéristique régionale ou locale". Mais plus souvent, actuellement, on caractérise les syntaxons par l'originalité de leur combinaison floristique et leurs espèces différentielles.

Que devient alors le concept d'association végétale, si on ne peut concevoir, dans le cas général, d'espèce caractéristique ? On ne peut, bien sûr, l'abandonner, vu l'importance qu'il a acquis en sociologie végétale fondamentale et appliquée, ainsi qu'au niveau du dialogue entre les chercheurs. En observant la démarche habituelle des phytosociologues, il faut admettre que l'association végétale résulte d'une interprétation personnelle, qu'elle demeure une entité à définition arbitraire ; il n'y a pas moyen d'en trouver une définition opérationnelle or "la vraie définition d'un concept ne se fait pas en termes de propriétés, mais en termes d'opérations effectives" (BRIDGMAN). Dès 1927, PAVILLARD ressentait déjà le problème ainsi : "je ne crois pas à la possibilité de définir l'association, pas plus que l'espèce". C'est au scientifique d'interpréter les Sy-E qu'il estime bien définis en termes d'association végétale ou de variations d'association : sous-association (variation à déterminisme écologique), race (variation à déterminisme chorologique), phase (variation à déterminisme dynamique), variante (faible variation de rang inférieur aux précédentes), car "nous avons atteint un niveau de la connaissance où les objets scientifiques sont ce que nous les faisons, ni plus ni moins" (G. BACHELARD).

Mais est-ce pour autant une démarche subjective ? Par observation objective, on doit entendre une observation "invariante par rapport à un changement d'observateur" (B. D'ESPAGNAT) ; c'est une qualité s'appliquant à ce qui est commun à plusieurs personnes, donc à ce qui est transmissible : "rien n'est objectif qui ne soit transmissible" (H. POINCARÉ). Mon inquiétude de phytosociologue est d'être le seul à reconnaître l'ensemble des êtres phytosociologiques que j'ai décrits ou que je vais décrire dans ce mémoire ; elle se dissipera lorsque d'autres chercheurs auront reconnu, sans mon intervention, ce que j'ai vu et alors "mes" associations seront devenues des êtres objectifs, parce que transmissibles.

Ainsi l'association végétale demeure la pierre d'angle de toute la sociologie végétale sigmatiste.

3.6. Description d'une association végétale

La reconnaissance d'une association végétale ne suffit pas ; il convient de la transmettre à la communauté scientifique. La description d'une telle unité s'effectue habituellement par deux moyens bien différents mais complémentaires : le tableau d'association et le texte explicatif.

Le tableau a pour fin de présenter, d'une manière optimale, tous les relevés que l'on rattache à l'association décrite. C'est une structure bidimensionnelle, une matrice dont les lignes sont réservées aux espèces végétales (ou aux taxons de rang inférieur), les colonnes aux relevés ; les coefficients de la matrice correspondent aux notations d'abondance-dominance-sociabilité des espèces dans les relevés. En pratique, les relevés sont matriculés arbitrairement à partir de 1 et ces numéros renvoient à une liste annexe précisant la localisation spatio-temporelle des relevés (la date sera symbolisée par 6 chiffres ; exemple : 08-06-80 pour 8 juin 1980 ; les stations seront replacées dans les départements correspondants, selon le code minéralogique français, qui sera rappelé en annexe de ce mémoire). Pour chaque relevé, on porte aussi la surface, le

recouvrement de la végétation en %, le nombre d'espèces. L'ordre spécifique peut être arbitraire ; dans les premiers travaux, on adoptait l'ordre alphabétique ou l'ordre systématique. Actuellement, on cherche à rapprocher les espèces par affinités sociologiques, donc à définir des groupes qui structurent le tableau : l'ensemble des espèces caractéristiques ou différentielles (positives seulement, naturellement), puis les espèces différentielles de variations ; ensuite, habituellement, on place les espèces caractéristiques des unités supérieures, lorsque le synsystème est connu. Dans le cas présent, le synsystème des prairies hygrophiles devant faire l'objet de révisions importantes présentées dans la cinquième partie, je ne puis présenter la fin de mes tableaux de cette manière. Cette subdivision en ensembles ne doit pas faire oublier qu'un groupement végétal est défini par la totalité de sa combinaison floristique et, particulièrement, par ses espèces constantes. Pour ne pas allonger démesurément le tableau, on place quelques espèces rarement présentes ("accidentelles") dans la liste annexe ; au niveau du tableau, on rappelle simplement le nombre d'accidentelles retirées. Enfin, généralement, on complète le tableau par les colonnes de fréquence (en %) ou de présence (classes de fréquence, voir I-4). Je ne suis plus d'accord avec cette manière de faire au niveau analytique ; ces coefficients ne sont que des outils pour faciliter les comparaisons entre syntaxons ou faciliter la construction du synsystème. Il est plus utile, au niveau du tableau élaboré, d'après mon expérience, de porter le nombre exact de présences d'une espèce, ainsi que J. BRAUN-BLANQUET le faisait jusque dans ses derniers travaux.

Si le tableau est un élément essentiel pour décrire une association, objectivant a posteriori le choix du phytosociologue, il est insuffisant, car il ne fait pas apparaître tout ce qu'il est nécessaire de connaître sur l'association en question. Le reste doit être rédigé en un texte explicatif qui fera apparaître, dans la plupart des cas :

- un résumé des données floristiques : description rapide du tableau élaboré ; éventuellement, synthèse des relevés déjà publiés concernant l'association, référence des sources utilisées (j'abrègerai souvent les mots tableau en tb, relevé en rel., colonne en col., page en p.). Le problème, dans ce cas, est l'utilisation des tableaux synthétiques antérieurement publiés et leurs colonnes de présence en chiffres romains, car on ne possède pas le nombre exact de présence des espèces (par exemple, les tableaux publiés par OBERDORFER 1957, 1977). J'ai surmonté la difficulté en opérant selon l'exemple suivant : soient deux tableaux synthétiques a et b, le premier ne comportant qu'une colonne de présence, le second donnant le nombre exact de présences.

tableau	a	b	
nombre de rel.	12	3	15 (8)
Espèce E ₁	IV	2	6
E ₂	III	2	5

Je propose d'opérer comme si a ne possédait que 5 relevés, d'où les présences "exactes" 4 (pour E₁) et 3 (E₂), que je cumule avec les présences des autres colonnes (E₁ : 4+2 ; E₂ : 3+2). Les nombres obtenus constituent des présences sur un nombre total de 5+3, soit 8 relevés, nombre que je place entre parenthèses, étant entendu que le nombre exact de relevés est 12+3, 15. Le calcul de la classe de présence portera sur un nombre total de 8. C'est pour cette raison que, dans certains tableaux, un chiffre entre parenthèses apparaît sous le nombre total de relevés ; ce chiffre disparaîtra après le calcul des colonnes de présence .

- la position physiographique, c'est-à-dire la situation de l'association dans le paysage ; alors que, sur le terrain, on allait du paysage à l'individu d'association, ici, la démarche est inversée. On précisera la végétation de contact. Cela peut être décrit verbalement mais, dans ce mémoire, j'ai adopté, en plus, le transect spatial. Un transect est la représentation graphique spatiale d'une fonction $R(x)$, où R est la combinaison floristique, x une variable d'espace, le long d'une ligne. Sur ce transect, seront replacés les groupements à la place observée. Si l'on réfléchit bien, ce concept de transect est homologue, pour l'étude des paysages, de la coupe anatomique en anatomie végétale ou animale (une étude paysagère sans transect équivaut à un traité d'anatomie sans schéma, ce qui ne se conçoit guère). En général, ce sera une représentation simplifiée; que mes lecteurs ne prennent pas trop garde aux rapports de taille entre les espèces représentées, qui ne sont pas toujours réels, pour des raisons graphiques.

- la synfloristique, ou caractérisation de l'association : on y met en évidence la liste des espèces caractéristiques, différentielles positives, différentielles négatives par rapport aux associations voisines. Les différentielles négatives ne pouvant apparaître dans le tableau, le texte est complémentaire de celui-ci. Ce paragraphe doit se conclure sur le statut phytosociologique du groupement décrit : rapport à une association déjà décrite, variation d'une association connue, association nouvelle ou simplement groupement provisoire.

- la physionomie, ou description d'un individu d'association moyen, tel qu'il apparaît au phytosociologue (dominance, stratification). On peut chercher à mettre en évidence les formes biologiques ; toutefois, dans le cas présent, cela est de peu d'intérêt puisque presque tous les groupements étudiés sont structurés par des hémicryptophytes. On peut, d'autre part, préciser la phénologie et les variations de floraisons (phénophases) au cours de l'année.

- la synécologie, en fonction des facteurs écologiques abiotiques (climat, sol, dynamique hydrique...) et biotiques (influence des animaux, déterminante dans le cas des prairies, de l'homme...). On y traitera aussi les variations de l'association à déterminisme écologique.

- la syndynamique, visant à décrire l'influence du temps sur le groupement végétal ; c'est la représentation d'une fonction $R(t)$, où R est la combinaison floristique, t la variable temporelle. Si on compare avec le concept de transect spatial introduit un peu plus haut, on peut considérer un schéma dynamique comme un transect temporel. Dans cette partie, on peut aussi présenter les variations à déterminisme dynamique. Cependant, je dois préciser que, souvent, je mènerai conjointement les études synécologiques et syndynamiques car, dans le cas des prairies, il est difficile de les séparer.

- la synchronologie, répartition géographique de l'association décrite ; elle peut être résumée verbalement par la liste simplifiée des régions d'où proviennent les individus connus. On peut aussi utiliser des cartes chorologiques en réseau (GEHU 1969). Dans ce mémoire, j'ai simplement retenu une représentation cartographique par point sur un fond de carte correspondant à la France occidentale (de la frontière belge à la frontière espagnole). La légende du tableau d'association sert de base à la carte. En dehors de cette aire, je me suis contenté d'une description verbale. Dans ce paragraphe, on présentera aussi les variations géographiques (races) éventuelles.

Ordinairement, on conclue l'étude d'une association en la replaçant dans le synsystème lorsqu'il est connu ; vu que la révision de la synsystématique des prairies humides fait l'objet d'une partie importante de ce mémoire (cinquième partie), je n'aborderai pas cet aspect dans la partie analytique, en renvoyant à la synthèse finale. Seuls les groupements non prairiaux seront replacés à leur place synsystématique.

4 - DEUXIEME ETAPE SYNTHETIQUE : LE SYNSYSTEME

La méthode des tableaux présentée en I-3-1 est un moyen pour traiter un nombre relativement réduit de relevés. L'analyse d'un très grand nombre de données aboutit à l'élaboration d'un système, c'est-à-dire d'un ensemble d'unités hiérarchiques emboîtées les unes dans les autres, chacune étant différenciée des autres par quelques espèces. Cette analyse pourrait se mener sur la totalité des relevés ; en pratique, pour faciliter la vision synthétique nécessaire, on remplace tous les relevés d'un Sy-E ou d'une association par un relevé global, moyen, défini par les coefficients de présence suivants :

- si le nombre de relevés est au moins 5, on utilise les classes de présence classiques V, IV, III, II, I (GUINOCHE 1973, p.21) ; la classe I (moins de 0,20) est souvent subdivisée en I (0,11 à 0,20), + (0,06 à 0,10), r (moins de 0,06). Je propose, en outre, la classe "o" (moins de 0,01), qui se justifie, me semble-t-il, lorsque la synthèse porte sur une très vaste surface (un grand nombre de pays par exemple) ;
- si le nombre est au plus 4, on utilise simplement le nombre de présence en chiffres arabes : 1, 2, 3, 4.

Une fois établi le tableau brut des syntaxons résumés, on met en évidence la hiérarchie synsystématique sur un tableau final, par permutations successives des lignes et des colonnes ; la construction est ascendante, en partant des associations. La liste des espèces caractéristiques et différentielles des différentes unités sera alors lue directement sur le tableau.

Au-delà de cette opération, le problème est d'interpréter la suite des unités hiérarchiques dégagées ; depuis BRAUN-BLANQUET, on retient, partant de l'unité fondamentale, l'association végétale, l'alliance, l'ordre, la classe. On peut se demander pourquoi 4 niveaux. Le fait est qu'en pratique, ce nombre est souvent insuffisant pour décrire la diversité phytosociologique. On a dû introduire des niveaux intermédiaires : sous-alliance, sous-ordre, sous-classe ; le groupe d'associations est aussi un concept utile dans certains cas. Comme nous le verrons dans la cinquième partie, pour une classe aussi complexe que les *Caricetea fuscae*, on aura besoin de toutes ces unités. On jugera peut-être qu'il y a là luxe de détail, mais la nature elle-même est complexe et c'est elle qui détermine nos synsystèmes ; si on désire la décrire aussi finement que possible, nos coupures doivent être fines.

A quoi servent donc les synsystèmes ? Ce ne sont pas des constructions gratuites et je propose d'énoncer mes idées sur ce sujet. Il faut revenir d'abord aux réflexions du physicien et philosophe DUHEM sur la théorie physique. Dans ce concept, ce savant sépare "théorie explicative" et "théorie représentative". Prise au sens "explicatif", la théorie correspond à l'idée classique d'un schéma formel donnant l'explication complète d'un certain nombre de faits (sens par exemple, de LAPLACE). Or, pour DUHEM, c'est le deuxième sens qui est essentiel, le sens "représentatif" et il s'avère que le synsystème phytosociologique possède tous les caractères d'une théorie représentative selon DUHEM :

- classification des lois : si l'on se rappelle que la loi phytosociologique coïncide avec le couple Sy-E-synécologie, le synsystème est, effectivement, d'abord une classification hiérarchique des lois comme une théorie physique, "hiérarchie des êtres scientifiques" (ULLMO, 1969). Le synsystème permet une présentation extrêmement condensée, qui économise au phytosociologue des efforts de conception et de mémorisation. On peut appliquer à la sociologie végétale les idées de cet autre physicien et philosophe MACH sur la science considérée comme "économie de pensée". On notera d'ailleurs que la loi est déjà une économie intellectuelle car le syntaxon résume les nombreux individus servant à sa définition, par abstraction, en retenant d'eux ce qui

leur est commun.

- reconnaissance des lois : toujours selon E. MACH, le but de la science est de réduire "le nouveau à l'ancien, l'inconnu au connu, le divers au même" ; on doit toujours pouvoir décider si un syntaxon est déjà connu, et alors retrouver son nom, ou s'il est nouveau. Dans la pratique systématique, la reconnaissance des formes passe souvent par la construction de "clés dichotomiques de détermination" créées par LAMARCK vers 1778. Alors que, comme on l'a vu, le synsystème se construit par une démarche ascendante (des unités inférieures aux plus élevées), la clé de détermination opère selon une démarche descendante : des unités supérieures (embranchements, familles en botanique) aux inférieures (jusqu'aux sous-espèces et variétés). Quand le synsystème phytosociologique sera bien stabilisé, on pourra opérer de même, poursuivant ainsi les premières tentatives de clés phytosociologiques, dont l'histoire a été résumée par GUINOCHET (in GUINOCHET et DE VILMORIN 1973);
- la prévision de lois inconnues : c'est le troisième caractère d'une théorie représentative selon DUHEM ; cela est valable pour la sociologie végétale ; mais cette question demande des développements particuliers qui seront présentés un peu plus loin.

5 - LA NOMENCLATURE PHYTOSOCIOLOGIQUE

La nomenclature est l'ensemble des règles permettant de nommer les syntaxons mis en évidence par les démarches analytiques et synthétiques ; son but essentiel est de faciliter les échanges et le dialogue entre les scientifiques. Vu le caractère relativement arbitraire des noms par rapport aux entités nommées, la nomenclature doit être réglée par une législation précise appelée "code de nomenclature" (pour la phytosociologie : BARKMAN et al. 1976). En sociologie végétale, la difficulté de nommer vient du fait qu'un nom ne doit être forgé qu'à partir d'au plus deux noms spécifiques de plantes choisis dans une liste d'une vingtaine environ (dans le cas des prairies). De quelle manière réaliser ce choix, car un nom de syntaxon doit être formé de la façon la plus judicieuse possible ? Je crois que c'est encore une qualité du synsystème de faciliter la nomenclature : d'une part, il permet de retrouver aisément les noms déjà utilisés ; d'autre part, par comparaison entre syntaxons, il permet de déceler la ou les deux espèces significatives qui viendront forger le nom du syntaxon. Par exemple, si KOCH avait eu une vision synsystématique suffisamment large, on peut espérer qu'il n'aurait pas choisi le nom de *Molinion coeruleae* pour symboliser une alliance très originale où, certes, *Molinia coerulea* est fortement présente ; mais cette espèce possède une large amplitude écologique et chorologique ; dès lors, plusieurs phytosociologues associent la présence de la molinie dans un groupement et l'appartenance de celui-ci au *Molinion*, ce qui n'est pas toujours vrai, ou même faux dans les régions où cette alliance n'existe pas. La création d'un nom d'alliance à partir de *Galium boreale* ou de *Silvaum silaus* aurait été souhaitable ; mais les règles du code interdisent, par leur rigidité, le retour en arrière. Il faut bien convenir que, sous un nom nouveau, il existe une erreur potentielle, car la nomenclature est une induction, c'est-à-dire une élévation du particulier au général avec le risque que cela comporte ; on peut recommander, pour minimiser ce risque, de multiplier les relevés dans une aire aussi vaste que possible, avant d'opérer un choix définitif sur le nom. Il est évident que ce problème est lié au développement de la science dans le temps, ce que H. BERGSON exprime en ces termes (l'Evolution Créatrice) : "il faudrait pour qu'une théorie scientifique fût définitive, que l'esprit pût embrasser en bloc la totalité des choses et les situer exactement les unes par

rapport aux autres ; mais, en réalité, nous sommes obligés de poser les problèmes un à un, en termes qui sont par là-même des termes provisoires, de sorte que la solution de chaque problème devra être indéfiniment corrigée par la solution qu'on donnera des problèmes suivants, et que la science dans son ensemble, est relative à l'ordre contingent dans lequel les problèmes ont été posés tour à tour". On reconnaîtra que cette réflexion est valable pour le synsystème et ses modifications en fonction des recherches et découvertes successives.

Rappelons, en conclusion à ce paragraphe, que le nom d'un syntaxon se forme à l'aide de suffixes appropriés, significatifs du rang de ce syntaxon: *-etosum* (sous-association), *-etum* (association), *-ion* (alliance), *-etalia* (ordre), *-etea* (classe) ; moins souvent utilisés sont les suffixes suivants: *-enion* (sous-alliance), *-enetalia* (sous-ordre), *-enea* (sous-classe). Conformément au code de nomenclature, on désignera un relevé-type pour les syntaxons nouveaux (sous la forme rel. 1/19, par exemple, pour désigner le relevé 1 du tableau 19). Pour éviter les confusions et les imprécisions, on fait suivre le nom d'un syntaxon du nom de son auteur et de l'année de création (exemple *Molinion coeruleae* Koch 1926). Pour ne pas alourdir le texte, je propose de supprimer auteur et date dans le corps du mémoire, sauf cas particuliers ; on retrouvera le nom complet des syntaxons dans une liste annexe placée à la fin du texte ; c'est parfois ainsi que l'on procède dans le cas des noms de taxons végétaux quand on ne peut se réclamer d'une flore de référence (l'équivalent d'une flore pour la phytosociologie reste à créer).

6 - LA PREVISION EN PHYTOSOCIOLOGIE SIGMATISTE

Au terme de cette présentation méthodologique de la phytosociologie sigmatiste, j'aimerais développer un point important annoncé dans le paragraphe "synsystème" (I-4), la prévision en sociologie végétale. Dans une science donnée, on reconnaît qu'un certain degré d'achèvement théorique est atteint lorsque le savant, développant ses théories et ses calculs, est amené à prévoir certains phénomènes encore inconnus et susceptibles d'être expérimentalement vérifiés ("si l'on imagine de nouveaux phénomènes qui se conforment à la supposition émise et qu'on s'aperçoit qu'ils correspondent à l'attente" Ch. HUYGENS); le succès de cette vérification assure une certaine validité à la théorie énoncée.

De nombreux exemples pourraient être pris dans les sciences physiques ; contentons-nous de quelques-uns. Pour expliquer les irrégularités de la planète Uranus, les astronomes ADAMS et LE VERRIER démontrent indépendamment l'un de l'autre, au moyen des formules issues de la théorie newtonnienne de la gravitation, qu'il doit exister une planète inconnue dont ils donnent les coordonnées à un moment donné ; la vérification vient peu de temps après : sur ces indications, le berlinois GALLE confirme l'existence de cette nouvelle planète baptisée Neptune (1846). Développant ses recherches sur la théorie électromagnétique de la lumière, MAXWELL prévoit l'existence d'ondes électriques (1869) observées en 1888 par H. HERTZ. En mécanique quantique, la mise en évidence de l'équation d'onde relativiste a amené son créateur DIRAC à postuler l'existence de l'antimatière sous la forme initiale "d'antiélectrons" ou positrons (1931), effectivement observés, l'année suivante, par ANDERSON. Par le développement de la relativité restreinte, puis généralisée, EINSTEIN et d'autres physiciens eurent plusieurs fois l'occasion de prévoir quelques phénomènes : par exemple, en conséquence de la dualité masse-énergie appliquée aux photons (c'est-à-dire à la lumière), le savant déduit qu'un faisceau lumineux passant au voisinage d'un corps massif, tel le soleil, doit être dévié d'un angle qu'il calcule. La vérification a été réalisée au cours d'une éclipse par EDDINGTON en 1919. Je prendrai un dernier exemple, très célèbre dans les sciences chimiques: un essai par MENDELEIEV d'une classification périodique des éléments chimiques selon leurs propriétés générales lui a montré l'existence de cases vides;

la prévision consista à interpréter les cases vides comme celles d'éléments chimiques encore inconnus et à donner leurs principales propriétés (1869). La vérification de cette anticipation est venue peu de temps après, en plusieurs étapes par les découvertes successives du gallium (LECOQ DE BOISBAUDRAN 1875), du scandium (NILSON 1879), du germanium (WINCLER 1887), de l'argon et de l'hélium (RAMSAY 1894, 1895)...

Peut-on raisonner de cette manière en phytosociologie ? Pour ma part, je pense que la réponse est affirmative et que l'anticipation y joue même un rôle non négligeable, parfois inconscient et qu'il peut être enrichissant de s'y arrêter quelque peu. Prévoir, c'est donner rendez-vous à un certain nombre d'espèces végétales et vérifier a posteriori leur réelle présence. C'est aussi tester sa compréhension des phénomènes: "un phénomène est compris lorsqu'on est capable de le reproduire et donc de le prévoir... Comprendre, c'est être capable de refaire" (J. ULLMO). Il me semble qu'on peut mettre en évidence trois niveaux de prédiction en phytosociologie.

- 1 - au niveau du relevé de végétation : on sait que l'existence d'une association végétale est conditionnée par la répétitivité de sa combinaison floristique. Lorsque plusieurs relevés d'un même syntaxon ont été effectués, la réalisation d'un nouveau relevé dans un autre individu amène à prévoir l'apparition dans la liste floristique d'une ou plusieurs espèces significatives de ce taxon ; l'apparition effective de celle(s)-ci valide la prévision et renforce la valeur de ce taxon.
- 2 - au niveau du paysage ; en parcourant une région naturelle nouvelle, correspondant cependant à un paysage que l'on connaît bien pour l'avoir particulièrement étudié en d'autres sites, on peut y prévoir l'existence d'un certain nombre d'associations liées à ce paysage. Mieux, on peut anticiper sur l'agencement des associations entre elles (contacts topographiques, séries évolutives progressives ou régressives). Cette prévision sous-entend d'ailleurs aussi celle des espèces déterminantes dans les relevés ; le succès de l'anticipation, c'est-à-dire la rencontre effective des associations prévues avec leur cortège floristique, montre que l'on en a bien compris l'essentiel au niveau synfloristique, synécologique, syndynamique, voire synchorologique.

Ces deux premiers niveaux de prédiction ne sont qu'une conséquence du déterminisme, encore appelé principe de causalité, qui veut que dans les mêmes conditions, les mêmes causes produisent les mêmes effets. Devant un ensemble de causes apparemment identiques à celles d'expériences précédentes, on prévoit les mêmes effets que dans ces expériences ; la démarche est déductive: on descend du général au particulier. D'ailleurs le physicien L. DE BROGLIE ne conçoit le déterminisme qu'en relation avec la prévision : sa "définition précise ne peut reposer que sur la possibilité d'une prévision rigoureuse des phénomènes à venir... Cette définition du déterminisme par la prévisibilité des phénomènes paraît la seule que le physicien puisse accepter parce qu'elle est la seule qui soit réellement valable". En revanche dans les deux cas précédents, l'échec de la prévision pose le problème de sa signification car, en phytosociologie, on se meut dans un domaine en partie régi par le hasard. L'absence des espèces ou des groupements prévus peut être non significative tout simplement parce que leur probabilité d'apparition dans un groupement (cas 1) ou un paysage (cas 2) n'est pas égale à l'unité. Ou bien l'échec de la prévision est significatif, parce que les causes initiales n'étaient pas exactement identiques entre les expériences antérieures et l'expérience présente. Loin d'être négatif, cet échec peut nous faire progresser car il incite à approfondir sa signification en suggérant des idées nouvelles, des faits ignorés. Je crois, en définitive, que l'on devrait réserver le concept d'association, voire de sous-association, à des groupements susceptibles d'être prévus selon le cas 1 (composition floristique) et le cas 2 (position dans un paysage ou une

série évolutive); ainsi, l'on sera sûr, jusqu'à un certain point, d'avoir compris l'essentiel du déterminisme de ces groupements. De plus, nous tenons là, me semble-t-il, la distinction majeure entre association végétale et groupement basal, et peut-être la seule qui soit opérationnelle. Dans le but de classer quelques communautés végétales anthropiques, KOPECKI et HEJNY (1974) ont introduit le concept de "groupements basaux" correspondant aux groupements dits "atypiques", "transitoires", "fragmentaires". La différence entre association végétale et groupement basal réside dans le fait que la première est prévisible (jusqu'à un certain degré de signification), le second ne l'est pas.

Ces deux premiers niveaux d'anticipation sont importants en phytosociologie et, sans doute, au moins de manière inconsciente, plusieurs phytosociologues raisonnent ainsi pour tester leur compréhension des phénomènes. Mais ces deux niveaux ne sont peut-être pas aussi décisifs que le troisième, lequel se rapproche le plus de la prévision dans les sciences physiques ou chimiques.

3 - la prévision d'associations inconnues déduites du synsystème : dans ce cas, il s'agit de déduire des phénomènes inconnus à partir des synsystèmes, et cela est effectivement possible. Je vais le montrer par quelques exemples dont la plupart seront empruntés au présent travail ; on verra en effet que ce type de démarche a joué un rôle non négligeable dans sa genèse, bien que je ne puisse obliger mon lecteur à croire que cela s'est réellement passé ainsi.

Je prendrai d'abord un exemple déduit du synsystème de la classe des *Rhamno-Prunetea spinosae* ; il a été récemment montré au moyen d'une grande synthèse que l'ordre des *Prunetalia spinosae* pouvait être subdivisé en deux sous-ordres, les *Ligustro-Prunetalia* et les *Sambucenalia racemosae* (GEHU, DE FOUCAULT et DELELIS 1983) ; ce dernier rassemble les manteaux de recolonisation des coupes forestières et les fourrés sur sols pauvres tels qu'il en existe en Ardenne et en Allemagne orientale ; de ce sous-ordre, le tableau synthétique adjoint à cette synthèse ne rapporte que des associations végétales ou des groupements d'Europe continentale et riches en *Sambucus racemosa*, *Senecio fuchsii*. Or les coupes forestières existent aussi dans le domaine atlantique français et les espèces mentionnées précédemment, surtout montagnardes et continentales, ne viennent pas dans ce domaine. On peut donc prévoir l'existence d'une association végétale de recolonisation forestière remplaçant les précédents groupements en France occidentale ; on peut en préciser jusqu'à un certain point les caractères floristiques : absence des espèces continentales, sans doute présence de quelques espèces occidentales, fréquence probable de *Salix caprea*. La vérification est facile : quelques observations de terrain en basse-Normandie et dans l'ouest de la France, au voisinage du *Linario-Digitalietum purpurae* ou du *Digitali-Epilobietum angustifolii* (associations de coupes forestières herbacées, classées des *Epilobietea*) ont effectivement montré l'existence d'un manteau jusqu'alors inconnu, riche en *Salix caprea*, dépourvu naturellement de *Sambucus racemosa* et *Senecio fuchsii*, à tonalité atlantique par *Lonicera periclymenum*, *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*. Cette association (*Lonicero periclymeni-Salicetum capreae* ass. nov. prov. ined.) se retrouve aussi en pionnière sur des substrats pauvres, par exemple les ardoisières de Trélazé, près d'Angers. On peut préciser que, d'après les quelques relevés effectués, cette association vient corroborer le schéma synsystématique présenté dans la synthèse en ce qu'elle confirme la séparation des deux sous-ordres sur des bases floristiques.

D'autres exemples peuvent être empruntés à la végétation des prairies marécageuses ; je serai amené à citer quelques noms d'associations qui seront étudiées plus loin ; il n'est pas nécessaire pour le présent propos de savoir en détail ce qu'ils recouvrent. On aura remarqué, même à la suite d'une lecture rapide, que ce mémoire comprend, entre autres, deux parties essentielles, l'une, analytique, a trait à l'étude des groupements de l'ouest de la France,

l'autre consiste en une vaste synthèse des prairies humides et bas-marais européens. Or, ces deux parties ont été menées de front, si bien que les réflexions naissant de l'une ont influencé la genèse de l'autre. Par exemple, l'élaboration de la synthèse par analyse de la structure du vaste groupe des bas-marais eurosibériens m'a montré que l'on avait, à tort, rangé dans l'alliance continentale-montagnarde du *Caricion davallianae*, les bas-marais alcalins atlantiques et sub-atlantiques; sur des bases floristiques évidentes, je proposerai en effet la définition d'une alliance vicariante du *Caricion davallianae* pour réunir ces associations occidentales (l'*Hydrocotylo-Schoenion*). Que devient alors l'association si classique du *Scirpetum pauciflorae*, pionnière des tourbes alcalines dénudées ? Puisque *Eleocharis quinqueflora* (= *Scirpus pauciflorus*) existe aussi bien dans le domaine atlantique que le domaine continental, on peut prévoir que cette association se subdivise en fait en deux associations territoriales vicariantes, l'une appartenant au *Caricion davallianae*, l'autre à la nouvelle alliance. La première est bien connue et il convient de rétablir pour elle le nom précis de *Triglochino palustris-Scirpetum pauciflorae*. L'autre est inconnue ou méconnue ; on peut prévoir ainsi ses caractères floristiques : absence des espèces continentales ou montagnardes du *Caricion davallianae*, présence en revanche d'espèces occidentales, notamment *Anagallis tenella* dont on connaît par ailleurs le caractère pionnier (et qui serait donc bien à sa place dans un "*Scirpetum pauciflorae* atlantique"), peut-être *Hydrocotyle vulgaris*, quasi absente du *Caricion davallianae* et absolument pas liée uniquement aux marais acides dans le domaine atlantique. La vérification est absolue et vient d'abord de contrôles bibliographiques (BOURNERIAS 1968) et surtout de recherches de terrain (voir tableau 51 : *Anagallido tenellae-Scirpetum pauciflorae*).

Considérons maintenant la donnée suivante : dans le cours de ce mémoire, je décrirai le *Lobelio urentis-Agrostietum caninae*, association surtout thermo-atlantique à *Lobelia urens*, *Scutellaria minor*, *Carex demissa* et, dans quelques variations, *Viola lactea*, *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, association entrant en contact ou en superposition avec des groupements thérophytiques du *Cicendion filiformis*. Or, les groupements à *Cicendia filiformis* débordent le domaine thermo-atlantique vers les régions sub-atlantiques alors que plusieurs espèces du *Lobelio-Agrostietum* n'y parviennent pas. Je peux donc prévoir l'existence d'une association vicariante du *Lobelio-Agrostietum* essentiellement définie par l'absence des espèces atlantiques, où il resterait cependant au moins *Carex demissa* et *Agrostis canina*. La vérification s'effectue dans quelques sites de forêts et de landes du nord de la France (Blédecques, Trélon) et confirme l'anticipation ("*Carici demissae-Agrostietum caninae*").

Considérons enfin un dernier exemple donné sous la forme du tableau suivant ; ici la démarche rappelle celle de MENDELEIEV face à sa classification périodique des éléments chimiques.

	groupements longuement inondés	prés de fauche inondables	prés oligotrophes hygrophiles
I	<i>Gratiolo-Oenanthetum fistulosae</i>	<i>Senecio-Oenanthetum mediae occidentale</i>	<i>Blackstonio-Silaetum silai</i>
II	<i>Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae</i>	<i>Trifolio squamosi-Oenanthetum mediae</i>	
III		<i>Oenantho peucedanifoliae-Brometum racemosi</i>	<i>Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis</i>

Ce tableau rend compte de l'état de mon travail à un moment donné de son avancement. Il juxtapose trois systèmes prairiaux hygrophiles : le système I, du lit majeur de la vallée de la Loire, le système II, des prairies subhalophiles thermo-atlantiques, le système III, du massif armoricain. Il montre, au centre, trois associations vicariantes de fauche à *Oenanthe silaifolia* (= *O. media*) ou *O. peucedanifolia* ; il montre aussi (colonne de gauche) que les deux premiers systèmes débutent par un "*Oenanthetum fistulosae*" ; je peux donc prévoir, pour rétablir la symétrie, l'existence d'un "*Oenanthetum fistulosae* acide" propre au troisième système, ce qui s'est plutôt bien vérifié par la suite (au niveau seulement d'une sous-association : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae junctosum acutiflori*). On remarque enfin (colonne de droite) que deux des systèmes se terminent par des associations oligotrophes dérivées des prairies de fauche méso-eutrophes ; on peut prévoir le même phénomène pour le système II ; mais, jusque là, la prévision n'a pas encore été corroborée (voir III-8-5-6).

Ces quelques exemples montrent la possibilité de l'anticipation en sociologie végétale et la valeur heuristique (c'est-à-dire d'instrument de découverte) de cette démarche. Cela est dû essentiellement à ce que la phytosociologie n'est pas seulement une morphologie, mais surtout une physique et qu'elle possède ses lois ("toute physique (doit) permettre la prévision", A. MARCH 1965 ; "il y a loi naturelle dès qu'il y a prévision" J. ULLMO 1969). Dans les niveaux de prévision 1 et 2, on utilise la loi (relation binaire cause-effet) pour prévoir l'effet en connaissant les causes ; dans le niveau 3, on développe les lois connues rassemblées en une théorie cohérente au sens de P. DUHEM (le systématique en phytosociologie) pour en déduire des lois encore inconnues. On se convaincra facilement que ce type de prévision n'est pas possible en taxonomie (botanique ...) parce qu'elle n'a pas de loi. Par contre, la prévision existe en chorologie parce que cette discipline possède ses lois qui sont les dyades aire-espèce (dans ce cas, la prévision consiste à prévoir la rencontre d'un certain nombre d'espèces simplement parce que l'on parcourt une région où elles sont susceptibles d'être rencontrées sur la base de connaissances chorologiques). Il semble que, par ailleurs, la symétrie joue un rôle déterminant dans l'anticipation ("tous les résultats a priori (les prévisions) de la physique ont eu leur origine dans la symétrie", H. WEYL). Dans les niveaux 1 et 2, on cherche effectivement à rétablir la symétrie cause-effet de la loi d'après la connaissance de l'un seulement des éléments de la dyade ; dans le niveau 3, le rôle de la symétrie est essentiel car la prévision vise à remplir les cases vides pour rétablir un ordre, une symétrie interne. L'échec de la prévision, en revanche, maintient une dissymétrie latente qui est enrichissement puisqu'elle permet d'aller plus loin, d'approfondir. Toutefois, si le succès de l'anticipation valide a posteriori la loi ou la théorie qui a permis cette prévision, il faut préciser qu'il renforce seulement les chances de valeur de l'une ou l'autre. En effet, si l'on se rappelle les réflexions de l'épistémologue K.R. POPPER à propos de la "testabilité", une hypothèse qui résiste à l'épreuve de certains tests est seulement corroborée car "la science n'est pas un système d'énoncés certains ou bien établis ; notre science n'est pas savoir, elle ne peut jamais prétendre avoir atteint la vérité". A propos de sa théorie de la relativité, A. EINSTEIN ressentait ce problème de la vérification de l'hypothèse d'une manière cruciale puisqu'il écrivait : "une somme d'expériences ne peut jamais prouver que j'ai raison ; une seule expérience peut, n'importe quand, me prouver que je me suis trompé".

7 - CONCLUSION SUR LA METHODOLOGIE PHYTOSOCIOLOGIQUE SIGMATISTE

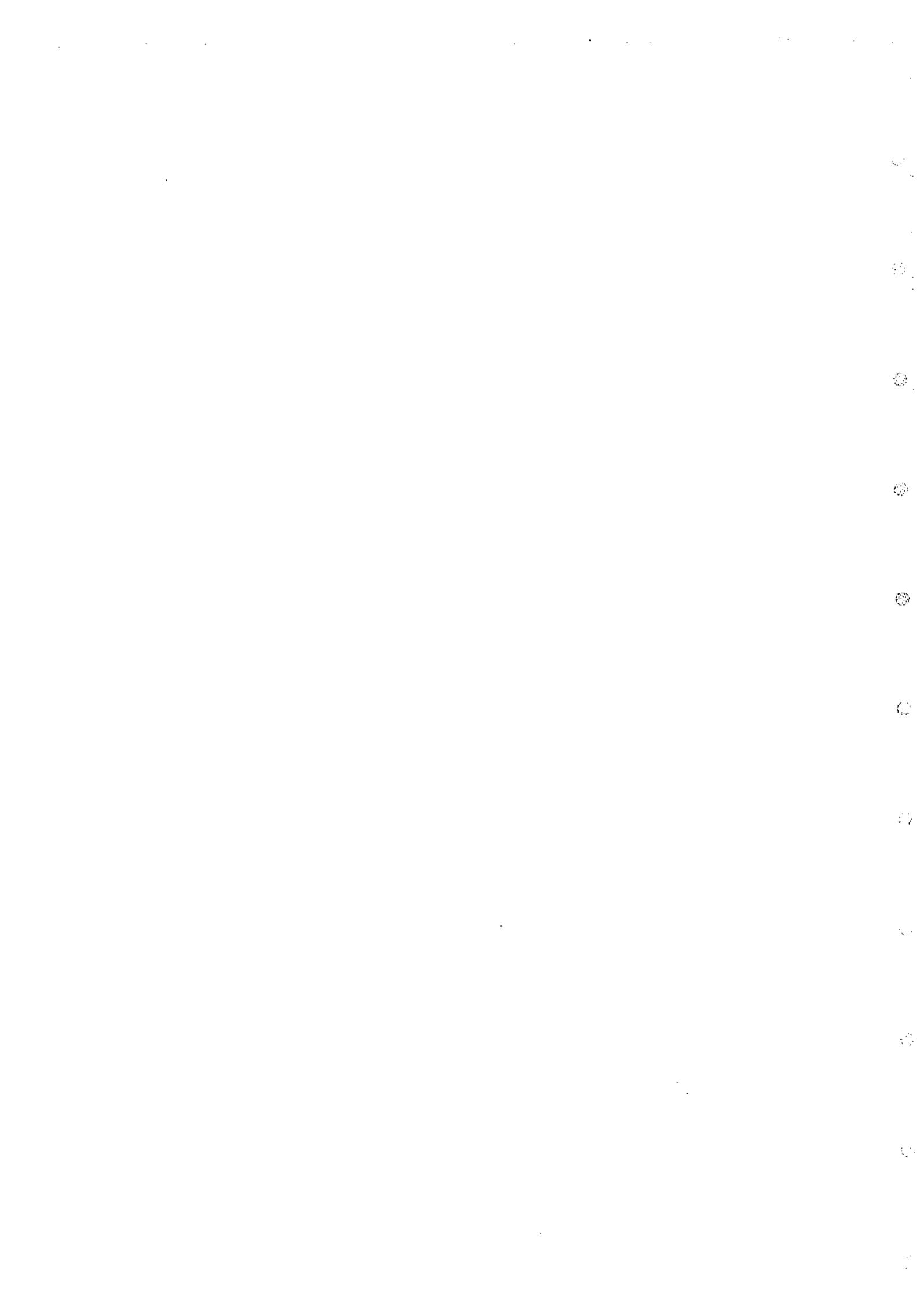
J'ai accordé à cette partie méthodologique une attention particulière, plus peut-être qu'on ne le fait habituellement pour les grands travaux phytosociologiques, dans lesquels on se réfère à un ou deux ouvrages de référence.

Au-delà des indications pratiques nécessaires à la compréhension de la suite de ce mémoire, j'ai voulu réfléchir à ce qu'était vraiment la phytosociologie sigmatiste, en prélude à de futurs travaux plus élaborés. Je crois avoir assez clairement démontré que cette discipline possède deux structures étroitement mêlées : elle est d'abord une morphologie, une taxonomie à l'image de la botanique, la zoologie... ce qui est déjà un fait bien connu. Mais j'ai démontré aussi, ce qui semble nouveau, que c'est une physique parce qu'elle met en évidence des lois (relation syntaxon élémentaire - synécologie) ; celles-ci peuvent être hiérarchisées en une théorie représentative (au sens de P. DUHEM, c'est-à-dire le synsystème), laquelle permet une recherche facile des lois connues ainsi que la prévision des lois nouvelles. A l'image des autres sciences physiques, c'est notamment ce pouvoir d'anticipation qui fait de la phytosociologie sigmatiste, une véritable science. Si l'on revient un peu en arrière, à propos du choix en phytosociologie, on remarquera que les deux critères essentiels du choix qu'on peut retenir se rapportent très étroitement aux deux faces de cette science : le critère "répétition" correspond à la taxonomie, le critère "explication" à la physique.

Ces réflexions me portent à croire, en définitive, que, parmi toutes les méthodes d'étude de la végétation, la phytosociologie sigmatiste est épistémologiquement la seule valable, parce qu'elle raisonne de la même manière que des disciplines très actuelles qui ont fait leurs preuves depuis les débuts de la science positive (XVII-XVIII^{ème} siècle) : la taxonomie, surtout depuis LINNE et ADANSON et la physique, depuis GALILEE et NEWTON. D'ailleurs, la puissance de la méthode est telle qu'on a pu accroître largement son domaine d'application : au moyen de transpositions adéquates, elle s'est étendue avec succès à l'étude de groupements animaux (BONNET 1964), de paysages urbains (CLAISSE 1977), à l'agriculture comparée (H. et B. DE FOUCAULT 1980). Dans les paragraphes qui vont suivre, je vais tenter de l'appliquer à une typologie des climats atlantiques européens, en prélude à l'étude plus spécifique des groupements prairiaux hygrophiles.

PARTIE II

LE CLIMAT ATLANTIQUE
EUROPEEN



L'un des facteurs écologiques des plus déterminants sur la différenciation de la végétation est certainement le climat. Toutes les régions étudiées dans la suite sont soumises à ce que l'on appelle d'une manière très générale le "climat atlantique". Mais, en quoi consiste donc ce climat ? Comment se distingue-t-il des autres macroclimats européens, à savoir le climat continental et le climat méditerranéen (en laissant de côté le, ou plutôt les climats montagnards beaucoup plus complexes et bien plus marqués par les microclimats que les climats planitiaires ou collinéens) ? Quelles en sont, d'autre part, les nuances régionales en fonction de la latitude, de l'altitude, de la distance à l'océan ? Comment, enfin, se dégrade-t-il vers les régions continentales, méditerranéennes et boréales ?

Pour tenter de répondre à ces multiples questions, deux possibilités s'offrent : une compilation pure et simple des travaux climatiques synthétiques qu'on peut analyser dans diverses études géographiques, ou bien, sur la base des mesures climatologiques statistiques, tenter une approche typologique des climats atlantiques.

Malgré le travail qu'elle exige, j'ai opté pour la seconde solution en utilisant une méthode typologique adéquate, adaptée d'une méthode taxonomique la méthode phytosociologique, selon les indications de la partie précédente.

1 - PRINCIPE DE LA TRANSPOSITION DE LA METHODE PHYTOSOCIOLOGIQUE A UNE TYPOLOGIE CLIMATIQUE

Pour une région donnée, on peut considérer que le type de climat qui y règne est un "taxon", notion dérivée de la théorie mathématique des ensembles, catégorie abstraite rassemblant des individus qui se ressemblent. Ce type sera donc défini par ces individus qui seront ici les relevés des différentes stations météorologiques de la région étudiée. La transposition de la méthode phytosociologique à la typologie climatique consistera donc à assimiler les données d'une station de mesures au relevé de végétation, les variables descriptives étant les différents paramètres climatiques dont la combinaison originale des valeurs définit un taxon climatique ; en réalité il existe un nombre infini, ou plus exactement indéfini, de variables et de valeurs prises par celles-ci ; en pratique, un petit nombre seulement de paramètres sont mesurés.

Cependant, une différence fondamentale sépare le relevé climatologique, liste de valeurs prises par diverses variables climatiques en une station météorologique, et le relevé de végétation, liste d'espèces végétales réunies sur une surface homogène : vu le caractère aléatoire de l'apparition des phénomènes climatiques, le relevé d'une station donnée exige des observations échelonnées sur plusieurs années pour pouvoir être établi ; il consistera alors en une moyenne de plusieurs relevés climatologiques annuels. Tel n'est pas, en général, le cas pour le relevé de végétation, car le caractère aléatoire de l'apparition des espèces sur la surface étudiée n'est pas si marqué, encore que, pour les végétations thérophytiques, le problème ait été soulevé. Il existe pourtant un cas très particulier d'étude phytosociologique qui exige plusieurs années d'observations sur une surface donnée pour aboutir à un relevé unique, c'est celui de la mycosociologie (sociologie des champignons), en conséquence du caractère aléatoire de l'apparition de la fructification (carpophage, ascocarpe), seul élément de détermination du champignon ; ainsi, le relevé d'un individu de mycocénose demanderait sept à dix années d'observations assidues pour être considéré comme statistiquement complet (B. DE FOUCAULT et Ch. VAN HALUWYN 1980). On est ainsi amené à rapprocher, d'une manière totalement inattendue, deux types d'études très éloignées mais possédant quelques points communs dans leur démarche, leur structure profonde : la typologie climatique et la mycosociologie.

2 - CHOIX DES PARAMETRES CLIMATIQUES, SOURCES UTILISEES

Le choix des paramètres climatiques est évidemment imposé par les données statistiques résultant des observations des météorologistes. En fonction de cela, j'ai donc retenu les paramètres suivants (avec leurs unités et leurs symboles) :

- les températures (unité = degré Celsius)
 - . température minimale moyenne T_i , souvent celle de janvier, quelquefois février,
 - . température maximale moyenne T_s , souvent juillet ou août,
 - . température annuelle moyenne T_m ,
 - . amplitude thermique annuelle ΔT , égale à $T_s - T_i$; combiné à T_m , ce paramètre permet d'apprécier
 - . le degré d'océanité : $T_m/\Delta T$, d'autant plus élevé que ΔT est bas, à T_m constant ; il permet d'opposer facilement les climats océaniques aux climats continentaux,

- la pluviométrie (unité = millimètre de pluie)

- . la pluviométrie totale annuelle H , paramètre intéressant bien que souvent fonction de l'altitude dans une région donnée ;
- . le régime pluviométrique, R.P. apporte des précisions utiles ; on cumule simplement les pluviométries mensuelles par saison ; j'ai adopté la répartition suivante :
 - hiver (H) : janvier-février-mars
 - printemps (P) : avril-mai-juin
 - été (E) : juillet-août-septembre
 - automne (A) : octobre-novembre-décembre

Chez d'autres auteurs qui emploient ce paramètre, l'hiver correspond plutôt à décembre-janvier-février, les trois autres saisons étant décalées d'un mois, en conséquence (cela ne change pas fondamentalement les résultats, mais il est bon de préciser la répartition saisonnière adoptée en raison de quelques divergences qui pourront apparaître entre mes résultats et ceux d'autres auteurs). Le régime pluviométrique est simplement représenté par la suite des quatre symboles H,P,E,A classés dans l'ordre de pluviométrie décroissante.

- . le nombre de jours de pluie, J.P., est assez constant dans l'aire étudiée ici ; ce paramètre n'est donc pas d'une grande utilité ; la valeur de 150 à 220 jours de pluie annuels semble en fait un trait différentiel des régimes pluviométriques tempérés par rapport aux régimes méditerranéens pour lesquels cette valeur varie de 70 à 100 seulement,
- . le bilan hydrique est un paramètre important par ses conséquences écologiques, surtout lorsqu'il est déficitaire. Il résulte des interactions entre les températures, l'insolation et les pluies. Pour l'apprécier, j'ai utilisé de préférence des mesures d'évapotranspiration potentielle (E.T.P.) comparées aux pluviométries, le déficit hydrique étant défini par les valeurs positives de la différence, établie mensuellement, $E.T.P. - P$. Ayant à ma disposition quelques mesures d'E.T.P., sachant d'autre part que, contrairement aux pluviométries, ces mesures peuvent être extrapolées sur d'assez grandes surfaces, j'ai préféré étudier le déficit par ce moyen plutôt qu'en utilisant les diagrammes ombrothermiques de GAUSSEN. Le déficit hydrique s'apprécie non seulement en intensité (somme des $E.T.P. - P$ pour les mois tels que $E.T.P. > P$) mais aussi en durée (temps pendant lequel $E.T.P.$ est supérieur à P). Pour des études plus strictement écologiques, en dehors donc de préoccupation de typologie

climatique, il faudrait, bien entendu corriger ces données sur le bilan hydrique en fonction des régions, compte-tenu de la texture des sols, de la topographie, de l'ambiance bocagère ou forestière...

- Quelques autres paramètres peuvent être retenus, mais ils sont secondaires, vu qu'ils sont rarement mesurés :

- . nombre annuel d'heures d'insolation (Ins.)
- . nombre annuel de jours d'orage (Or.), de neige (N.); cette dernière variable permet d'opposer les climats océaniques aux climats continentaux et boréaux.

En dehors de quelques travaux particuliers à un type de climat donné (et qui seront cités à ce propos), les sources de données climatologiques statistiques utilisées sont surtout, pour la France, SANSON (1961) et GARNIER (1967).

Quelques mesures d'E.T.P. ont été relevées dans HALLAIRE (1960). Ayant tenté une typologie des climats atlantiques en général (du Portugal à l'Islande), j'ai dû utiliser d'autres sources de données, surtout l'atlas de WALTHER et LIETH (1967) ; je citerai enfin, pour la Grande-Bretagne, BICKMORE et SHAW (1963).

3 - EXPOSE DE LA METHODE SUIVIE

La méthode que j'ai suivie ici calque pas à pas la méthode phytosociologique exposée en détail précédemment.

Le relevé climatique d'une station peut être représenté par une suite de chiffres correspondant aux valeurs prises par les variables climatiques retenues. Par exemple, le relevé de la station de Tours (altitude 96 mètres ; l'altitude n'est pas une variable climatique, mais une variable causale, qui peut permettre d'expliquer les particularités observées) est représenté ainsi (symboles et unités du paragraphe précédent) :

Ti	Ts	Tm	ΔT	$Tm/\Delta T$	PI	H	P	E	A.R.P.	Ins.	Or.	N.
4	19,7	11,5	15,7	0,73	670	156	166	139	206	APHE	1785	21 12

Avec tous les relevés, on construit des tableaux bruts ; en les comparant deux à deux, on rapproche les relevés qui se ressemblent le plus entre eux et on les replace dans des tableaux plus petits et plus homogènes qui définissent autant de taxons climatiques élémentaires. Chacun d'eux est statistiquement défini par une combinaison originale de valeurs prises par les variables climatiques ; il occupe une aire géographique donnée qu'on peut cerner approximativement au moyen d'une représentation cartographique des stations climatiques retenues pour sa définition ; enfin, il peut s'expliquer plus ou moins complètement par l'étude de sa causalité, des facteurs du milieu dont les plus importants sont ici la distance à l'océan, la latitude et l'altitude.

Au-delà de cette étude analytique, on peut envisager une étude plus synthétique : de même que les taxons animaux, végétaux ou les syntaxons peuvent s'ordonner en unités hiérarchiques (genre-famille..., alliance-ordre-classe), de même, on peut tenter une ordination des taxons climatiques. Cela n'est cependant pas aussi simple que dans le cas de la phytosociologie. En pratique, on peut procéder ainsi : du tableau détaillé décrivant un taxon climatique élémentaire au moyen de n relevés, on peut déduire un relevé moyen dont les coefficients sont les moyennes des valeurs prises par les variables climatiques Ti, Ts, Tm..., (si l'on réfléchit bien, c'est exactement ce que l'on réalise quand on déduit une colonne synthétique d'un tableau phytosociologique élaboré en présence-absence). Il peut être plus instructif de retenir, non pas la moyenne des n valeurs, mais l'amplitude de variation de ces valeurs (l'inférieure et la supérieure), et c'est plutôt cette solution que j'ai adoptée dans

cet essai. Les données qualitatives comme le régime pluviométrique peuvent être synthétisées au moyen de coefficients de présence, comme en phytosociologie (voir I-4). Ayant ainsi résumé chaque tableau détaillé en une colonne, on peut construire un tableau synthétique à l'aide de ces colonnes ; d'une part les caractères différentiels d'un taxon vis-à-vis des autres apparaissent d'autant mieux ; d'autre part, on peut ainsi tenter une approche d'ordination synthétique de ces taxons.

Pour ne pas alourdir ce mémoire de tableaux de chiffres, je ne présenterai ici que les tableaux synthétiques obtenus, chaque colonne de ce tableau résumant donc les caractères de chaque taxon.

En outre, pour les taxons climatiques français, j'ai étudié en détail une station précise, estimée typique du taxon considéré. Une représentation graphique synthétise les données correspondantes selon le modèle suivant :

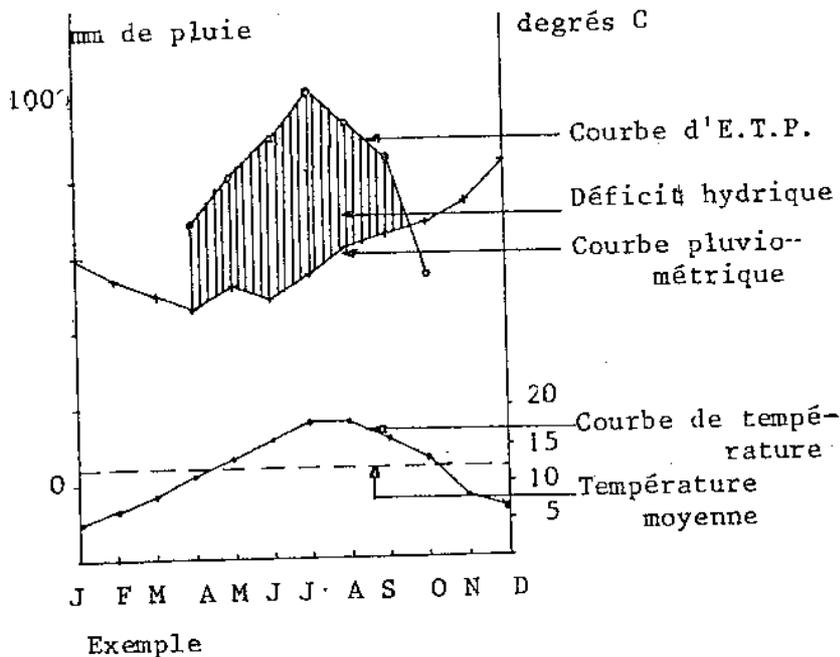


FIGURE 1

(Je rappelle que je n'ai pas utilisé le diagramme ombrothermique de GAUSSEN ; c'est donc à dessein que les deux courbes de pluie et de température ne se rencontrent jamais) ; une analyse du déficit hydrique au cours de la saison végétative (avril à septembre ou octobre) est brièvement présentée.

Les résultats obtenus pour cette station particulière pourront être étendus à toutes les stations appartenant au même taxon (on reconnaît là un mode de pensée qu'on retrouve par exemple dans les expérimentations agronomiques lorsqu'elles sont basées sur une définition phytosociologique des unités de végétation analysées : DELPECH 1975). Je n'ai pas jugé nécessaire de réaliser des études si précises en dehors de la France atlantique, pour ce premier essai. J'ai cependant tenté une synthèse cartographique au niveau de l'Europe occidentale (carte 1).

4 - PROBLEMES POSES PAR L'APPLICATION DE CETTE METHODE

Pour séduisante qu'elle puisse paraître, l'application de la méthode à la typologie climatique a posé quelques problèmes.

Le premier a trait essentiellement à l'insuffisance des données climatologiques ; c'est un problème important pour des études agronomiques ou écologiques ; aussi est-il souvent évoqué et il n'est pas nécessaire de s'y étendre davantage.

Plus que l'insuffisance des stations, c'est peut-être l'hétérogénéité des mesures qui est plus problématique : de telle station, je possède des mesures de température et rien d'autre ; plus souvent, on a seulement des données pluviométriques, de sorte que les relevés, base de toute l'analyse ultérieure, sont incomplets ; il est alors difficile de rattacher tel relevé à tel taxon (comme si l'on voulait faire de la phytosociologie sur des relevés abusivement incomplets) ; ce problème se pose d'autant plus que la station se situe dans une zone de passage chorologique entre deux taxons climatiques ; pour cette raison, plusieurs stations n'ont pu être retenues.

Par ailleurs, bien que dans sa structure, cette méthode d'étude des climats soit très comparable à la méthode phytosociologique, elle en diffère profondément par le fait que les catégories doivent y être définies sur des bases quantitatives par comparaison des valeurs prises par les variables alors qu'en phytosociologie, les catégories sont définies sur des bases qualitatives de présence-absence. En particulier, à défaut d'études statistiques précises, j'ai estimé la signification des différences observées, c'est-à-dire décidé si telle différence entre deux valeurs est significative ou non ; la considération de la totalité de la combinaison aide heureusement à cette opération.

Un problème voisin rejoint celui-ci : pour la définition du régime pluviométrique, on doit ranger les saisons par pluviométrie décroissante ; le problème statistique qui s'est posé ici est de savoir qu'elle est la plus petite différence significative (p.p.d.s.) entre deux valeurs ; j'ai pensé obtenir des résultats intéressants avec une p.p.d.s. de 10 millimètres. A titre d'exemple, la répartition pluviométrique saisonnière pour Loches est : H : 136, P : 151, E : 121, A : 192. Les différences sont significatives et le régime correspondant est APHE ; à l'opposé pour Vendôme, la répartition est : H : 137, P : 159, E : 138, A : 197. La différence $d = 138 - 137$ n'étant pas significative, j'ai symbolisé ce régime par AP(HE), en plaçant entre parenthèses les saisons dont les pluviométries ne sont pas significativement distinctes ($d < 10$ mm) ; autre exemple : la station de Saumur a un R.P. symbolisé par A(EPH) puisque les trois saisons placées entre parenthèses ont des pluviométries non significativement différentes.

Le dernier problème que j'évoquerai ici est celui de la variabilité temporelle des mesures climatiques. Les données utilisées sont des moyennes effectuées sur un certain nombre d'années et ces nombres masquent des variations annuelles qui peuvent avoir de grandes incidences agronomiques et écologiques. Il est probable que pour plusieurs types de climats, cette variabilité est minime ; par contre, pour certains autres, c'est probablement un trait caractéristique, au même titre que les valeurs des variables climatiques. L. SOUBIES et al. (1960) ont montré, par exemple, que le climat de la Haute-Garonne (environs de Toulouse) est caractérisé par une grande variabilité temporelle, qu'ils ont étudiée à l'aide de mesures annuelles et de critères statistiques. Avec les sources utilisées ici, il n'est pas possible de préciser cet aspect ; j'y ferai simplement mention lorsque le cas se présentera.

5 - ORIGINALITE ET ESSAI DE TYPOLOGIE DES CLIMATS ATLANTIQUES EUROPEENS

Les résultats des études analytiques sont synthétisés dans le tableau 2. Dans cet essai, je vais surtout préciser les caractères de chaque type, en insistant sur les types français, et en cerner l'aire géographique approximative. En premier lieu, on peut préciser les caractères différentiels des climats atlantiques par rapport aux climats continentaux et méditerranéens.

5.1. Climats continentaux et climats méditerranéens

Si l'on en juge d'après les colonnes 1 (climat alsacien) et 2 (climat du nord-est de l'Autriche) du tableau 2-1, on constate que les climats continentaux sont essentiellement caractérisés par des températures hivernales basses, estivales assez élevées si bien que l'amplitude thermique est supérieure à 18° , les températures moyennes souvent inférieures à 10° , le degré d'océanité est inférieur à 0,6 et diminue vers le centre du continent européen.

La pluviométrie est souvent faible et les saisons les plus arrosées sont l'été et le printemps ; la neige joue un rôle non négligeable. Ces climats tendent ainsi à se rapprocher des climats montagnards ; ils sont sous la dépendance de puissants anticyclones thermiques quasi permanents d'hiver.

Plusieurs types pourraient être distingués selon des gradients nord-sud et est-ouest.

Stations utilisées (avec départements selon le code minéralogique et altitude en mètres pour les stations françaises) :

col. 1 : Haguenau (67-150 m), Strasbourg (67-150 m), Zinswiller (67-185 m), Colmar (68-190 m), Kayserberg (68-250 m), Mulhouse (68-240 m), Neuf-Brisach (68-195 m), Wintzenheim (68-250 m)

col. 2 : (d'après BALATOVA et HUBL 1974) : Hohenau, Dürnkrot, Wien, Orth/Donau.

Le climat méditerranéen français (col. 3, tableau 2-1), sans rentrer dans le détail des nuances régionales, est caractérisé par des températures hivernales supérieures le plus souvent à 7° , des températures estivales élevées, si bien que la moyenne annuelle varie de 14.5° à 16.5° ; les amplitudes thermiques avoisinent ces valeurs-ci ; le degré d'océanité oscille autour de 1. Les pluviométries annuelles sont faibles ou moyennes au pied des montagnes (Nice, Saint-Raphaël). Ce qui différencie ce climat des climats tempérés européens, c'est surtout le faible nombre annuel de jours de pluie (70 à 95), environ la moitié du nombre observé en dehors du bassin méditerranéen. Le régime pluviométrique est marqué par un minimum important en été et un maximum d'automne et d'hiver (ANPE). Compte-tenu de ce creux estival et de la forte évaporation, conséquence notamment de l'insolation intense (plus de 2600 heures annuelles), le déficit hydrique est très prononcé en durée (avril à octobre) et en intensité (1000 mm à Marseille-Marignane).

Stations utilisées : Perpignan (66-43 m), Narbonne (11-13 m), Capendu (11-79 m), Capetang (34-30 m), Béziers (34-89 m), Agde (34-4 m), Sète (34-94 m), Aigues-Mortes (30-1 m), Arles (13-1 m), St Martin de Crau (13-21 m), Marseille (13-4 m), Aubagne (13-127 m), Ile Pomègues (13-69 m), Toulon (83-45 m), St Raphaël (83-2 m), cap Béar (66-100 m), Nice (06-340 m), St Jean-Cap Ferrat (06-138 m), Ajaccio (20-4 m), Bastia (20-12 m), cap Cavallo (20-290 m), cap Corse (20-110 m), cap Pertusato (20-105 m).

5.2. Essai de typologie des climats atlantiques européens

Les climats atlantiques se rapprochent des climats méditerranéens par une série de caractères généraux qui les opposent aux climats continentaux et boréaux : températures hivernales et moyennes plutôt élevées relativement, amplitudes thermiques modérées, de sorte que le degré d'océanité est généra-

en automne voire, plus rarement, en hiver ; la neige y a en outre une importance réduite ; nous verrons, bien sûr, que ces caractères perdent de leur généralité aux limites chorologiques des climats atlantiques. Les climats méditerranéens s'en distinguent aisément par des températures moyennes plus élevées, le faible nombre de jours de pluies (70 à 95 contre 160 à 200) et le déficit hydrique très intense pendant une grande partie de la saison de végétation.

Cette grande unité que constituent les climats atlantiques s'étend sur toute la façade occidentale de l'Europe, du Tage (Portugal) aux côtes scandinaves et sud-islandaises.

L'existence d'un tel climat le long d'un gradient latitudinal aussi développé peut s'expliquer en partie par les hautes pressions subtropicales de l'anticyclone des Açores et l'influence du Gulf-Stream, courant marin chaud qui naît au voisinage de la mer des Caraïbes, remonte le long des côtes de la Floride et, se trouvant dévié vers le nord-est par le courant froid du Labrador, vient caresser en s'attédisant les côtes ouest-européennes jusqu'en Scandinavie.

Ces climats se différencient essentiellement en fonction de la latitude et de l'éloignement de l'océan ; des nuances régionales peuvent apparaître en fonction des reliefs. Je vais rendre compte de ces variations en insistant surtout sur les régions atlantiques françaises.

5.2.1. Les climats thermo-ombro-atlantiques (col. 4 à 8, tableau 2-2)

Je propose de rassembler dans cette catégorie les climats atlantiques caractérisés par des températures élevées (T_i souvent supérieur à 6° , T_s à 20°) et une pluviométrie importante (souvent supérieure à 900 mm). Leur régime pluviométrique est très fréquemment AHPE (comme en climat méditerranéen).

Ils règnent sur le Portugal occidental, au nord du Tage, et le nord-ouest et le nord de l'Espagne ; ils pénètrent légèrement dans le sud-ouest de la France, où ils perdent déjà quelques-unes de leurs caractéristiques. On peut y distinguer :

- le climat de certains caps ibériques (col. 4), plus sec que les suivants (environ 750 mm seulement).
Station : la Coruña
- le climat ibéro-atlantique maritime (col. 5) développé le long du littoral portugais et espagnol.
Stations : Porto, Coimbra, Leiro, Viano de Castelo, Santiago de Compostela, Oviedo, Santander, Bilbao, San Sebastian
- le climat ibéro-atlantique à tendance continentale, (col. 6) se distinguant légèrement du précédent par des températures estivales et des amplitudes thermiques plus élevées. Sans doute doit-on le rencontrer aussi sur certaines montagnes centre-ibériques, en domaine ibéro-méditerranéen.
Stations : Braga, Viseu, Guarda, Montalegre, Bragança, Regua, Estrela
Référence additive : de AMORIN GIRÃO (1958)
- le climat du Pays basque français (col. 7 ; type : Biarritz, figure 2) se distingue peu des précédents au niveau des températures. Le diagramme montre que, vu l'abondance des précipitations, le déficit hydrique est réduit, tout au plus une courte période déficitaire apparaît en avril et en juillet (une trentaine de millimètres seulement).

Chorologiquement, ce climat règne sur le Pays basque non pyrénéen et la Chalosse, avec de faibles variations selon l'éloignement de l'océan. Le climat du Béarn en est une variante continentalisée, avec des températures hivernales plus basses. Il remonte sans doute le long d'une partie du littoral landais mais les données manquent.

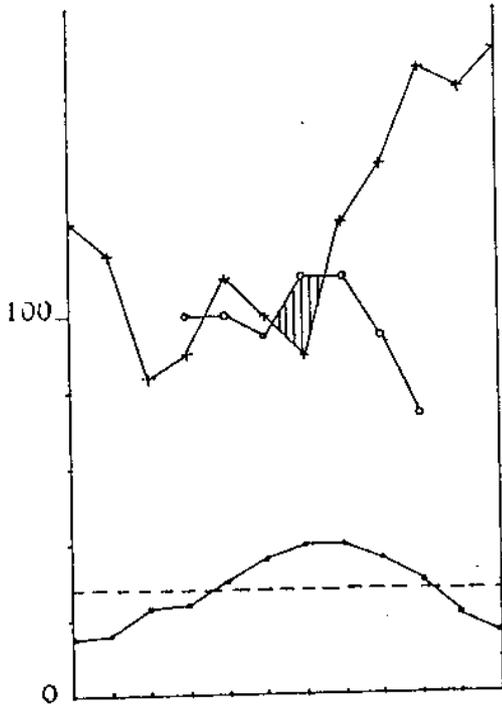


Figure 2

BIARRITZ

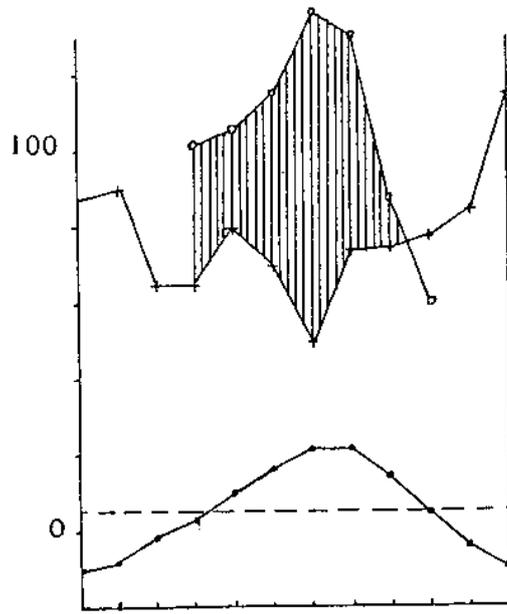


Figure 3

MONT DE MARSAN

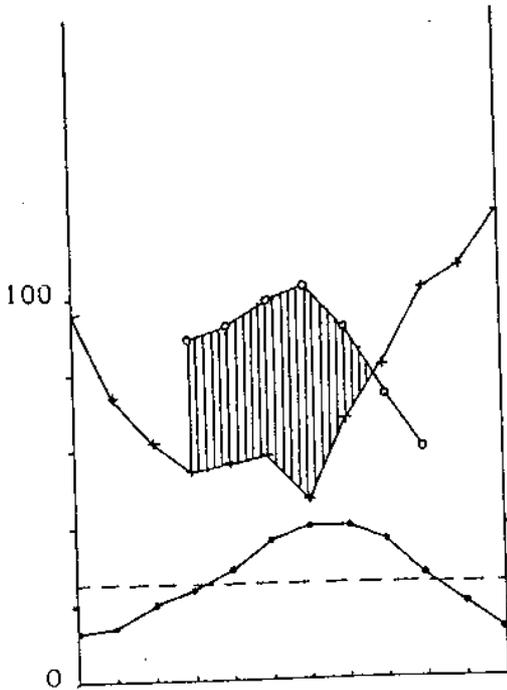


Figure 4

CAZAUX

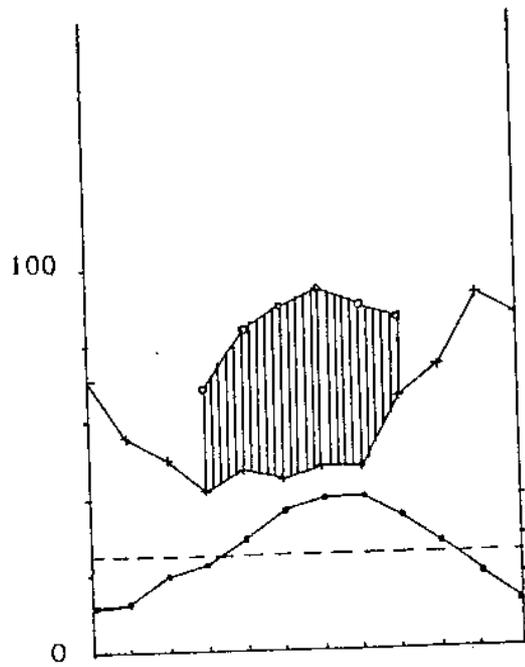


Figure 5

LA ROCHELLE

(40-26 m), Peyrehorade (40-12 m), Bayonne (64-3 m), Biarritz (64-29 m), Saint-Jean de Luz (64-30 m), Socoa (64-24 m).

Référence additive : ALLORGE 1941.

- dans les Landes orientales, règne un climat qu'on peut encore rapprocher des précédents (col. 8, type : Mont-de-Marsan, figure 3) ; les pluviométries totales sont plus faibles (moins de 900 mm), le déficit hydrique plus important (270 mm, d'avril à septembre), conséquence notamment du minimum pluviométrique estival. Il réalise la transition entre les climats thermo-ombro-atlantiques et les climats thermo-atlantiques à déficit hydrique.

Stations : Cazauban (32-133 m), Houeillès (47-149 m), Captieux (33-96 m), Saint Sever (40-100 m), Mont-de-Marsan, aéroport (40-59 m), mont-de-Marsan, ville (40-43 m).

Avec les données à ma disposition, il n'est pas possible d'étudier le passage de ces types aux climats montagnards dans les chaînes cantabrique et ouest-pyrénéenne.

5.2.2. Les climats thermo-atlantiques à déficit hydrique (col. 9 à 12, tableau 2-3)

Des Landes à la Bretagne méridionale, règne un climat dont le caractère thermo-atlantique se manifeste par des températures hivernales supérieures à 18°, des températures moyennes de 12 à 14° le plus souvent (on ne retrouvera pas ces deux dernières caractéristiques plus au nord).

Les pluviométries sont réduites : elles dépassent rarement 900 mm et seulement sur les reliefs ; le régime pluviométrique est AH(EP) (transition avec le groupe précédent) ou AHEP ; enfin, bien que pas toujours bien connu, le déficit hydrique est important en intensité (100 à 200 mm) et en durée (avril à septembre). Par plusieurs de ces caractères, ce groupe de climats se distingue donc bien des climats thermo-ombro-atlantiques.

On peut mettre en évidence les nuances régionales suivantes :

- climat littoral occidental (col. 9 ; types : Cazaux et la Rochelle, figures 4,5), d'Arcachon (Landes, ou plus au sud, mais les données manquent) aux Sables d'Olonne (Vendée) ; il s'écarte peu du littoral.

Stations : Rochefort (17-3 m), les Sables-d'Olonne (85-4 m), la Rochelle (17-7 m), île d'Aix (17-7 m), pointe de la Coubre (17-6 m), pointe de Chassiron (17-11 m), la Faute-sur-Mer (85-3 m), île d'Elbe (85-5 m), Cazaux (33-20 m), Arcachon (33-10 m), cap Ferret (33-9 m), Lacanau (33-15 m), Belin (33-45 m), Budos (33-24 m).

- climat littoral sud-breton (col. 10 ; type : Belle-Ile, figure 6) qui relaie le précédent aux latitudes plus élevées, les températures estivales y sont plus basses de 2° environ ; le régime est surtout AH(EP), comme le précédent. Très typique dans les îles de Noirmoutier, Yeu, Groix, Belle-Ile, les Glénans, ce climat existe aussi sur les côtes bretonnes de Pornic à la pointe de Penmarch.

Stations : île d'Yeu (85-6 m), Noirmoutier (85-18 m), Pornic (44-8 m), pointe St Gildas (44-11 m), Saint-Nazaire (44), pointe de Gâvres (56-18 m), Lorient (56-43 m), Carnac (56-2 m), île de Groix (56-48 m), Belle-Ile (56-36 m), Ile de Penfret (29-25 m), pointe de Penmarch (29-16 m).

Lorsqu'on s'éloigne du littoral de l'océan, le caractère maritime s'atténue assez vite, le degré d'océanité devient inférieur à 0,9 le plus souvent, en restant supérieur à 0,7. Le régime pluviométrique est presque toujours AHEP ; on peut distinguer :

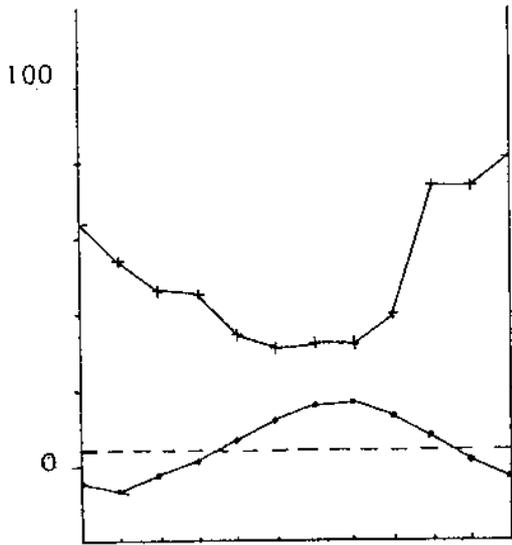


Figure 6

BELLE-ILE

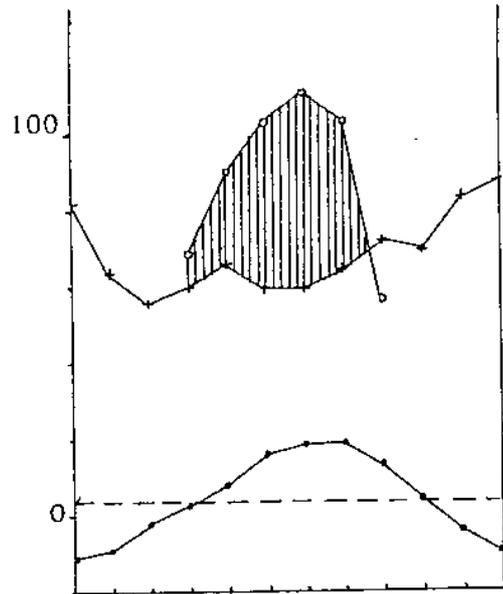


Figure 7

ANGOULEME

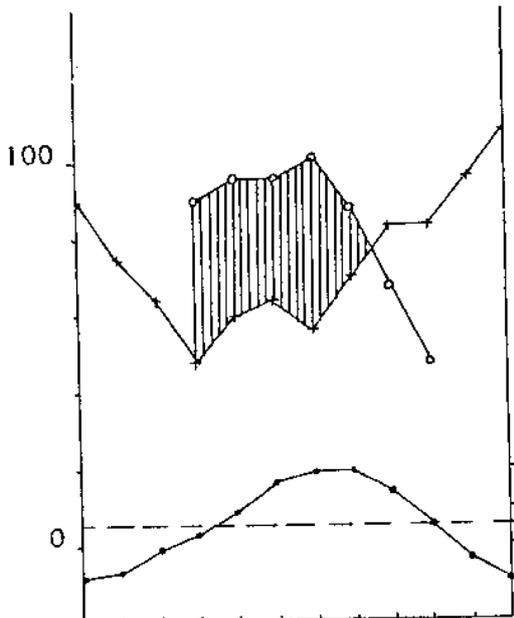


Figure 8

BORDEAUX

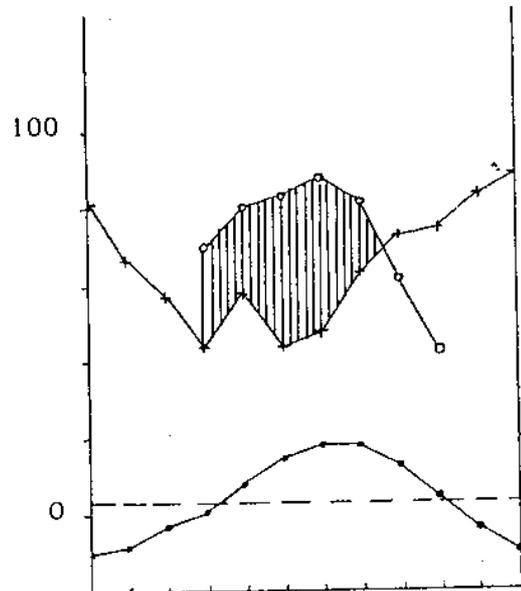


Figure 9

NANTES

- le climat charentais à légère tendance continentale (col. 11 ; types : Angoulême, Bordeaux, fig. 7,8) entre la Garonne (à peine franchie vers le sud) et la Sèvre niortaise ; il ne semble guère dépasser vers l'est une distance à l'océan de 100 à 150 kilomètres.
Stations : Saint-Maixent (79-80 m), Lezay (79-125 m), Niort (79-11 m), Surin (79-111 m), Villiers-en-Bois (79-87 m), Fontenay-le-Comte (85-13 m), Luçon (85-9 m), Nuillé-sur-Boutonne (17-31 m), Aigre (16-70 m), Angoulême (16-83 m), Barbezieux (16-82 m), Pérignac (16-140 m), Ruffec (16-109 m), Cognac (16-30 m), Montbron (16-140 m), Villenave d'Ornon (33-28 m), Saint-Antoine-sur-l'Isle (33-20 m), Bordeaux-Mérignac (33-46 m), Bordeaux-Floirac (33-74 m), Issac (24-79 m).
- le climat vendéen (col. 12, type : Nantes, fig. 9) relaie le précédent entre Sièvre niortaise et Loire, en arrière du littoral ; il s'en distingue par des températures estivales plus basses ; les pluviométries annuelles sont en général comparables mais sur les hauteurs de la Gâtine vendéenne qui culminent à 285 mètres, il peut tomber plus d'un mètre annuel d'eau.
Stations : La Pommeraye (49-86 m), Cholet (49-115 m), Machecoul (44-6 m), Aigrefeuille-sur-Maine (44-42 m), Nantes aérodrome (44-26 m), Nantes observatoire (44-41 m), Bressuire (79-184 m), Parthenay (79-182 m), Chatillon-sur-Sèvre (79-175 m), Chantonay (85-60 m), les Herbiers (85-122 m), la Mothe-Achard (85-50 m), Saint-Georges-de-Montaigu (85-52 m).

5.2.3. Les climats atlantiques moyens (eu-atlantiques) (col. 13 à 20, tableau 2-4)

Entre les climats thermo-atlantiques et les climats boréo-atlantiques qui seront étudiés plus loin, existent des climats intermédiaires que je réunirais dans cette catégorie. Ils sont caractérisés par le fait que les températures hivernales sont moyennes, parfois même élevées (8°5 à Valentia, Irlande méridionale) alors que les températures estivales ne dépassent pas 18°, il s'ensuit une amplitude thermique annuelle ne dépassant pas 13°, souvent même 11° ; ce sont les climats les plus océaniques rencontrés au cours de cette étude en ce sens que le degré d'océanité est toujours supérieur à 0,80 et assez souvent à 1 (maximum 1,65 à Valentia). Les pluviométries sont très variables mais le régime est presque toujours AHEP. Le bilan hydrique est mal connu.

Se rattachent à cette catégorie :

- le climat littoral de la Manche sud-occidentale (col. 13, type : Ouessant, figure 10) reconnu sur tout le littoral occidental et septentrional de la Bretagne, de la pointe du Raz à l'île de Bréhat. On peut encore y rattacher, en limite, le climat de la pointe de la Hague, à l'extrémité nord-occidentale du Cotentin ; peut-être est-ce aussi ce climat qui règne à l'extrémité nord-orientale de cette même région (pointe de Barfleur, val de Saire), mais les données précises manquent.
Stations : Ouessant (29-24 m), Raz de Sein (29-85 m), pointe St-Mathieu (29-27 m), pointe du Raz (29-72 m), l'Aberwrac'h (29-), Servel (22-74 m), Perros-Guirec (22-10 m), île de Bréhat (22-35 m), la Hague (50-4 m), île de Batz (29-45 m).
- des climats très voisins règnent sur les régions maritimes du sud-ouest de la Cornouaille britannique ; ce sont des variantes du précédent :
 - . l'un (col. 14) s'en différencie par des pluviométries plus élevées, atteignant 1200 mm localement.

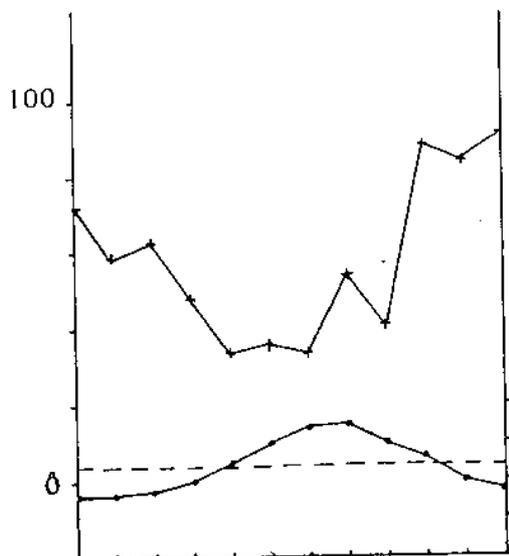


Figure 10

OUESSANT

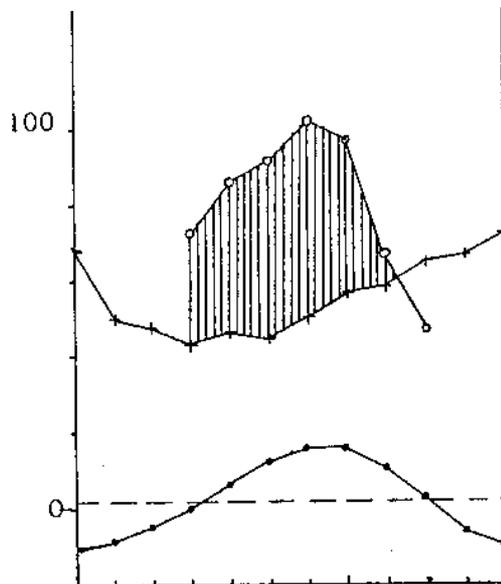


Figure 11

RENNES.

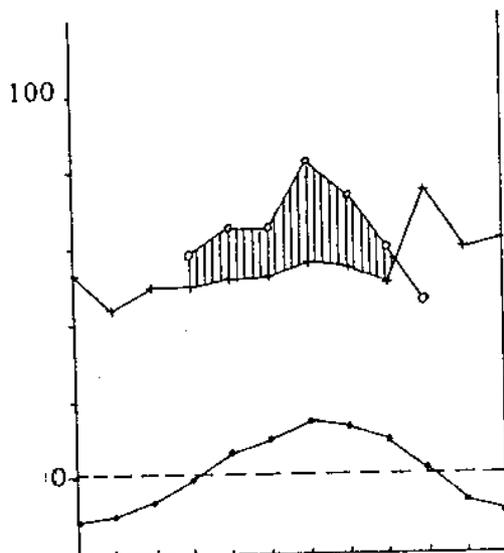


Figure 12

CAEN

Stations : Newquay, Fowey, Guernesey, îles Scilly, Land's End, Falmouth, Plymouth.

- . l'autre (col. 15) est un peu plus froid et règne sur des régions plus orientales.

Stations : Dartmouth, Torquay, Exmouth, Exeter, Weymouth, Bognor Regis, Chichester, Porthsmouth, île de Wight, Bournemouth.

- Le climat de Bretagne intérieure, en arrière du littoral armoricain, légèrement plus froid et plus contrasté ; la pluviométrie devient plus élevée ; on peut noter deux variantes principales :

- . l'une (col. 16) où les pluviométries ne dépassent pas 900 mm, correspondant aux stations proches de la côte ou aux stations de Haute-Bretagne. Rennes (figure 11) peut être retenu comme type bien qu'elle ne soit pas la plus représentative ; le bilan hydrique est déficitaire de avril à septembre (environ 200 mm).

Stations : Ploufragan (22-45 m), Lanvolon (22-95 m), Plaintel (22-148 m), Evran (22-44 m), Merdrignac (22-160 m), Allineuc (22-170 m), Mur-de-Bretagne (22-128 m), Plounevez-Moedec (22-34 m), Morlaix (29-53 m), Landeleau (29-58 m), Feins (35-73 m), Antrain (35-38 m), Plélan le Grand (35-138 m), Guipry (35-18 m), Redon (35-22 m), Rennes (35-35 m), Pontivy (56-59 m), Ploermel (56-50 m).

- . l'autre (col. 17) où les pluviométries dépassent 1000 mm (1500 mm à Brennilis) ; il s'explique par les condensations des nuages chargés d'humidité, en provenance de l'océan sur les reliefs de la basse-Bretagne (Montagnes Noires, Monts d'Arrée). Il est remarquable de constater que l'on retrouve cette variante climatique en arrière de la Hague, dans le Cotentin.

Stations : Brennilis (29-227 m), Chateaulin (29-42 m), Chateauf-neuf-du-Faou (29-48 m), Coray (29-231 m), Landerneau (29), Fouesnant (29-60 m), Pleyber-Christ (29-132 m), Quimper (29-42 m), Guipavas (29-98 m), le Faouët (56-153 m), Cherbourg (50-8 m), Brix (50-37 m), Saussemesnil (50)

Référence additive : O.N.M. 1942

- de tels climats existent encore à des latitudes plus septentrionales mais, si les hivers sont encore doux, les étés y sont plus frais, de sorte que l'amplitude thermique y est réduite ; les pluviométries sont élevées. Ils règnent essentiellement sur l'Irlande de l'ouest, du sud et de l'extrême sud-est ;

On peut y distinguer :

- . une variante occidentale (col. 18) sur l'ouest et le sud, plus maritime :
Stations : Mallaranny, Blacksod Point, Foynes, Roche's Point, Ballinacurra, Killarney, Valentia.
- . une variante sub-continentale (col. 19) dans des contrées plus internes que celles de la précédente
Stations : Mallow, Shannon Airport, Claremorris, Castle Archdale
- . une variante sud-orientale extrême (col. 20) un peu plus contrastée : Carrick on Suire, Cork, Waterford.

A la limite des climats atlantiques moyens, comme des transitions vers les climats nord-atlantiques, on trouve les types suivants (tableau 2-5).

- le climat du Bocage normand (col. 21) tend à se rapprocher du climat de Bretagne intérieure (col. 16,17) par les pluviométries ;

mais dans l'ensemble, les températures sont plus basses et l'océanité est moindre.

Stations : Tanville (61-331 m), Briouze (61-216 m), Champsecret (61-300 m), Domfront (61-200 m), la Ferrière-au-Doyen (61-297 m), St Cormier des Landes (61-315 m), Flers (61-200 m), Brémoy (14-240 m), Saint-Sever (14-215 m), Vire (14-200 m), Mont Pinçon (14-350 m), Coulouvray (50-250 m), Ger (50-306 m), le Teilleul (50-190 m), Vengeons (50-320 m), Beauficel (50-122 m), Mortain (50-222 m), Sourdeval (50-238 m), Pré-en-Pail (53-227 m)

Références additives : ONM (1942), LECOINTE et PROVOST 1970

- le climat du Cotentin central (col. 22) tend vers le climat de la Manche orientale (col. 24), ce qui se traduit surtout par le régime en A(EH)P ou AEHP ; le degré d'océanité est cependant encore élevé (0,85)

Stations : Saint-Lô (50-43 m), Saint Sauveur-le-Vicomte (50-6 m), la Haye-du-Puits (50-50 m), Coutances (50-70 m), Gavray (50-30 m), Baupte (50-4 m).

- le climat du sud-est de l'Angleterre est à rapprocher de ceux-ci ; les pluviométries y sont moindres (col. 23)

Stations : Folkestone, Ashford, Hastings, Eastbourne, Newhaven, Brighton, Worthing.

- au fond du golfe normand-breton, de Paimpol à Granville, semble régner un climat un peu différent du climat de la Manche sud-occidentale (col. 13) : les températures hivernales y sont plus basses de 1,5 à 2°, le degré d'océanité devenant par suite plus faible ; les pluviométries y sont pourtant du même ordre de grandeur (600-700 mm) ; le régime est un peu différent : seul le maximum d'automne est marqué, les autres saisons sont peu distinctes pour les pluviométries. Ce climat est statistiquement mal connu.

5.2.4. Les climats nord-atlantiques (col. 24 à 33, tableau 2-6)

Le long de la Manche orientale, règnent des climats atlantiques atténués ; ce caractère est d'abord marqué par des températures estivales et moyennes modérées (ne dépassant pas respectivement 18° et 11°), et surtout par le régime pluviométrique en AEHP, l'été devenant la deuxième saison la plus arrosée après l'automne.

En France, cette catégorie n'est guère représentée que par un taxon à grande aire géographique (col. 24 ; type : Caen, figure 12). Il est encore caractérisé par un degré d'océanité supérieur à 0,75. La pluviométrie est variable car elle est fonction du relief : sur les hauteurs de l'Artois, au voisinage des falaises du pays de Caux ou du cap Gris-Nez, il tombe plus de 900mm annuels. Le diagramme montre l'existence d'un déficit hydrique d'une centaine de millimètres entre avril et septembre, au moins pour les stations occidentales (Caen) ; cette observation ne peut être généralisée dans toute l'aire. On rencontre ce taxon dans une grande partie du nord-ouest et du nord de la France et de la Belgique, sur le littoral, de l'embouchure de l'Orne à Ostende, Artois, pays de Bray, de Caux, Roumois, pays d'Auge et Lieuvin en partie, Bessin, jusqu'aux abords du Bocage normand. Au nord de son aire, les gradients de continentalisation sont importants et ce climat se dégrade rapidement en acquérant des tendances continentales dès que l'on s'éloigne de la côte ; dans quelques stations des environs de Lille (Henin-Beaumont, Valenciennes, Cambrai, Douai, Havrincourt, Flines-les-Mortagne, Masny, Bouvignies, Orchies et Lille), le régime devient (AE)PH et le degré d'océanité devient inférieur à 0,70 ; ainsi se réalise le passage vers les climats continentaux dans cette région française.

Stations pour la colonne 24 :

en Belgique : Veurne, Ostende
 en France : Gris-Nez (62-44 m), Saint Inglevert (62-122 m), la Canche (62-45 m), Audruicq (62-8 m), Rang-du-Fliers (62-6 m), le Portel (62-55 m), Calais (62-4 m), Boulogne (62-8 m), Campagne-les-Hesdin (62-82 m), Fécamp (76), Dieppe (76-8 m), Eu (76-25 m), la Hève (76), Neuchatel-en-Bray (76-82 m), Auffay (76-96 m), Yvetot (76-135 m), Bolbec (76-67 m), Pont-Audemer (27), Deauville (14-5m), la Délivrande (14), Caen (14-24m), Trouville (14-4 m), Bayeux (14), le Molay-Littry (14), Condé/Noireau (14-100 m), Thury-Harcourt (14-75 m), Aunay-sur-Odon (14-142 m)

Référence additive : O.N.M. 1942

Des types voisins se retrouvent en Grande-Bretagne, essentiellement sur la façade occidentale de ce pays, le long de la partie littorale protégée des vents d'ouest par l'Irlande :

- un type plus méridional et par suite un peu plus chaud avec :
 - . une variante dans laquelle les pluies dépassent 1000 mm (col.25) : Swansea, Bull Point, Tenby, Cardiff, Haverfordwest, Aberystwyth,
 - . une variante moins arrosée (col. 26) car plus protégée : Bristol, Morecambe, Blackpool, Cape Ormes, Rhyl, Denbigh;
- un type plus septentrional et un peu plus froid, très arrosé (col. 27) : île de Man, Dumfries, Rothesay, Renfrew, Girvan, Kilmarnock,
- sur la partie sud-orientale de la Grande-Bretagne (Suffolk, Norfolk, Kent) on observe un type voisin (col. 28) mieux protégé donc moins arrosé (pluviométrie inférieure à 800 mm) : Southend on the sea, Harwich, Margatte, Dover, Gorleston, Lowestoff, Norwich, Cromer, Londres.

Sur la façade orientale de l'Irlande, on observe un type de passage entre les climats de la précédente catégorie (col. 24 à 28) et ceux de la suivante : de celle-ci, il a le régime pluviométrique en EAHP; de celle-là, il possède le degré d'océanité élevé et la pluviométrie importante (col. 29) : Armagh, Belfast, Donnaghade, Balbriggan, Dublin, Mullingar.

Au-delà, vers le nord-est et le long de la mer du Nord, les climats en AEHP sont relayés par des climats dans lesquels la saison la plus arrosée devient l'été (EAHP ou (EA)HP) ; on reconnaît là un trait des climats continentaux ; on assiste en effet, malgré la proximité de la masse maritime à un tel passage entre climats atlantiques et climats continentaux ; de l'autre côté de la péninsule danoise, la mer baltique n'apporte guère de compensation océanique au climat continental qui règne sur ces régions. Parmi ces climats nord-atlantiques subcontinentaux maritimes liés à la mer du Nord, on peut reconnaître :

- le climat de la Hollande méridionale (col. 30) où les températures hivernales sont supérieures à 2° et le degré d'océanité supérieur à 0,60 : Den Helder, Amsterdam, Gent, Vlissingen, Goes, Oudenbosch, Breda, Rotterdam, Kotwijk,
- le climat de la Hollande septentrionale, du littoral de l'Allemagne du nord-ouest et du Jutland danois un peu plus froid et d'océanité moindre (col. 31)
 Stations : Borkum, Norderney, Jever, Leeuwarden, Emden, Wilhelmshaven, Bremerhaven, Altenwalde, Husum, Wyk, Blaavandshuk Fyr, Skagenfyr, Aagaard, Baagø, Lidsø, Lyngvig, Boubjerg Fyr, Kolindsund, Boekmarksbro, Søvang, Tvingstrup.

On retrouve des climats un peu voisins par le régime pluviométrique sur la façade orientale de la Grande-Bretagne, quoique légèrement plus océaniques :

- l'un plus méridional, avec régime pluviométrique en (AE).
col. 32 : W. Wells, Skegness, Grimsby, Cape Spurm, Hull, Scarborough,
- l'autre plus septentrional et plus froid avec régime en EA.
col. 33 : Gateshead, Berwick, Dunbar, Berwick West, Edinburgh, Durham, Dundee, Keith, Inverness, Beaulieu.

5.2.5. Les climats boréo-atlantiques (tableau 2-7)

Au nord du 56ème parallèle, règnent des climats encore atlantiques mais soumis à des influences boréales et qu'on peut regrouper sous le terme de climats boréo-atlantiques (on pourrait dire aussi psychro-atlantiques pour atlantiques froids).

J'y distingue cependant deux grandes catégories selon leur situation approximative par rapport au méridien 2° Est.

a) Les climats boréo-atlantiques occidentaux (col. 34 à 38)

A l'ouest du méridien 2°, règnent des climats encore très océaniques puisque les températures hivernales varient de 3° à 5°, les amplitudes annuelles allant de 8° à 11° ; leur caractère boréo-atlantique se marque par la température moyenne annuelle qui dépasse à peine 9° ; l'indice d'océanité est proche de celui qu'on observe dans les régions plus méridionales et la pluviométrie est souvent importante ; le régime est AHEP, le plus souvent.

Dans cette catégorie, je mettrai d'abord en évidence le climat des caps de l'Ecosse orientale (col. 34), plus sec que les suivants et paraissant intermédiaire entre ceux-ci et les climats nord-atlantiques de l'Angleterre orientale (col. 31) : stations de Dyce, Aberdeen, Montrose, Arbroath, Saint Andrew's, Banff, Wick, Thurso.

Plus typiques de cette catégorie sont les climats suivants :

- climat des îles écossaises (col. 35) : Shetland nord, Shetland sud, Hébrides nord, Hébrides sud, Tiree, Skye, Orkney, encore très océanique,
- climat de certaines régions de l'Ecosse du nord-ouest (col. 36) très arrosé et un peu moins océanique : Ben Mare, Loch Lochy, Ballachulish
- climat des îles Féroé (Thornhavn, col. 37) plus froid car plus septentrional.

On peut encore y placer en limite nord le climat de l'ouest et du sud-ouest de l'Islande (col. 38) beaucoup plus froid que les précédents (température moyenne annuelle environ 3°) : Reykjavik, Hvanneyri, Stykkisholmur, Sudureyri.

b) Les climats boréo-atlantiques orientaux (col. 39 à 45)

A l'est du méridien 2°, les climats boréo-atlantiques sont assez différents des climats occidentaux : les températures hivernales sont le plus souvent inférieures à 0°, les températures estivales dépassent peu 14°, la moyenne annuelle est par suite faible puisqu'elle ne dépasse guère 7° ; les pluviosités sont souvent très élevées. Le régime pluviométrique est en (AE)HP ou (AEH)P. On peut y distinguer :

- le climat du sud-ouest de la Norvège (col. 39) où les températures hivernales dépassent encore 1° et les amplitudes thermiques avoisinent 11° : Kvassheim, Stavanger, Skudeness, Bergen.

- le climat du sud et du sud-est de la Norvège (col. 40) aux étés assez chauds (plus de 15°) : Kristiansand, Mandal, Flekkefjord, Ullensvang, Leikanger, Balestrand, Bakke, Tonstad,
- le climat de la côte occidentale de la Norvège aux étés frais et aux hivers modérément froids, à moyenne annuelle inférieure à 6° ; on peut distinguer :
 - . une variante peu arrosée (col. 41), dans certaines îles (Röst),
 - . une variante plus arrosée, 800 à 900 mm (col. 42) : Trondheim, Loppa, Andeness, Tranøy, Bodø,
 - . une variante très humide, plus de 1000 mm (col. 43) : Opstrym, Molde, Namsos, Nordøyen, Brønnøysund, Svolar, Granvin, Josen-dal,
- le climat de l'Islande du sud et du sud-est (col. 44), aux étés très frais, aux pluies abondantes : Teigahorn, Fagurholmsmyri, Viki Myrdal, Westmannaeyjar, Eyrarbakki, Grindivik,
- le climat de la Norvège septentrionale (col. 45), où se termine l'influence du Gulf Stream : Tromsø.

5.2.6. Climats atlantiques de transition (col. 46 à 50, tableau 2-8)

Dans les régions où s'affrontent des influences climatiques diverses, notamment lorsque les climats atlantiques rencontrent des climats méditerranéens ou continentaux, on observe souvent des particularités climatiques qui suffisent pour considérer à part ces climats. Ils sont caractérisés par le fait que d'une année à l'autre s'exprime soit la tendance atlantique soit l'autre tendance, si bien qu'ils se distinguent des autres types étudiés précédemment par une certaine variabilité des pluviométries au cours des années, variabilité traduisant les diverses influences. Les données climatiques classiques ne sont pas à même de représenter ces phénomènes car elles correspondent à des moyennes statistiques. Tout au plus cette variabilité apparaît-elle par l'impossibilité, le plus souvent, d'attribuer une formule générale pour le régime pluviométrique, au niveau d'une région donnée. On peut considérer que s'y rattachent les types suivants :

- le climat aquitain continental
(col. 46, types : Agen, Toulouse, figures 13,14)

Correspondant à la rencontre des influences thermo-atlantiques et méditerranéennes, voire montagnardes (sud du Massif Central), c'est un taxon probablement complexe et qui sera considéré globalement ici ; le déficit hydrique est important, d'autant plus qu'on se rapproche des régions méditerranéennes (450 mm à Carcassonne).

Stations : Castellones (47-131 m), Marmande (47-30 m), Vic-Fezensac (32-113 m), Laroque-Timbaut (47-206 m), Mirande (32-170 m), Lembeye (64-317 m), Puylaurens (81-350 m), Lauzerte (82-217 m), Lavaur (81-141 m), Albi (81-165 m), Carcassonne (11-126 m), Lectoure (32-81 m), Beaumont de Lomagne (82-103 m), Masseube (32-206 m), Lombez (32-166 m), Agen (47-59 m), Villeneuve-sur-Lot (47-60 m), Saint Céré (46-152 m), Cahors (46-122 m), Monbahu (47-153 m), Auch (32-160 m), Saint Ferréol (31-334 m), Auribail (31-280 m), Toulouse (31-161 m), Montauban (82-109 m), Castelsarrasin (82-27 m), Castelnaudary (11-153 m), Villefranche-de-Lauraguais (31-179 m).

Référence additive : SOUBIES et al. 1960

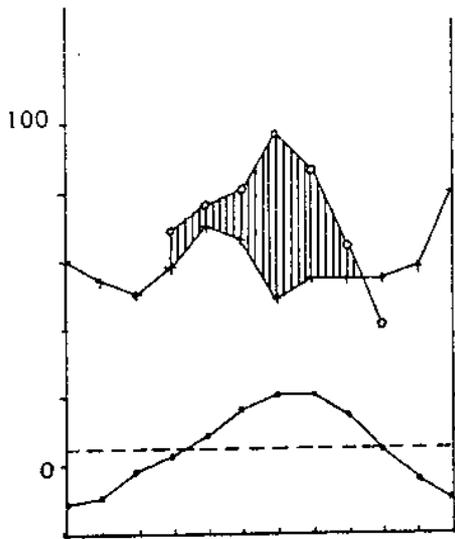


Figure 13

AGEN.

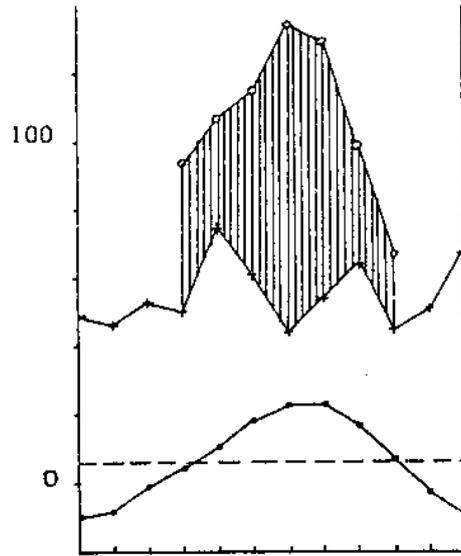


Figure 14

TOULOUSE

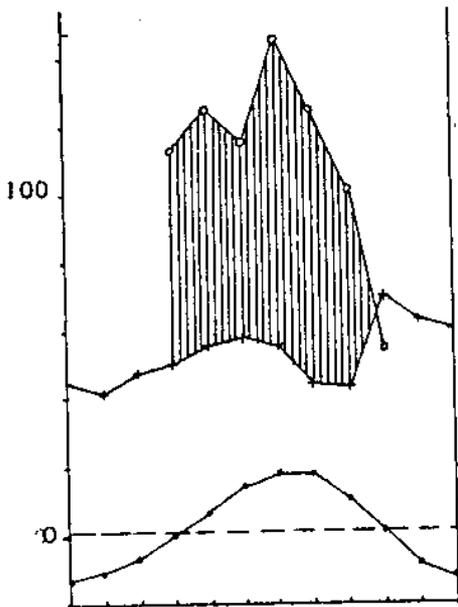


Figure 15

ORLEANS

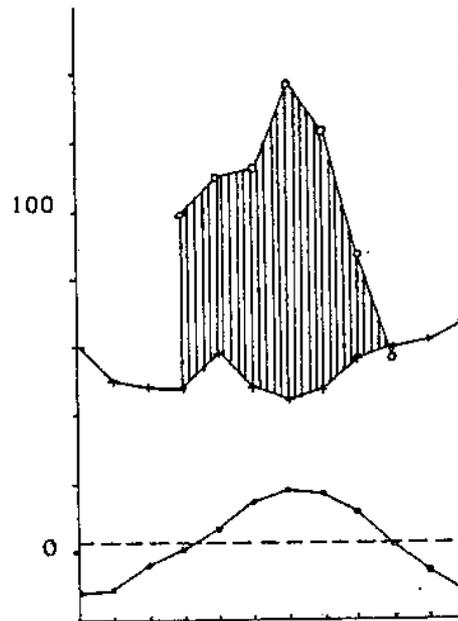


Figure 16

POITTIERS

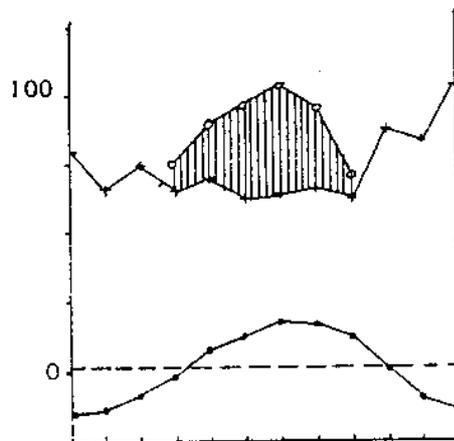


Figure 17

- le climat ligérien

(col. 47, types : Orléans, Poitiers, figures 15,16)

il correspond à la rencontre d'influences thermo-atlantiques et continentales ; les températures hivernales sont faibles et l'amplitude thermique est souvent supérieure à 15°, le degré d'océanité devenant inférieur à 0,8. Ce climat particulier règne dans une grande partie du centre-ouest de la France : Orléanais, Sologne, Brenne, Chinonais, Touraine, Poitou ; il s'avance jusqu'au Baugeois, remonte vers le nord jusqu'à la région du Mans et vers l'est jusqu'aux environs de Paris.

Stations : Tours (37-96 m), Loches (37-73 m), Blois (41-103 m), La Chapelle-sur-Loire (37-32 m), le Mans (72-51 m), Romorantin (41-83 m), Vendôme (41-83 m), Orléans (45-121 m), Chateaudun (28-147 m), Saumur (49-69 m), Chateauroux (36-152 m), les Alleuds (49-67 m), Loudun (86-90 m), Poitiers (86-68 m), Chatellerault (86-55 m), Chauvigny (86-90 m), Bourgueil (37-49 m), Amboise (37-62 m), Issoudun (36-148 m), Château-Renault (37-125 m), Lamotte-Beuvron (41-113 m), Vernou-en-Sologne (41-93 m), Villeny (41-135 m), Gien (45-131 m), Baugé (49-51 m), Valençay (36-155 m), Buzançais (36-123 m), Chatillon-sur-Indre (36-104 m), le Blanc (36-90 m), Lussac-les-Châteaux (86-108 m), Chauvigny-du-Perche (41-167 m), Cormenon (41-150 m), Montreuil-Bellay (49).

- le climat du bas Limousin

(col. 48)

correspond à la rencontre d'influences atlantiques et montagnardes (Massif Central) ; il se distingue des autres types de transition par une importante pluviométrie ; dans le haut Limousin, les températures deviennent plus basses et les pluviométries augmentent encore.

Stations du bas-Limousin : La Souterraine (23-366 m), Magnac-Laval (87-230 m), Saint-Sulpice-les-Feuilles (87-294 m), Limoges (87-282m), Saint-Léonard-de-Noblat (87-330 m), Eymoutiers (87-452 m), Saint-Germain-les-Belles (87-447 m).

- le climat du Maine

(col. 49, type : Alençon, figure 17)

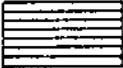
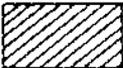
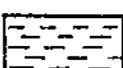
relaie le climat ligérien aux limites de la Bretagne et de la Normandie ; il s'en différencie simplement par un caractère thermophile un peu moins accusé.

Stations : Fougères (35-127 m), Ernée (53-134 m), Alençon (61-130m), Couptrain (53-191 m), Laval (53-70 m), Vitré (35-105 m), Erbrée (35-9 m), Mayenne (53-90 m), Cossé-le-Vivien (53-81 m), Craon (53-50 m), Grez-en-Bouère (53-70 m), Evron (53-112 m), Villaines-la-Juhel (53-197 m).

On observe encore un tel climat de transition en Grande-Bretagne méridionale centrale, à peine plus froid que le précédent (col. 50) : Sheffield, Bedford, Warwick, Coventry, Cambridge, Birmingham, York, Oxford, Kew.

5.3. Conclusion : essai de synthèse climatique

La carte 1 ci-jointe représente schématiquement l'aire de quelques groupes de climats atlantiques selon le régime pluviométrique, à l'exception des montagnes occidentales limitées par une ligne de points (monts cantabriques, Pyrénées, Massif central), selon les symboles suivants :

	AHPE
	AHEP, AH(EP)
	AEHP
	EAHP, (AE)(HP)
	Régime de transition

La superposition de deux symboles correspond à un régime intermédiaire; par exemple, sur la côte occidentale de la Norvège, le régime est (EA)HP et sera donc représenté par la superposition des symboles EAHP (traits inclinés à droite) et AEHP (traits verticaux).

On constate que, du sud vers le nord et le nord-est, le symbole E (été) se déplace dans la formule du régime : AHPE → AHEP → AEHP → EAHP ou EAPH ; à côté des modifications pluviométriques, on observe des modifications thermiques, selon les mêmes gradients géographiques.

A l'issue de ces premières comparaisons, sur un plan synthétique, il semble que l'on puisse opérer une grande césure à l'intérieur des climats tempérés européens : d'une part les climats méditerranéo-atlantiques qui annoncent les climats tropicaux et en partie arides, d'autre part les climats continentaux et montagnards, qui annoncent les climats arctiques ; on peut présenter le système hiérarchique provisoire suivant :

Climats artico-alpins

Climats continentaux et montagnards

Climats méditerranéo-atlantiques

-Climats atlantiques intermédiaires entre les précédents et les suivants, avec les diverses catégories

- . Climats thermo-ombro-atlantiques
- . Climats thermo-atlantiques à déficit hydrique
- . Climats atlantiques moyens
- . Climats nord-atlantiques
- . Climats boréo-atlantiques
- . Climats atlantiques de transition
- (. Climats atlantiques montagnards)

-Climats méditerranéens, annonçant les suivants

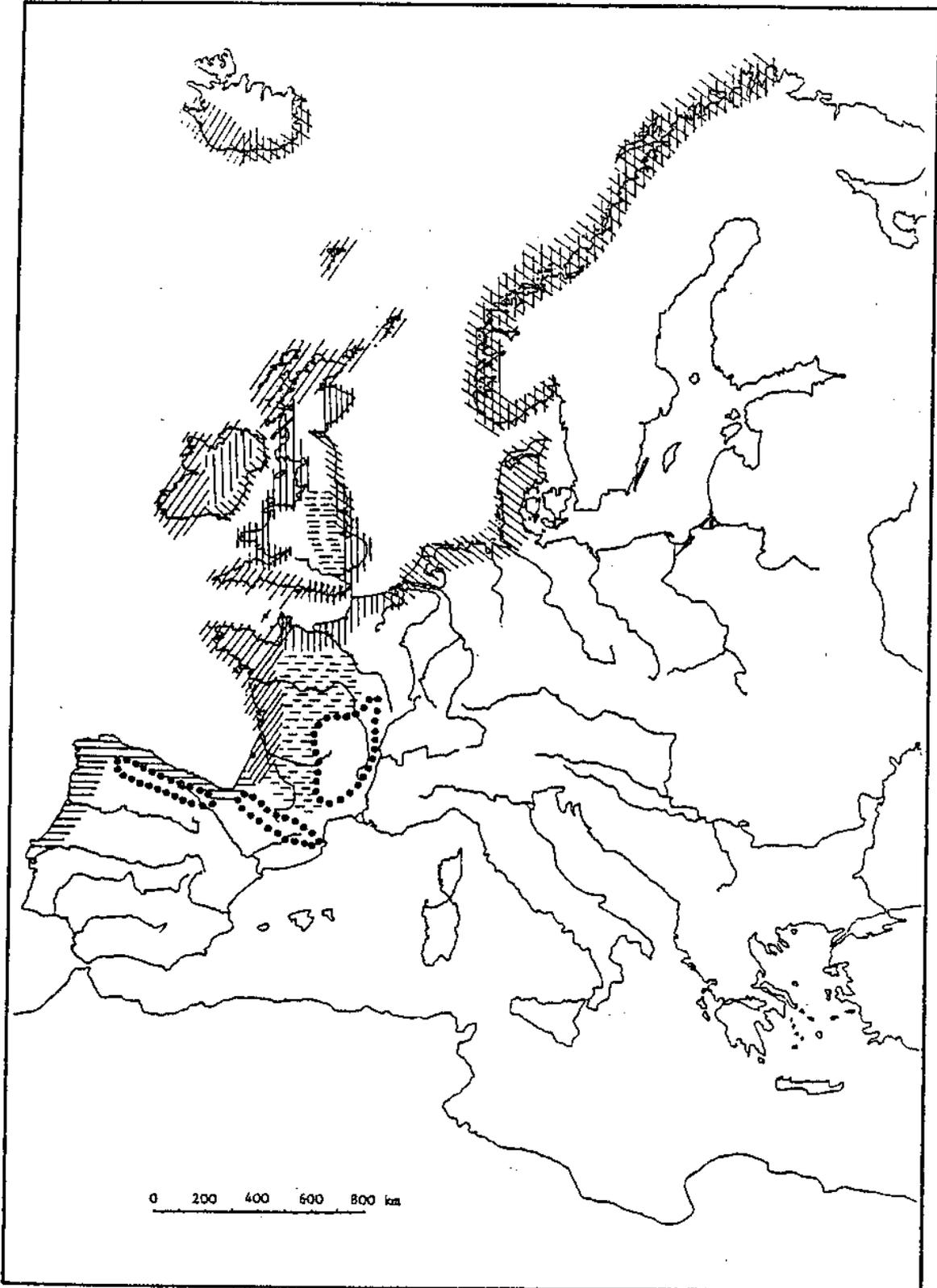
Climats arides

Climats tropicaux

Climats équatoriaux

La relation entre un climat de type méditerranéen et un climat de type atlantique n'est pas un phénomène uniquement européen, puisqu'on la retrouve sur les façades occidentales de l'Amérique du Nord (méditerranéen de 32°N à 40°N environ de latitude, atlantique de 40°N à 52°N), de l'Amérique du Sud (méditerranéen de 32°S à 38°S, atlantique de 38°S à 42°S), ainsi que sur les côtes méridionales de l'Australie et de la Tasmanie (H. ENJALBERT 1966).

CARTE 1



LES CLIMATS ATLANTIQUES
EUROPEENS SELON LE REGIME
PLUVIOMETRIQUE

6 - CORRELATIONS AVEC LA CHOROLOGIE PHYTOSOCIOLOGIQUE

Si les groupements végétaux sont conditionnés par une multiplicité de causalités, ils réagissent fortement aux facteurs climatiques. On peut mettre cela en évidence à petite ou à grande échelle :

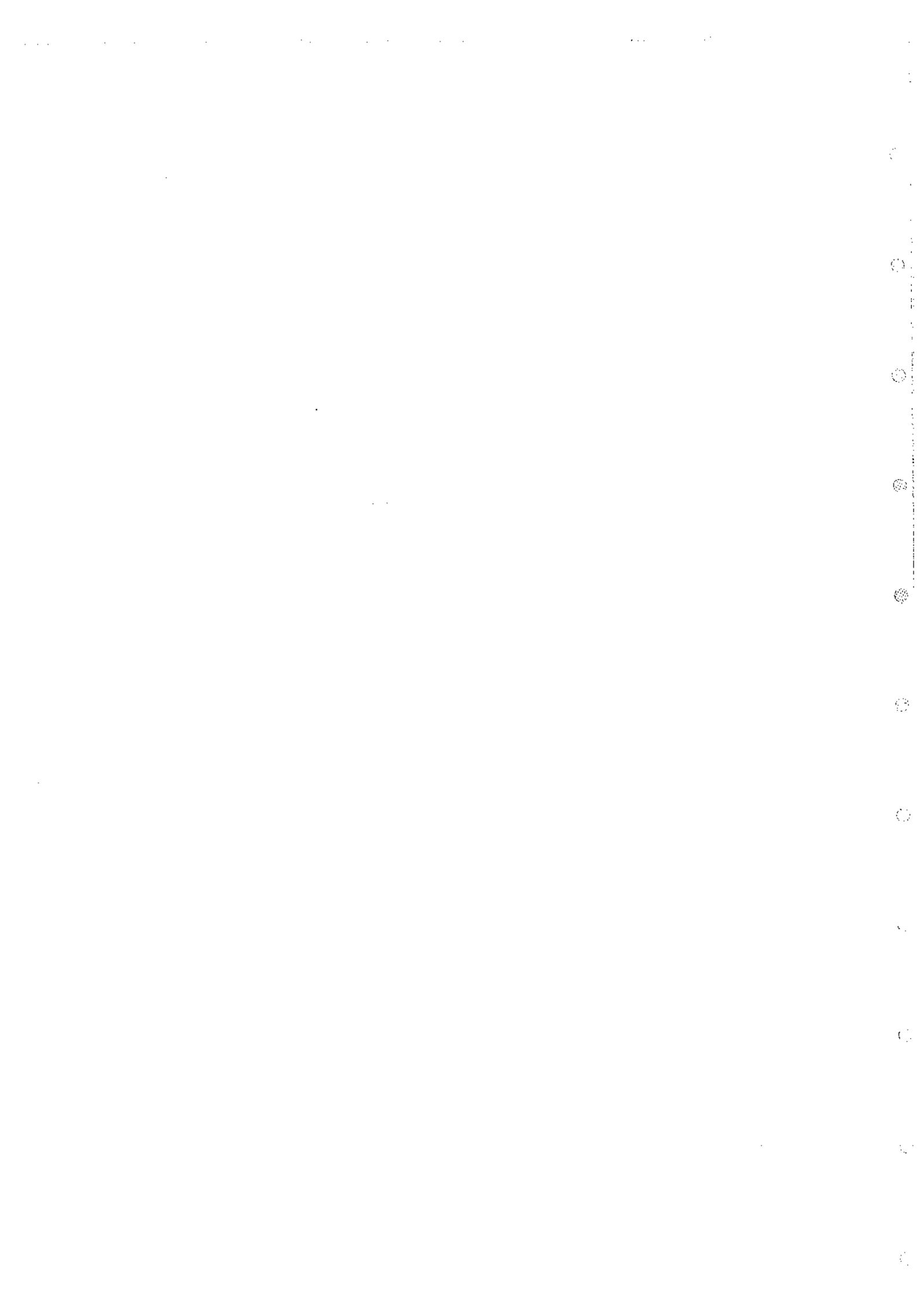
- à petite échelle, plusieurs associations végétales ont une aire géographique limitée par le climat général ou local. GEHU (1977) a bien étudié ces relations entre les climats et la synchorologie sur les côtes atlantiques françaises ; il conclue à trois faits importants de synchorologie sur ces côtes : une césure majeure au niveau du Cotentin entre végétation atlantique et végétation nord-atlantique, l'existence d'une "zone sèche centre-atlantique" à végétation originale, et l'apparition de végétations tempérées humides dans l'extrême sud-ouest. On mettra ses observations en corrélation avec la typologie climatique ; ces trois faits majeurs correspondent respectivement à l'existence des types suivants : climat méso-atlantique et climat nord-atlantique qui passent effectivement de l'un à l'autre au niveau du Cotentin, climat thermo-atlantique à déficit hydrique, climat thermo-ombro-atlantique. Au niveau des prairies, j'aurai plus d'une fois l'occasion de faire de telles corrélations. On verra qu'une césure particulièrement importante existe entre les régions à climat thermo-atlantique et les régions nord-atlantiques ;

- à grande échelle, on peut montrer que les centres de différenciation des grandes classes phytosociologiques se répartissent en deux grands ensembles géographiques étroitement corrélés avec les coupures climatiques majeures :

- a. les classes méditerranéo-atlantiques s'avancent en s'appauvrissant vers les régions boréales et continentales ; ce sont essentiellement les *Ammophiletea arenariae*, les *Arthrocnemetea fruticosi*, les *Saginetea maritimae*, les *Helianthemetea annuae*, les *Helichryso-Crucianelletea maritimae*, les *Critimo-Limonietea*, les *Stellarietea mediae* ainsi que l'ordre des *Euphorbietalia peplis* (classe des *Cakiletea maritimae*). Il existe des unités plus spécifiquement atlantiques : une très grande partie des *Calluno-Ulicetea*, l'alliance du *Teucrium scorodoniae* (classe des *Trifolio-Geranietea sanguinei*) ;
- b. à l'inverse, les classes continentales et boréales s'avancent en s'appauvrissant vers les régions atlantiques et méditerranéennes, ou parfois même, ne les atteignent pas : ce sont surtout les *Oxy-cocco-Sphagnetea*, les *Vaccinio-Piceetea*, les landes des *Vaccinio-Genistetalia*, les mégaphorbiaies (*Filipendulion ulmariae*, *Betulo-Adenostyletea*) sont encore dans ce cas, ainsi que, probablement, les *Artemisietea vulgaris*. Moins précises sont les relations de certaines unités continentales avec des unités steppiques telles la classe des *Koelerio-Coryneporetea* (pas souvent reconnue), les *Festuco-Brometea*, l'ordre des *Origanetalia vulgaris* (classe des *Trifolio-Geranietea sanguinei*) ;
- c. il existe enfin des classes étroitement liées aux climats arctico-alpins : *Elyno-Seslerietea*, *Caricetea curvulae*, *Salicetea herbaceae*, l'alliance du *Caricion bicoloris-atrofuscae* (classe des *Caricetea fuscae*).

- d. des unités encore mal connues ont leur centre de différenciation dans certaines régions désertiques et s'appauvrissent vers les régions méditerranéennes, par exemple la classe des *Nerio-Tamaricetea*.

Qui dès lors pourra nier l'importance majeure du climat sur la différenciation de la végétation ? Cela justifie l'étude, aussi fine que possible avec les données que j'ai pu consulter, du climat atlantique européen en prélude à la phytosociologie des prairies humides de la façade atlantique française selon les méthodes sigmatistes.



P A R T I E I I I

CONTRIBUTION A UNE ETUDE
SYSTEMIQUE DES PRAIRIES HYGROPHILES
DES PLAINES ATLANTIQUES FRANCAISES

Nous abordons dans cette partie la présentation des observations réalisées sur les prairies hygrophiles de la façade atlantique française. Il s'est immédiatement posé un problème de choix sur la meilleure méthode d'analyse ; est-il, par exemple, plus valable de présenter ces milieux par grands types : mégaphorbiaies, prairies de fauche, pâturées, tourbeuses...? A la réflexion, ce n'est pas la solution que j'ai retenue ; je lui ai préféré une analyse systématique, c'est-à-dire une présentation par systèmes prairiaux hygrophiles, car des observations un peu approfondies montrent qu'un tel système correspond assez fidèlement à une grande région naturelle ou à plusieurs petites régions ayant des analogies écologiques, notamment géologiques et climatiques. Il convient dès lors de préciser le concept de système, son application à la phytosociologie et son modèle d'étude dans le cas présent.

1. LE SYSTEME EN PHYTOSOCIOLOGIE

1.1. Notion de système

Le concept de système est certainement l'un des plus généraux, l'un de ceux qui envahissent peu à peu toutes les disciplines scientifiques, qu'elles soient naturelles, humaines, économiques, à partir du moment où on a bien compris sa valeur et sa richesse. On peut définir un système comme un ensemble d'éléments ayant des relations entre eux ("a set of unities with relationship among them", von BERTALLANFY, l'un des créateurs de la théorie des systèmes). Un système est donc plus que la somme de ses éléments à cause de la présence des relations. On comprend dès lors pourquoi ce concept s'introduit partout car "notre monde organisé est un archipel de systèmes dans l'océan du désordre ... Tous les objets clés de la physique, de la biologie, de la sociologie, de l'astronomie... constituent des systèmes" (E. MORIN). Dès le début du XIX^{ème} siècle, CUVIER considérait l'organisme vivant comme un système : "tous les organes d'un même animal forment un système unique dont toutes les parties se tiennent, agissent et réagissent les unes avec les autres". Plus près de nous, au début du XX^{ème} siècle, DE SAUSSURE, puis TROUBETZKOY considèrent une langue comme un système de phonèmes que l'on étudie en soi ; dans son travail fondamental en anthropologie, LEVI-STRAUSS (1949) conçoit les parentés en tant que système : "les phénomènes de parenté sont conçus, moins comme une collection d'états, que comme un système de relations". De même, une oeuvre musicale peut s'interpréter comme système dont les éléments sont les notes, et les relations, la mélodie.

1.2. Application à la phytosociologie

On peut étendre avec succès ce concept à la sociologie végétale ; remarquons déjà que le synsystème a les caractères d'un système (et c'est heureux, vu ce nom) dont les éléments sont les unités hiérarchiques, les relations étant les rapports d'inclusion entre ces unités.

Mais il est plus intéressant de remarquer que, dans une région naturelle, aux caractéristiques géologiques et climatiques données, la végétation consiste en une somme d'éléments en relations les uns avec les autres et qu'elle forme donc un système. La juxtaposition d'au moins une partie de ces éléments dans l'espace constitue un paysage de la région naturelle, lequel peut s'analyser au moyen de transects spatiaux ou, mieux, à l'aide des techniques de la symphytosociologie (BEGUIN, GEHU et HEGG 1979).

L'étude plus spécifique des relations débouche sur la notion de "série" : on peut définir une série comme une suite logique de groupements végétaux, floristiquement définis, liés les uns aux autres sous l'action de facteurs écologiques déterminés (DE FOUCAULT 1980a). Ainsi la connaissance d'un système sera complète lorsque l'on aura analysé d'une part ses éléments (étude des associations végétales), d'autre part les interrelations entre ces éléments (étude des séries).

Par ailleurs, dans son cours de linguistique générale, DE SAUSSURE montre que cette morphologie doit être considérée sous l'angle de la "synchronie" (étude statique, à un moment donné du temps) et de la "diachronie" (étude dynamique, en fonction du temps) ; à vrai dire, pour cet auteur, seuls les faits synchroniques formaient système ("la langue est un système dont les parties peuvent et doivent être considérées dans leur solidarité synchronique"); les faits diachroniques seraient accidentels, isolés. Depuis, on a reconnu que la linguistique diachronique devait être étudiée comme système, parallèlement à la linguistique synchronique. On remarquera qu'en phytosociologie, on a raisonné très tôt en synchronie comme en diachronie ; une fois de plus, on note cette identité de pensée entre la linguistique et la sociologie végétale.

1.3. Nature des relations dans les systèmes prairiaux hygrophiles étudiés

Si les éléments des systèmes sont particuliers à ceux-ci, les relations entre éléments possèdent un caractère de généralité suffisamment étendu pour qu'on leur consacre un paragraphe particulier, introductif à l'étude précise des systèmes eux-mêmes ; comme on le verra ici, ces relations sont de nature très diverse.

1.3.1. Origine de la végétation prairiale

Dans le cas le plus général, la végétation prairiale actuelle dérive d'une déforestation qui date du début de l'occupation humaine et qui s'est amplifiée au bas Moyen Age, lors de l'apparition d'outils mieux adaptés (BLOCH 1964). De même, la majorité des landes constituent des stades régressifs d'une végétation forestière primitive, ainsi que l'a démontré DUCHAUFOR (1948) pour la France occidentale. GEHU et PLANCHAIS (1965) ont montré qu'il en est de même pour un grand nombre de landes littorales anémomorphosées, habituellement considérées comme primaires ; n'auraient un caractère primaire que les landes entrant immédiatement en contact avec la pelouse aérohaline. Seules, quelques formations prairiales littorales (abrupt des falaises, prés salés), alpines et quelques types de pelouses (vallée de la Seine) possèdent un caractère primaire.

Dans tout système prairial, une première analyse relationnelle sera donc consacrée, dans la mesure du possible, à la recherche des étapes de substitution de la végétation primaire par la végétation prairiale secondaire. Elle nécessite l'étude de stations semi-naturelles (clairières forestières), protégées des actions anthropozoogènes (arrières des clôtures) ou des parcelles abandonnées. Au niveau des systèmes étudiés ici, les végétations primaires sont des forêts alluviales ou hygrophiles et, localement, des prés salés (pour les systèmes subhalophiles). Dans le premier cas, la relation est de nature dynamique régressive : le défrichement d'une forêt hygrophile donne, à l'équilibre, une formation prairiale secondaire à caractère primitif ou semi-naturel (qualificatifs utilisés dans le sens de "qui n'a pas encore subi l'influence des agriculteurs et du bétail") ; le plus souvent, celle-ci est une mégaphorbiaie, formation à grandes herbes luxuriantes se développant sur des substrats eutrophes, riches en éléments nutritifs. Dans le second cas, les prés salés peuvent, par dessalement progressif des substrats, se transformer en prairies à caractère subhalophile plus ou moins prononcé, en fonction du degré de lixiviation. Pour toutes ces relations, les séries en question seront dites "naturelles" (HEDIN et al. 1972).

Dans le cas des systèmes utilisés par les agriculteurs, il est rare que la végétation en reste à ce stade ; les éléments à caractère primitif sont d'habitude exploités par l'homme en vue d'une utilisation précise et se transforment en d'autres éléments qui appartiennent cependant au même système prairial ; de telles relations secondaires définissent des séries qualifiées de "séries provoquées" par HEDIN et ses collaborateurs .

1.3.2. Nature des relations dans les séries provoquées

La transformation des formations prairiales primitives par l'action directe ou indirecte de l'éleveur peut se faire selon différentes modalités qui constituent l'exploitation pastorale.

La fauche consiste en la coupe, puis la récolte du produit en vue d'une utilisation à la ferme ; le plus souvent, ce produit récolté est réservé à l'alimentation animale hivernale ; il doit donc être conservé par voie physique, la dessiccation (le produit conservé constitue le foin) ou par voie biologique (ensilage) ; ce dernier cas concerne plutôt les prairies temporaires (prairies semées utilisées pendant quelques années avant d'être retournées) dans nos régions. Plus rarement, le produit de la fauche est destiné à la litière des animaux, surtout dans les régions peu propices à la culture des céréales (régions montagneuses, par exemple, ou, parmi les régions étudiées ici, le pays basque et, anciennement, la Bretagne). L'exploitation en fauche dépend par ailleurs de la phénologie, en fonction du climat : la fenaison peut commencer début juin dans le pays basque et jusqu'à la Loire ; plus au nord, il faut attendre le début du mois de juillet. Avant la fenaison elle-même, la prairie a pu faire l'objet d'un déprimage vernal (passage des animaux à la sortie de l'hiver), alors que le regain est souvent pâturé. L'exploitation de la prairie en fauche est assez répandue dans l'ouest de notre pays : prairies inondables du lit majeur de la Loire, des petites vallées, des marais communaux. Toutefois, dans certaines autres régions (pays basque, nord de la France, Normandie), il est extrêmement difficile de trouver des prairies hygrophiles de fauche ; dans le cas du nord de la France, les fermes sont souvent associées au plateau de grande culture, d'où proviennent les fourrages d'hiver si bien qu'il n'est pas nécessaire de réserver quelques parcelles de marais au foin.

Le pâturage consiste en une utilisation directe des végétaux par l'animal ; ce facteur joue de deux manières sur la différenciation de la végétation prairiale : le pâturage proprement dit (dates du pâturage - tardif ou précoce -, influence des coupes fréquentes...) et le piétinement dû au poids des animaux qui parcourent la prairie (régression des espèces fragiles, sélection d'espèces résistantes, actions au niveau du sol : tassement des horizons supérieurs, réduction de la porosité...). Dans les régions étudiées ici, beaucoup de prairies sont exploitées de cette manière ; dans certaines, on n'observe même que cette pratique ; dans d'autres, on observe des pratiques mixtes.

La fertilisation est un facteur essentiel de la dynamique prairiale provoquée ; son intensité est fonction des éléments minéraux apportés, en nature comme en quantité. En expérimentant sur une pelouse alpine (*Centaureo-Festucetum spadiceae*), DELPECH (1975) a pu montrer que celle-ci pouvait se transformer, sous l'action de la fumure, en une association du *Polygono-Trisetion*, bien meilleure sur le plan agronomique. De multiples observations sur la végétation prairiale du système mésophile du Bocage virois m'ont montré (DE FOUCAULT 1980a) que le degré d'amélioration des prairies par voie fertilisante induisait la série provoquée suivante :

Galio saxatilis-Festucetum rubrae → *Luzulo-Cynosuretum* → *Lolio-Cynosuretum*.

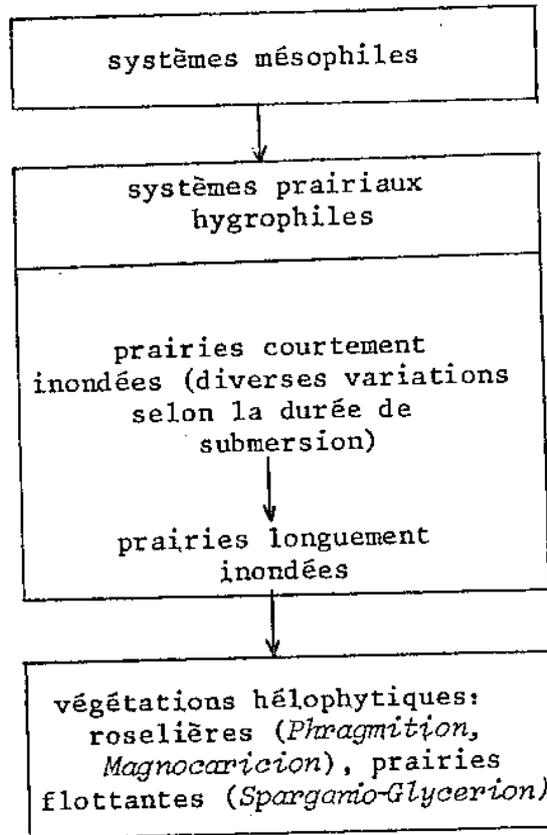
Toutefois, dans le cas des systèmes hygrophiles de l'ouest de la France, le facteur fertilisation n'intervient guère car ces prairies sont rarement améliorées, les priorités de l'agriculteur se portant de préférence sur des types de prairies susceptibles de rentabiliser la dépense engagée ; cela permet le maintien d'une flore diversifiée, d'espèces de grand intérêt par leur rareté, dont on sait par ailleurs qu'elles ne supportent guère l'eutrophisation (*Fritillaria meleagris* du val de Loire, *Orchis laxiflora*...).

Le drainage artificiel est encore un facteur important de la dynamique prairiale. Son abus a fait disparaître de rares et précieuses biocénoses, dans certaines régions. Toutefois, dans notre cas, il intervient très peu, tout au plus, parfois, dans quelques tourbières où il provoque la substitution de prairies tourbeuses hygrophiles par des prairies tourbeuses à niveau phréatique variable.

1.3.3. Autres relations

D'autres relations relativement indépendantes de l'exploitation peuvent être observées dans les systèmes prairiaux hygrophiles.

L'inondation hivernale est fréquente dans tous ces systèmes ; toutefois, elle peut se faire selon plusieurs modèles : débordement des fleuves dans leur lit majeur (Loire, Charente...) ou remontée des nappes phréatiques. La durée d'inondation joue de façon déterminante sur la végétation hygrophile ; on peut effectivement observer que celle-ci s'organise le long de gradients topographiques, induisant donc des relations systémiques du même ordre ; ainsi les systèmes hygrophiles se relient aux systèmes mésophiles selon des séries topographiques schématisées par le modèle suivant :



Nous verrons par ailleurs que les facteurs édaphiques jouent aussi un rôle important dans les séries prairiales hygrophiles. Les sols hydromorphes ne sont pas stables, permanents, mais ils évoluent sous l'action de facteurs externes, dont certains d'origine biotique, qui seront précisés plus loin (IV-7-2) et la végétation prairiale évolue corrélativement. Le lessivage des sols peut aussi intervenir : on sait, par exemple, que les sols halomorphes perdent progressivement leurs chlorures sous l'influence des eaux de pluie ; dans ce cas, on parle plutôt de lixiviation. Enfin, des tourbes alcalines peuvent s'acidifier en surface et la flore réagit significativement à ces modifications édaphiques.

Comme on le voit, les systèmes hygrophiles sont influencés par une multitude de facteurs écologiques qui orientent leur évolution dans diverses directions et qui peuvent leur donner une grande différenciation. Le plus difficile sera de séparer les effets de ces divers facteurs qui sont à la base de la causalité des groupements rencontrés. Les paragraphes suivants montreront jusqu'à quel point on peut y arriver dans quelques systèmes atlantiques.

1.4. Modèle d'étude d'un système pastoral

Un système donné s'intégrant le plus souvent dans un petit nombre de régions naturelles, son étude doit commencer par une introduction visant à décrire son cadre biophysique. Les régions seront situées géographiquement, une carte jointe pouvant faciliter leur localisation. La nature des terrains géologiques sera précisée. Le climat ayant été étudié en lui-même dans la deuxième partie, à propos d'une région naturelle, il sera simplement rappelé la catégorie climatique majeure de laquelle relève le climat local et le numéro du type qui s'en rapproche le plus. Quelques données sur l'occupation humaine, surtout agricole, seront précisées.

Avant d'entreprendre l'étude précise des groupements prairiaux, il est intéressant de décrire rapidement les paysages végétaux de ces régions. A ce propos, pourront être présentées quelques associations non prairiales mais occupant une certaine place dans le paysage. Des transects simplifiés faciliteront la compréhension de l'agencement spatial des groupements. Un résumé des recherches antérieures fera le point sur l'état d'avancement de nos connaissances sur les groupements prairiaux de ces régions.

Dès lors, on peut aborder l'étude complète des divers éléments définissant le système pastoral hygrophile, selon le modèle d'étude d'une association végétale (voir I-3-6). En fait, un groupement donné peut se retrouver identique à lui-même ou sous forme de variations dans plusieurs systèmes. Dans ce cas, il sera étudié en détail la première fois ; lorsqu'il sera rencontré à nouveau, on précisera simplement les analogies ou les différences avec la première étude. En effet, des renvois d'un système à un autre sont inévitables si on adopte cette présentation. Il en est de même pour les cartes chorologiques ; dans certains cas, j'ai cartographié l'aire des sous-associations ; une carte finale donnant l'aire globale de l'association pourra être dressée lorsque celle-ci sera rencontrée pour la dernière fois dans le cours de cette troisième partie.

L'étude du système s'achèvera sur un schéma relationnel final rapprochant tous les éléments étudiés avec leurs interrelations. La nature écologico-dynamique de celles-ci sera précisée par la forme des flèches servant à les représenter ; le symbolisme de ces flèches sera rappelé au niveau du schéma. Il est évident que ce schéma ne pourra porter que sur l'ensemble des observations réalisées. Dans quelques cas, très certainement, d'autres éléments ou/et d'autres interactions viendront les compléter. Pour simplifier la présentation synthétique, je n'ai pas cherché à y porter les sous-associations de passage entre associations ; mais, très souvent, elles existent et sont présentées dans le texte détaillé. Quelques points d'interrogation signaleront les problèmes systémiques à résoudre dans l'avenir.

Une dernière difficulté doit être évoquée ici, celui de la nomenclature des systèmes : il s'agit de résumer en deux à quatre mots les caractères du système. Dans la plupart des cas, j'ai associé un qualificatif écologique (acide, alcalin, subhalophile...) à un qualificatif géographique (nord-atlantique, thermo-atlantique, basque...). Ainsi peut-on assurer une certaine homogénéité dans l'ensemble des noms de système. Dans de rares cas, j'ai été obligé de construire le nom d'une autre manière.

Ce modèle d'étude ne constitue bien sûr qu'une possibilité parmi d'autres éventuelles. C'est celui que j'ai adopté pour présenter l'ensemble des systèmes occidentaux reconnus.

1.5. Limites de cette étude

Il est évident que cette troisième partie ne constitue qu'une contribution à l'étude des groupements prairiaux de la façade atlantique française et cela, à plusieurs niveaux :

- au niveau du système lui-même, je ne puis prétendre avoir rencontré tous les groupements possibles, pas plus que toutes les variations de ces groupements ; certains ne sont d'ailleurs que provisoires ; on remarquera aussi que le nombre de relevés par syntaxon élémentaire est fort variable. Très souvent, les cartes chorologiques pourront être complétées dans l'avenir. D'ailleurs, l'intérêt d'une présentation par système réside dans le fait que celui-ci permet de préciser l'aire potentielle de ses éléments. On peut montrer cela assez facilement : soient A et B deux éléments d'un système ; si l'on sait qu'entre eux existe une relation $A \rightarrow B$ (par exemple, une prairie dérivant d'un pré de fauche par pâturage), à chaque station d'un individu de B, on peut poser l'existence potentielle d'une station de A, et réciproquement. Il ne faut bien sûr pas généraliser trop hâtivement, mais cela est certainement valable dans les limites d'une région naturelle.
- au niveau de l'ensemble des systèmes pastoraux atlantiques, je reconnais avoir porté mon choix sur un certain nombre d'entre eux et d'avoir négligé quelques grandes régions comme la Flandre, le pays d'Ouche, le Maine, le Perche, la Sologne et surtout une grande partie de l'Aquitaine (Guyenne, Armagnac). D'autres systèmes ont été délibérément écartés, soit parce qu'ils font l'objet d'études de la part d'équipes locales (basse vallée de la Seine, par exemple) ou d'études collectives (Brenne, par l'Amicale Phytosociologique). Plusieurs de ces systèmes seront la base de thèmes de recherches ultérieures qui viendront accroître, confirmer, voire infirmer, les résultats présentés ici.

Le moment est venu de présenter le résultat des études de terrain menées du nord au sud-ouest de la France ; je propose d'ordonner ainsi la présentation des différents systèmes :

2. système acide eu-atlantique
3. système acide nord-atlantique
4. systèmes alcalins atlantiques
5. systèmes intermédiaires
6. système alluvial basque
7. système alluvial à *Cyperus longus*
8. système subhalophile thermo-atlantique
9. système subhalophile nord-atlantique
10. système de falaises marneuses suintantes de la Manche
11. système de falaises cristallines suintantes de Vendée
12. système dunaire nord-atlantique
13. système dunaire armoricain
14. système dunaire calcicole centre-et sud-atlantique
15. système dunaire des sables landais
16. système dunaire subhalophile thermo-atlantique
17. les paysages de landes régressives occidentales

Le lecteur se rendra d'ailleurs vite compte de l'inégalité qui existe entre ces différents chapitres ; cela est dû, naturellement, au degré de différenciation des systèmes. En commençant par le système acide eu-atlantique, j'assure la continuité de ce mémoire avec ma thèse de troisième cycle qui a porté sur les prairies d'une petite région armoricaine.

2 - LE SYSTEME ACIDE EU-ATLANTIQUE

Je propose de rassembler sous le vocable de "système acide eu-atlantique" un certain nombre de groupements végétaux liés aux substrats acides du nord-ouest et de l'ouest de la France ; ceux-ci sont particulièrement répandus dans le Massif armoricain, mais ils n'en sont pas exclusifs, car on peut les observer ponctuellement dans d'autres régions naturelles, notamment la Sologne (1, carte 2), le Périgord sidérolithique ou Double, dans l'interfluve Dronne-Isle (2), certains sites du pays d'Auge, au niveau de placages siliceux (3). Par ailleurs, des comparaisons instructives pourront être établies avec les systèmes prairiaux hygrophiles du Limousin, dont l'étude n'entre pas dans le cadre de ce mémoire, mais qui offrent beaucoup d'affinités sur les plans géologique et climatique avec le Massif armoricain.

2.1. Introduction géographique sur le Massif armoricain (carte 2)

La grande région naturelle formée par le Massif armoricain est due surtout à l'uniformité de son histoire géologique et par suite de ses substrats. Le socle précambrien et paléozoïque, essentiellement siliceux, a été affecté par l'orogénèse hercynienne ; les roches se sont, par suite, disposées en plis plus ou moins parallèles, orientés grossièrement est-ouest ; des affleurements précambriens séparent les grands synclinaux paléozoïques.

Cette vaste unité peut être subdivisée en petites régions naturelles, mal différenciées sur le plan géologique, mais souvent bien caractérisées sur le plan climatique et humain :

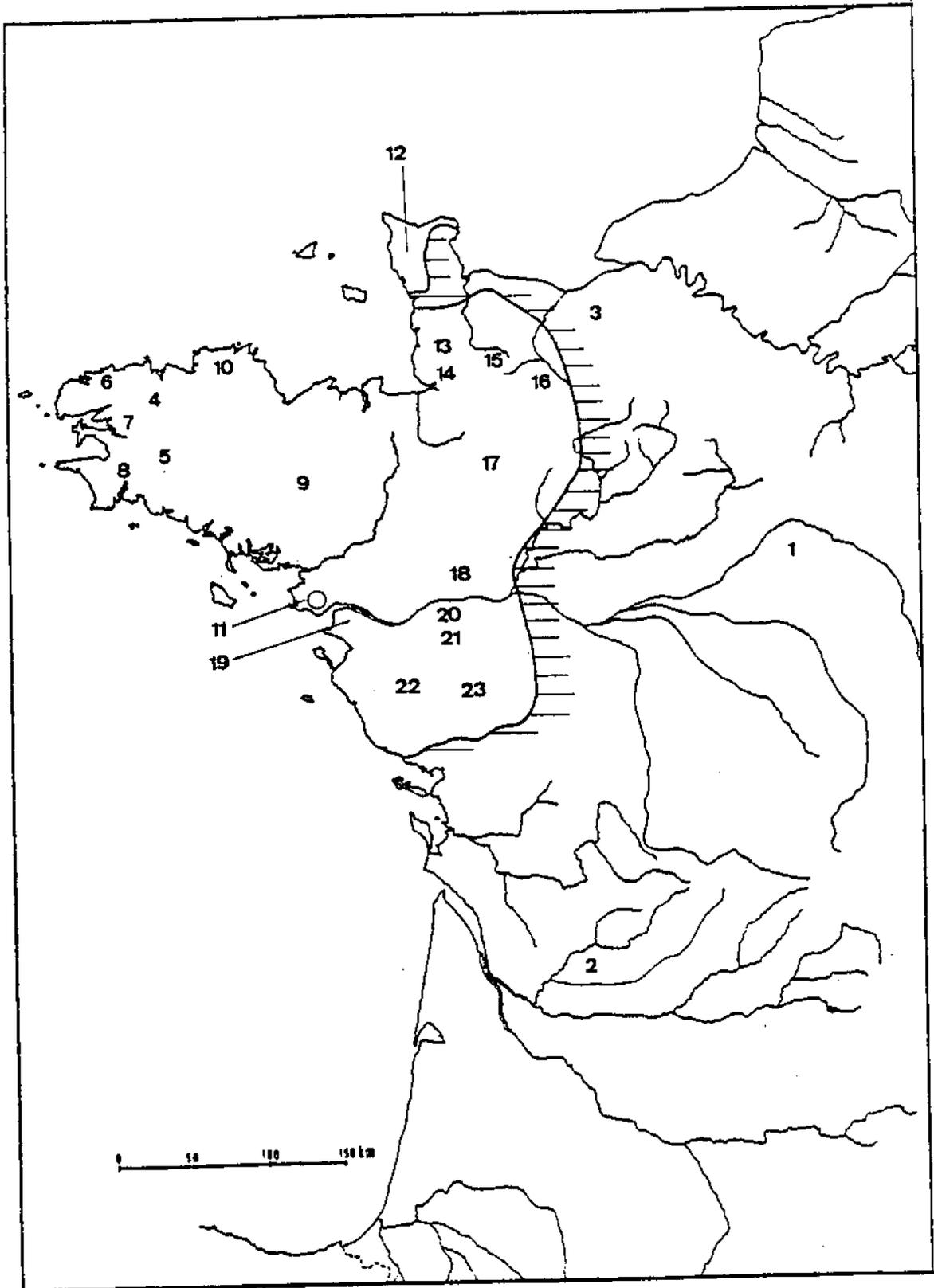
- la Bretagne correspond à la péninsule armoricaine proprement dite ; presque île avancée entre Manche et Océan, cette région doit à cette situation océanique ses particularités climatiques (climat atlantique moyen, types 13, 16, 17, à l'ouest et au nord ; climat thermo-atlantique à déficit hydrique, type 10, sur la côte méridionale). On pourrait y mettre en évidence plusieurs petites contrées : montagnes d'Arrée (4), montagne Noire (5), pays de Léon (6), bassin de Châteaulin (7), Cornouaille (8), Mené (9), Trégorrois (10)... J'en rapprocherai la majeure partie de la grande Brière (11), entre Vilaine et Loire, marais inséré dans une zone d'effondrement marquée par des cassures anciennes et remblayée au cours de la transgression flandrienne ;

- le Cotentin (12) forme une autre péninsule océanique perpendiculaire à la précédente ; cette "île" est séparée du reste du Massif armoricain par le "golfe du Cotentin", vaste zone basse et marécageuse qui relève d'un autre système (voir systèmes 5). Le climat est atlantique moyen, proche des types 13 (surtout dans la Hague, petite contrée de la pointe nord-occidentale) et 17.

- le Bocage normand prolonge le Cotentin vers le sud, au-delà de la zone marécageuse. On peut y distinguer le Bocage de Saint-Lô (13), l'Avranchin (14), le Bocage virois (15), le Bocage ornais (16), de petites contrées somme toute peu différentes, sauf, peut-être, sur le plan climatique ; le climat est atlantique moyen et oscille entre le type 22, plus océanique, et le type 21, à tendance sub-continentale marquée, surtout au cœur des Bocages virois et ornais.

- le bas-Maine (17) continue le Bocage normand vers le sud et la Bretagne vers l'est (le haut Maine n'est plus armoricain, puisque les substrats y sont d'âge secondaire) ; cette région atteint presque la vallée de la Loire ; le climat est atlantique de transition (type 49) ;

CARTE 2



REGIONS NATURELLES DU SYSTEME
ACIDE EU-ATLANTIQUE

- le Bocage angevin (18) assure la transition entre le Maine et la Vendée ;

- le Bocage vendéen est la partie du Massif armoricain qui s'étend au sud de la Loire ; il faut en retirer, toutefois, le marais vendéen, qui s'étend de Bourgneuf-en-Retz, au nord, à Saint-Gilles-Croix-de-Vie, au sud, et Challans à l'est, où des sédiments quaternaires masquent les terrains primitifs et déterminent un autre système (voir système 8) ; j'en retirerai aussi le lac de Grandlieu qui, d'après mes observations, est une dépendance du système alluvial de la Loire (systèmes 4) et la région des terrains jurassiques de Chantonay. La Vendée armoricaine peut se subdiviser en petites contrées telles que le pays de Retz (19), au nord-ouest, à peine relié aux autres contrées par un isthme entre le lac de Grandlieu et la partie orientale du marais vendéen, les Mauges (20) et le Choletais (21), au sud de la Loire, le bocage vendéen proprement dit (22) et la Gâtine vendéenne (23), non loin des limites septentrionales et orientales des terrains jurassiques. Le climat est différent de celui des autres contrées armoricaines : il est thermo-atlantique à déficit hydrique, type 9 sur le littoral, type 12 vers l'intérieur.

La différenciation des sols du Massif armoricain est fonction du régime climatique, de la nature de la roche-mère et de la topographie. Dans les vallées, les sols ont un caractère hydromorphe, de type gley, plus ou moins évolués, à humus doux (hydromull acide) ou, dans certains cas, à hydromoder acide. Localement, des conditions asphyxiques ont contribué à la différenciation de sols tourbeux avec un horizon supérieur organique.

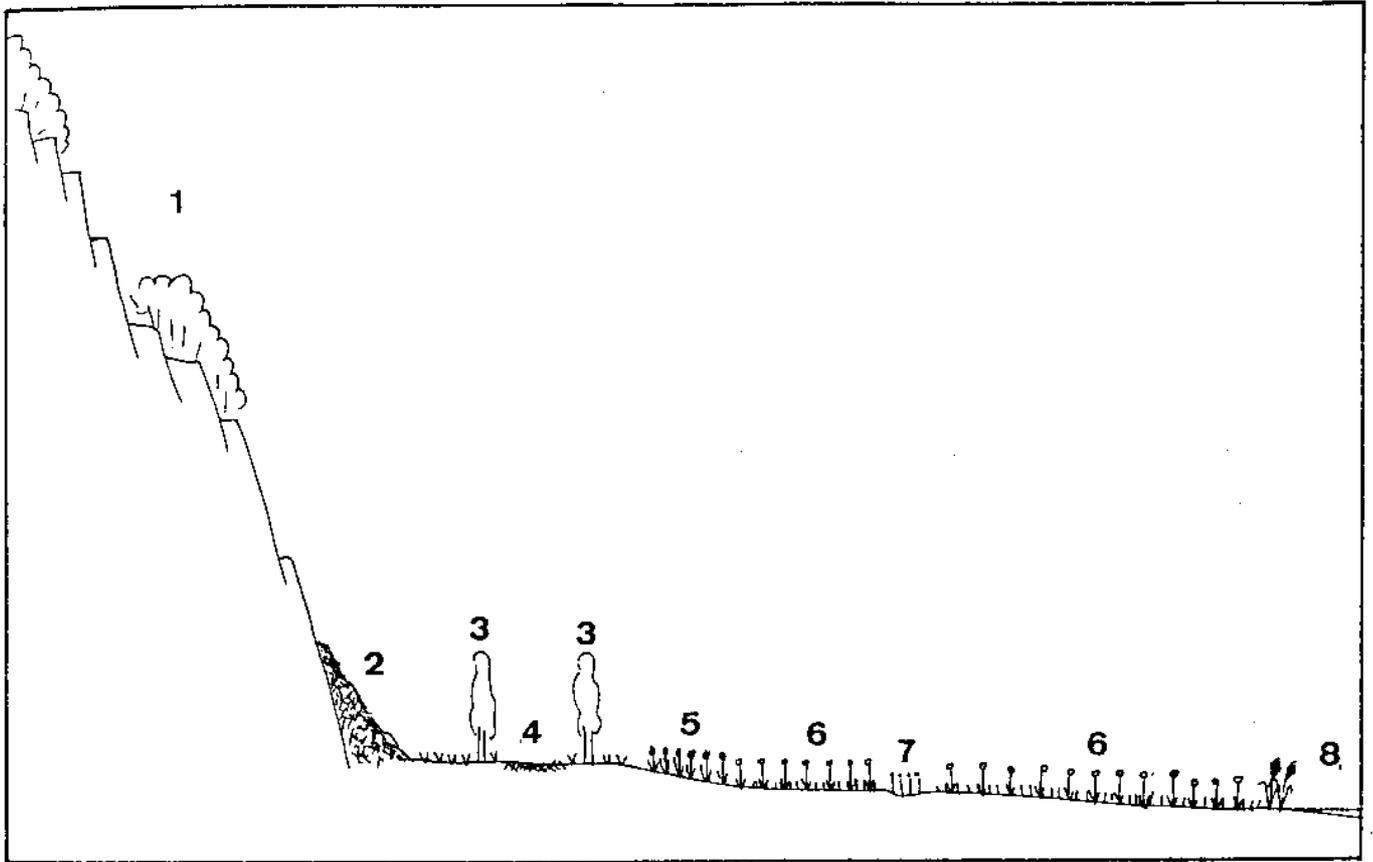
Les activités agricoles s'organisent autour de l'élevage, au sein de fermes de petite taille, en général ; le système de production est axé sur la production laitière ou l'embouche, celle-ci surtout dans le Maine (race normande en Bretagne et basse Normandie, race Maine-Anjou et charolaise dans le Maine et la Vendée ; mais la race frisonne concurrence les autres dans les exploitations laitières). La prairie permanente (plus exactement, de longue durée) reste un élément fondamental du système agricole.

2.2. Les paysages armoricains

Quoiqu'emprunt des actions anthropiques, le paysage armoricain reste très diversifié. Le bocage en est le trait le plus marquant, ensemble de prairies fermées par des haies vives plantées sur des talus, laissant courir entre elles de nombreux chemins creux, devenant fondrières pendant les automnes pluvieux. Ce paysage typiquement atlantique est malheureusement en régression dans certaines régions telles que Bretagne et Vendée.

Paradoxalement, le Massif armoricain est peu boisé ; les forêts sont limitées surtout à de grands massifs, typiquement domaines de la chênaie-hêtraie acidiphile atlantique (*Ilici-Fagetum* et formes dérivées), ourlée de l'*Hyperico-Melampyretum pratensis*, sur sol lessivé à moder, ou domaine de la frênaie occidentale (*Corylo-Fraxinetum*), ourlée du *Potentillo-Conopodietum majoris*, sur sol à mull acide. Le sapin pectiné (*Abies alba*) serait spontané dans certaines forêts du Bocage normand. Les vallées alluviales sont aussi un élément déterminant de cette région naturelle et c'est là que sont surtout concentrées les prairies étudiées ici. Dans quelques cas remarquables, les rivières s'encaissent vigoureusement, creusant leur vallée en gorges abruptes (l'Orne, le Noireau dans la partie du Bocage normand appelée "Suisse normande"). A ce niveau, la diversité du paysage est grande sur une distance petite et le transect suivant concrétise un cas que j'ai particulièrement étudié dans la vallée de l'Orne :

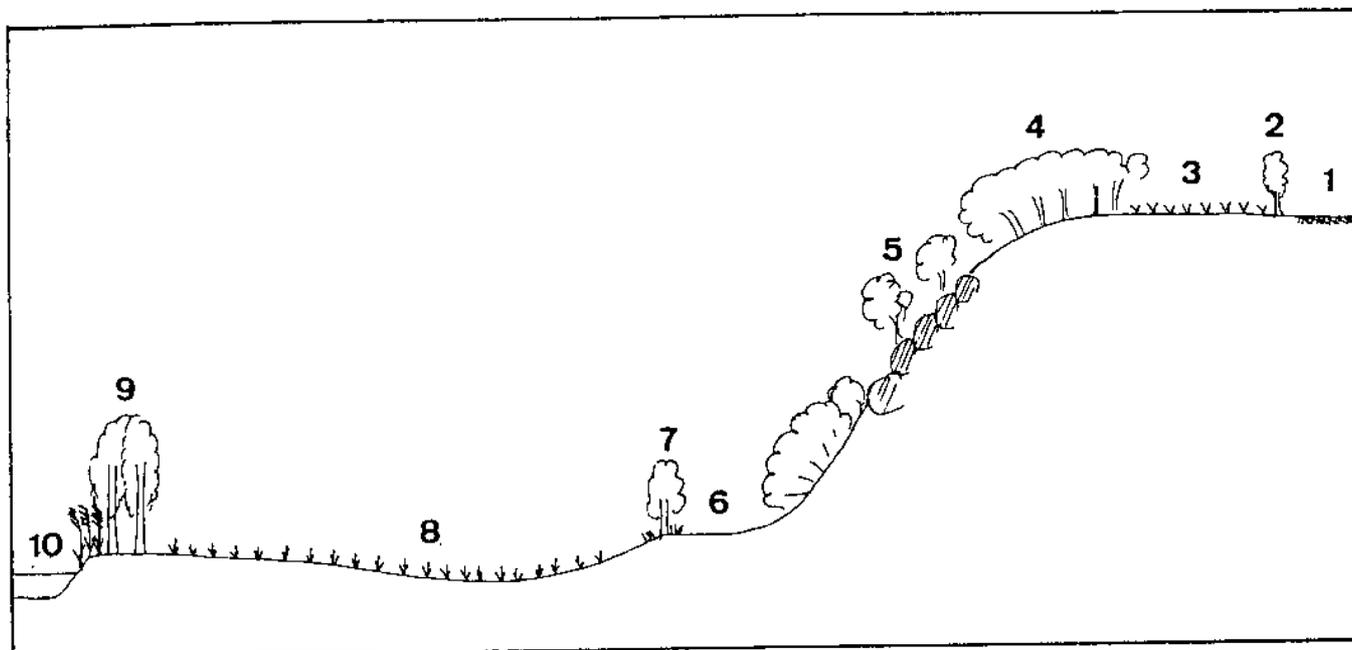
Transect I : Gorges de Saint-Aubert, près le Mesnil-Hermé (61)



1. paysage de rochers primaires avec les éléments suivants (DE FOUCAULT 1979b)
 - . race à *Umbilicus rupestris* de l'*Asplenietum septentrionali-adianthi-nigri*
 - . *Narduretum lachenali*
 - . *Hyperico linarifolii-Sedetum reflexi*
 - . *Geranio-Cardaminetum hirsutae*
 - . *Teucrio-Silenetum nutantis*
 - . *Teucrio-Corydaletum claviculatae*
 - . manteau à *Sarothamnus scoparius*
 - . forêt basse thermophile à *Quercus robur*-*Polypodium vulgare*
2. éboulis de schistes délités : *Narduretum lachenali galeopsietosum segetum*
3. haie : *Corylo-Crataegetum monogynae*, ourlé par le *Potentillo-Conopodietum majoris*
4. route
5. *Cirsio-dissecti-Scorzoneretum humilis*
6. *Oenanthe-peucedanifoliae-Brometum racemosi*
7. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
8. l'Orne bordé de roselières (*Phragmitetea*)

Dans quelques vallées vendéennes, on observe des structures analogues avec parfois des éléments vicariants :

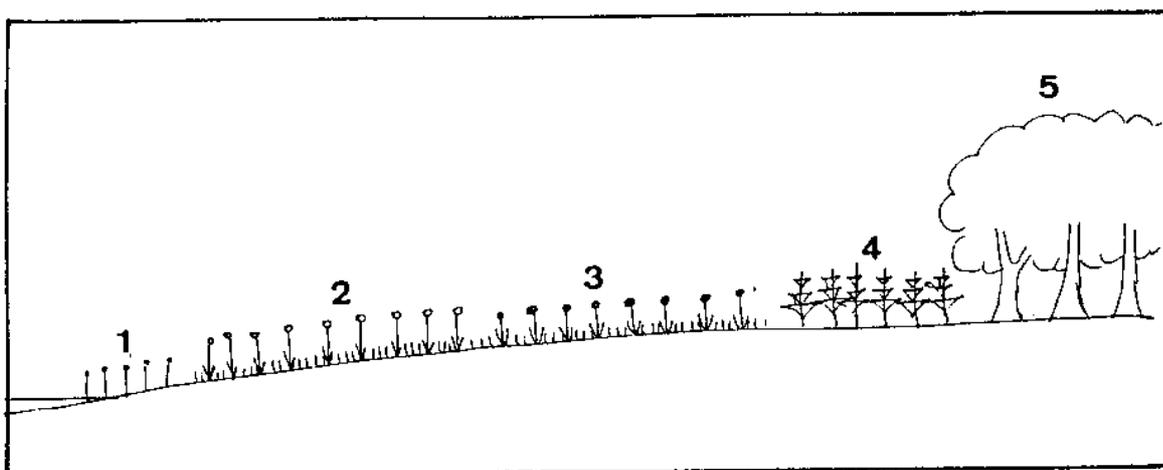
Transect 2 : vallée de la Moine, la Séguinière (49)



1. route
2. haie : *Lonicero-Rubetum ulmifolii* ourlé de *Potentillo-Conopodietum*
3. prairie secondaire (*Lolio-Cynosuretum*)
4. *Corylo-Fraxinetum*
5. paysage thermophile de rochers avec groupements à *Umbilicus rupestris*, *Teucrio-Silenetum nutantis*, *Teucrio-Corydaletum claviculatae*, groupements lichéniques et muscinaux ; alternance avec des fragments de landes à *Erica cinerea* et des pelouses à thérophytes (*Thero-Airion*) ; chênaie thermophile à *Asphodelus albus*
6. chemin ombragé
7. haie et *Potentillo-Conopodietum majoris*
8. vallée alluviale
9. frênaie riveraine à *Lathraea clandestina* en parasite sur les peupliers plantés
10. la rivière et sa frange de *Phragmitetea*

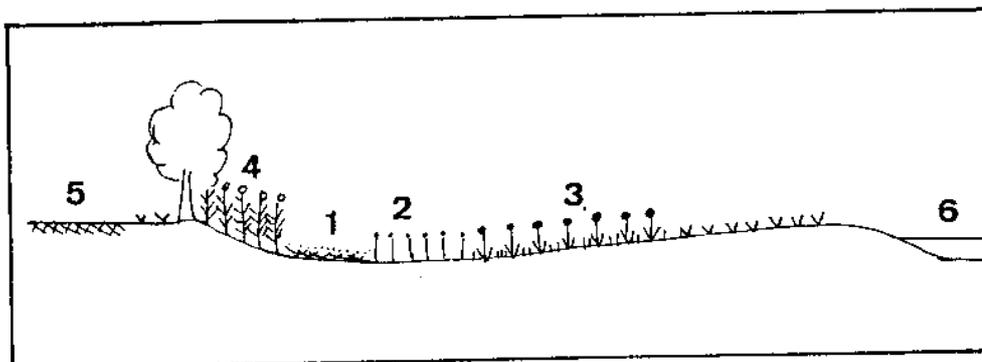
Le transect 1 présente déjà quelques éléments du système alluvial armoricain (numéros 5-6-7). Une étude réalisée dans une vallée de Sologne montre une structure équivalente :

Transect 3 : la Dauphinerie, entre Villeny et Ligny (45)



1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
2. *Oenantho peucedanifoliae-Brometum racemosi*
3. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis*
4. Fcugeraie à *Pteridium aquiliman*
5. Forêt

Le transect 4 correspond à une situation voisine, dans la vallée du Couesnon (rive gauche, sur D. 89, sous "la Villais", 22):



1. prairie flottante à *Glyceria* sp.pl.
2. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
3. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis*
4. mégaphorbiaie
5. route
6. lit mineur du Couesnon

D'autres transects seront présentés ultérieurement.

Le système hygrophile armoricain est situé en-dessous, topographiquement parlant, d'un ensemble de prairies mésophiles, voire mésoxérophiles, qui constitue un système prairial mésophile. Quelques-uns de ses éléments (*Galio saxatilis-Festucetum rubrae*, *Luzulo campestris-Cynosuretum*, *Lolio-Cynosuretum*, *Lolio-Plantaginetum majoris*, *Polygono-Matricarietum matricarioidis*) et leurs relations

ont été étudiés dans la troisième partie de ma thèse de troisième cycle (DE FOUCAULT 1980a). Dans ce même travail, on trouve d'ailleurs l'étude du système alluvial des vallées armoricaines. Aussi n'insisterai-je ici que sur quelques aspects nouveaux ou quelques interprétations légèrement corrigées. J'apporterai de nombreux relevés inédits qui viennent confirmer toute l'étude précédente et accroître l'aire de répartition des associations végétales. On doit aussi à GHESTEM, WATTEZ et VILKS, d'une part, CLEMENT, d'autre part, des observations conséquentes sur, respectivement, le Limousin et la Bretagne, observations qui seront reprises ici.

2.3. La mégaphorbiaie acidiphile occidentale : *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae* de Foucault 1980 *typicum nov.*

2.3.1. Données floristiques

Le tableau 3 rassemble 20 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A (rel. 1 à 10) et C (rel. 11 à 20) ; il synthétise d'autre part 41 relevés dans les colonnes B et D et provenant des sources suivantes :

- col. B : 1 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (tb. 8 ; rel. 10)
 16 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb. XV : rel. 2,3,4,5,7,12, 14 à 23)
 5 rel. inédits effectués en Bretagne avec P.-N. FRILEUX et B. CLEMENT
- col. D : 1 rel. CLEMENT 1980 (p. 494)
 3 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (p. 233 et tb. 8 : rel. 11-12)
 8 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb. XV : rel. 1,6,8,9,10,11,13,24)
 1 rel. GHESTEM et VILKS 1978 (p. 159)
 6 rel. DE SLOOVER, DUMONT et al. 1980 (tb. 9)

2.3.2. Synfloristique

La mégaphorbiaie armoricaine a déjà été étudiée antérieurement (DE FOUCAULT 1980a). On peut la définir floristiquement par la combinaison des espèces suivantes : *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Juncus acutiflorus*, *Angelica sylvestris*, plus rarement, *Lysimachia vulgaris*, *Valeriana repens*. Elle se distingue bien des mégaphorbiaies calcicoles propres à d'autres systèmes hygrophiles (systèmes 4) par l'absence des espèces plutôt liées à des substrats riches en base : *Cirsium oleraceum*, *Thalictrum flavum*, *Euphorbia palustris*, *E. villosa* ; même des espèces telles que *Eupatorium cannabinum* et *Symphytum officinale* n'y sont pas fréquentes. Signalons la présence par contre, de *Polygonum bistorta*, surtout dans certaines vallées du Bocage normand, et *Oenanthe crocata*. Les autres espèces sont des transgressives des ourlets nitrophiles ou préforestiers, et des roselières. Cette définition floristique justifie le statut d'association particulière pour ce groupement, sous le nom de *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae*.

2.3.3. Synécologie et syndynamique

Cette association occupe les zones humides des vallées alluviales dont le sol est de type hydromorphe, avec horizon de gley oxydé ponctué de taches rouille, surmontant un gley réduit vert-gris. Elle dérive de l'aulnaie-frênaie eutrophe à tendance acidiphile, qui constitue l'association forestière potentielle des petites vallées armoricaines. Les relevés du tableau 3 correspondent à la sous-association *typicum nov.* (type : rel. 14/3), la plus acidiphile, qui s'oppose à une sous-association *epilobietosum hirsuti* propre à un autre

système (systèmes 5) ; la présente sous-association est surtout définie par l'absence de *Epilobium hirsutum*. Ce groupement est souvent remplacé par des prairies hygrophiles du système, qui seront étudiées plus loin. La mégaphorbiaie se réfugie alors dans des sites peu ou pas soumis à l'action de l'agriculteur ou du bétail ; selon l'intensité de ces actions, on peut distinguer deux variations :

- l'une comportant quelques espèces indicatrices de telles influences : *Ranunculus repens*, *Cardamine pratensis*... (col. A,B,) ;
- l'autre dans laquelle ces espèces manquent (col. C,D) quand ces influences sont quasiment nulles.

Dans mon travail précédent (1980a), j'avais mis en évidence une sous-association à *Stellaria uliginosa*, *Epilobium tetragonum*, *Ranunculus flammula*, *Juncus effusus* ; les données nouvelles apportées ici ne confirment guère la validité de cette unité.

2.3.4. Synchorologie

Cette association se rencontre essentiellement dans les régions à substrat géologique acide (étages précambriens et primaires surtout). Elle est fréquente dans le Massif armoricain d'où elle a été décrite pour la première fois ; mais, d'après les données de GHESTEM et WATTEZ (1978), GHESTEM et VILKS (1978), elle existe aussi dans le Limousin, région naturelle qui offre effectivement beaucoup de points communs avec le Massif armoricain sur le plan géologique et paysager. Enfin, DE SLOOVER, DUMONT et al (1980) en rapportent des relevés de Belgique, plus précisément de l'Ardenne, ce qui complète le "V hercynien". En dépit de cette aire disjointe, les races ne sont guère différenciées ; tout au plus peut-on noter *Oenanthe crocata* comme différentielle régionale d'une race armoricaine. La carte 3 rapporte l'origine des différents relevés du tableau 3 pour la France occidentale. On y remarquera quelques points isolés en dehors du Massif armoricain et du Limousin (Périgord entre la Dronne et l'Isle).

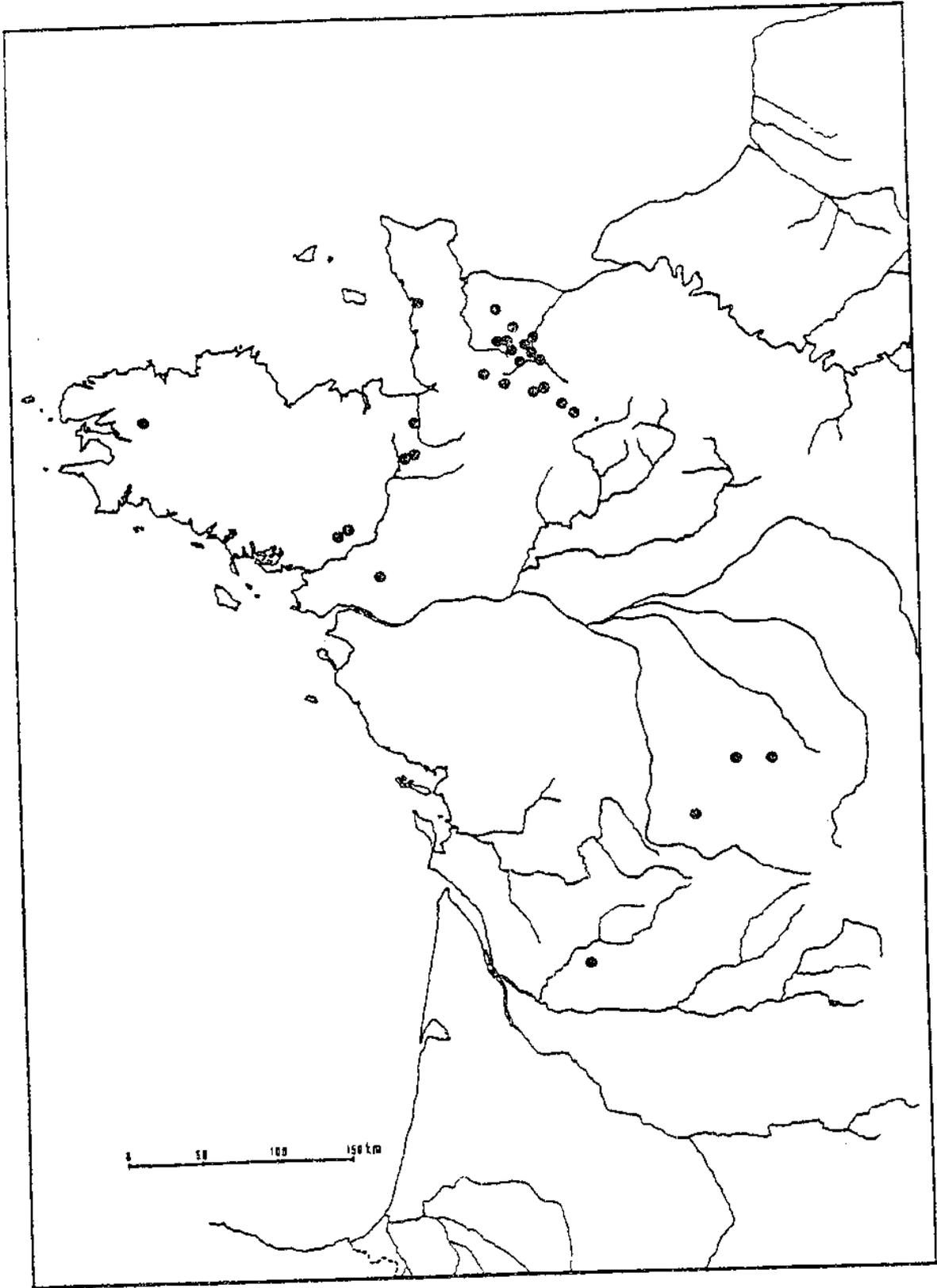
2.4. Les dépressions longuement inondées :

Eleocharo-Oenanthetum fistulosae ass. nov. *juncetosum acutiflori* subass. nov.

Je présente ici un groupement original que je n'avais pas étudié lors de mon travail sur les prairies humides du Bocage virois mais que j'ai récemment rencontré à plusieurs reprises dans le nord-ouest de la France, ainsi que dans le nord (dans ce cas, comme élément d'un autre système étudié un peu plus loin).

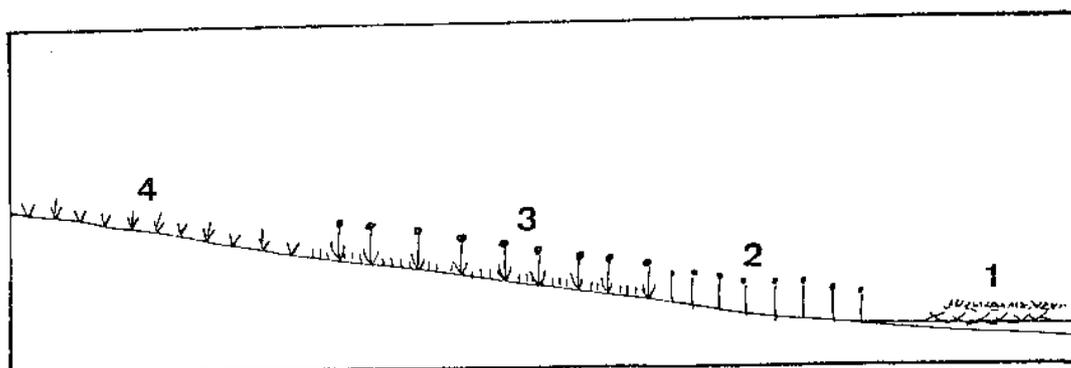
La considération de diverses séquences topographiques a montré que ce groupement s'intégrait selon différentes modalités au sein des paysages armoricains. Le transect 3 décrit précédemment montre sa position dans quelques dépressions au sein de la prairie de fauche hygrophile ; toutefois, le schéma le plus souvent rencontré est celui du type suivant :

CARTE 3



JUNCO ACUTIFLORI-FILIPENDULETUM TYPICUM

Transect 5 : Besné (44)



1. dépression à *Glyceria fluitans* ou *plicata*
2. groupement amphibie charnière : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
3. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis*
4. pré pâturé acide : *Luzulo-Cynosuretum cristati*

Quelquefois, on le rencontre dans un paysage de lande hygrophile ; quelques transects correspondant à ce cas seront présentés un peu plus loin (transects 6,8).

2.4.1. Données floristiques

Toutes les données du tableau 4 sont inédites ; je n'ai trouvé aucune mention de ce groupement dans la bibliographie pour l'ouest de la France.

2.4.2. Synfloristique et statut phytosociologique

On reconnaîtra ce groupement à la combinaison des espèces suivantes : *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis palustris*, *Juncus acutiflorus*, *Galium palustre* (ssp. *palustre*), *Ranunculus repens*, *Agrostis stolonifera*. Il se distingue fort bien du *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* riche en espèces exceptionnelles et propre au système du lit majeur de la Loire et de quelques dépendances (voir systèmes 4), ainsi que du *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* riche en espèces subhalophiles et propre au système 8 des marais saumâtres atlantiques. Par contre, il se distingue peu du groupement à *Oenanthe fistulosa* des plaines secondaires du nord de la France et de quelques autres régions. Pour cette raison, je considère que le groupement armoricain ne constitue qu'une sous-association *juncetosum acutiflori* nov. (relevé type : rel. 1/4) d'un *Eleocharo palustris-Oenanthetum fistulosae*, association qui sera typifiée lors de l'étude des systèmes 4.

Les autres espèces significatives rencontrées sont surtout des espèces des bas-marais oligotrophes, par ordre de fréquence décroissante : *Ranunculus flammula*, *Veronica scutellata*, *Hydrocotyle vulgaris*...

2.4.3. Physionomie

L'aspect de ce groupement tranche en général nettement sur celui des végétations de contact ; il est dominé par de petits héliophytes dressés qui structurent une strate supérieure alors que plusieurs espèces rampantes ou stolonifères contribuent à une bonne structuration de la strate inférieure. La phénologie est surtout estivale car le développement des espèces est tardif par suite des conditions écologiques particulières.

2.4.4. Synécologie et variations écologiques, syndynamique

L'*Eleocharo-Oenanthetum juncetosum* est caractéristique des sites mésotrophes soumis à des variations horizontales du niveau de l'eau, laquelle est plus ou moins acide, en relation avec la nature des substrats. L'inondation peut persister jusqu'au printemps ; dans les niveaux encore plus tardivement inondés (jusqu'en été ou toute l'année), on observe plutôt des groupements à *Glyceria* sp. pl. (transect 5).

Plus importante me semble l'évolution de cette association : dans certaines conditions écologiques, notamment d'asphyxie du substrat par l'eau mal oxygénée, le groupement s'enrichit en espèces oligotrophes des bas-marais. Les premières qui apparaissent (et qui sont donc souvent présentes) sont *Ranunculus flammula*, *Veronica scutellata*, peuvent venir ensuite *Agrostis canina*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex nigra*, *Cirsium dissectum* ; corrélativement, on observe souvent une régression des espèces prairiales mésotrophes comme le montrent les deux variantes mises en évidence dans le tableau 4. Ainsi l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum* peut évoluer vers une association amphibie oligotrophe étudiée ci-après, l'*Oenantho fistulosae-Agrostietum caninae*, dans les régions thermo-atlantiques.

Outre des relations avec les bas-marais, on peut aussi rencontrer des passages avec les *Littorelletea uniflorae*, classe réunissant des groupements oligotrophes amphibies de bas-niveau, ainsi qu'en témoigne la présence de *Baldellia ranunculoides*, *Apium inundatum*... ; on sait par ailleurs les relations existant entre les *Littorelletea uniflorae* et les bas-marais du *Juncion acutiflori*.

L'*Eleocharo-Oenanthetum* est, d'autre part, un groupement fragile sensible aux actions biotiques contraignantes, tel que le piétinement par le bétail ; *Eleocharis*, *Oenanthe* et plusieurs autres espèces régressent, puis disparaissent. Selon les conditions climatiques, l'association dérivée correspond soit au *Rumici-Alopecuretum geniculati* en climat atlantique moyen, soit au *Plantagini-Menthetum pulegii* en climat thermo-atlantique, comme le montrent les observations effectuées dans la vallée de la Loire (systèmes 4). Dans ma précédente thèse (1980a), je n'avais pas observé l'*Eleocharo-Oenanthetum*, mais simplement le *Rumici-Alopecuretum geniculati*, car les prairies étudiées étaient pâturées. Le relevé suivant est un autre exemple d'une telle végétation dégradée par le piétinement :

Châteauneuf d'Ille-et-Vilaine (56 ; 18-06-82), marais St Coulban
sur 4 m², recouvrement : 100%

Alopecurus geniculatus 54, *Plantago major* +, *Rumex crispus* +, *Ranunculus flammula* +, *Oenanthe fistulosa* +, *Myosotis scorpioides* +, *Juncus acutiflorus* +, *Veronica scutellata* 12, *Galium palustre* 12, *Agrostis stolonifera* 12, *Poa trivialis* +, *Glyceria* sp. 12, *Phalaris arundinacea* +, *Polygonum amphibium terrestre* +. Il se rattache au *Rumici-Alopecuretum geniculati*, étudié plus particulièrement dans les systèmes 4.

2.4.5. Synchorologie (carte 4)

La sous-association à *Juncus acutiflorus* de l'*Eleocharo-Oenanthetum* a surtout été rencontrée dans le Massif armoricain : Bretagne, basse Normandie, pays de Retz, Vendée ; elle existe dans certaines vallées du centre (Sologne). Elle existe aussi dans certains sites acides du nord de la France (Pas-de-Calais), notamment dans les prés communaux de Larronville-les-Rue (inédit) et Sorrus (WATTEZ 1978) ; elle y entre en contact avec divers groupements des *Littorelletea* et le *Comaro-Juncetum acutiflori* ; ces situations seront précisées lors de l'étude du système acide du nord de la France (voir système 3).

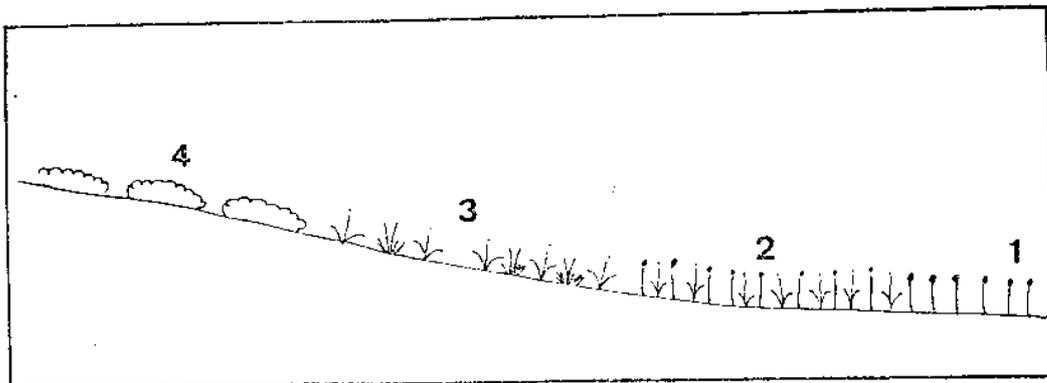
2.5. Le groupement amphibie oligotrophe : *Oenantho fistulosae-Agrostietum caninae* ass. nov. var. à *Juncus acutiflorus*

Sous certaines conditions écologiques, notamment par engorgement du sol par l'eau, l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* peut évoluer vers un groupement hygrophile oligotrophe à *Agrostis canina*. Le tableau 5 rassemble 5 relevés de ce groupement. Il montre que celui-ci est caractérisé par un ensemble d'espèces de bas-marais atlantiques (*Agrostis canina*, *Ranunculus flammula*, *Galium debile*, *Carex verticillatum*) combinées à quelques espèces de l'*Eleocharo-Oenanthetum* (*Eleocharis palustris*, *Oenanthe fistulosa*, *Galium palustre*, *Juncus acutiflorus*). Cette combinaison floristique assure à ce groupement une grande originalité et on peut le considérer comme association originale sous le nom de *Oenantho fistulosae-Agrostietum caninae* ass. nov. (rel. type : 3/5). En fait, nous retrouverons cette association dans d'autres systèmes. Les relevés du système acide eu-atlantique se distinguent de ceux du système alluvial du val de Loire par la présence de *Juncus acutiflorus* et l'absence de *Gratiola officinalis*, *Achillea ptarmica*... C'est pourquoi les relevés du tableau 5 doivent être rattachés à une variante à *Juncus acutiflorus* de l'*Oenantho-Agrostietum caninae*.

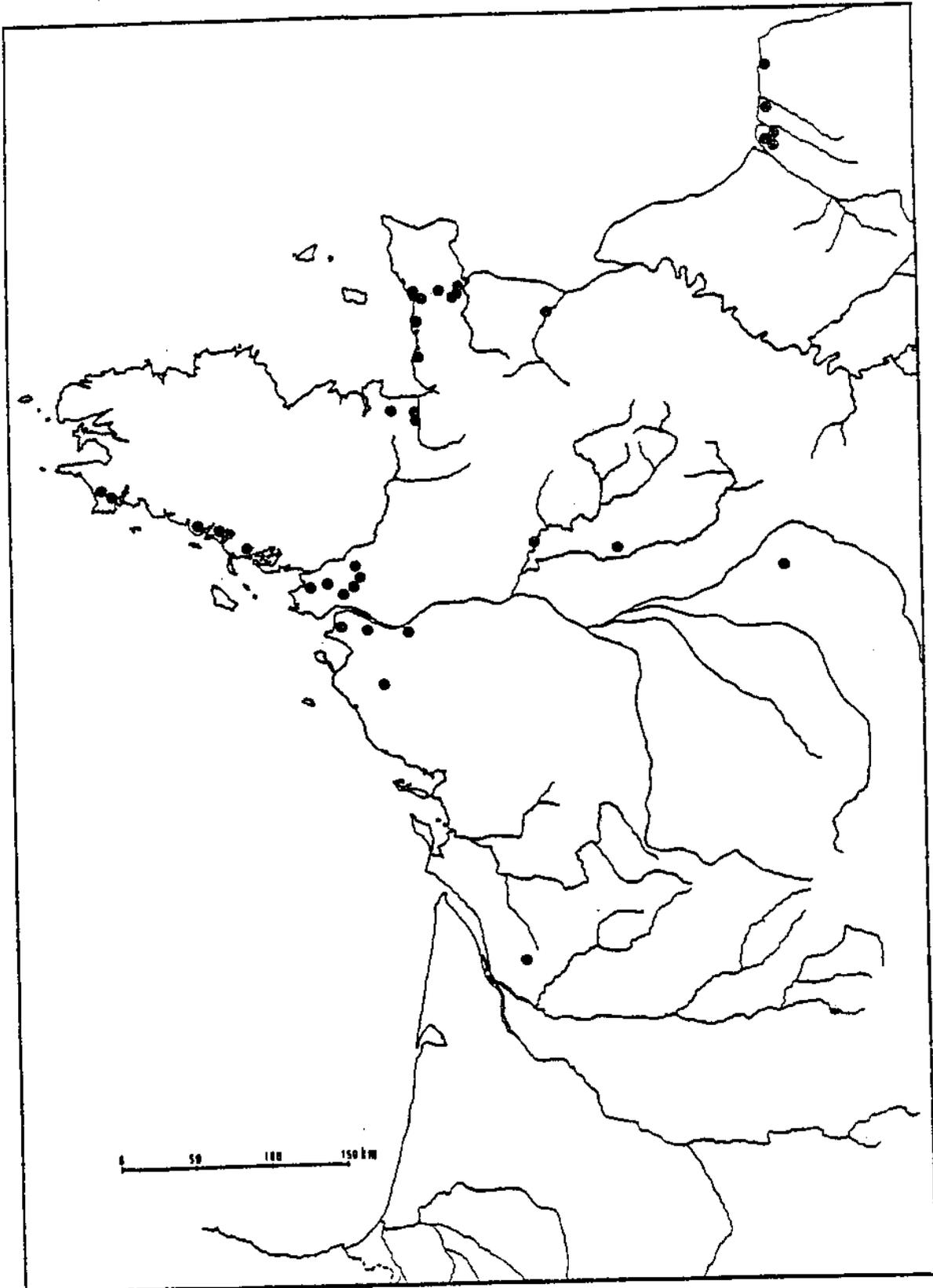
Ce groupement occupe des substrats minéraux ou peu organiques subissant des alternances de submersion et d'émersion. Par accumulation de matières organiques, l'*Oenantho-Agrostietum* évolue vers le *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae*, lié à des substrats plus tourbeux (voir III-17-2) ; dans ce dernier, les espèces de bas-marais prennent une place plus importante, alors que les espèces de l'*Eleocharo-Oenanthetum* disparaissent presque complètement (en particulier *Eleocharis palustris* est remplacé par *E. multicaulis*).

Ainsi l'*Oenantho-Agrostietum* apparaît comme une charnière édaphique et dynamique entre l'*Eleocharo-Oenanthetum* et le *Deschampsio-Agrostietum*. Quelques transects démontrent que cette charnière peut être aussi topographique :

Transect 6 : Sainte-Hélène, près de la rivière d'Etel (56)



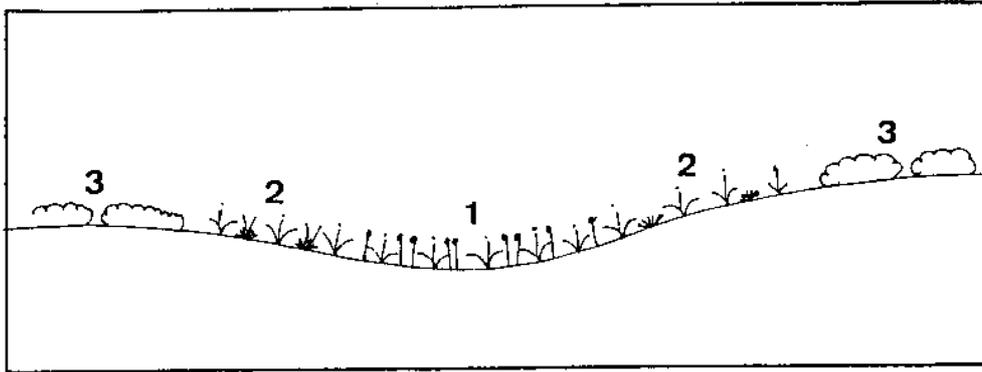
CARTE 4



ELEOCHARO-OENANTHETUM FISTULOSAE JUNCETOSUM ACUTIFLORI

1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
2. *Oenantho-Agrostietum caninae* var. à *Juncus acutiflorus*
3. *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae*
4. Landes mésophiles

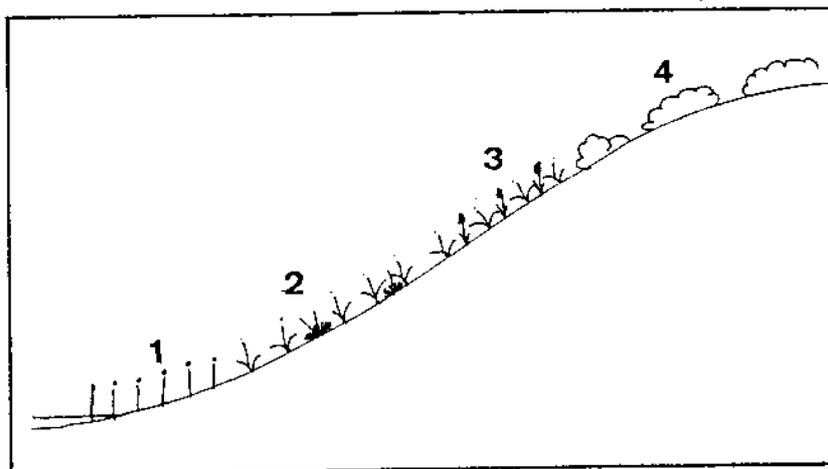
Transect 7 : forêt de Plouhinec (56)



1. *Oenantho-Agrostietum caninae* var. à *J. acutiflorus*
2. *Deschampsio-Agrostietum caninae*
3. Landes mésophiles

Il est exceptionnel d'observer le passage direct de l'*Eleocharo-Oenanthetum* au *Deschampsio-Agrostietum* :

Transect 8 : le Courégan, sud-ouest de Lorient (56)



1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
2. *Deschampsio-Agrostietum caninae* (mais un peu fragmentaire)
3. *Lobelio urentis-Agrostietum caninae*
4. Lande mésophile à *Erica ciliaris*

Cet intéressant groupement est cependant peu fréquent dans l'ouest de la France ; il possède une aire eu-atlantique, comme le montre la carte chorologique 18 (systèmes alcalins) à laquelle je renvoie pour replacer les relevés du tableau 5.

2.6. Le pré de fauche hygro-acidiphile : *Oenanthe peucedanifoliae*-*Brometum racemosi* de Foucault 1980

2.6.1. Données floristiques

Le tableau 6 rapporte 15 relevés inédits synthétisés dans la colonne A ; la colonne B synthétise 23 relevés provenant des sources suivantes :

- 18 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb XVIII)
- 3 rel. DELPECH 1978
- 1 rel. inédit, de Bretagne, effectué en collaboration avec P.-N. FRILEUX et B. CLEMENT
- 1 rel. inédit de Brenne (avec P.-N. FRILEUX et R. DELPECH)

2.6.2. Synfloristique

L'*Oenanthe-Brometum* est floristiquement défini par la combinaison *Oenanthe peucedanifolia*, *Bromus racemosus*, *Juncus acutiflorus*, *Lotus uliginosus*, *Alopecurus pratensis* ; il se distingue fort des associations vicariantes calcicoles par la rareté ou même l'absence d'espèces plus exigeantes en bases telles *Oenanthe silaifolia*, *Hordeum secalinum*, *Senecio aquaticus* ; il peut néanmoins comporter quelques espèces en commun avec les associations calcicoles : *Orchis laxiflora*, *Gaudinia fragilis* et, au sud de la Loire, *Fritillaria meleagris*. Les espèces des mégaphorbiaies peuvent être assez fidèles, localement, mais elles sont peu abondantes et ont une vitalité réduite.

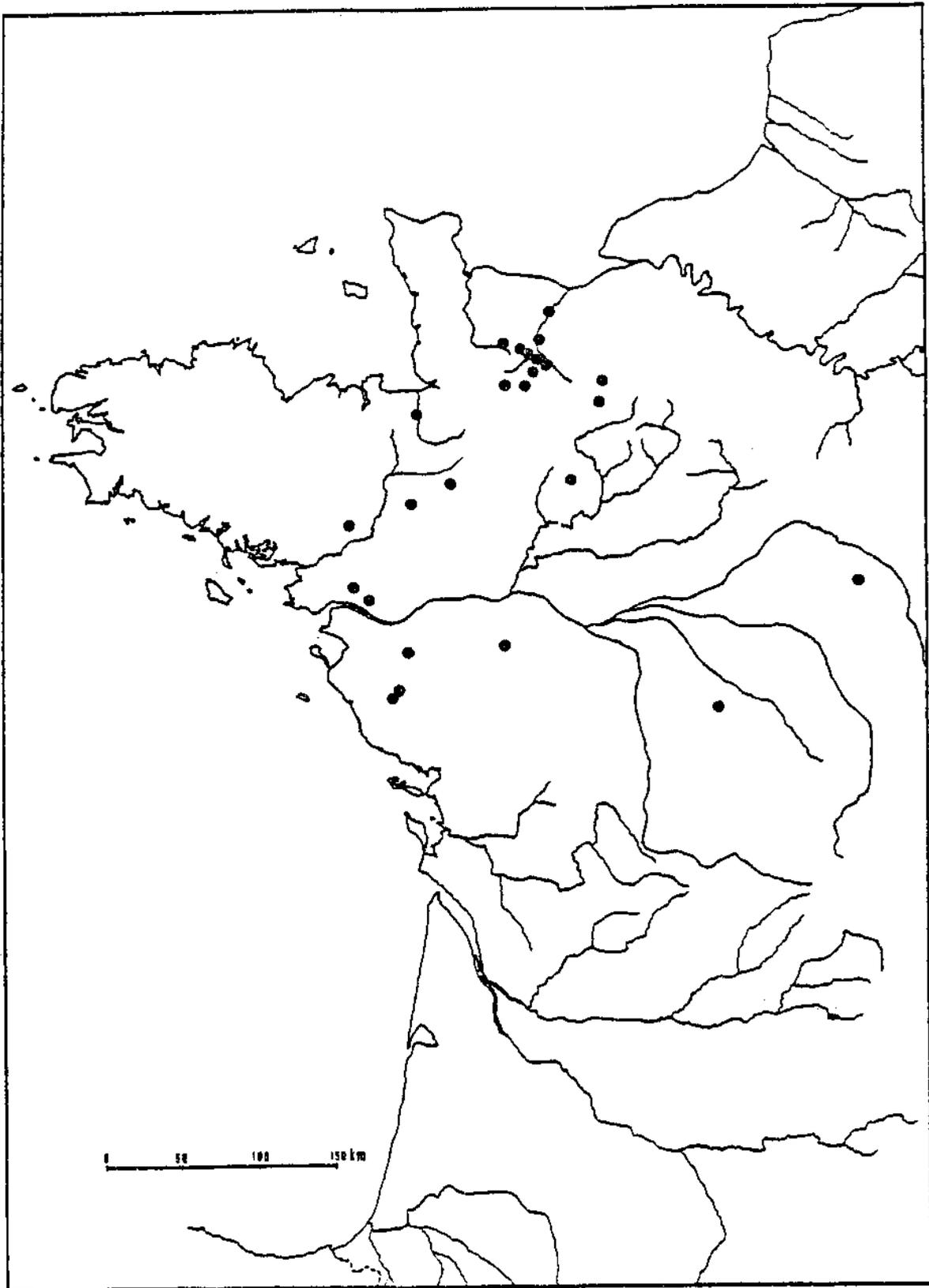
2.6.3. Synécologie et variations écologiques, syndynamique

L'*Oenanthe-Brometum* correspond à la prairie de fauche alluviale des vallées armoricaines ; il dérive du *Junco-Filipenduletum*, au contact duquel il peut se développer ; le sol ne diffère d'ailleurs guère de celui de la mégaphorbiaie. Toutefois une évolution pédologique affectant le sommet de l'horizon superficiel peut avoir une influence sur la composition floristique : l'accumulation de matières organiques favorise l'apparition d'espèces des bas-marais : *Scorzonera humilis* est une des premières à apparaître ; puis viennent *Agrostis canina*, *Carex verticillatum*, *Ranunculus flammula*, *Carex ovalis* ; ces espèces définissent une sous-association *scorzoneretosum humilis* nov. (relevé type : 4/6), par opposition à une sous-association *typicum* nov. (rel. type : 12/6). Cette sous-association *scorzoneretosum* traduit un passage vers le *Cirsio dissecti-Scorzoneretum*. Par pâturage, l'association passe au *Junco-Cynosu-retum*.

2.6.4. Synchronologie et variations chorologiques (carte 5)

Le centre de gravité de l'*Oenanthe-Brometum* se trouve très certainement dans le Massif armoricain méridional où il est encore riche en espèces thermophiles telles que *Gaudinia fragilis*, *Fritillaria meleagris*, *Orchis laxiflora* ; au nord de son aire, ces espèces se raréfient. Cette opposition chorologique avait déjà été observée dans mon précédent travail (1980a) : j'avais mis en évidence une sous-association *gaudinietosum fragilis* ; je dois légèrement corriger cette interprétation : cette variation est surtout à déterminisme géographique, il s'agit donc d'une race. Ce n'est pas une association répandue car elle est fragile et évolue facilement vers le *Junco-Cynosu-retum* ou le *Cirsio-Scorzoneretum*. Elle se termine aux extrémités nord-orientales du Massif armoricain où je l'avais remarquée pour la première fois (1976, tb III, rel. 45, par exemple) sans toutefois l'avoir bien comprise et sans en voir tout l'inté-

CARTE 5



OENANTHO, PEUCEDANIFOLIAE-BROMETUM RACEMOSI

rêt. La carte chorologique montre aussi sa présence en Brenne (observation inédite en compagnie de P.-N. FRILEUX et R. DELPECH), et en Sologne (DELPECH 1978). De l'Auxois, LONGCHAMP (1977) décrit sous le nom de "association provisoire à *Oenanthe peucedanifolia* et *Ranunculus repens*" un groupement proche de l'*Oenanthe-Brometum* mais bien plus neutrocline ainsi que l'indique la présence de *Hordeum secalinum*, *Galium verum*, *Trifolium fragiferum*, et plus continental par *Centaurea jacea*, *Carex vulpina*...; il s'agit probablement d'une association vicariante dans laquelle *Oenanthe peucedanifolia* se comporte d'une manière un peu différente que dans l'ouest de la France.

2.7. Le pré pâturé hygrophile acide: *Junco acutiflori-Cynosuretum cristati* Sz 1957

2.7.1. Données floristiques

Les tableaux 7 et 8 rassemblent 23 relevés originaux. La colonne B du tableau 7 synthétise 57 relevés provenant des sources suivantes :

- 5 rel. TRAETS 1964 (tb VI : col. E)
- 8 rel. WATTEZ 1978 (tb 5 : rel. 19 à 26)
- 12 rel. CAULLET 1980 (tb. 2, sauf rel. 9)
- 25 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb 17 : rel. 10 à 34)
- 7 rel. SOUGNEZ 1957

2.7.2. Synfloristique

L'association à *Junco acutiflorus* et *Cynosurus* est surtout définie négativement par la rareté des espèces des prairies de fauche hygrophiles (*Oenanthe-Brometum*) et des espèces de bas-marais différenciant le *Cirsio-Scorzoneretum*. Elle se distingue bien aussi du *Junco-Filipenduletum* par sa structure de prairie et non de mégaphorbiaie ainsi que par l'abondance des espèces prairiales ; les espèces de la mégaphorbiaie sont disséminées et ont une vitalité réduite. L'association étudiée ici est tout-à-fait semblable au *Junco-Cynosuretum cristati* décrit de Belgique par SOUGNEZ en 1957, ce qui justifie l'interprétation proposée ici.

2.7.3. Synécologie et variations, syndynamique

Dans le Massif armoricain, le *Junco-Cynosuretum* dérive du *Junco-Filipenduletum* ou de l'*Oenanthe peucedanifoliae-Brometum* sous l'action du pâturage par le bétail ; cette action élimine les espèces qui ne la supportent pas. Il existe aussi dans d'autres systèmes ; son origine est alors différente ; ainsi CAULLET (1980) l'a étudié dans le pays d'Auge (tb 2, sauf rel. 9) sur des alluvions acides, ou en position non alluviale sur terrains plus ou moins siliceux. WATTEZ (1978) l'observe aussi dans le système acide du nord de la France, sur argile à silex ou anciens cordons littoraux décalcifiés du Marquenterre appelés "foraines".

On peut y distinguer les variations suivantes :

- sous-association *typicum* (tableau 7) correspondant à ce que j'ai étudié antérieurement (1980a) dans le Bocage virois ;
- sous-association *scorzoneretosum* (même tableau) qui indique une évolution vers le *Cirsio-Scorzoneretum humilis* par enrichissement de

l'horizon supérieur du sol en matières organiques ; cette variation est différenciée par *Scorzonera humilis*, *Agrostis canina*, *Carex verticillatum*, *Succisa pratensis* ; déjà connue du Bocage virois (DE FOUCAULT 1980a), elle a été retrouvée dans le pays d'Auge (CAULLET 1980) ;

- une sous-association plus neutrocline *pulicarietosum dysentericae* prov. (tableau 8) différenciée par *Pulicaria dysenterica* ; cette variation annonce le *Pulicario-Juncetum inflexi* dans sa sous-association *juncetosum acutiflori* ; mais ici il manque *Carex flacca*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Epilobium parviflorum* et surtout *Juncus inflexus*. Cette sous-association du *Junco-Cynosuretum* correspond à des situations de passage chorologique ou écologique ; on la retrouve par exemple, dans les niveaux les plus éloignés du fleuve du lit majeur de la Loire sur alluvions en partie décalcifiées, à Varennes-sur-Loire ; on y observe la présence de *Rumex thyrsiflorus*.

2.7.4. Synchorologie (carte 6)

Le *Junco-Cynosuretum cristati* admet une aire subatlantique ; fréquent dans le Massif armoricain, il n'est cependant pas exclusif de ce système puisqu'il atteint le nord de la France et la Belgique comme on l'a déjà précisé. Il est à rechercher dans tout le Limousin et sans doute ailleurs en France, dans des sites appropriés.

2.8. Le pré hygrophile acide oligotrophe :

Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis de Foucault 1980

Cette association a été étudiée en détail dans ma thèse précédente (de FOUCAULT 1980a) ; depuis, mes recherches dans l'ouest et quelques autres sites m'ont amplement confirmé sa valeur phytosociologique. Je ne présenterai ici que les grandes lignes la concernant, en insistant plutôt sur quelques aspects observés depuis le précédent travail.

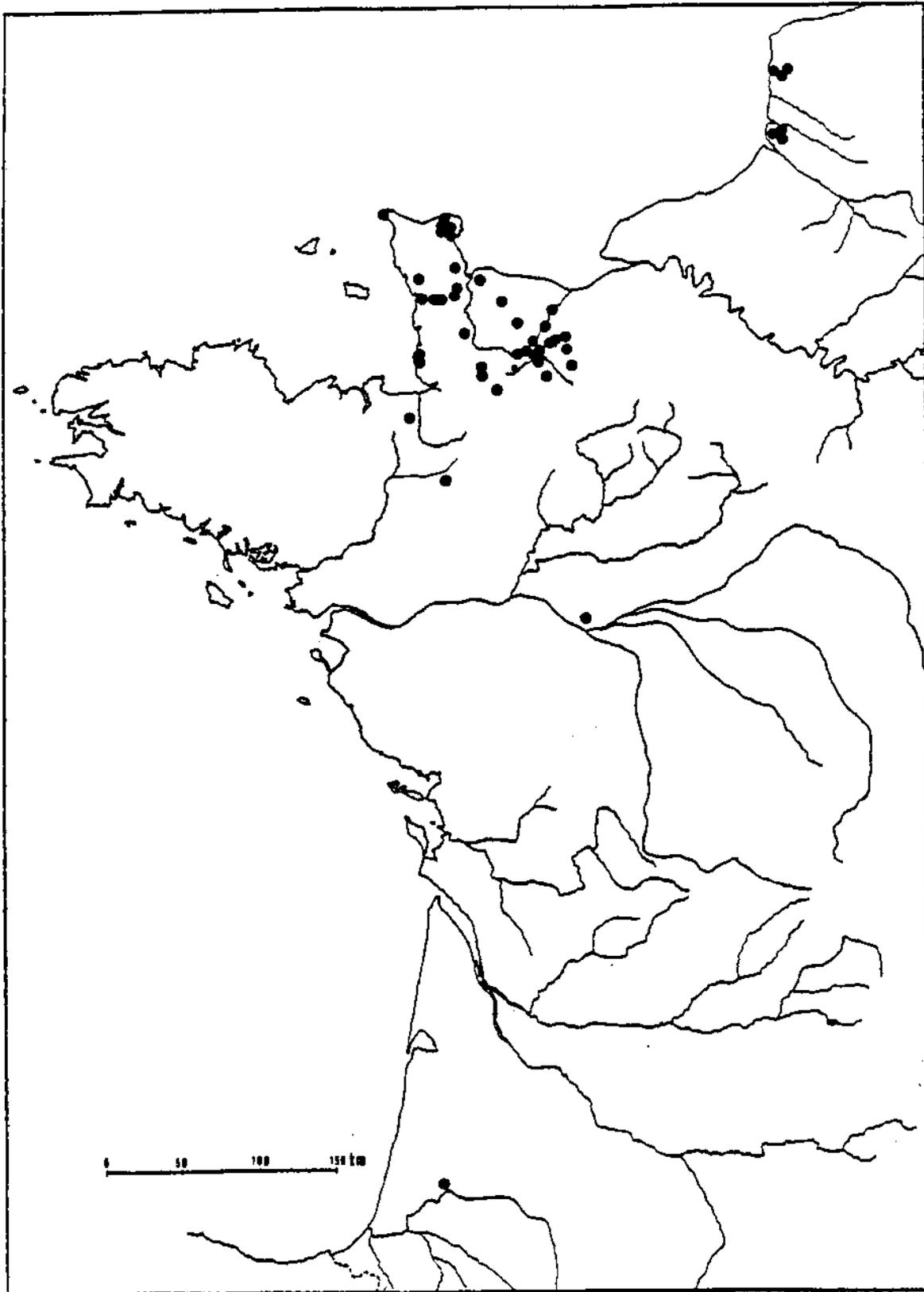
2.8.1. Données floristiques

Les données concernant cette association ont été regroupées dans les tableaux 9, 10, 11, 12. Le tableau 9 réunit 54 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 71 relevés publiés synthétisés dans les colonnes B et C, provenant des sources suivantes :

- col. B : 7 rel. CLEMENT 1980 (p. 471, 472 : rel. 1)
- 45 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb 20 : rel. 1 à 45)
- 1 rel. DELPECH et FRILEUX 1978 (rel. 8)
- 1 rel. DELPECH 1978 (rel. 8)
- 12 rel. inédits, en collaboration avec P.N. FRILEUX et B. CLEMENT
- col. C : 5 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb 21)

Le tableau 10 réunit 11 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 2 relevés de DELPECH et FRILEUX 1978. (rel 3,5) synthétisés en B.
Les tableaux 11 et 12 rassemblent respectivement 4 et 13 relevés inédits.

CARTE 6



JUNCO ACUTIFLORI-CYNOSURETUM CRISTATI

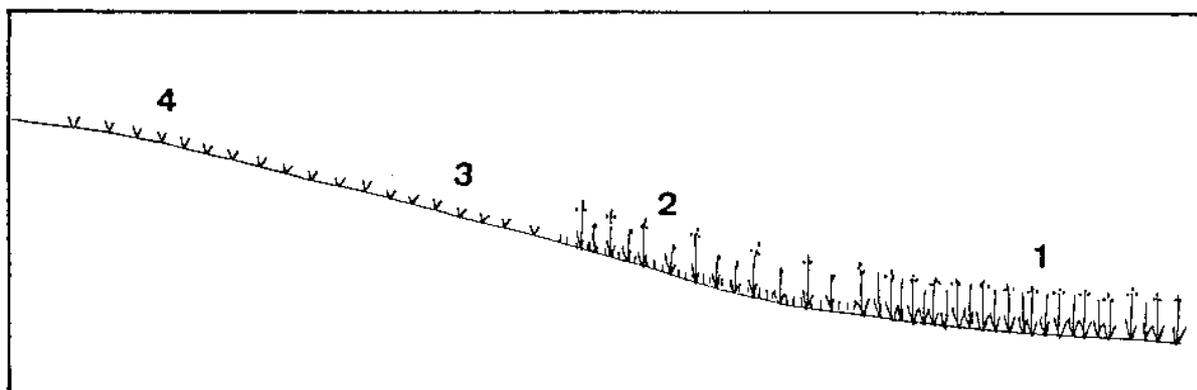
2.8.2. Synfloristique

Sur le plan floristique, on reconnaîtra le *Cirsio-Scorzoneretum* à la combinaison des espèces suivantes : *Cirsium dissectum*, *Scorzonera humilis*, *Carum verticillatum*, *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Carex panicea*, *Ranunculus flammula*, *Carex ovalis*, *Juncus conglomeratus* ; dans mon précédent travail, j'avais ajouté à cette liste *Carex pallescens*, *C. nigra*, *Dactylorhiza maculata* ; ces espèces n'ont pas été souvent observées dans les nouveaux relevés. Un certain nombre d'espèces mésophiles y sont aussi assez fréquentes : *Centaurea nigra*, *Hypochoeris radicata*, *Ajuga reptans*. Par ce dernier trait, il se distingue bien du pré tourbeux à *Juncus acutiflorus* ; il s'en écarte aussi par l'absence ou la grande rareté d'un certain nombre d'espèces turficoles : *Carex echinata*, *Viola palustris*, *Scutellaria minor*, *Anagallis tenella*, *Eriophorum angustifolium*, *Wahlenbergia hederacea*, *Epilobium palustre* ; en outre *Hydrocotyle vulgaris* et *Molinia coerulea* n'y sont que modérément présentes. D'une manière générale, cette association a un caractère prairial plus prononcé que la prairie tourbeuse. La tonalité phytogéographique dominante est franco-atlantique.

2.8.3. Synécologie et variations, syndynamique

A la différence du pré tourbeux à *Juncus acutiflorus*, le *Cirsio-Scorzoneretum* est lié à des sols hydromorphes à gley dont l'horizon supérieur est minéral ou très faiblement organique. Cependant, il est sujet à des phénomènes asphyxiques, conséquence d'une diminution de la porosité totale de l'horizon par compaction. Effectivement, le rôle biotique du gros bétail semble déterminant dans cette évolution pédologique et cela explique que le *Cirsio-Scorzoneretum* puisse naître au sein du *Juncus-Cynosuretum* et de l'*Oenanthe-Brometum* lorsque ces groupements sont pâturés. Cela explique aussi la présence d'espèces de bas-marais, bien adaptées à ces conditions asphyxiques, ainsi qu'à la vie en milieu oligotrophe qui résulte de ces phénomènes. Avec le temps, ces phénomènes peuvent s'amplifier, les horizons supérieurs s'enrichissant de plus en plus en matières organiques mal décomposées. Le *Cirsio-Scorzoneretum* tend à évoluer vers la prairie tourbeuse, le *Caro-Juncetum acutiflori*, étudié ci-après. D'ailleurs on peut observer ces deux associations en relation topographique, selon le transect suivant :

Transect 9



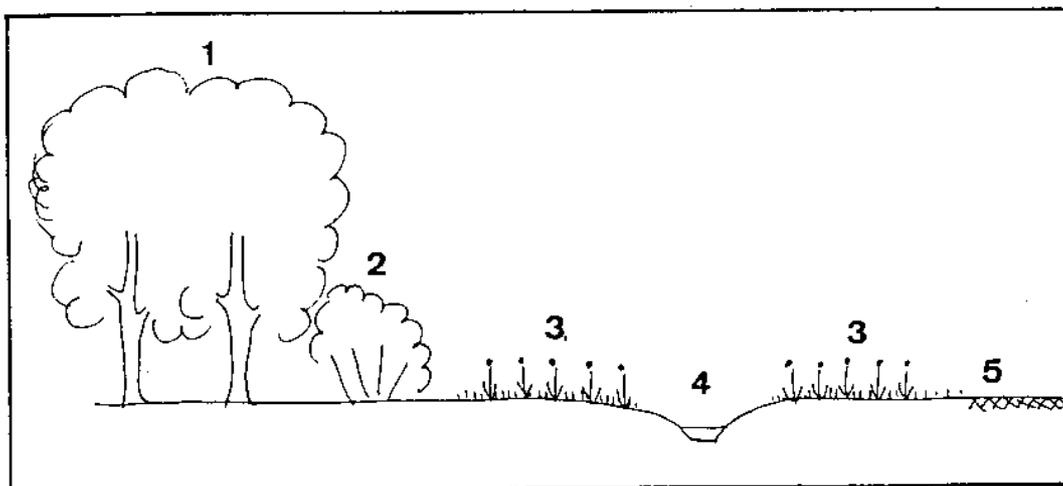
1. *Caro verticillati-Juncetum acutiflori*
2. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum*
3. *Luzulo-Cynosuretum* à *Ranunculus repens*
4. *Luzulo-Cynosuretum* à *Ranunculus bulbosus*

Le *Cirsio-Scorzoneretum* apparaît ici comme une association charnière entre le *Caro-Juncetum* et le *Luzulo-Cynosuretum*, sur le plan topographique ; il apparaît aussi charnière entre le *Juncu-Cynosuretum*, l'*Oenantho-Brometum* et le *Caro-Juncetum*, sur le plan dynamique.

Les individus de *Cirsio-Scorzoneretum* provenant des systèmes alluviaux armoricains sont très riches en espèces prairiales parce qu'ils dérivent, nous l'avons vu, de prairies hygrophiles (tableau 9) ; ils correspondent à la sous-association *typicum* nov. (rel. type : 7/9). Par abandon de la prairie, cependant, les espèces oligotrophes telles que *Scorzonera humilis*, *Cirsium dissectum* prennent un tel développement que les espèces prairiales banales peuvent régresser considérablement (observations dans certains sites du nord de la grande Brière).

Il existe cependant d'autres cas d'individus quasi dépourvus d'espèces prairiales banales : le *Cirsio-Scorzoneretum typicum* peut être observé indépendamment des systèmes alluviaux, en tant que prairie forestière régressive, au sein de certaines forêts acides du nord-ouest et de l'ouest de la France ; le tableau 10 présente quelques relevés correspondant à cette situation. Les espèces prairiales sont remplacées par des transgressives des ourlets préforestiers (alliance du *Teucrium scorodoniae*). En observant à nouveau les prairies, on remarque qu'effectivement, le *Cirsio-Scorzoneretum* y a les caractères d'une prairie forestière, car il est quelquefois en relation avec de grandes fougeraies à *Pteridium aquilinum* qui possèdent le caractère d'ourlet préforestier (voir transect 3). On retrouve ce trait de prairie forestière dans une variation intéressante du *Cirsio-Scorzoneretum* (n'appartenant cependant pas au système armoricain) : le tableau 11 rapporte 4 relevés d'une sous-association à *Selinum carvifolia* étudiée sur quelques hermes forestières du Perche septentrional ; le transect 10 montre sa position à l'intérieur du système forestier :

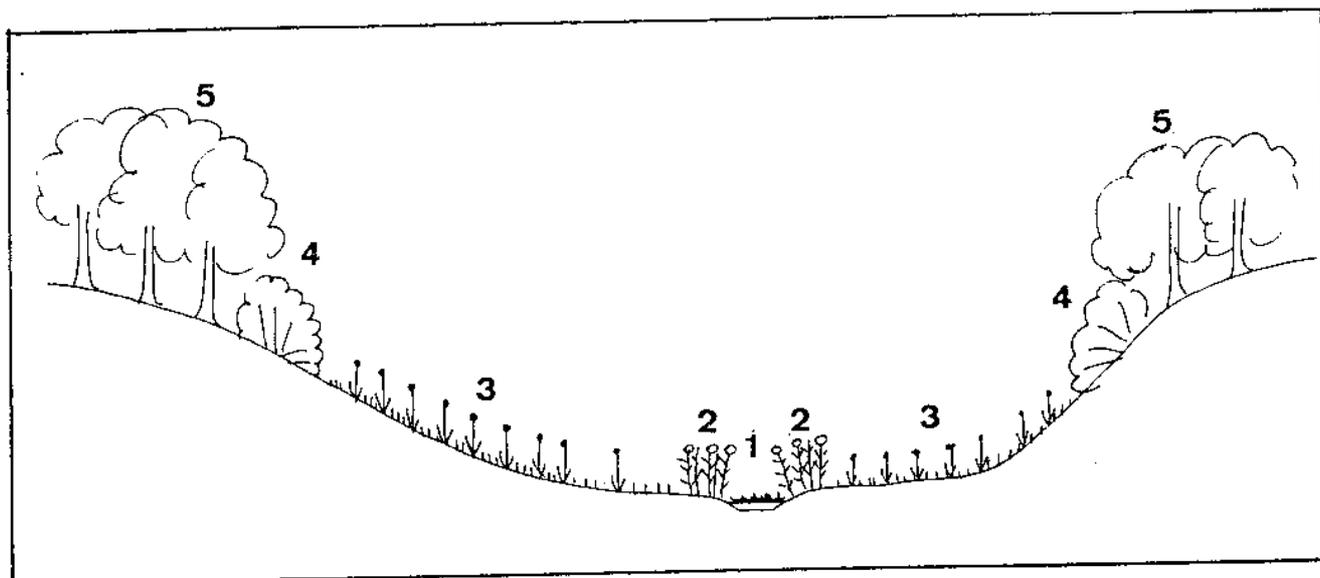
Transect 10 : forêt du Perche (61), entre l'Etoile et Prépotin



1. forêt
2. manteau préforestier
3. *Cirsio-Scorzoneretum selinetosum carvifoliae*
4. fossé
5. route forestière

La position forestière de cette sous-association apparaît aussi de manière très démonstrative sur le transect suivant :

Transect 11 : petite vallée entre Balleroy et la Bazoque (14)



1. ruisseau et franges d'*Apietum nodiflori*
2. mégaphorbiaie : *Junco acutiflori-Filipenduletum*
3. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum selinetosum carvifoliae*
4. manteau et ourlet préforestier
5. forêt

On doit préciser aussi que cette évolution régressive d'un groupement forestier ou préforestier vers le *Cirsio-Scorzoneretum* se fait par l'intermédiaire de groupements à *Succisa pratensis* et *Stachys officinalis*. Des relevés de ces groupements ont déjà été présentés antérieurement (DE FOUCAULT 1980a : tb 24, 25, 26) ; selon les cas, ils se rattachent au *Galio saxatilis-Festucetum rubrae* ou au *Luzulo-Cynosuretum cristati* en tant que variations ; dans ce même travail, j'ai montré les affinités forestières de ces groupements, souvent en relation topographique avec des fougeraies à *Pteridium aquilinum*. Ainsi le *Cirsio-Scorzoneretum* apparaît aussi comme charnière entre certains ourlets préforestiers du *Teucrium scorodoniae* et le *Caro-Juncetum*.

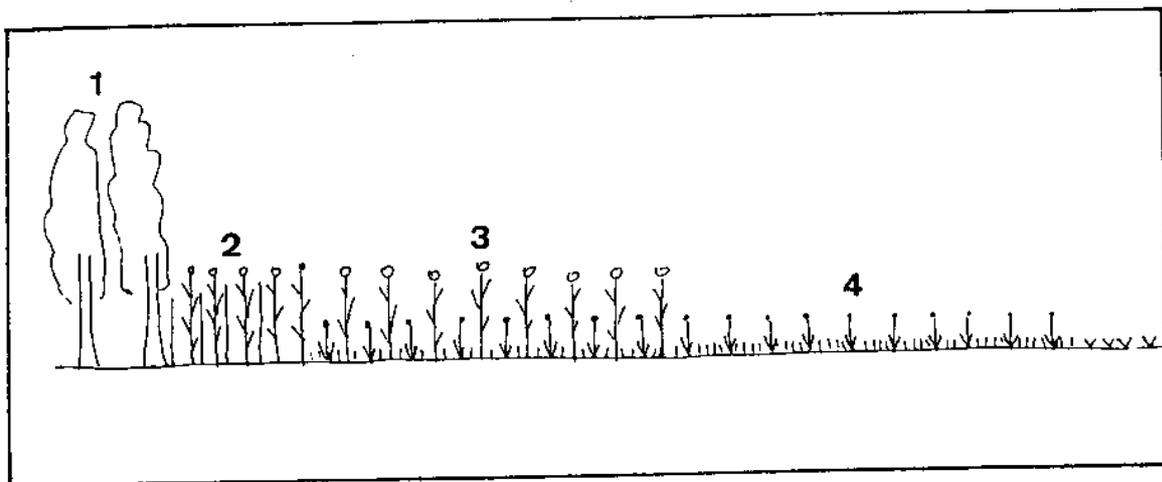
Signalons d'autre part que l'assèchement du *Cirsio-Scorzoneretum* peut faire évoluer cette association vers une moliniaie, le *Caro verticillati-Molinietum*, où apparaît notamment *Erica tetralix* (système 17-2).

Dans mon précédent travail (DE FOUCAULT 1980a), j'avais mis en évidence une sous-association de passage vers le *Caro-Juncetum*, différenciée par *Carex echinata*, *Wahlenbergia hederacea* ; je pense à présent qu'il faut placer cette variation dans le *Caro-Juncetum*, afin de conserver une bonne définition floristique des deux associations ; en effet, dans le cas contraire, il serait délicat de placer certains relevés entre la sous-association *caricetosum echinatae* du *Cirsio-Scorzoneretum* et le *Caro-Juncetum acutiflori*.

Dans certains cas, le *Cirsio-Scorzoneretum*, dérivant donc du *Junco-Cynosuretum* ou de l'*Oenanthe-Brometum*, peut par évolution à la suite de l'abandon de

la prairie, revenir au *Junco-Filipenduletum*, mégaphorbiaie initiale de ces groupements hygrophiles ; cela se manifeste surtout par l'envahissement du *Cirsio-Scorzoneretum* par les espèces de la mégaphorbiaie ; j'ai observé ce phénomène dynamique au pied de la forêt d'Ecouves (la Ferrière-Béchet, 61) :

Transect 12.



1. peupleraie plantée
2. *Junco acutiflori-Filipenduletum* linéaire
3. faciès à *Filipendula ulmaria* du *Cirsio-Scorzoneretum typicum*
4. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum typicum*

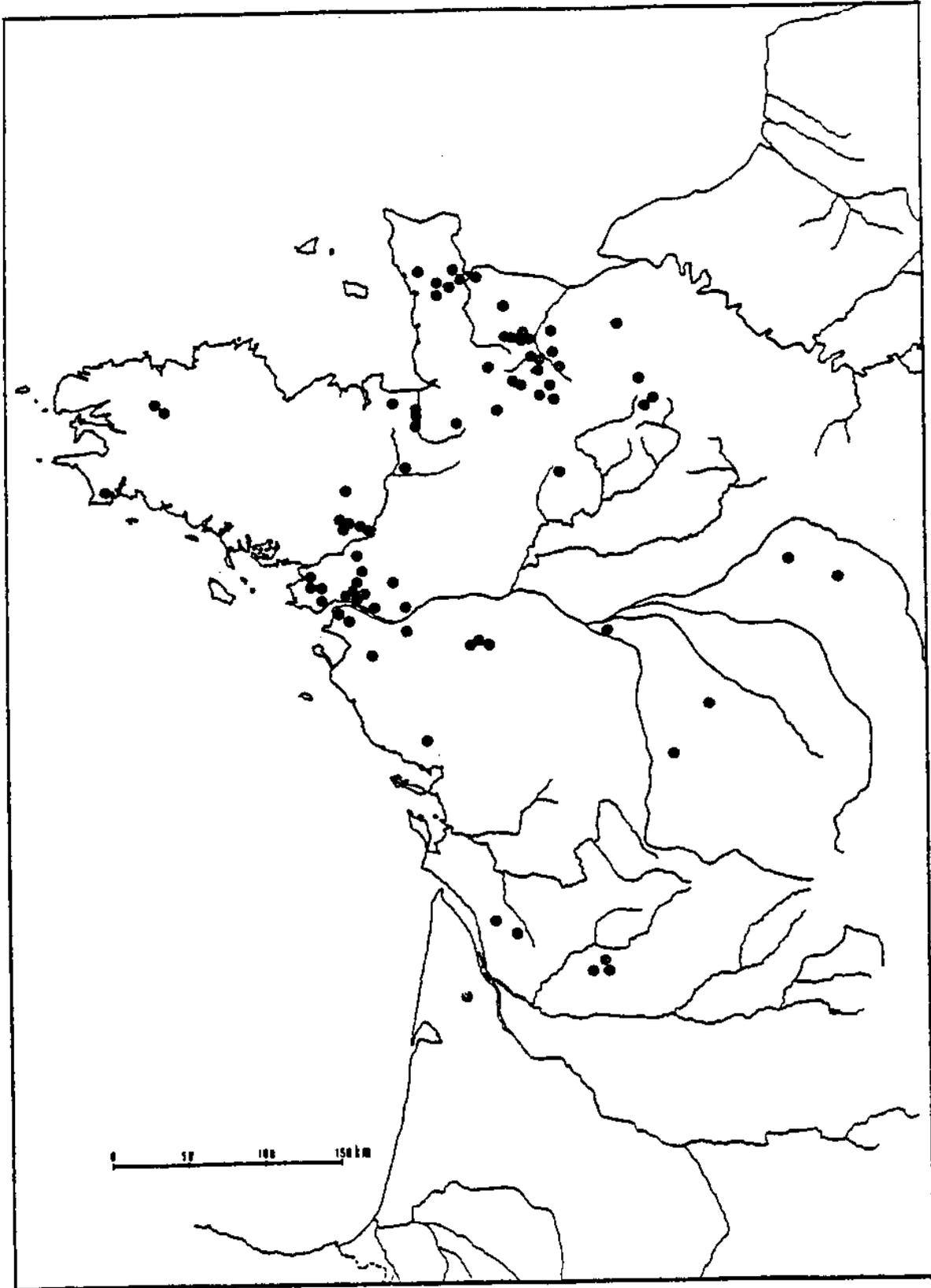
La recolonisation s'effectue à partir de la mégaphorbiaie pure linéaire. Avec le temps, celle-ci devrait occuper tout l'espace ; seules quelques espèces oligotrophes relictuelles témoigneront de l'histoire de la parcelle principale.

2.8.4. Synchorologie et variations (carte 7)

L'aire du *Cirsio-Scorzoneretum* est manifestement centrée sur le Massif armoricain ; mais la carte 7 montre qu'il admet cependant une aire assez vaste dans l'ouest et le nord-ouest de la France. Il y est représenté par sa race occidentale à *Centaurea nigra*. En effet, des observations antérieures (DE FOUCAULT 1980a) ont montré sa présence isolée dans certains sites du centre de la France (Morvan, Creuse) ; cette population est différenciée par *Centaurea jacea* au lieu de *C. nigra*, ce qui justifie la définition d'une race sub-continentale (tableau 9, col. C).

La population occidentale offre peu de variations floristiques selon les différentes composantes de l'aire : en grande Brière et en quelques sites de Bretagne centrale *Peucedanum lanceifolium* v. nènètre assez fréquemment (tb. 12).

CARTE 7



CIRSIO DISSECTI-SCORZONERETUM HUMILIS A CENTAUREA NIGRA

Dans les régions à climat plus chaud (pays de Retz...), *Orchis laxiflora* peut être bien représentée ; elle doit être considérée comme relictée de l'*Oenanthe-Brometum racemosi*. L'association atteint quelques sites du pays d'Auge ainsi que les relevés de CAULLET (1980) se rattachant à la sous-association *scorzoneretosum humilis* du *Junco-Cynosuretum*. Nous l'avons étudiée sur quelques placages siliceux des environs de Lisieux en compagnie de P.-N. FRILEUX (1982, inédit). Dans sa sous-association plus neutrophile à *Selinum carvifolia* (tableau 11), elle atteint le Perche septentrional. Vers le sud-ouest de la France, je l'ai suivie ponctuellement jusque dans la Double périgourdine et les Landes septentrionales.

2.9. Le pré-tourbeux : *Caro verticillati-Juncetum acutiflori* Oberd. in Oberd. 1979 *typicum*

2.9.1. Données floristiques

Le *Caro-Juncetum* est une association qui a été souvent étudiée dans le nord-ouest de la France et dans le Limousin ; le tableau 13 réunit 35 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A₁ à A₄ et C₁. De nombreux relevés déjà publiés ont été synthétisés dans les colonnes B et C, selon la répartition suivante :

- col. B₂ : 28 rel. DE FOUCAULT 1980a (tb 14; tb 20 : rel. 46 à 53)
 30 rel. GHESTEM et VILKS 1978 (tb V ; tb II : rel. 2 ;
 tb III : rel. 5,9 ; tb IV : rel. 2,3,5,6,7,9 à
 13);
 8 rel. inédits avec B. CLEMENT et P.-N. FRILEUX de Bre-
 tagne
 5 rel. GHESTEM, MOREL-VAREILLE et al. 1974 (tb. 1 : rel.
 1 à 5)
 3 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (tb 7 : rel. 5,7,8)
 2 rel. DELPECH 1978 (rel. 17, 18)
 1 rel. GHESTEM et GEHU 1974 (p. 25, rel. 3)
 6 rel. LEMEE 1937 (tb. 40 ; rel. 1,2,5,6,8,10)
 10 rel. CHOUARD 1924 (p. 1141)
 37 rel. GUEUGNON 1967 (tb. de "*Crepido-Juncetum*" : 38
 premiers relevés moins le n°30)
- col. B₁ : 4 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (tb 7 : rel. 2,3,6,12)
 8 rel. GHESTEM et VILKS 1978 (tb II : 1,3,4 ; tb III :
 rel. 3,4,6,8,10)
 5 rel. GHESTEM et GEHU 1974 (p. 17 ; p. 25 : rel. 1,2 ;
 p. 19)
 8 rel. LEMEE 1937 (tb 40 : rel. 3,4,7,9,11 ; tb 41 :
 rel. 1,2,3)
 40 rel. TOUFFET 1969
 6 rel. KORNECK 1962 b
 21 rel. RALLET 1935 (p. 136)
- col. C₂ : 6 rel. CLEMENT 1978 (tb "*Peucedano-Juncetum*, race à
Viola palustris" : rel. 24 à 29)
 3 rel. CLEMENT 1980 (tb 3 : rel. 2,3,4)
- col. C₃ : 15 rel. CLEMENT 1978 (tb "*Peucedano-Juncetum*, race à
Viola palustris" : rel. 9 à 23)
 1 rel. CLEMENT 1980 (tb 3, rel. 5)

2.9.2. Synfloristique et interprétation

Ce groupement est floristiquement défini par la combinaison des espèces suivantes : *Carex verticillata*, *Juncus acutiflorus*, *Carex echinata*, *Cirsium dissectum*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex panicea*, *Anagallis tenella*, *Agrostis canina*, *Scutellaria minor*, *Carex laevigata* et, localement, *Eriophorum angustifolium*, *Viola palustris*. Par l'ensemble de ses espèces turficoles, il se distingue bien du *Cirsio-Scorzoneretum* qui le relaie sur des substrats moins organiques, plus minéraux ; d'ailleurs *Scorzonera humilis* y est moins fréquent. Par ses affinités atlantiques évidentes, ce groupement apparaît aussi différent du *Juncetum acutiflori* Br.-Bl. 1915 (rebaptisé *Comaro-Juncetum acutiflori* (Br.-Bl. 1915) Pass. 1964), essentiellement subatlantique.

Dans une étude précédente (DE FOUCAULT et GEHU 1980), ce pré tourbeux avait été interprété comme sous-association *juncetosum acutiflori* du *Molinietum atlanticum* Lemée 1937 rebaptisé *Caro verticillati-Molinietum coeruleae*, en accord avec les règles de la nomenclature moderne. Plusieurs arguments permettent à présent de penser que ce groupement mérite un rang supérieur à la sous-association. L'argument majeur est naturellement d'ordre floristique. L'abondance des données concernant ces groupements permet une fine analyse différentielle ; il s'avère que, en dehors d'un lot commun d'espèces atlantiques, les moliniaies sont différenciées par la présence d'*Erica tetralix* et *Gentiana pneumonanthe* ; il y manque, en revanche, un certain nombre d'espèces différenciant les jonchaies turficoles : *Wahlenbergia hederacea*, *Carex laevigata*, *Epilobium palustre*... On peut avancer aussi des arguments écologiques et paysagers : la moliniaie nord-occidentale appartient aux paysages des landes humides qui seront étudiés dans un autre système (systèmes 17) et présente des relations avec la lande à *Erica tetralix* ; la jonchaie a tous les caractères d'une prairie tourbeuse qui seront précisés dans le paragraphe suivant. Cette jonchaie turficole doit donc être considérée comme une association territoriale originale ; par contre, le nom est plus délicat à déterminer : dans le récent ouvrage d'OBERDORFER (1979), on trouve les deux nomen nudum suivants : *Anagallido tenellae-Juncetum acutiflori* (Phil. 1963) Oberd. et *Caro verticillati-Juncetum acutiflori* Oberd. mscr. En attendant la publication effective de la suite des *Suddeutsche Pflanzengesellschaften* (nouvelle édition) de OBERDORFER, afin de savoir ce que recouvrent ces deux noms (ou de décider s'ils ne sont pas en définitive synonymes), j'ai retenu le second : *Caro verticillati-Juncetum acutiflori*.

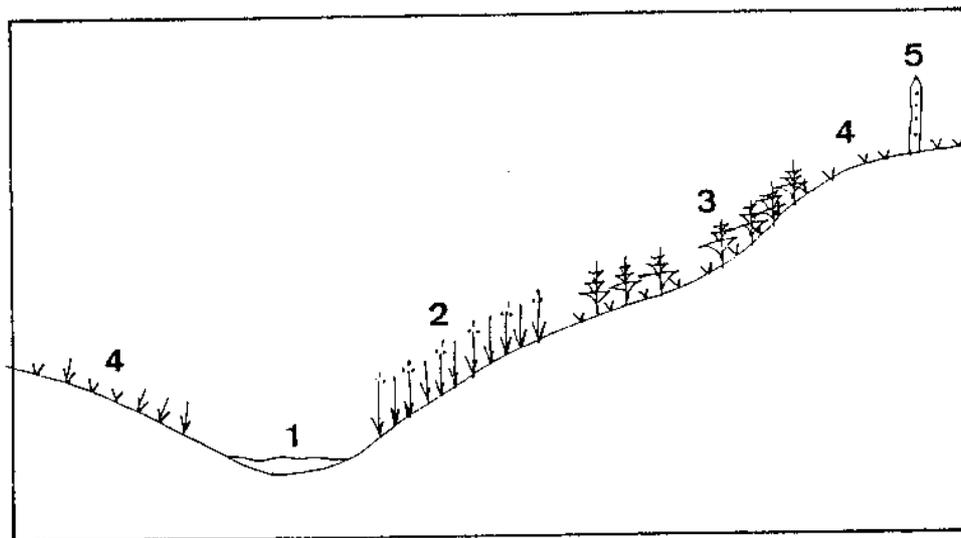
2.9.3. Synécologie et variations, syndynamique

J'ai déjà précisé que le *Caro-Juncetum* a tous les caractères d'une prairie tourbeuse ; elle se situe de façon assez répétitive au voisinage des ruisseaux, en tête desquels elle s'installe de manière optimale. Elle caractérise donc des sites engorgés par une eau courante pendant une très grande partie de l'année. L'horizon supérieur du sol est nettement tourbeux et acide. Il peut être aussi instable qu'un tremblant marginal de tourbière. Dans certains cas, même, on observe un léger bombement au centre de la prairie tourbeuse. Ces caractères écologiques différencient bien le *Caro-Juncetum* du *Caro-Molinietum*, celui-ci étant principalement lié à des sols hydromorphes asphyxiants, à pseudo-gley, avec variation verticale du plan d'eau.

Cette association offre quelques variations à déterminisme écologique : tous les relevés réunis et synthétisés dans le tableau 12 peuvent être considérés comme appartenant à la sous-association *typicum* nov. (type : rel. 23/13) qui s'oppose à une sous-association plus neutrophile différenciée par *Juncus subnodulosus*, *Carex hostiana*... localisée surtout dans quelques marais du Cotentin (système 5) ; la sous-association *typicum* présente les variantes suivantes :

- variante à *Anagallis tenella* (tb 13, rel. 1 à 16) qui caractérise les suintements d'eau superficielle, lorsque le pré tourbeux présente une pente ; l'intensité de ces suintements peut varier au cours de l'année ; ainsi dans le transect suivant, les suintements sont induits par le ruisseau dont le niveau monte pendant l'hiver.

Transect 13 : mont Pinçon (14), flanc sud



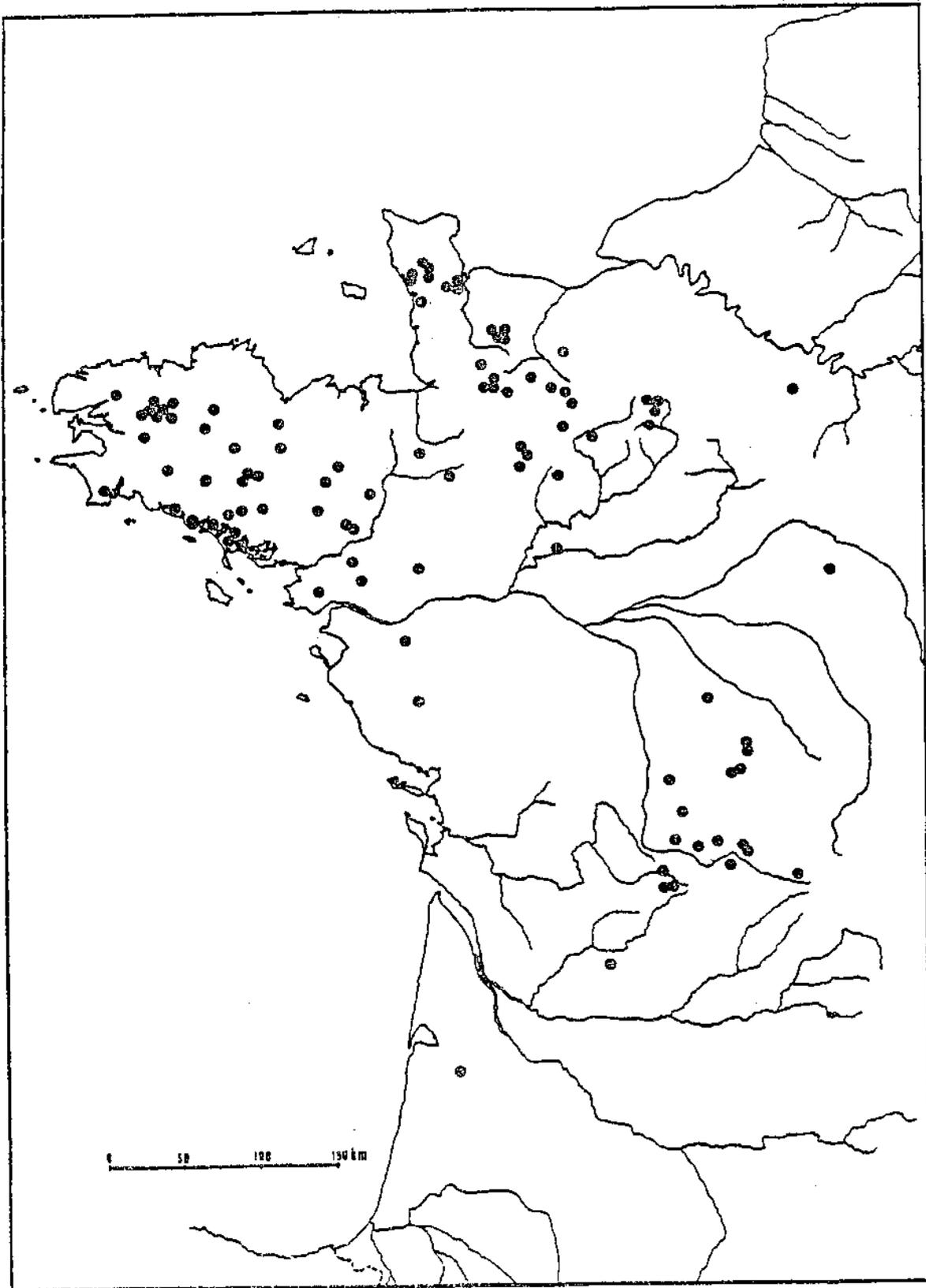
1. ruisseau à niveau variable
2. *Carex-Juncetum typicum* var. à *Anagallis tenella*
3. *Luzulo-Cynosuretum* à *Pteridium aquilinum*
4. *Luzulo-Cynosuretum*
5. clôture

Le groupement est souvent plus ouvert ; outre *Anagallis tenella*, cette variante est différenciée par *Eleocharis multicaulis*, *Carex demissa*, *Hypericum elodes* ; on remarquera les relations floristiques qui existent avec les groupements de l'*Hydrocotyle-Baldellion* (classe des *Littorelletea*).

- variante correspondant à la tourbière fermée, sans suintement ; les différentielles positives sont peu fréquentes (citons *Veronica scutellata*, *Viola palustris* localement, *Ranunculus repens*, *Carex ovalis*). Sur la base de quelques données bibliographiques, on peut penser que cette variante pourrait présenter une variation plus mésotrophe à *Galium uliginosum*, *Angelica sylvestris*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Valeriana dioica* mais cela reste à préciser plus complètement.

L'influence du bétail sur ces prairies se manifeste au sein de fines variations à *Ranunculus acer*, *Ajuga reptans*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*... ; on la retrouve aussi bien dans la variante à *Anagallis tenella* (col. A₂) que dans l'autre variante (A₄) ; par ailleurs les col. B₂ et C₃ montrent qu'on peut la mettre aussi en évidence dans les nombreux relevés publiés par divers auteurs antérieurement. Ces observations prouvent que la présence d'espèces prairiales dans cette prairie tourbeuse n'est pas obligatoire mais qu'elle est liée à des pressions biotiques.

CARTE 8



CARO VERTICILLATI-JUNCETUM ACUTIFLORI
(sauf système basque)

L'évolution progressive du *Caro-Juncetum* se fait vers le boisement, notamment vers une association des *Alnetea glutinosae*, le *Carici laevigatae-Alnetum glutinosae* ; la présence de *Carex laevigata* dans le pré tourbeux est un bon argument en faveur de cette évolution ; elle peut se faire par l'intermédiaire de manteaux turficoles à *Salix aurita* et *Salix cinerea*. A l'inverse, il peut localement dériver de l'aulnaie turficole.

2.9.4. Synchorologie

L'aire du *Caro-Juncetum* est essentiellement armoricaine et limousine (carte 8) ; ponctuellement, il atteint l'Ardenne (JOUANNE 1926) et se termine dans le massif allemand du Taunus (D. KORNECK 1962b). Il ne varie guère de manière significative dans les différentes composantes de son aire. Signalons que *Viola palustris* se limite aux sites dont le climat se rapproche le plus du type montagnard (pluviométrie élevée, températures basses) : Limousin (GHESTEM et GEHU 1974, GHESTEM et VILKS 1978), collines du Bocage normand (ALLORGE 1926, DE FOUCAULT 1980a), Morvan (GUEUGNON 1967) ; cette espèce manque dans le Perche (LEMEE 1937), en Brenne (R. DELPECH et P.-N. FRILEUX 1978).

La carte montre la présence ponctuelle du *Caro-Juncetum* au sud de la Loire, où le climat plus chaud lui est moins favorable. En Bretagne péninsulaire, le *Caro-Juncetum* est représenté par une race particulière différenciée par l'ibéro-armoricaine *Peucedanum lancifolium* (CLEMENT 1978) ; je n'ai pas jugé utile d'en cartographier les stations connues sur une autre carte. (tb 13, col. C₁, C₂, C₃).

2.10. Le groupement pionnier régressif : *Anagallido tenellae-Pinguiculetum lusitanicae* (Riv.-God. 1964) ass. nov.

2.10.1. Données floristiques

Le tableau 14 réunit 29 relevés inédits synthétisés en A ; la colonne B résume 4 relevés publiés par RIVAS-GODAY (1964), sous le nom de "groupement à *Carex echinata* et *Pinguicula lusitanica*".

2.10.2. Physiographie

Le groupement à *Pinguicula lusitanica* occupe de très petites surfaces au sein de diverses associations de bas-marais atlantiques, notamment dans le *Caro-Juncetum* ; il y apparaît comme groupement régressif sur les substrats tourbeux ou minéraux dénudés ; plus rarement, on peut le rencontrer dans quelques chemins ou talus humides ou suintants.

2.10.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Outre sa situation physiographique très caractéristique, on reconnaît le groupement à la combinaison constante de *Pinguicula lusitanica* et *Anagallis tenella* ; les autres espèces significatives présentes sont : *Carex panicea*, *Molinia coerulea*, *Drosera rotundifolia*, *D. intermedia*, *Erica tetralix* en vitalité réduite ; moins souvent, on peut trouver encore *Carex demissa*, *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*. Malgré quelques espèces communes avec la variante à *Anagallis tenella* du *Caro-Juncetum typicum*, le présent groupement s'en distingue bien par l'absence ou la faible vitalité d'un certain nombre d'espèces dont *Cirsium dissectum*, *Wahlenbergia hederacea*, *Carex laevigata*, *Succisa pratensis*, *Carex nigra*, *Lotus uliginosus*... Par sa tonalité phytogéographique très nettement

atlantique, il se distingue bien du *Drosero intermediae-Rhynchosporium albae*, écologiquement voisin par son caractère pionnier, mais qui possède des affinités phytogéographiques circumboréales par *Lycopodiella inundata*, *Rhynchospora alba*, *Rh. fusca*, espèces rares ou absentes dans notre groupement (voir III-17-1).

Par tous ces caractères, ce groupement possède une individualité phytosociologique manifeste; je propose le nom de *Anagallido tenellae-Pinguiculetum lusitanicae* (Riv.-God. 1964) ass. nov. pour en tenir compte. Dans ce nom, je fais référence à quelques observations de RIVAS-GODAY (1964), qui a rapporté 4 relevés d'un "groupement à *Carex echinata* et *Pinguicula lusitanica*" effectués dans un marais espagnol et qui correspondent bien à notre association. (rel. type: 29/14).

2.10.4. Physionomie et phénophases

Malgré la petitesse des espèces de cette association, la physionomie est très attirante, surtout au moment des floraisons de la Pinguicule et d'*Anagallis tenella*; comme elles n'ont pas lieu simultanément, on peut assister à une succession de phénophases vivement colorées: une phénophase vernale à tardivernale marquée par *Pinguicula lusitanica*, une phénophase estivale moyenne marquée par *Anagallis tenella* et les *Drosera*. Beaucoup d'autres espèces, par contre, ayant une vitalité réduite, fleurissent peu ou pas.

On remarque l'importance des plantes carnivores à rosettes basales (*Pinguicula*, *Drosera*) dans cette association; *Anagallis tenella* a une toute autre physionomie puisqu'elle possède des tiges rampantes.

2.10.5. Synécologie, syndynamique et variations

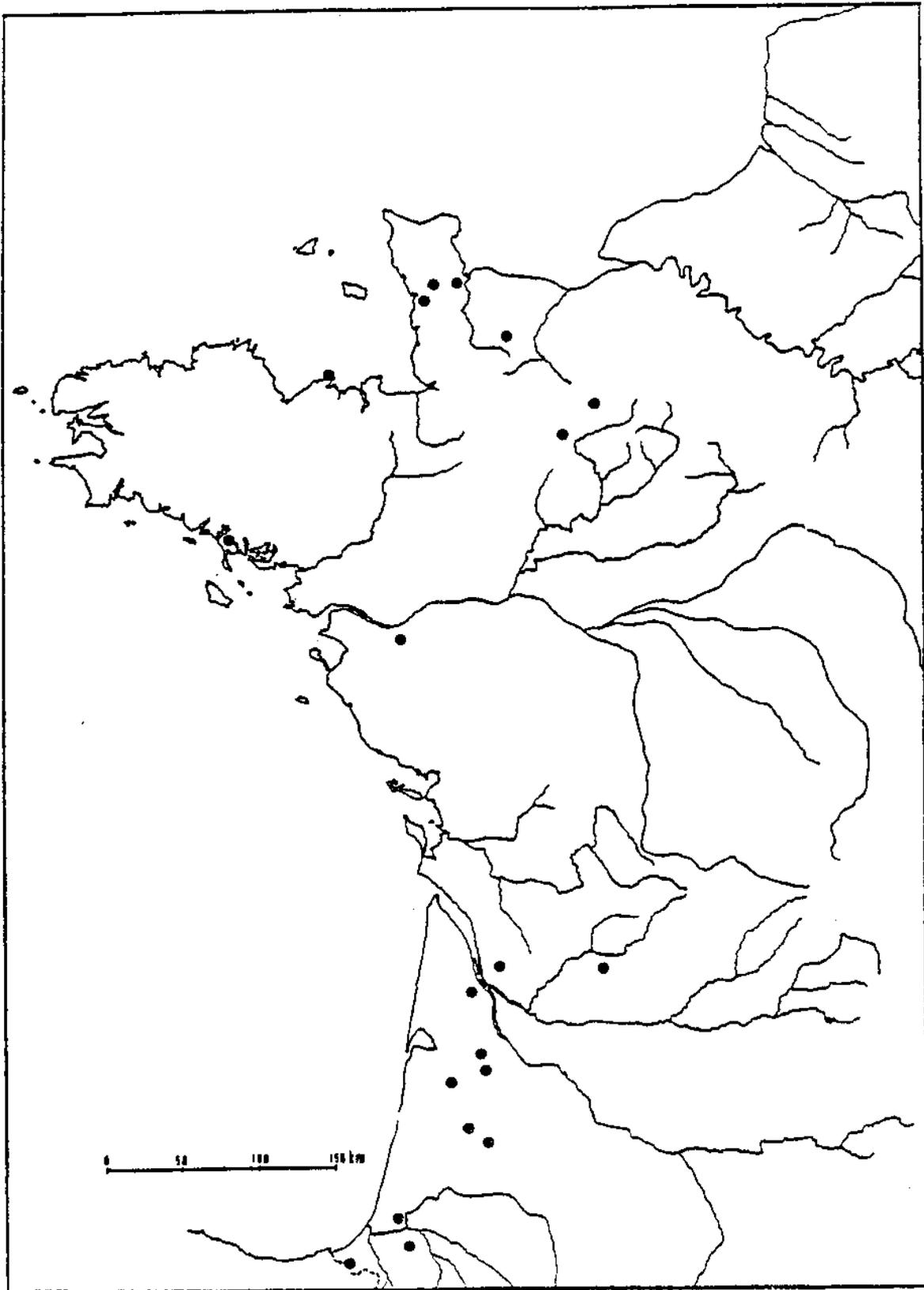
Comme je l'ai déjà laissé entendre en précisant la physiographie de l'*Anagallido-Pinguiculetum*, cette association est surtout liée à des sites dénudés au sein des landes ou des prairies tourbeuses; les facteurs biotiques (action de l'homme et des animaux), si leur action est modérée, sont favorables au développement de l'association; une concurrence trop forte de la part des grandes espèces comme *Juncus acutiflorus* fait régresser les petites espèces carnivores à rosettes, alors que *Anagallis tenella* peut se maintenir en rampant entre les tiges des grandes espèces. Le substrat est généralement organique, plus ou moins suintant; dans ce cas, l'*Anagallido-Pinguiculetum* est souvent en relation avec le *Caro-Juncetum acutiflori typicum*. On peut retrouver cette association aussi bien structurée sur des substrats minéraux (talus frais, chemins de landes ou de forêts dénudés), pourvu qu'un suintement ou une humidité au moins temporaire apparaisse au cours de l'année. Par ailleurs, les substrats sont moins oligotrophes que ceux du *Drosero-Rhynchosporium albae*. Malgré les diverses origines possibles de l'*Anagallido-Pinguiculetum*, l'association varie peu; tout au plus ai-je mis en évidence de petites variations provisoires: l'une à *Drosera intermedia* et *Lobelia urens* très ouverte, l'autre à *Pedicularis sylvatica*, *Aulacomnium palustre*, *Festuca tenuifolia*, tendant à se refermer.

Sur substrats plus alcalins, il est remplacé par le *Juncus subnodulosi-Pinguiculetum lusitanicae* étudié dans les systèmes 5.

2.10.6. Synchorologie

Bien que ce ne soit pas une association très fréquente, l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae* peut se rencontrer sur toute la façade occidentale de la France, du Cotentin à la frontière espagnole; nous savons par les données déjà citées de S. RIVAS-GODAY qu'il pénètre bien dans la péninsule ibérique. Des renseignements oraux aimablement communiqués par le Professeur F. ROSE me confirment son existence dans le sud de l'Angleterre, en New-Forest. C'est donc

CARTE 9



ANAGALLIDO-PINGUICULETUM LUSITANICAE

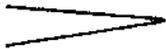
une association essentiellement thermo-atlantique, qui ne pénétre pas dans le domaine nord-atlantique. La carte 9 représente la localisation de l'ensemble des relevés du tableau 14.

2.11. Le passage aux *Oxycocco-Sphagnetea*

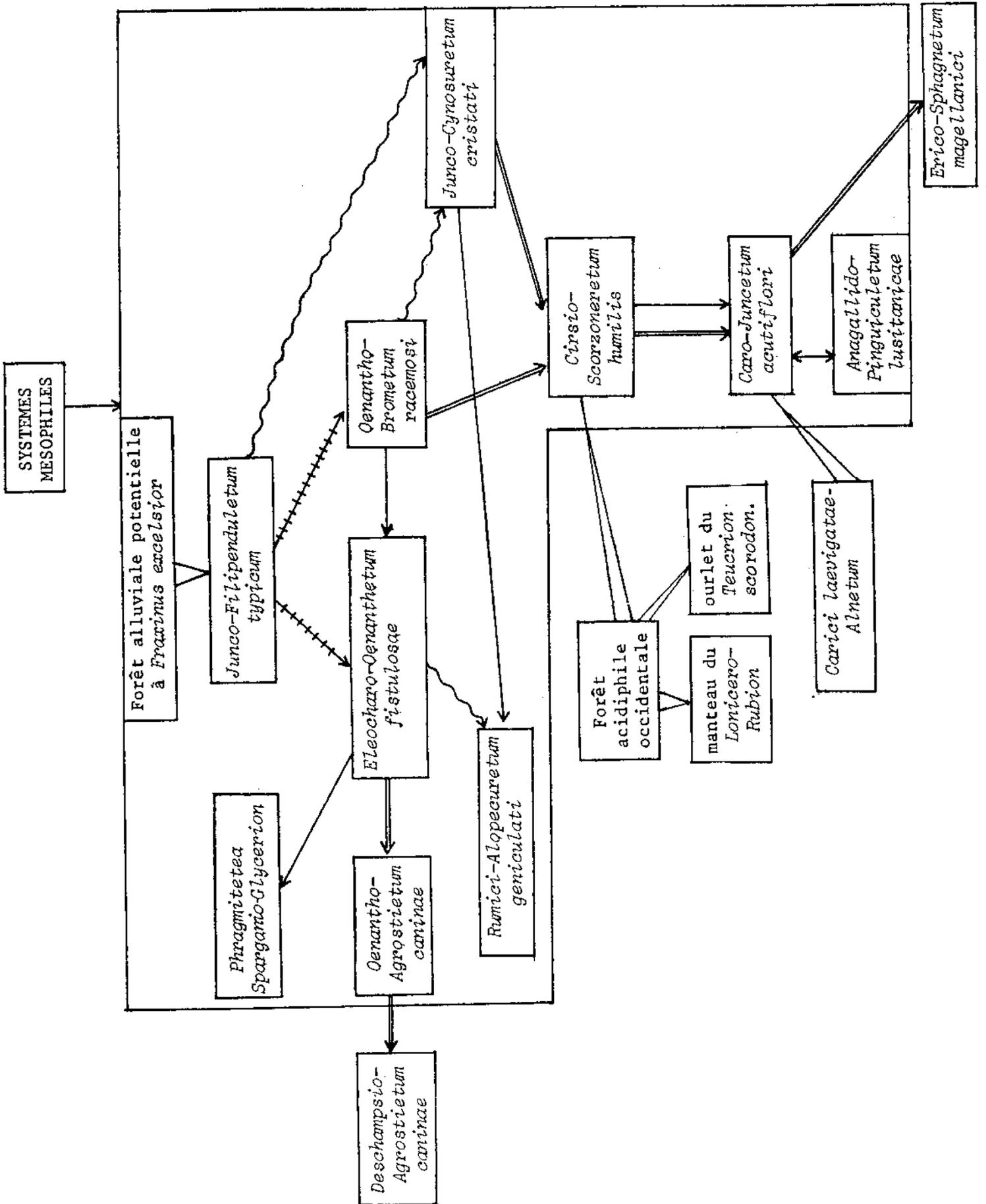
Très localement, surtout en Bretagne, l'évolution tourbeuse se poursuit au-delà du *Caro-Juncetum acutiflori*. D'une part, la strate muscinale devient prédominante et massivement dominée par des sphaignes ; d'autre part, plusieurs espèces herbacées des bas-marais se raréfient ou disparaissent. On observe alors l'apparition d'espèces particulières, croissant au milieu des sphaignes: *Narthecium ossifragum*, *Eriophorum vaginatum*, des éricacées (*Erica tetralix*, *Vaccinium oxycoccos*). Le terme final est la tourbière bombée qui se rattache à l'*Erico tetralix-Sphagnetum magellanici* (classe des *Oxycocco-Sphagnetea*). Je renvoie aux travaux de CLEMENT et TOUFFET (1980) pour des données précises sur les tourbières à sphaignes du Massif armoricain.

2.12. Conclusion sur le système acide armoricain : schéma relationnel

L'ensemble des éléments et des interrelations qui constituent le système armoricain peut être synthétisé selon le schéma suivant, en attribuant aux flèches la valeur relationnelle suivante :

	: relation topographique, pointe tournée vers les niveaux inférieurs
	: relation dynamique régressive
	: relation de simple voisinage, juxtaposition
	: traitement en fauche, pointe tournée vers le groupement dérivé
	: traitement en pâture ou piétinement, pointe tournée vers le groupement dérivé
	: relation dynamique d'un groupement méso-eutrophe vers un groupement oligotrophe à tendance turficole; pointe tournée vers ce dernier.

Le point d'interrogation signifie une relation encore mal précisée.



Handwritten text and markings along the right edge of the page, including a vertical line and several small circular symbols.

3 - LE SYSTEME ACIDE NORD-ATLANTIQUE

3.1. Introduction géographique (carte 10)

Les régions naturelles situées au nord de la Somme, le long du littoral de la Manche, ont eu une histoire géologique complexe durant le quaternaire, histoire esquissée lors de l'étude d'un autre système (systèmes 4). Ce qui est important, pour le présent, c'est de savoir qu'il existe dans le Marquenterre, une formation géologique originale appelée "formation de Rue", consistant en des alternances de bancs de galets de silex de la craie, pris dans une matrice sableuse. Cette formation cryoturcée affleure selon une ligne nord-sud en ce que, localement, l'on appelle des "foraines". Elles ont été classiquement interprétées comme d'anciens cordons littoraux ; mais cette interprétation est actuellement remise en question. Les principales foraines sont celles du Crotoy, de Rue, de Villers-sur-Authie et de Quend (carte 10,1).

A Saint Etienne-au-Mont (2), au sud de Boulogne-sur-Mer, on observe d'anciens sables correspondant au premier dépôt de la transgression crétacée et reposant sur des terrains wealdiens. Par ailleurs (3) des placages de sables tertiaires acides (sables d'Ostricourt) existent aux environs de Montreuil, sur St-Josse, St-Aubin et Sorrus (Pas-de-Calais). A Racquinghen (4), on observe des placages de cailloutis siliceux reposant sur des argiles tertiaires ; cette assise se prolonge jusqu'à Saint-Omer.

Je rapprocherai aussi de ces systèmes, quelques sites du pays de Bray (5), entre Seine et Somme, étudié récemment par P.N. FRILEUX (1977) : cette région naturelle présente en effet, localement, des substrats acides développés sur les sables du Crétacé inférieur (néocomien et albien) ; on y rencontre non seulement des prés tourbeux et des landes, mais aussi des tourbières bombées relevant de la classe circumboréale des *Oxycocco-Sphagnetum* et, plus précisément, de l'*Erico tetralicis-Sphagnetum magellanicum*.

Tous ces sites acides du nord et du nord-ouest de la France sont soumis à un climat nord-atlantique, type 24. Le caractère atlantique y étant affaibli, on observera des groupements vicariants de ceux du Massif armoricain reflétant cette modification climatique. Toutefois deux éléments du système armoricain existent encore dans le nord de la France sans modification floristique significative, ce sont :

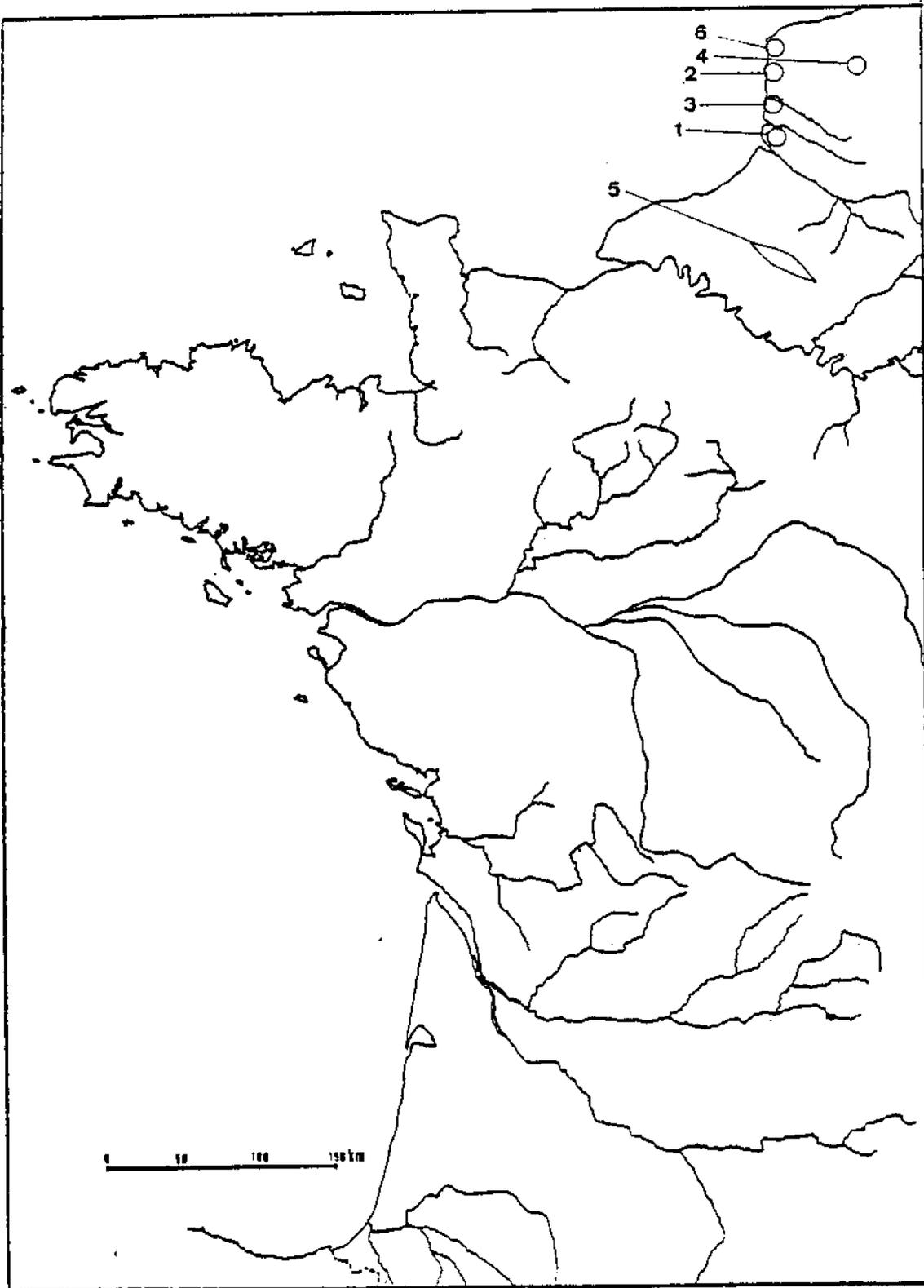
- l'*Eleocharo palustris-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* dont le tableau 15 rapporte 9 relevés inédits (synthétisés dans la colonne A) et 2 relevés de WATTEZ 1978 (p. 324) synthétisés dans la colonne B. Par rapport au groupement armoricain, on note la présence importante de *Carex disticha* ; on observe *Stellaria palustris* à Larronville-les-Rue (80). Les stations de ce groupement sont reportées sur la carte 4, présentée lors de l'étude du système acide eu-atlantique ;
- le *Juncus acutiflori-Cynosuretum cristati* a aussi été étudié par WATTEZ (1978, tb 5 : rel. 19 à 26), les relevés correspondants ont été synthétisés dans la colonne B du tableau 7 et reportés sur la carte 6 (système acide eu-atlantique) ; ils ne diffèrent guère des populations armoricaines de la même association.

En revanche, le *Cirsio-Scorzoneretum* et le *Caro-Juncetum* n'existent pas au nord de la Seine ; ils sont remplacés par des groupements homologues.

3.2. Le groupement sub-atlantique à *Ranunculus repens-Juncus acutiflorus*

J'ai, personnellement, peu étudié ce groupement mais je l'ai reconnu à travers 3 tableaux publiés par WATTEZ (1978) et 32 relevés de cet auteur peuvent

CARTE 10



REGIONS NATURELLES DU SYSTEME ACIDE NORD-ATLANTIQUE

y être rapportés :

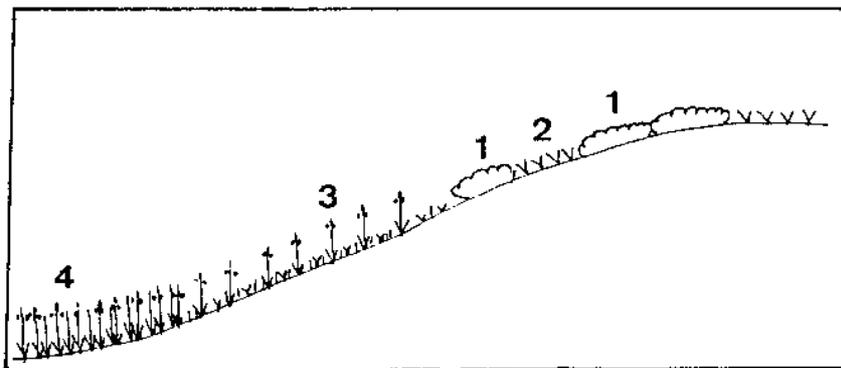
- t5.3 : rel. 1 à 3, 5, 6
 t5.4 : rel. 2 à 10
 t5.5 : rel. 1 à 18, tous synthétisés dans la colonne B du tableau 16

J'ai toutefois pu réaliser 6 relevés inédits réunis dans le tableau 16 et synthétisés dans la colonne A.

La composition floristique de ce groupement révèle sa position charnière entre le *Junco-Cynosuretum* et le *Comaro-Juncetum acutiflori* ; il possède un caractère prairial prononcé mais quelques espèces comme *Succisa pratensis*, *Agrostis canina*, *Ranunculus flammula*, *Hydrocotyle vulgaris* montrent ses affinités avec les bas-marais tourbeux.

Certains transects prouvent aussi une position topographique charnière entre prairies mésophiles et prairies tourbeuses :

Transect 14 : pré communal de Larronville-les-Rue (80)



- 1-2 : complexe de landes subatlantiques (*Genisto anglicae-Callunetum*) et de pelouses oligotrophes acides pâturées (*Galio saxatilis-Festucetum rubrae*) ;
 3 : groupement à *Ranunculus repens-Juncus acutiflorus*
 4 : *Comaro-Juncetum acutiflori*

La carte 11 rassemble les pointages connus de ce groupement ; on remarque son extension sur quelques placages acides de basse-Normandie, en dehors de l'aire du *Cirsio-Scorzoneretum*.

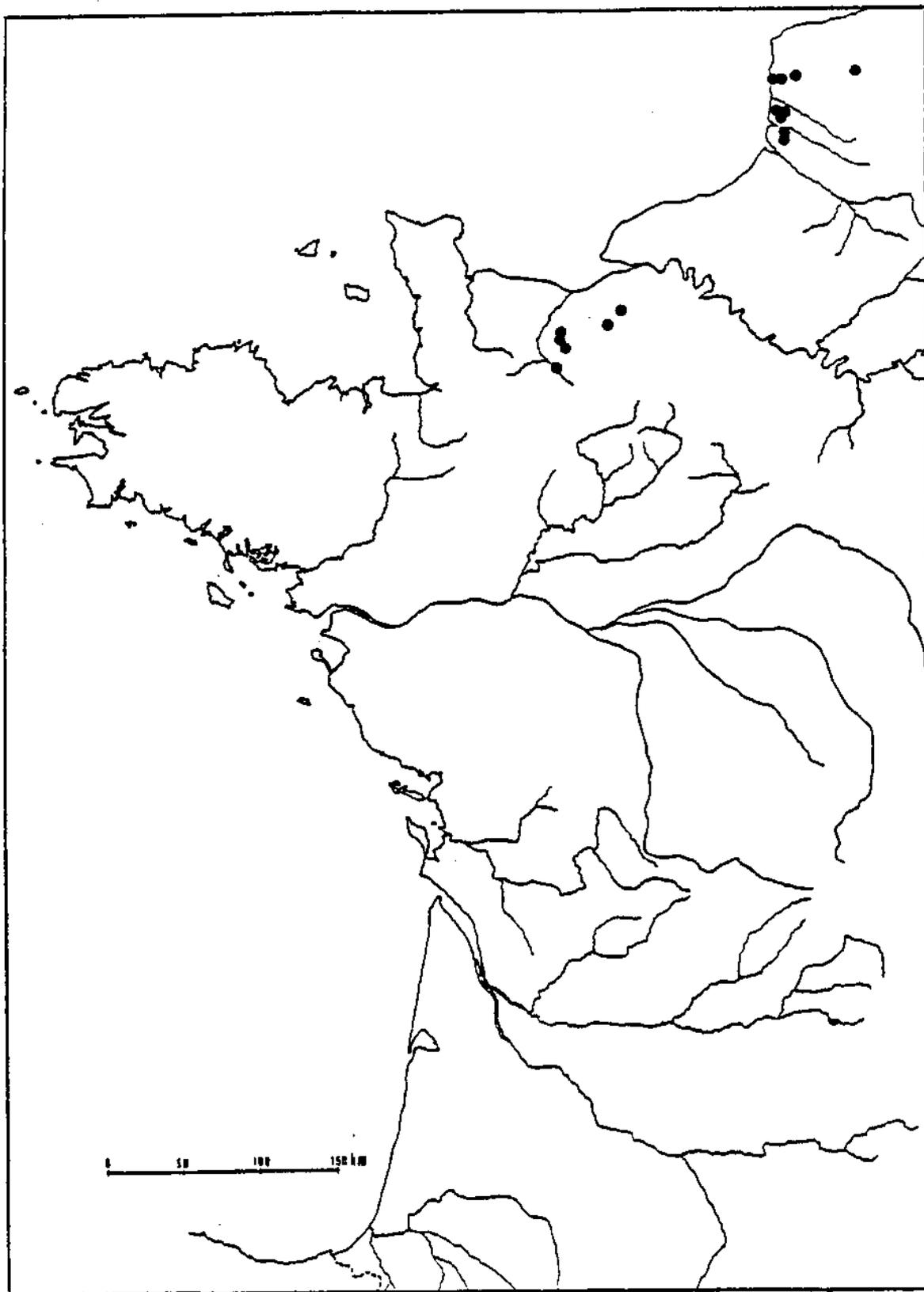
3.3. Le *Comaro palustris-Juncetum acutiflori* (comparaison avec le *Crepido-Juncetum acutiflori*)

3.3.1. Données floristiques

Le tableau 17 rapporte 11 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 102 relevés antérieurement publiés synthétisés en B et C, provenant des sources suivantes :

- col. B. 1 rel. WALTHER 1977 (p. 261)
 2 rel. DIERSCHKE et TUXEN 1975 (p. 179)
 6 rel. BRAUN-BLANQUET 1915 (p. 134)
 2 rel. WATTEZ 1962 (p. 100 ; rel. 3-4)
 9 rel. WATTEZ 1978 (t5 1)
 6 rel. SISSINGH 1978 (p. 296)
 1 rel. BRAUN-BLANQUET 1953 (p. 54)
 16 rel. FRILEUX 1977 (t5 14, sauf rel. 7, 11, 15, 19)

CARTE 11



GRUPEMENT A RANUNCULUS REPENS-JUNCUS ACUTIFLORUS

- 8 rel. TÜXEN 1937 (p. 64)
- 4 rel. TÜXEN 1962 (p. 277)
- 4 rel. JONAS 1933 (p. 83; rel. 1 à 4)

- Col. C: 2 rel. WALTHER 1977 (p. 261; rel. 1,2)
- 2 rel. WATTEZ 1962 (p. 100 : rel. 1-2)
 - 4 rel. WATTEZ 1978 (tb 1 : rel. 1,2,25,26)
 - 1 rel. FRILEUX 1977 (tb 14 : rel. 7)
 - 10 rel. P. DUVIGNEAUD 1943 (tb 2)
 - 5 rel. P. DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEN 1945 (p. 64)
 - 2 rel. REYNAUD-BEAUVERIE 1935 (p. 370)
 - 1 rel. TÜXEN 1962 (p. 277)
 - 11 rel. WITTIG 1980 (p. 50)
 - 5 rel. JACOBS 1957 (p. 146)

Dans le but de comparer le *Comaro-Juncetum acutiflori* et le *Crepido-Juncetum acutiflori*, j'ai porté à droite de ce tableau 17 deux colonnes synthétiques résumant les données connues sur le *Crepido-Juncetum* ; elles ont été construites à partir des données suivantes :

- Col. D: 47 rel. WIEGLEB 1977 (p. 192, 195)
- 19 rel. OBERDORFER 1957 (p. 184)
 - 10 rel. THEURET in GUINOCHE et LEMEE 1950 (p. 573)
 - 1 rel. inédit d'Ardèche (DE FOUCAULT)
 - 2 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb II : rel. 20,23)
 - 14 rel. SCHWICKERATH 1944 (p. 190, rel. 2,3,5,6 ; p. 195 : rel. 1 à 7; p. 201 : rel. 2 à 4)
 - 3 rel. DUMONT 1979 (p. 128; rel. 18,19,20)
 - 1 rel. PHILIPPI 1963 (p. 128)
 - 11 rel. HUNDT 1964 (p. 168)
 - 5 rel. SOUGNEZ et THILL 1959 (p. 16, rel. 9 à 13)
 - 10 rel. DIERSCHKE 1979 (p. 117)
 - 13 rel. CELINSKI et al. 1978 (rel. 1 à 13)
 - 23 rel. GORS 1958
 - 11 rel. DE SLOOVER et al. 1980 (tb 7)
 - 4 rel. BALATOVA 1981 (p. 17)

- Col. E: 16 rel. SCHWICKERATH 1944 (p. 190 : rel. 1,4,7 à 10 ; p. 195 : rel. 9,10 ; p. 201 : rel. 1, 5 à 11)
- 2 rel. ISSLER 1939 (p. 9)

3.3.2. Synfloristique

La définition synfloristique du *Comaro-Juncetum acutiflori* ne peut se réaliser qu'en opposition d'une part avec le *Caro-Juncetum* étudié dans le système 2 et d'autre part le *Crepido-Juncetum*.

Par rapport au premier, l'association se distingue par l'absence ou la rareté de *Carum verticillatum*, *Anagallis tenella*, *Carex laevigata*, *Scutellaria minor*, *Cirsium dissectum* ; antérieurement, on avait interprété les jonçaises acutiflores du Bray (FRILEUX 1977) comme relevant du *Caro-Juncetum* par suite de la présence épisodique de *Carum verticillatum* (DE FOUCAULT et GEHU 1980) ; vu l'absence des autres espèces et la faible représentation du *Carum*, je pense maintenant que les prés tourbeux du Bray sont à étudier avec ceux du nord de la France.

A propos du *Crepido-Juncetum*, divers auteurs se sont posés la question de l'identité du *Juncetum acutiflori* décrit par BRAUN-BLANQUET (1915) avec ce *Crepido-Juncetum* ; la réponse reste souvent superficielle ; il n'y a qu'un moyen de trancher, c'est de revenir aux tableaux publiés. Les colonnes D et E synthétisent les données concernant le *Crepido-Juncetum* et peuvent être

comparées à l'ensemble des colonnes A, B et C (tableau 17).

La comparaison apporte une réponse claire : ces deux syntaxons ne sont pas synonymes, contrairement à ce qu'affirment, par exemple, CELINSKI et al. (1978) :

- le *Juncetum acutiflori* de BRAUN-BLANQUET est un bas-marais oligotrophe planitiaire à collinéen, dans lequel vient souvent *Hydrocotyle vulgaris* ; on peut retenir le nom plus précis donné par PASSARGE (1964), *Comaro palustris-Juncetum acutiflori* (Br.-Bl. 1951) Pass. 1964 ;
- le *Crepidum-Juncetum acutiflori* est au contraire une association plus mésotrophe et très souvent montagnarde ; il se distingue du précédent par l'absence d'*Hydrocotyle vulgaris* et la présence d'un grand nombre d'espèces, notamment des mégaphorbiaies : *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, ainsi que *Valeriana dioica*, *Caltha palustris*, *Achillea ptarmica*, *Dactylorhiza majalis*. Cette association admet une aire subatlantique, probablement assez vaste ; on la reconnaît sous le nom de *Potentillo-Juncetum acutiflori* (Birse et Robertson 1967) Birse 1980 en Ecosse (BIRSE 1980) et sous le nom de "mégaphorbiaie à *Juncus acutiflorus-Filipendula ulmaria*" dans BIRKS (1973), à propos de la végétation de l'île de Skye (ces deux noms sont donc superflus). ISSLER (1942) la rapporte aussi des Vosges.

3.3.3. Synécologie et variations

Le *Comaro-Juncetum* possède les caractères d'une prairie tourbeuse, à substrat organique et quelquefois tremblant. Il varie peu, toutefois on peut mettre en évidence deux variations mineures, en relation avec des facteurs écologiques d'origine biotique :

- une forme pure, dépourvue d'espèces prairiales (col. C) correspondant aux sites non ou faiblement soumis à des influences anthropozoogènes ;
- une forme riche en espèces prairiales (col. A, B) correspondant à des sites parcourus par le bétail ou utilisés en fauche.

On peut mettre aussi en évidence de telles variations à déterminisme biotique dans le *Crepidum-Juncetum* comme le montrent les colonnes E (forme pure) et D (forme riche en espèces prairiales banales).

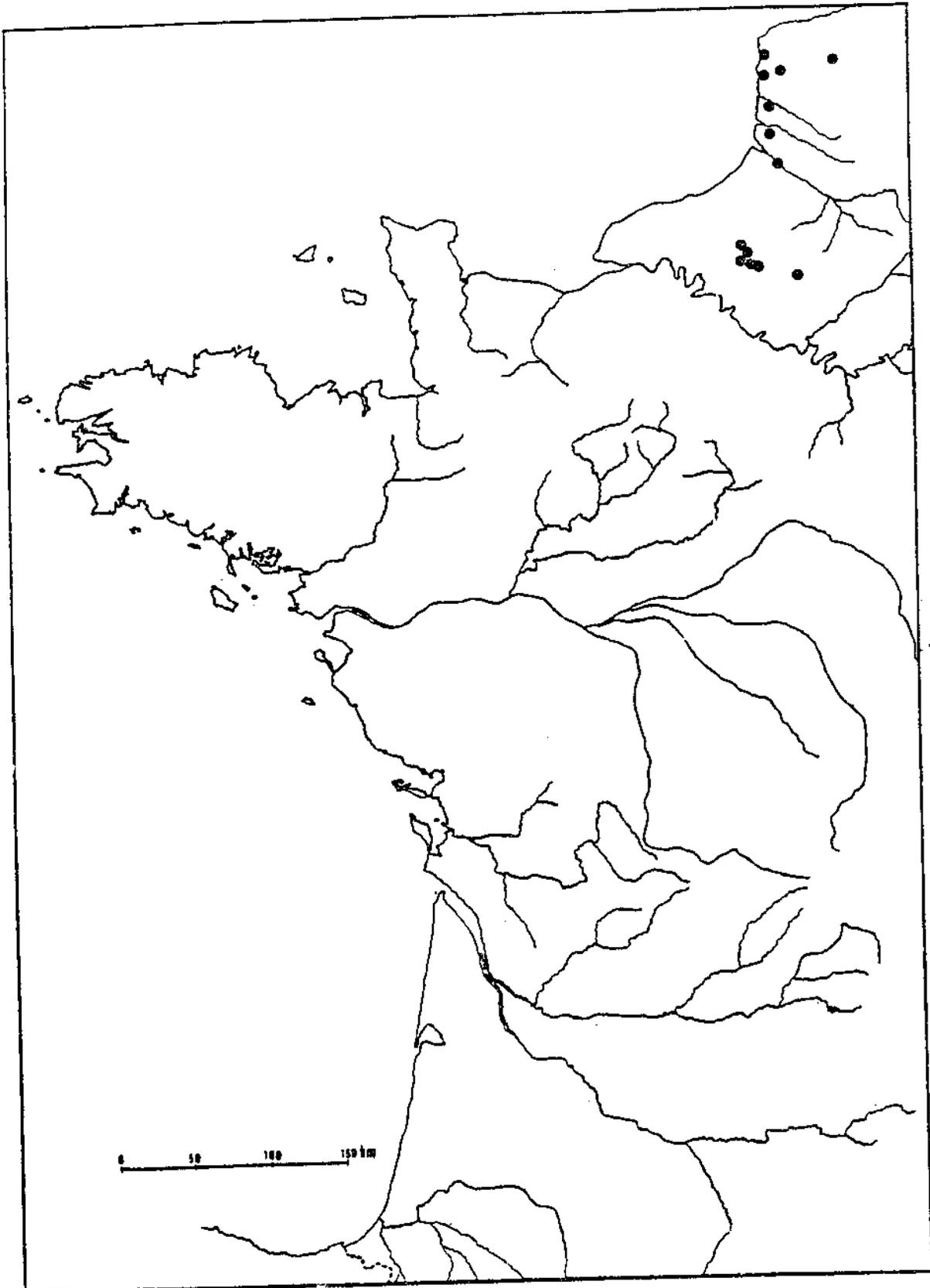
3.3.4. Synchorologie

Le *Comaro-Juncetum* admet une aire subatlantique : elle s'étend du nord de la France (la carte 12 résume les stations connues de cette région) à la Belgique, l'Allemagne, la Hollande (SISSINGH 1978), les Cévennes (BRAUN-BLANQUET 1915), l'est de la France (REYNAUD-BEAUVERIE 1935).

3.4. Passage aux *Oxycocco-Sphagnetum*

Il est possible que, très localement cependant, l'évolution tourbeuse se poursuive au-delà du *Comaro-Juncetum*. Les recherches de FRILEUX (1977) sur les tourbières du pays de Bray montrent que l'*Erica tetralix-Sphagnetum magellanicum*, tourbière bombée à affinités boréo-atlantiques, relevant de la classe des *Oxycocco-Sphagnetum*, provient de l'évolution d'une tourbière basse

CARTE 12



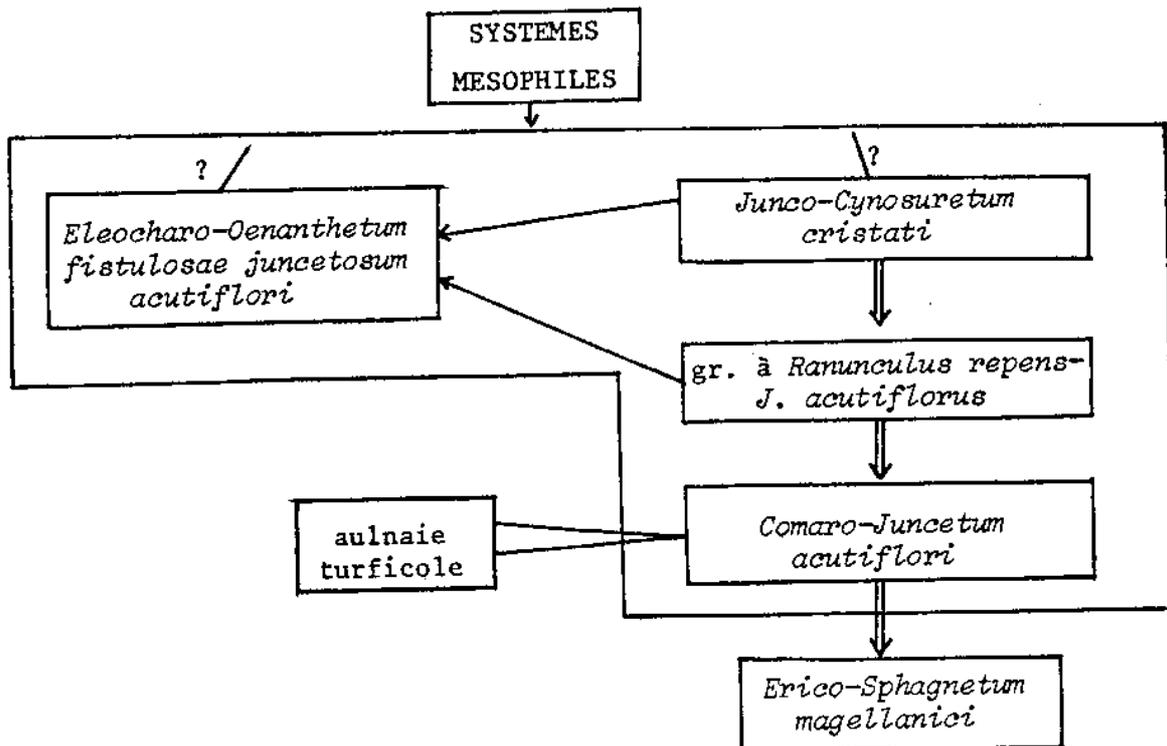
COMARO-JUNCETUM ACUTIFLORI DANS LE NORD DE LA FRANCE

à *Juncus acutiflorus*, *Eriophorum angustifolium*, *Sphagnum apiculatum* ; celle-ci est donc très proche du *Comaro-Juncetum acutiflori*, qui existe par ailleurs actuellement dans le Bray. Par acidification progressive de la tourbe, *Sphagnum magellanicum* succède rapidement à *S. apiculatum*, et élimine les espèces de la tourbière basse. Le micro-climat de ces tourbières à sphaignes favorise l'installation et le maintien d'espèces boréales comme *Vaccinium oxycoccos*, *Eriophorum vaginatum*. Le même auteur a effectivement montré, au moyen d'analyses palynologiques, que la Canneberge est d'apparition récente dans le Bray. Ainsi passe-t-on de la tourbière basse à la tourbière bombée.

3.5. Schéma du système acide nord-atlantique

L'ensemble des éléments et des interrelations qui constituent le système acide nord-atlantique peut être synthétisé selon le schéma suivant en attribuant aux flèches la valeur relationnelle suivante :

- : relation topographique, pointe tournée vers les niveaux inférieurs
- ⇒ : relation dynamique, passage à un groupement hygrophile oligotrophe, pointe tournée vers ce dernier
- ∨ : dégradation de la forêt potentielle ou originelle, pointe tournée vers le groupement dérivé
- ? : relation mal précisée



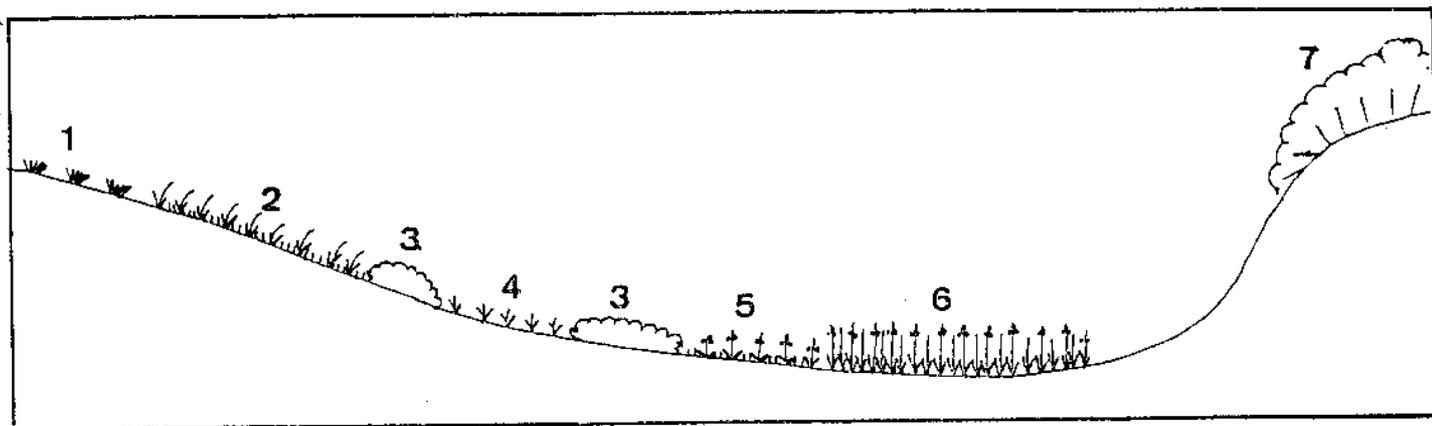
On remarquera que ce schéma est bien plus simple que le schéma du système acide eu-atlantique, car il manque beaucoup d'éléments, diverses relations n'entrant pas en jeu ici, la fauche notamment ; en outre, l'origine des groupements est encore très imprécise.

3.6. Annexe : le *Caricetum trinervi-fuscae*

Dans le pré communal d'Ambleteuse (carte 10,6), qui correspond à une ancienne dune remontant aux périodes dunkerquiennes et flamandaises, et fortement décalcifiée, la charnière entre les groupements mésophiles et le bas-marais tourbeux est assurée par le *Caricetum trinervi-fuscae*, association littorale.

Le transect 15 résume cette situation.

Transect 15 : pré communal d'Ambleteuse (62)



- 1 : *Violo-Corynephorum*
- 2 : *Galio littoralis-Festucetum tenuifoliae*
- 3 : lande dunaire : *Carici trinervi-Callunetum*
- 4 : *Carici trinervi-Nardetum strictae*
- 5 : *Caricetum trinervi-fuscae*
- 6 : *Comaro-Juncetum acutiflori*
- 7 : manteau dunaire à *Ulex europaeus*

Cette association (tableau 18) est reconnaissable à sa composition floristique qui combine *Carex nigra*, *C. trinervis*, *C. panicea*, *Juncus acutiflorus*, *Lotus uliginosus*, *Hydrocotyle vulgaris* et diverses espèces oligotrophes communes aux bas-marais et aux pelouses décalcifiées : *Sieglingia decumbens*, *Potentilla erecta*, *Luzula multiflora*... Dans son ensemble, la tonalité phytogéographique est nettement subatlantique. Par là, elle se rapproche du *Caricetum trinervi-fuscae* décrit des côtes néerlandaises par WESTHOFF (1947) ; toutefois, le groupement français s'en écarte légèrement par l'absence de *Juncus articus balticus*, *J. anceps*. On peut considérer que nous sommes en présence, à Ambleteuse, d'une race géographique appauvrie de l'association hollandaise, en tout cas, bien distincte des bas-marais alcalins dunaires nord-atlantiques, riches en *Carex trinervis* et appartenant à un autre système (système 12).

La position topographique originale du *Caricetum trinervi-fuscae* est due aux conditions édaphiques précises qui la déterminent. L'association vient sur des sables décalcifiés faiblement organiques, suffisamment pour permettre le développement de *Carex nigra* et de quelques autres espèces des bas-marais, assez faiblement, cependant, pour permettre le développement de *Carex trinervis* ; on constate en effet que cette espèce ne pénètre pas dans la jonchaie turficole, à substrat tourbeux et tremblant. Très localisée, cette association présente

très peu de variations ; signalons simplement que le pâturage extensif favorise la pénétration de quelques espèces prairiales.

Si la race sub-boréo-atlantique à *Juncus balticus* et *J. anceps* se limite à quelques côtes des Pays-Bas (Frise) et du Danemark (Jutland : WESTHOFF et DEN HELD 1969), la race nord-atlantique étudiée ici ne nous est connue que de deux sites des côtes du nord de la France : golf de Wimereux et surtout pré communal d'Ambleteuse, riches par ailleurs de communautés végétales extrêmement originales et précieuses comme l'ont montré, à la suite de GIARD et HOCQUETTE, les travaux de GEHU (1958, 1961b), DE FOUCAULT, GEHU et WATTEZ (1978), GEHU et DE FOUCAULT (1978b).

4. SYSTEMES ALCALINS ATLANTIQUES

Dans cette grande partie, j'étudierai les prairies hygrophiles sur substrat neutro-alcalin, en opposition, par conséquent, avec les groupements qui viennent d'être présentés. De telles prairies déterminent en fait plusieurs systèmes qui seront analysés globalement ici et c'est seulement à la fin de cette analyse que je dégagerai les systèmes avec leurs éléments et leurs relations.

Géomorphologiquement parlant, plusieurs situations sont favorables à l'établissement de tels systèmes prairiaux dans l'ouest de la France ; je les rapporterai à trois types : vallées fluviales, marais arrière-littoraux, marais continentaux.

4.1. Le cadre biophysique (carte 13)

4.1.1. Les vallées fluviales et leurs dépendances

Trois grands fleuves drainent les régions étudiées ici : la Seine, au nord-ouest, la Loire à l'ouest, la Garonne au sud-ouest. Des fleuves de moindre importance doivent aussi être cités ainsi que les fleuves côtiers, du nord au sud : Canche, Authie, Somme, Bresle, Touques, Orne, Aure, Vire, Charente sont les principaux.

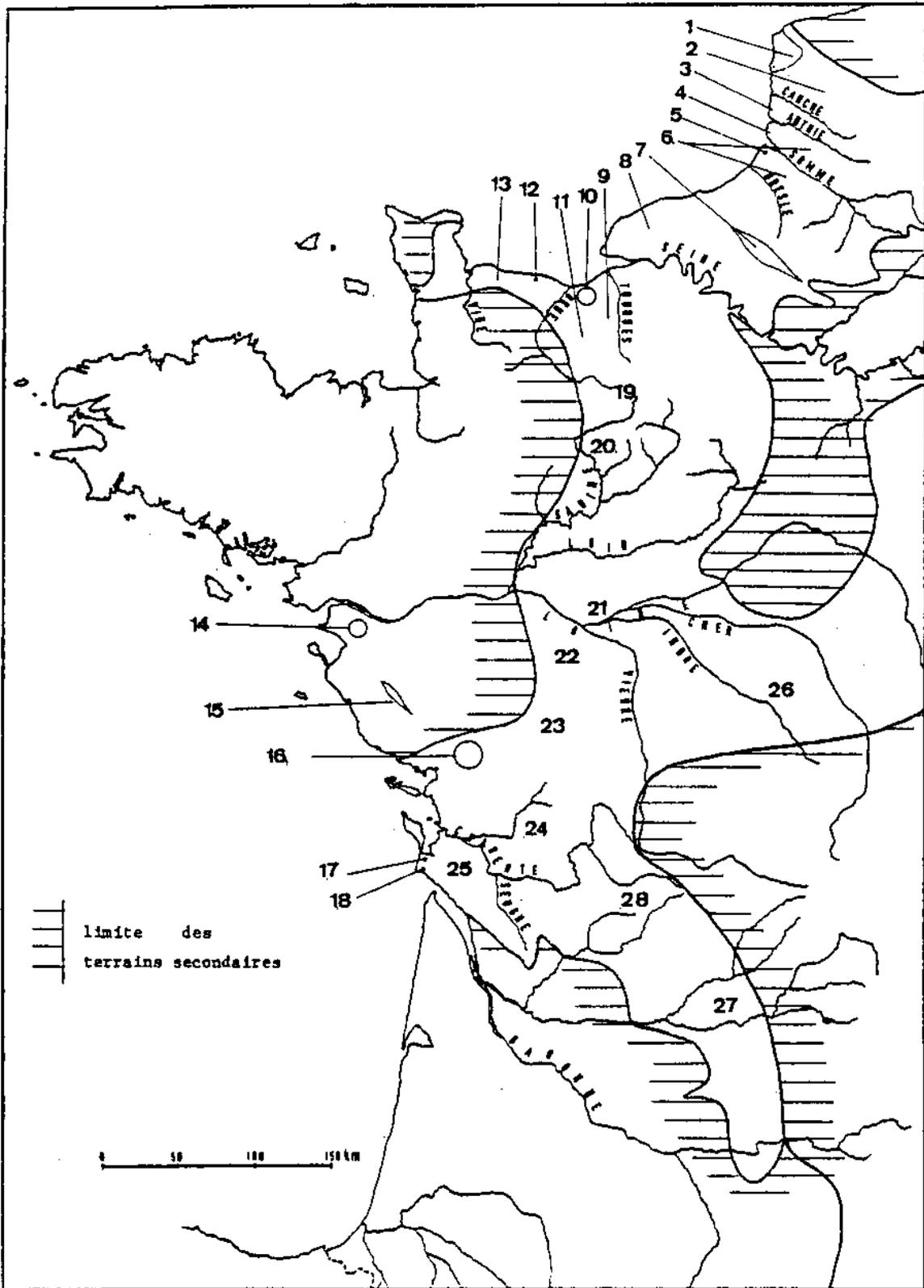
4.1.1.1. La Loire

Des grands fleuves, je n'ai porté mon attention que sur la Loire : les prairies du val de Seine font l'objet de recherches particulières de la part de certaines équipes normandes ; quant aux prairies de la Garonne non maritime et de ses affluents, elles pourront être intégrées dans des programmes de recherches ultérieures. La Loire est par excellence le grand fleuve de l'ouest de la France ; elle naît au Mont-Gerbier-de-Jonc (aux confins du Vivarais, 1408 mètres d'altitude) ; elle se dirige, d'une manière générale, vers le nord, emprunte le fossé tectonique que constitue la plaine du Forez, longe le Charolais, le Nivernais et reçoit son premier affluent d'importance, l'Allier. Entre Puisaye et Sancerrois, le fleuve tend à infléchir son cours vers une direction générale nord-ouest ; au niveau de l'Orléanais et de la Sologne, l'amarce de cette inflexion se précise et la Loire prend définitivement la direction de la mer, vers l'ouest, en passant tout près du réseau de la Seine (en particulier du Loing). Au-delà de Tours, le fleuve reçoit les affluents de la rive gauche : Cher, Indre, Vienne grossie de la Creuse. Aux environs d'Angers, des affluents l'atteignent sur sa rive droite : trois rivières importantes, Mayenne, Sarthe et Loir, se réunissent en un cours unique, la Maine, qui rejoint le grand fleuve à Bouchemaine, au sud d'Angers. En aval de cette importante confluence, les affluents sont de moindre grandeur : Layon, Erdre, Sèvre nantaise.

Sur le plan hydrologique, le cours moyen du fleuve possède un régime fluvial tempéré : les hautes eaux ont lieu pendant la saison froide alors que les basses eaux caractérisent la saison chaude ; ce régime est gouverné par le contraste entre l'évaporation faible ou réduite de la saison froide et celle, plus forte, de la saison chaude ; l'influence de l'alimentation nivale est ici très réduite, ce qui distingue ce régime fluvial des régimes nivaux.

La sédimentation joue un rôle important dans la formation du lit alluvial et dans sa différenciation transversale en un lit majeur et un lit mineur. Ce dernier est occupé par les eaux basses et moyennes ; le lit majeur n'est utilisé que pendant les crues hivernales. Entre les deux, se construit un bourrelet de rive par suite du ralentissement du courant à la limite du lit mineur et du lit majeur, avec dépôt d'alluvions grossières (voir transect 16).

CARTE 13



REGIONS NATURELLES DES SYSTEMES
ALCALINS ATLANTIQUES

Les variations de la vitesse du courant entraînent des changements de texture dans la nature des alluvions déposées : transversalement, on observe des alluvions de plus en plus fines en allant du lit mineur (alluvions sableuses) vers le haut du lit majeur. Longitudinalement, on observe des variations similaires en se dirigeant du cours moyen vers le cours inférieur : dans le Val de Touraine, les alluvions sablonneuses occupent des surfaces importantes et portent le nom de "vareennes".

Sur le plan géologique, la Loire moyenne traverse divers terrains d'âges très différents : de Gien à Blois, le fleuve a creusé sa vallée dans les sables miocènes de l'Orléanais et de la Sologne ; de Blois à Angers, il s'enfonce dans les terrains crétaciques (turonien), localement surmontés de matériaux tertiaires oligocène et miocène ; en aval d'Angers, il traverse les terrains antécambriens et primaires du Massif armoricain. Toutefois, le lit majeur possède ses caractéristiques géologiques propres et la nature des alluvions reste relativement indépendante des terrains autochtones traversés. Elles sont généralement riches en bases, caractère édaphique qui influence de manière déterminante les groupements végétaux du val. Seuls, quelques colluvions de piémont, localisés dans le haut du lit majeur, dérivent des couches géologiques traversées. Le val forme donc une unité régionale propre ; par exemple, à la traversée du Massif armoricain, les paysages alluviaux ligériens n'ont rien de commun avec ceux des vallées armoricaines. C'est pourquoi, je considérerai cette unité dans son ensemble, de Tours (je n'ai pas fait d'études plus en amont ; il semble que les prairies inondables y soient d'ailleurs très peu fréquentes) à Nantes ; en aval, l'influence de la mer devient prépondérante et l'on passe alors à un autre système pastoral étudié par ailleurs (système 8).

En raison du développement est-ouest du fleuve, les caractéristiques climatiques des régions traversées sont très variables le long du val, car cette direction privilégiée coïncide avec un gradient climatologique majeur, celui de l'éloignement par rapport à l'océan ou continentalisation. Le val moyen (de Tours à Angers) est soumis au climat ligérien, c'est-à-dire thermo-atlantique de transition, à déficit hydrique, type 47 ; d'Angers à Nantes, le climat est plus océanique, et se range dans la catégorie thermo-atlantique à déficit hydrique, type 12.

En dépit de la diversité texturale des alluvions, les sols des prairies inondables du val de Loire se rattachent au type alluvial hydromorphe à gley ; ils restent jeunes car l'alluvionnement est périodique ; des modifications édaphiques peuvent apparaître sur les marges externes du lit majeur où les alluvions plus fines et le ralentissement de la vitesse du courant déterminent des conditions asphyxiques temporaires dans les horizons supérieurs du sol alluvial.

De la vallée de la Loire considérée dans son ensemble, seul le lit majeur a été utilisé par l'homme ; on l'a d'abord soustrait aux inondations hivernales par des levées dont la construction a débuté vers le 12^{ème} siècle. En luttant contre le déficit hydrique du climat, par ailleurs favorable, on a pu mettre en valeur les "vareennes", qui ont longtemps été synonymes de terres ingrates ; elles font maintenant une partie de la richesse des vals tourangeau et angevin, le "jardin de la France" : vignobles, primeurs, légumes, fruits et fleurs. Pourtant, le lit majeur est encore riche en prairies inondables annuellement, beaucoup étant réservées à la fauche.

4.1.1.2. Les dépendances de la Loire

Autour du fleuve lui-même, un certain nombre de cours secondaires possèdent ses caractéristiques, ce qui justifie leur étude dans le même système. Ce sont d'abord les affluents de la Loire moyenne, au moins dans leur cours inférieur : le Cher qui conflue entre Tours et Langeais, l'Indre (entre Langeais et Bourgueil), la Vienne (à Montsoreau), la Maine, réunion de la Sarthe,

de la Mayenne et du Loir, le Layon (qui se jette dans le fleuve à Chalennes). Il faudrait remonter toutes ces rivières à partir de leur confluence pour savoir à partir de quel endroit l'influence du grand fleuve s'efface devant celle des terrains autochtones limitant les vallées ; je n'ai pu réaliser ce vaste travail dans la plupart des cas.

Je placerais aussi comme dépendance de la Loire, le lac de Grandlieu (14), sujet d'une des premières grandes études phytogéographiques françaises (GADECEAU 1909) ; il correspond à un affaissement de terrain dans le granite et les micaschistes armoricains, remblayé par des dépôts argileux, sableux et des graviers apportés par les affluents de la basse Loire. Le lac est relié au fleuve par l'Acheneau et son niveau varie avec les crues de la Loire. Le climat local est à rapprocher de celui de la ville de Nantes toute proche (type 12).

On rapproche souvent lac de Grandlieu, au sud du fleuve, et Grande Brière, au nord ; toutefois, d'après mes observations, le premier, au niveau prairial, peut se placer dans le système ligérien, alors que le système de la grande Brière est mixte : sa partie méridionale, proche de l'estuaire, se rapporte au système subhalophile (système 8), sa partie septentrionale relève du système armoricain, comme on l'a vu antérieurement (système 2).

4.1.1.3. La vallée de la Charente

Entre Loire et Gironde, la Charente est un type de fleuve côtier particulier, intermédiaire entre grand fleuve et rivière. Elle naît sur les pentes granitiques du Limousin, pénètre dans les terrains secondaires à Chantreauc, sillonne Angoumois, puis Saintonge ; à partir de Saintes, et surtout de Taillebourg, l'influence de la mer devient prédominante (système 8). Un peu en amont de Saintes, la rivière a reçu la Seugne, sur sa rive gauche, qui draine une vallée large et marécageuse. Le régime hydrologique de la Charente suit en tous points celui de la Loire : hautes eaux d'hiver, basses eaux d'été. Le climat de la Charente moyenne est toujours thermo-atlantique, à tendance continentale (type 11) ; en se rapprochant de la mer, il tend vers un type plus maritime (type 9).

4.1.1.4. Les petites vallées fluviales

Les vallées des petits fleuves qui s'ouvrent sur la Manche et l'Atlantique sont en général beaucoup plus dépendantes des terrains géologiques traversés ; la différenciation d'une unité géomorphologique distincte des unités voisines est moins forte que dans le cas des grands fleuves. D'autre part la vallée n'est inondée qu'assez irrégulièrement, la présence de l'eau n'étant souvent induite que par une nappe souterraine dont le niveau varie selon la saison.

La Canche et l'Authie, deux rivières du nord de la France, naissent au niveau des collines de l'Artois et coulent paresseusement vers la Manche où elles se jettent respectivement au Touquet et à Berck.

La Somme est en fait la grande rivière du nord de la France, entre frontière belge et Seine ; elle prend sa source en domaine sub-continental, près de Saint-Quentin (Aisne), traverse des terrains secondaires et atteint la Manche entre St-Valéry-sur-Somme et le Crotoy ; la vallée elle-même est fort complexe et difficile à pénétrer ; le cours d'eau se divise en bras souvent nombreux et le fond du lit est fréquemment formé de tourbes, utilisées autour d'Amiens pour les hortillonnages.

J'ai peu pénétré dans la vallée de la Bresle ; cette rivière qui sépare la haute-Normandie de la partie occidentale de la Picardie (Vimeu), débouche dans la Manche au niveau du Tréport ; dans la basse vallée, prairies et cultures ont cédé la place à de grandes carrières d'exploitation.

La Touques est la rivière du pays d'Auge ; elle naît sur les confins ou, plus exactement dans le pays du Merlerault, petite région jurassique intermédiaire entre Perche et pays d'Auge. La rivière se dirige droit vers le nord en traversant des terrains secondaires souvent à caractère marneux (jurassique supérieur) et atteint la mer près de Deauville.

L'Orne peut être considérée comme la grande rivière de basse-Normandie ; elle prend sa source à peu de distance du départ de la Touques, se dirige d'abord vers le nord-ouest et pénètre dans le Massif armoricain à partir d'Ecouché ; au niveau de Saint-Rémy, la rivière infléchit son cours et prend une direction nord-est ; elle quitte le Massif armoricain à Laize-la-Ville et retrouve les terrains jurassiques qui l'avaient vue naître ; elle s'ouvre vers la Manche en un bref estuaire, à Ouistreham. Seule la partie non armoricaine de cette rivière sera étudiée dans ce paragraphe.

La Vire possède un peu les mêmes caractères que l'Orne, mais la partie armoricaine est plus longue puisqu'elle s'étend de la source, dans le bocage virois, jusqu'au nord de Saint-Lô ; à ce niveau, la rivière traverse les terrains triasiques du Bessin et atteint la mer à Isigny ; sur sa rive droite, elle reçoit l'Aure, petite rivière orientée est-ouest, qui draine le Bessin en une vallée relativement large et plate.

Toutes les vallées moyennes et inférieures de ces rivières, du nord de la France à la Normandie, sont soumises au même type de climat, le type 24 qui se range dans la catégorie des climats nord-atlantiques.

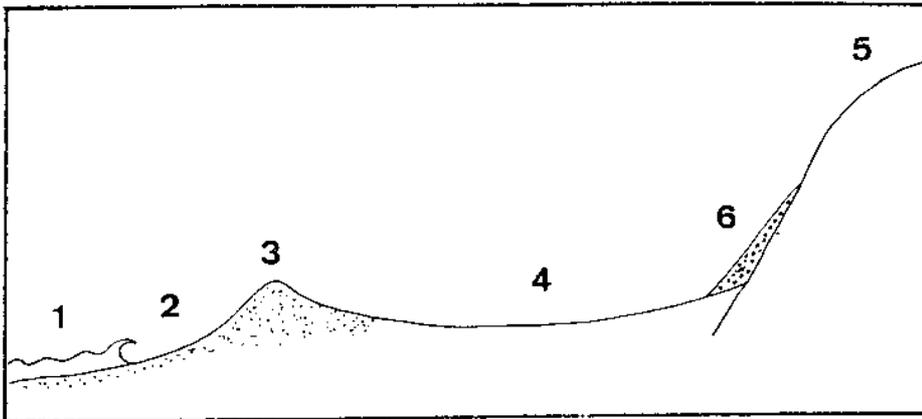
4.1.2. Les marais arrière-littoraux

Outre les vallées fluviales, j'ai pu faire quelques observations sur un certain nombre de marais arrière-littoraux, mais non soumis à une influence récente de la mer, échelonnés du nord de la France (Marquenterre et bas-champs) à la Gironde. Pour comprendre la genèse de ces marais, il est indispensable de résumer l'histoire géologique du littoral de l'Europe occidentale au quaternaire.

L'ère quaternaire est originale au sein de l'ensemble des ères géologiques car elle est marquée par des alternances de glaciations et de réchauffements. La dernière glaciation est celle dite du Würm contemporaine d'une régression du niveau marin. Elle est suivie d'un réchauffement correspondant aux périodes dites "boréale" et "atlantique" ; le réchauffement entraînant la fonte des glaces, ces périodes ont été témoins d'une transgression marine, c'est-à-dire d'une remontée du niveau de la mer : cette transgression, qualifiée de "flandrienne" atteint son maximum vers 4000 BP (BP : "before present", le présent étant pris à l'année 1950). La période suivante, ou "subboréal", est sujette à un refroidissement et, par suite, une régression postflandrienne se produit (4000 BP à 2500 BP) ; elle est suivie d'un réchauffement, donc d'une transgression qualifiée de "dunkerquienne", avec formation des dunes actuelles.

Cette histoire géologique récente permet d'expliquer certaines dispositions géomorphologiques littorales : au cours de la dernière régression marine, la mer s'est éloignée de la falaise et un cordon de dunes s'est construit devant le front de mer ; ce cordon a gêné l'écoulement des eaux continentales vers la mer et a ainsi favorisé la genèse de dépressions marécageuses entre la falaise ancienne, qualifiée actuellement de "morte" et le cordon dunaire actuel (fig. 18). Les dépressions ont été remblayées par des alluvions et des sédiments récents apportés par les cours d'eau, de texture hétérogène (sablo-limoneux ou sablo-argileux) ; des argiles d'origine colluviale et provenant de la falaise morte ont pu aussi s'y ajouter. Plus récemment, ces formations minérales ont été recouvertes localement de tourbes.

Figure 18



1. mer
2. plage actuelle
3. cordon dunaire récent
4. dépression marécageuse arrière-littorale
5. falaise morte
6. coulée de solifluxion(éventuellement)

Le plus grand de ces marais récents est celui qui s'est formé au pied d'une falaise morte s'étendant de Ault, sur la rive gauche de la Somme, au Boulonnais ; il est constitué par la réunion de plusieurs parties (d'après F. VERGER 1968) : les Bas-Champs (5) de Ault à la Somme, en arrière d'un vaste cordon de galets ; le Marquenterre (4), de la Somme à l'Authie, en arrière d'un cordon dunaire ; la partie septentrionale, au nord de l'Authie (3) de moindre largeur que le Marquenterre. Ici, la falaise morte est constituée des matériaux crétacés crayeux de l'Artois.

En Normandie, on observe des marais semblables tel celui formé par la large vallée plate de la Dives (10) entre la plaine de Caen et le pays d'Auge ; il s'agit en fait d'un large estuaire creusé dans les argiles secondaires qui ont été largement déblayées, envasé par les alluvions apportées par la Dives elle-même et ses affluents (Vie, Laizon, Muance, Divette). Un drainage artificiel et relativement récent (Moyen-Age) a finalement limité les submersions hivernales. Des marais arrière-littoraux de bien moindre importance s'observent localement sur la côte du Calvados (marais d'Asnelles-Meuvoines, 12, au pied d'une basse falaise secondaire). Le climat qui règne sur ces sites est nord-atlantique (type 24) ou atlantique moyen (mal connu : type 13 ?).

La partie dite "mouillée" (par opposition au marais "desséché") du marais poitevin (16), sis entre bocage vendéen et Charente, est compris entre l'ensemble des prairies subhalophiles et une falaise morte jurassique ; il correspond aux fonds d'anciennes vallées remblayées par des sédiments fluvio-lacustres, voire localement tourbeux, et reçoit les eaux douces de l'intérieur qui inondent l'ensemble des prairies en hiver. Des fossés ont été creusés pour drainer artificiellement ces milieux. Le climat y est thermo-atlantique à déficit hydrique (type 11).

De petits marais rappelant un peu les dépressions arrière-littorales normandes peuvent encore s'observer au nord-ouest de Royan ; ce sont les marais de la Tremblade (17) et de Bréjat (18), coincés entre un cordon dunaire et une falaise morte crétacique ; le climat est thermo-atlantique à déficit hydrique, littoral (type 9).

4.1.3. Les plateaux calcaires

Entre les massifs primaires et antécambriens du V hercynien (Massif armoricain, Massif central, Ardennes), s'étendent des plateaux qui se succèdent de la Flandre au Périgord et à la Guyenne, en se rétrécissant au niveau du seuil du Poitou. Une classification simple de ces régions peut être donnée sur la base de l'âge des terrains, tous de l'ère secondaire :

- au sein du groupe des plaines jurassiques, on doit rapprocher le Boulonnais et le pays de Bray, deux petites régions naturelles situées au nord de la Seine ; elles correspondent à deux boutonnières, c'est-à-dire des dépressions creusées dans des anticlinaux (ici crétaciques), qui laissent apparaître les terrains (jurassiques) inférieurs peu résistants à l'érosion et qui sont limitées par des cuestas. Le Boulonnais (carte 13 : 1) correspond à l'anticlinal d'Artois et s'ouvre sur la Manche par des falaises souvent marneuses (Equihen) ; le Bray (7) est plus complexe car l'anticlinal de base est dissymétrique ; on consultera le travail de FRILEUX (1977) pour de plus amples données. Dans les deux cas, les terrains jurassiques inférieurs sont constitués de marnes kimméridgiennes et d'argile et s'appuient sur une cuesta de craie turonienne. Le climat y est nord-atlantique (type 24). Substrats et climat sont favorables au paysage bocager et aux prairies permanentes réservées à l'élevage laitier.

D'autres contrées correspondent aux auréoles les plus externes des bassins sédimentaires de l'ouest et du nord-ouest de la France. La basse-Normandie secondaire marque l'affrontement de ceux-ci avec le Massif armoricain septentrional. Elle réunit des petites régions bocagères (pays d'Auge (9) limité par la vallée d'Auge (10) et la Touques, sur jurassique supérieur ; Bessin (13), à l'ouest de l'Orne, sur trias et jurassique inférieur et moyen), séparées par des plaines où les cultures profitent d'une épaisse nappe de limon surmontant les calcaires bathoniens et bajociens (plaine de Caen-Falaise qui se prolonge plus ou moins jusque Argentan et Alençon (11)). Sous un climat atlantique moyen à nord-atlantique (types 22, 24), les régions bocagères sont réservées à l'élevage laitier ou d'embouche, s'opposant ainsi aux plaines limoneuses à grande culture (céréales, lin, betterave à sucre).

Le Poitou (23) est bordé par le Massif armoricain méridional et le Limousin ; il se prolonge vers l'est par les plaines du Berry (26) et vers le sud jusqu'au Quercy (27) ; on en rapprochera la région de Chantonay (15), "îlot" jurassique inclus dans le Massif armoricain. Au nord-ouest du département de la Vienne, les calcaires bathoniens et bajociens déterminent des paysages secs et pierreux alternant avec des paysages cultivés ; au nord de Poitiers, prédominent des calcaires à caractère marneux d'où est issue la "terre de groie", de grande fertilité lorsqu'elle est assez épaisse. Dans le sud-ouest de la Vienne, apparaissent des produits de décalcification des terrains sous-jacents (argiles à silex), lesquels ont déterminé des sols à tendance acide. Le climat est thermo-atlantique, à déficit hydrique, et doit être rapproché du type ligérien (type 47) ; il est favorable aux cultures thermo-exigeantes (tournesol, maïs-grain) et aux céréales ; mais la production laitière reste importante.

- les plaines crétaciques occupent des superficies conséquentes le long de la façade atlantique française. Entre pays d'Auge (9) et Flandres, s'étend un grand plateau presque uniforme limité par la

Manche au nord-ouest et les auréoles tertiaires du Bassin parisien au sud-est ; le limon y recouvre les calcaires turoniens plus ou moins marneux ; le plateau se subdivise, du sud-ouest vers le nord-est, en Lieuvin, Roumois et plaines du Neubourg et de Saint-André, pays de Caux (8), Picardie (6), Artois (2). Le climat y est nord-atlantique (type 24) et l'agriculture s'oriente délibérément vers les céréales et les cultures industrielles.

Ce grand plateau se prolonge vers le sud, entre Massif armoricain et auréoles tertiaires, par le Perche (19), le haut-Maine (20), la Touraine (21), qui rejoint le Poitou par le Richelais (22); dans son ensemble le climat est thermo-atlantique, de type ligérien (type 47).

Au sud du seuil du Poitou, les terrains crétaciques réapparaissent en formant les plaines charentaises de l'Angoumois (24) et de la Saintonge (25) qui se prolongent vers le sud-est jusqu'au Périgord noir (28), le climat thermo-atlantique à déficit hydrique (type 11) est favorable aux cultures exigeantes telles que la vigne (crus de Cognac), le maïs-grain, le tournesol, alternant avec les céréales.

4.2. Les paysages

4.2.1. La vallée de la Loire et ses dépendances

C'est dans l'un des premiers travaux monographiques sur la végétation de notre pays que l'on trouve une étude assez précise d'une dépendance de la Loire : en 1909, GADECEAU publiait la monographie phytogéographique du lac de Grandlieu. En ce qui concerne la vallée fluviale elle-même, il faut attendre les recherches de l'abbé CORILLION, confirmées récemment par GRELON (1976).

L'étude de GRELON ne concerne cependant que la végétation du lit mineur. Il y a mis en évidence des groupements thérophytiques relevant de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea* ou de la classe des *Bidentetea tripartiti* (*Cyperetum micheliani*, *Xanthio-Chenopodietum*, *Polygono-Bidentetum*, *Corrigiolo-Chenopodietum botrydis*) ; cet auteur a observé aussi des roselières à *Phalaris arundinacea*, où l'on peut, quoique rarement, rencontrer *Poa palustris* ; elles peuvent donc correspondre à une population appauvrie du *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931. Les galeries forestières basses occupent des surfaces importantes ; elles correspondent au *Salicetum triandro-viminalis*, relevant de la classe des *Salicetea purpureae*.

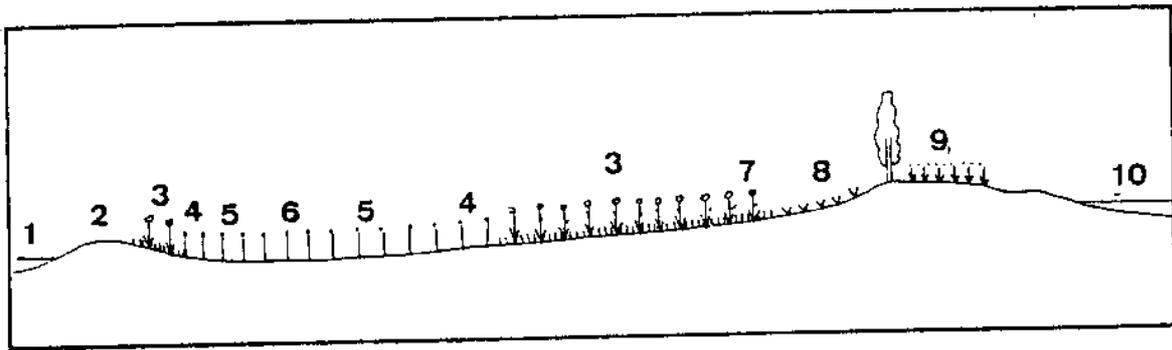
Le lit majeur a fait l'objet d'une occupation humaine intense dès qu'on a pu, au moyen des "levées", protéger quelques parties des ardeurs du fleuve. Pourtant, il est encore riche en paysages naturels et en prairies inondables annuellement. Les forêts potentielles du lit majeur de la Loire correspondent, au moins en partie, d'après nos observations, à une frênaie-orme alluviale, assez proche de celle de quelques fleuves continentaux (vallée du Rhin). Toutefois, la présence fréquente de *Fraxinus angustifolia* en plus de *F. excelsior* donne une tonalité subméditerranéenne à la forêt alluviale ligérienne. Ces observations sont conformes à celles de GRELON (1981) qui a donné le nom de *Ulm-Fraxinetum angustifoliae* à cette forêt originale. Un ourlet nitrophile, lui aussi à affinités subméditerranéennes, est souvent lié à cette formation ou à ses formes dérivées, le *Calystegio-Aristolochietum clematidis*, qui existe aussi en basse vallée de Seine (B. DE FOUCAULT et P.-N. FRILEUX 1983) ; à la réflexion, il ne pourrait s'agir que d'une race subméditerranéenne du *Cuscuta europaeae-Calystegietum sepium*.

La végétation prairiale du lit majeur de la Loire n'a, à notre connaissance, pas encore fait l'objet d'études phytosociologiques précises. Il est juste cependant de rappeler le travail de BILLARD (1979) sur la zone de confluence Mayenne-Sarthe-Loir, qui constitue une dépendance du système ligérien.

Les paragraphes qui vont suivre apporteront donc des données nouvelles.

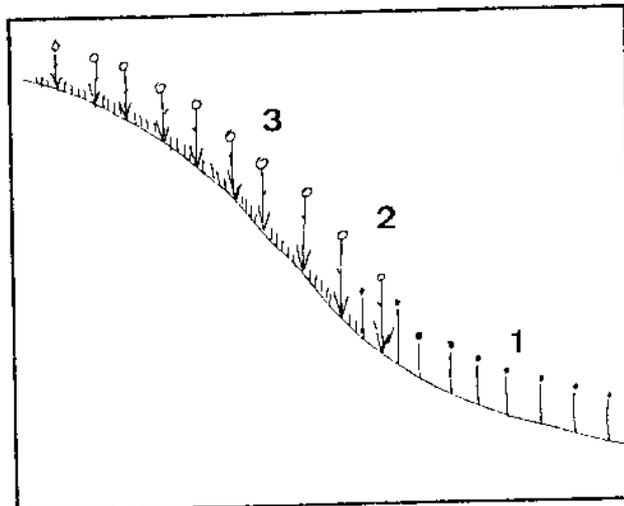
La différenciation de la végétation prairiale est essentiellement fonction des niveaux topographiques, influençant la durée de submersion des prairies. Les transects suivants le démontrent clairement.

Transect 16 : transect très étalé entre Louet et Loire, à l'est de Chalonnes/Loire (49) au lieu dit "l'Aireau des Joulains" (distance entre les deux cours d'eau : 2 kilomètres environ)



1. le Louet et son lit mineur
2. bourrelet de rive
3. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*
4. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae oenanthetosum silaifoliae*
5. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* de niveau moyen
6. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae eleocharetosum palustris*
7. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale silaetosum silai*
8. pré mésophile de fauche : *Arrhenatherion* de haut de vallée
9. cultures, hameaux, route
10. la Loire et son lit mineur

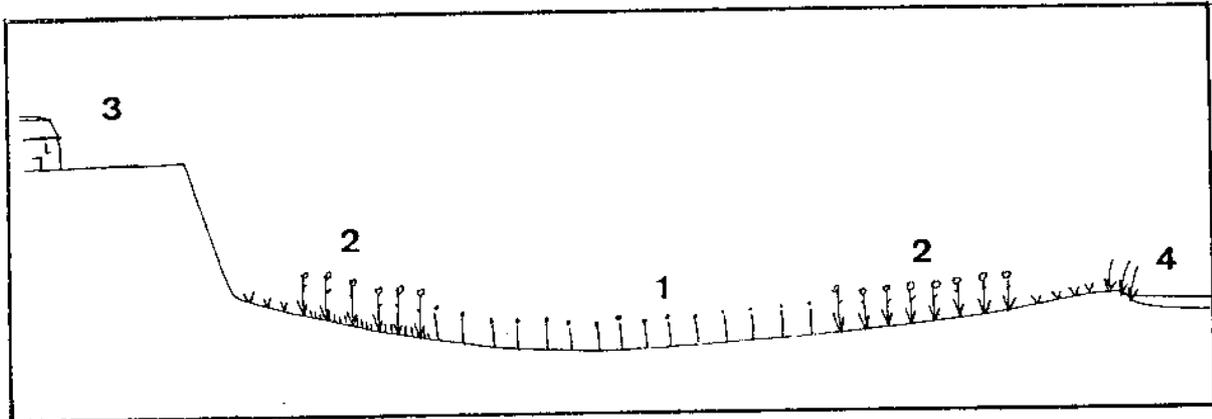
Transect 17 : transect très court (longueur, environ dix mètres ; hauteur : trois mètres) ; marais de Grée, près d'Ancenis (44)



1. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*
2. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* de niveau inférieur
3. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* de niveau supérieur

Une situation tout à fait analogue s'observe dans la grande prairie s'étendant au pied de la ville de Saintes (17), dans la vallée de la Charente :

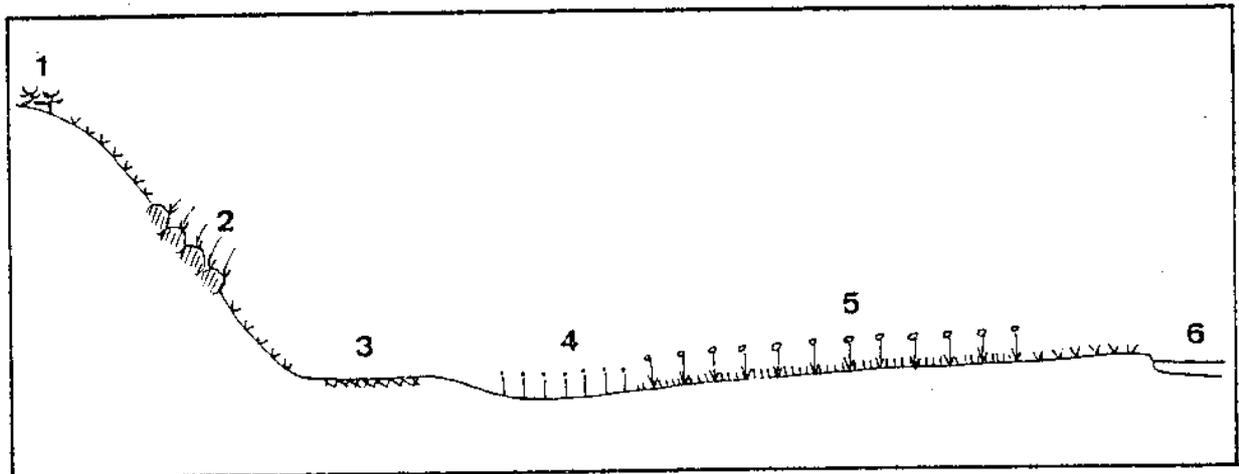
Transect 18 :



1. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*
2. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*
3. ville de Saintes
4. la Charente et son lit mineur

ou, dans la même vallée, à Saint-Laurent de Cognac (16), "chez Chaussat":

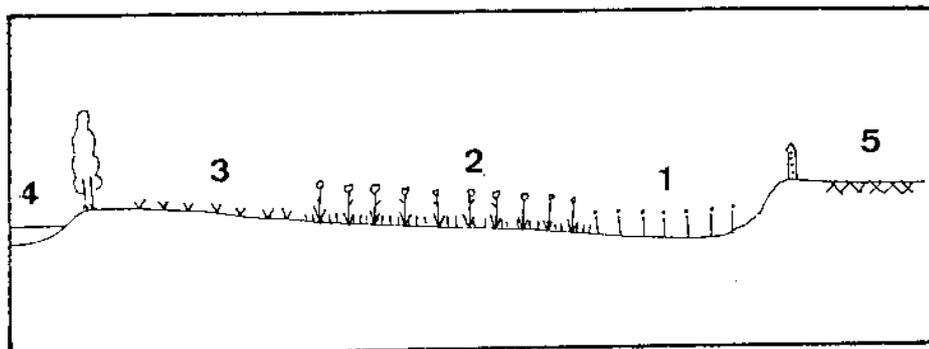
Transect 19 :



1. Vignes
2. pelouses xériques en exposition sud : *Xerobromion* à *Artemisia alba*
3. route (D83)
4. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*
5. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale festucetosum arundinaceae*
6. la Charente et son lit mineur

On remarquera toutefois que, dans ce dernier cas, le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* ne s'exprime plus ; il est remplacé par une association vicariante. Le même phénomène s'observe dans la vallée de la Sarthe :

Transect 20 : entre Morannes et Brissarthe, "les Varennes"



1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*
2. *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*
3. *Arrhenatherion* de haut de vallée
4. La Sarthe et son lit mineur
5. route (D108)

Dans ces deux derniers cas, on est à l'extrême limite du système alluvial ligérien lui-même, caractérisé par le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* ; on s'approche d'autres systèmes alcalins occidentaux extra-ligériens, tels celui du Marquenterre, dans le nord de la France.

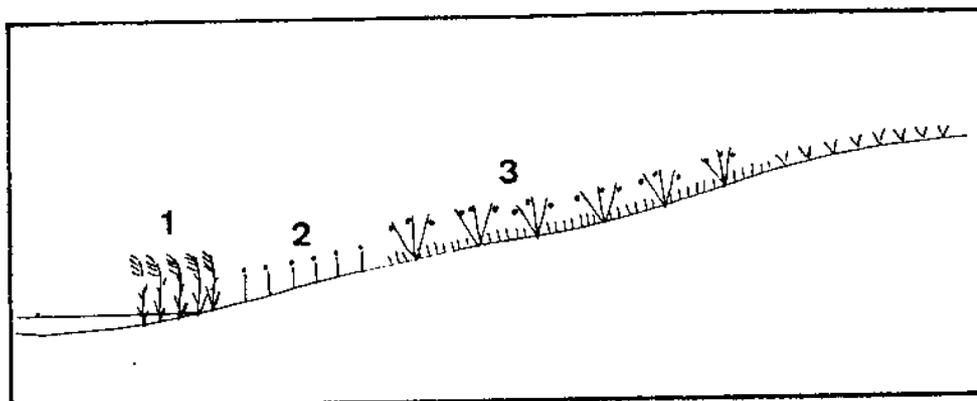
4.2.2. Le Marquenterre et les petites vallées du nord de la France

On doit à WATTEZ (1968) une magistrale étude sur la végétation de la plaine alluviale picarde, appelée aussi Marquenterre. C'est un travail que j'utiliserai fréquemment dans les paragraphes à venir ; grâce à lui, nous connaissons assez bien les paysages naturels de cette région.

La forêt potentielle qui s'établirait sur les alluvions quaternaires est une formation poldérienne à base de *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus campestris* (GEHU 1979), relevant de l'alliance de l'*Alno-Ulmion*. Toutefois, actuellement, cette formation est très peu représentée, alors que des manteaux préforestiers mésohygrophiles sont fréquents autour des parcelles prairiales. La végétation aquatique (*Potametea*) et subaquatique (*Phragmitetea*) est bien développée. Des formations tourbeuses existent aussi et leur intérêt floristique et écosystémique est grand, à l'échelle régionale aussi bien que nationale.

Les prairies hygrophiles sont bien représentées aussi ; elles sont cependant toutes traitées en pâture si bien qu'au moins un élément du système, le pré de fauche hygrophile alcalin nord-atlantique manquera. D'autres éléments sont cependant bien différenciés et certains s'ordonnent selon les niveaux topographiques comme le montre le transect suivant observé, non pas dans le Marquenterre, mais dans la vallée de la Canche, qui relève du même système prairial hygrophile :

Transect 21 : Beaurainville



1. roselières (*Phragmitetea*) et prairies flottantes (*Sparganio-Glycerion*)
2. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*
3. *Fulicario-Juncetum inflexi typicum*

4.3. Les mégaphorbiaies alcalines

L'interprétation synsystématique des mégaphorbiaies calcicoles de l'ouest et du nord de la France est un délicat problème, qui ne peut être résolu qu'en les comparant avec celles qui existent dans les plaines secondaires d'Allemagne, de Hollande et de Belgique. A cet effet, j'ai dressé un tableau comparatif (tableau 19) en ne retenant que quelques espèces significatives ; les colonnes de ce tableau ont été établies à l'aide des données suivantes :

- col. 1 : mégaphorbiaie à *Cirsium oleraceum* : synthèse à partir du tableau 20 de ce mémoire ;
- col. 2 : tableau 21 de ce mémoire ;
- col. 3 : mégaphorbiaie à *Euphorbia villosa*, tableau 22 de ce mémoire ;
- col. 4 : mégaphorbiaie à *Scirpus sylvaticus*, *Veronica longifolia*
33 r. MEISEL 1969 (tb. 7 : col. a-b-c)
19 r. MEISEL 1977 (tb. 17 : col. 21-22)
sous le nom de *Valeriano-Filipenduletum*
- col. 5 : mégaphorbiaie à *Veronica longifolia*
6 r. PASSARGE 1975 (p. 601 : col. e), sous le nom de *Scutellario-Veronicetum longifoliae* Walth. 1955
5 r. DIERSCHKE 1968 (p. 56), sous le nom de *Veronico-Filipenduletum* Tx et Hulbusch 1968
- col. 6 : mégaphorbiaie à *Euphorbia palustris-Veronica longifolia*
25 r. KORNECK 1963 (p. 25)
6 r. PASSARGE 1964 (p. 160 : col. g-h)
4 r. HOFMEISTER 1970 (tb. B3)
sous le nom de *Veronico-Euphorbietum palustris*
- col. 7 : mégaphorbiaie à *Senecio paludosus*
7 r. VAN DONSELAAR 1961 (tb. 17 : rel. 5 à 11), sous le nom de *Valeriano-Filipenduletum*

10 r. HULBUSCH 1973 (p. 94), sous le nom de *Filipendulo-Senecietum paludosae* Hulb. 1973.

col. 8 : mégaphorbiaie à *Althaea officinalis* : tableau 23 de ce mémoire

Tableau 19

Colonne	1	2	3	4	5	6	7	8
Nbre de rel.	146	9	16	52	11	35	17	16
<i>Cirsium oleraceum</i>	IV					r		
<i>Euphorbia villosa</i>			V					
<i>Angelica sylvestris</i>	III	V	III	III		+	+	
<i>Epilobium hirsutum</i>	II	III	I	+			II	+
<i>Eupatorium cannabinum</i>	II	IV	V	I			+	+
<i>Cirsium palustre</i>	II		II	II		+		
<i>Scirpus sylvaticus</i>	r			III	+			
<i>Euphorbia palustris</i>	r	I				IV		II
<i>Veronica longifolia</i>	o			III	V	V		
<i>Senecio paludosus</i>	o			r		II	V	+
<i>Althaea officinalis</i>		I						V
<i>Stachys palustris</i>	+		I	II	III	II	IV	III
<i>Filipendula ulmaria</i>	V	III	V	V	IV	IV	IV	III
<i>Lysimachia vulgaris</i>	III	II	III	III	IV	IV	II	IV
<i>Thalictrum flavum</i>	II	III	I	I	II	III	III	V
<i>Symphytum officinale</i>	III	V	+	I	II	III	III	II
<i>Valeriana repens</i>	III	III	II	III	II	III	II	II
<i>Lythrum salicaria</i>	III	II	III	IV	III	V	V	V
<i>Caltha palustris</i>	II			I	II	r	I	

La comparaison montre, qu'à côté d'un groupe commun d'espèces (*Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris* et surtout *Thalictrum flavum*, différentielle par rapport aux mégaphorbiaies acidiphiles), une césure majeure apparaît entre les colonnes 3 et 4. Un premier groupe est différencié par *Angelica sylvestris*, *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Cirsium palustre*; il correspond à des mégaphorbiaies de petites vallées. Le second groupe est différencié par *Euphorbia palustris*, *Veronica longifolia*, *Senecio paludosus*, *Stachys palustris* et correspond à des mégaphorbiaies de grande vallée ou de grands marais. Ces deux groupes seront étudiés successivement.

4.3.1. Les mégaphorbiaies de petite vallée

Deux associations se rattachent à ce premier groupe, l'une bien connue maintenant, le *Cirsio oleracei-Filipenduletum ulmariae* (tb. 19, col. 1), l'autre originale, l'*Euphorbio villosae-Filipenduletum ulmariae* (tb. 19, col. 3).

4.3.1.1. La mégaphorbiaie nord et subatlantique : *Cirsio oleracei-Filipenduletum*

Toute la documentation concernant cette association est réunie dans le tableau 20. Il rapporte 33 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A (rel. 1 à 30) et B (rel. 31 à 33). Les colonnes C et D synthétisent des

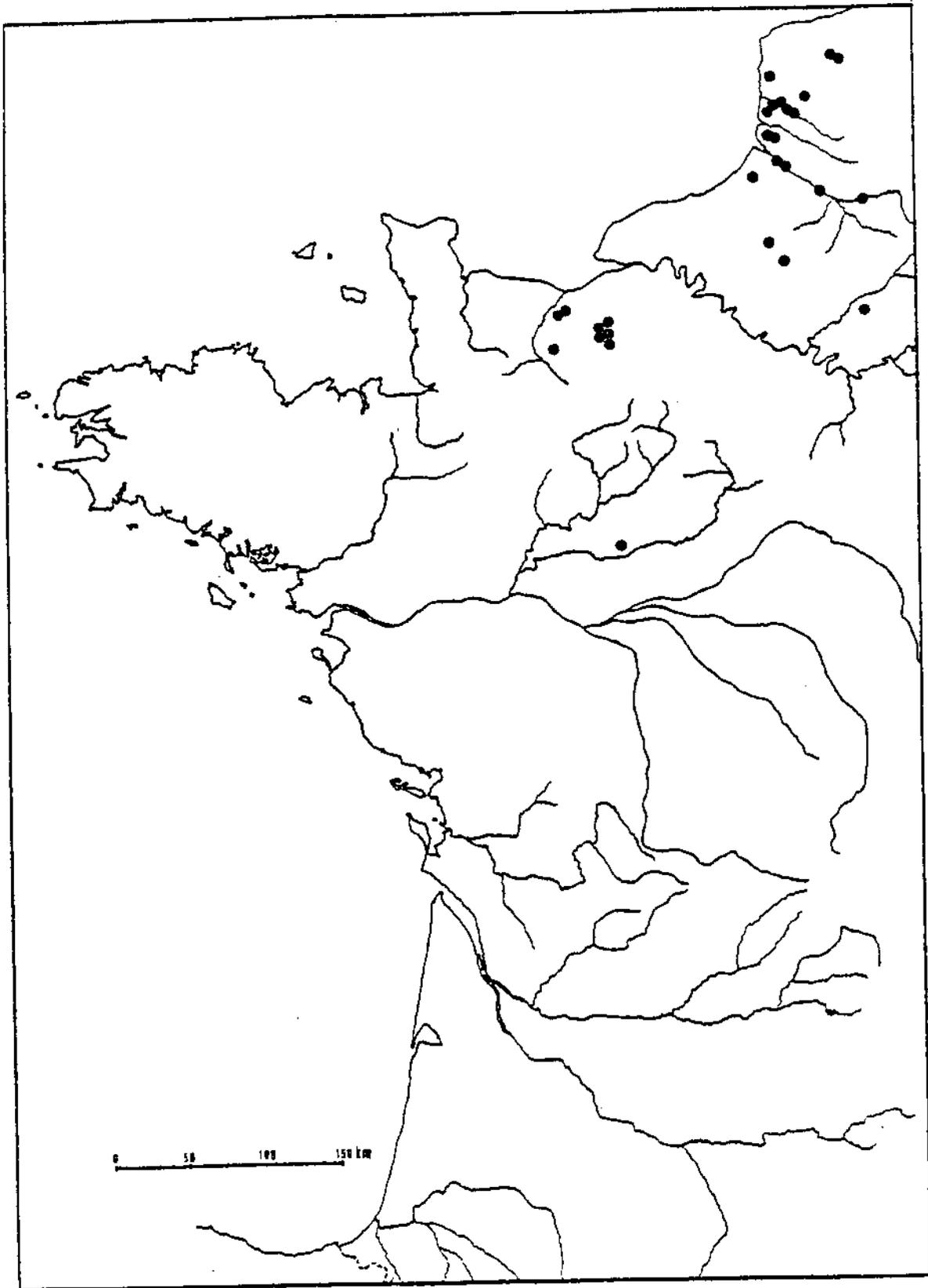
relevés publiés antérieurement et provenant des sources suivantes :

- col. C : 12 rel. PASSARGE 1965 (p. 601, col. C)
 2 rel. VANDEN BERGHEN 1950 (p. 293, rel. 1,2)
 10 rel. GEHU 1961 (tb. 11 : rel. 4 à 9, 12 à 15)
 1 rel. FRILEUX 1977 (tb. 13 : rel. 1)
 5 rel. WATTEZ 1962-67 (tb. p. 49 : rel. 1 à 4, 6)
 6 rel. WATTEZ 1968 (tb. 64)
 1 rel. WATTEZ et DOUCHET 1973-74 (p. 40)
 11 rel. GEHU, in MERIAUX 1978 (p. 352)
 5 rel. LERICQ 1965 (tb. 6 : rel. 1-5)
 3 rel. MEISEL 1969 (tb. 7 : col. d-e-f)
 21 rel. KUYREN-QUINTELLIER 1972 (tb. 3)
- col. D : 13 rel. J. DUVIGNEAUD 1958 (tb. 3)
 8 rel. VANDEN BERGHEN 1950 (p. 293, 8 derniers)
 4 rel. FRILEUX 1977 (tb. 13 : rel. 2 à 5)
 1 rel. WATTEZ 1967 (tb. p. 49 : rel. 5)
 10 rel. LERICQ 1965 (tb. 6 : rel. 6 à 17)

La définition synfloristique de l'association apparaît clairement sur le tableau comparatif 19. En particulier, *Cirsium oleraceum* doit être considéré comme caractéristique locale de cette mégaphorbiaie. L'association est liée à des sols riches, à horizon de gley, différenciés sur des substrats alcalins. Elle varie peu ; on peut signaler l'existence d'une variante à *Geum rivale* dans la vallée de la Bresle et dans le Bray oriental (sud de Beauvais, notamment ; communication de P.-N. FRILEUX). Dans le pays d'Auge, surtout dans la vallée de la Touques, une variante originale est différenciée par *Mentha suaveolens*, *Pimpinella major* et *Aconitum napellus neomontanum* (à propos de cette dernière, voir III-5-2). Ces observations montrent les relations qui existent entre le *Cirsio-Filipenduletum* et les mégaphorbiaies montagnardes et subalpines. En situation primitive, en dehors donc de toute action secondaire par exploitation pastorale, le *Cirsio-Filipenduletum* est presque totalement dépourvu d'espèces prairiales banales (tb. 20 : col. A et C). On y observe, en revanche, un certain nombre d'espèces des ourlets eutrophes (*Urtica dioica*, *Calystegia sepium*, *Galium aparine*) ou mésotrophes (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Galium mollugo*). Des pressions biotiques modérées par fauche ou pâturage induisent l'apparition d'espèces prairiales telles que *Holcus lanatus*, *Rumex acetosa* (col. B et D) ; quelques espèces des ourlets tendent à régresser. Des pressions plus accentuées et plus régulières destructurent complètement la mégaphorbiaie et la transforment en prairie. Les espèces du *Cirsio-Filipenduletum* peuvent encore plus ou moins persister dans les prairies dérivées, mais leur vitalité est réduite.

La carte chorologique 14 rassemble les stations connues du *Cirsio-Filipenduletum* pour le nord-ouest de la France. L'association admet une aire nord-et subatlantique s'étendant de la Hollande (KUYREN-QUINTELLIER 1972) et la Belgique à la Normandie secondaire. Elle manque toutefois dans la vallée de la Seine, où elle est remplacée par une mégaphorbiaie de grande vallée. Elle existe dans les marais de la Souche (FROMENT 1946), le Valois (JOVET 1949) ; elle est à étudier dans les petites vallées du nord-est, de l'est et du centre-est de la France (elle a initialement été décrite du Tonnerrois, CHOUARD 1926) ; J. DUVIGNEAUD (1958) en rapporte des relevés de la vallée de la Moselle. En fait, l'aire de l'association est à relier étroitement à la répartition de *C. oleraceum* en France (IFFB 1978) : le *Cirsio-Filipenduletum* ne franchit pas la Loire vers le sud. Dans les régions thermo-atlantiques, surtout au sud du marais poitevin, il est relayé par l'*Euphorbio-Filipenduletum*. Entre les limites du *Cirsio-Filipenduletum* et de l'*Euphorbio-Filipenduletum*, il existe un

CARTE 14



CIRSIO OLERACEI-FILIPENDULETUM ULMARIAE

groupement ne possédant plus *C. oleraceum* et encore dépourvu d'*Euphorbia villosa*. Le tableau 21 réunit 2 relevés inédits de ce groupement de passage chorologique synthétisés dans la colonne A ; la colonne B résume 7 relevés publiés dans un rapport sur le marais poitevin (SBCO 1982, tb. 20 : rel. 2, 4 à 8, 11). Ce tableau 21 correspond à la colonne 2 du tableau comparatif 19.

4.3.1.2. La mégaphorbiaie thermo-atlantique :

Euphorbio villosae-Filipenduletum ulmariae ass. nov.

Le tableau 22 réunit 16 relevés inédits de cette mégaphorbiaie. La différence floristique essentielle entre celle-ci et le *Cirsio-Filipenduletum* porté sur le remplacement de *Cirsium oleraceum* par *Euphorbia villosa*, espèce de répartition sud-européenne. La comparaison montre aussi la disparition de *Caltha palustris* et la raréfaction de *Symphytum officinale* ; cette dernière espèce tend à être remplacée par *S. tuberosum*, surtout au sud de la Garonne. Il n'est pas possible de rattacher ce groupement au *Cirsio-Filipenduletum* ; on doit l'interpréter comme association originale sous le nom de *Euphorbio villosae-Filipenduletum ulmariae* ass. nov. (rel. type : 8/22).

Liée comme le *Cirsio-Filipenduletum* à des substrats hygrophiles alcalins, l'association varie peu. L'exploitation pastorale dégrade la mégaphorbiaie en prairies de fauche ou pâturées. On reconnaît d'ailleurs, à travers les compagnes de l'*Euphorbio-Filipenduletum*, quelques pionnières de la dynamique ; ainsi *Pulicaria dysenterica* et *Mentha suaveolens* annoncent le pré hygrophile pâturé thermophile, le *Mentho suaveolentis-Festucetum arundinaceae*, fréquent au sud de la Charente (voir III-6-5). Dans certains cas d'abandon pastoral, la mégaphorbiaie tend à reconquérir les prés hygrophiles ; il faut comprendre la variante à *Cirsium dissectum*, *Oenanthe lachenali*, *Juncus subnodulosus* (tb. 22) de l'*Euphorbio-Filipenduletum* comme un retour de celui-ci sur un pré oligotrophe plus ou moins abandonné, l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* thermo-atlantique. Les espèces différenciant la variante sont relictuelles du stade antérieur.

L'*Euphorbio-Filipenduletum* est typiquement la mégaphorbiaie thermo-atlantique alcaline des petites vallées ; il relaie le *Cirsio-Filipenduletum* au sud de la Loire, et surtout au sud de la Sèvre niortaise (centre-ouest et sud-ouest de notre pays) comme le montre la carte chorologique 15. Il atteint la Chalosse et le nord du pays basque, où il s'enrichit en *Equisetum telmateia* et *Symphytum tuberosum*. Au cœur du pays basque, sur des terrains un peu plus acides, on observe plutôt une race locale du *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae* (voir III-6-3).

4.3.2. Les mégaphorbiaies de grande vallée

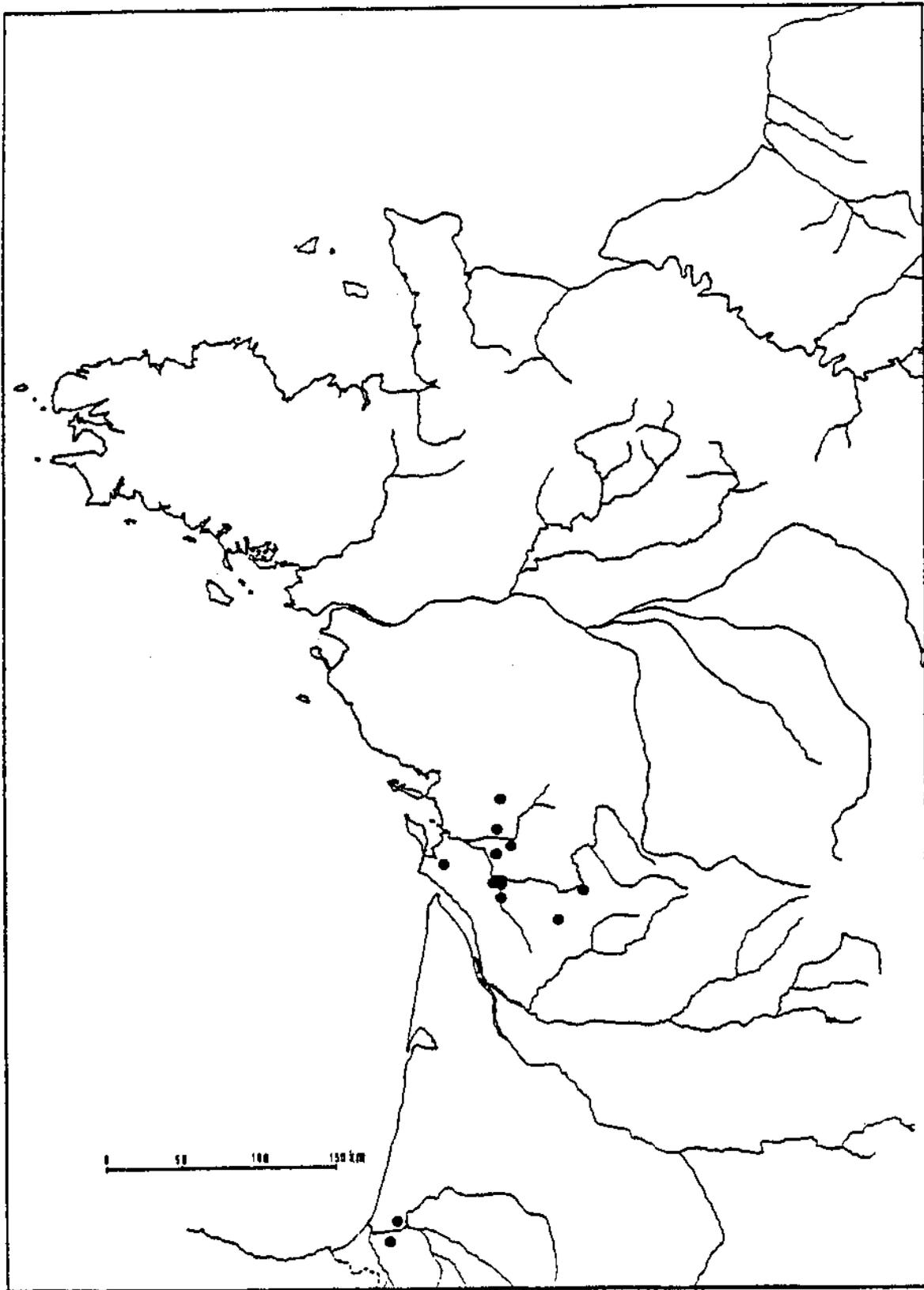
Comme l'a démontré le tableau 19, les mégaphorbiaies de grande vallée se distinguent des précédentes par l'absence ou la rareté de *Eupatorium cannabinum*, *Epilobium hirsutum*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium palustre*, alors qu'apparaissent significativement *Euphorbia palustris* et *Stachys palustris*. Deux associations vicariantes relèvent de ce groupe.

4.3.2.1. La mégaphorbiaie nord-atlantique :

Valeriano-Filipenduletum ulmariae

La comparaison des colonnes 4 à 7 du tableau 19 montrent que tous ces groupements (*Scutellario-Veronicetum longifoliae*, *Veronico-Filipenduletum*, *Veronico-Euphorbietum palustris*, *Filipendulo-Senecietum paludosae*, *Valeriano-Filipenduletum*) doivent être réunis au sein d'une association unique. Le problème est de reconnaître, parmi tous ces noms, celui qui doit être retenu. Il semble bien que le plus ancien soit celui de *Valeriano-Filipenduletum ulmariae*

CARTE 15



EUPHORBIO VILLOSAE-FILIPENDULETUM ULMARIAE

(Passchier et Westhoff 1942) Siss. ap. Westhoff et al. 1946, autant qu'on puisse en savoir sur ce nom d'après les données de VAN DONSELAAR (1961) et WESTHOFF et DEN HELD (1969) ; malheureusement, ce nom est le moins expressif qui soit puisque *Valeriana repens* possède une amplitude bien plus large que *Veronica longifolia*, *Euphorbia palustris* ou *Senecio paludosus*. Les colonnes 5 à 7 du tableau 19 s'interprètent alors comme sous-associations du *Valeriano-Filipenduletum* : *veronicetosum longifoliae*, *euphorbietosum palustris*, *senecietosum paludosae* (VAN DONSELAAR 1961). La colonne 4 peut s'interpréter comme sous-association de passage entre le *Valeriano-Filipenduletum* de grande vallée et les mégaphorbiaies de petite vallée.

Le *Valeriano-Filipenduletum* est donc lié aux grandes vallées du nord-ouest de l'Europe, notamment Rhin (KORNECK 1963) et Weser (HULBUSCH 1973). Il s'appauvrit peut-être jusque dans la moyenne vallée de Seine, où apparaît *Senecio paludosus*.

4.3.2.2. La mégaphorbiaie thermo-atlantique :

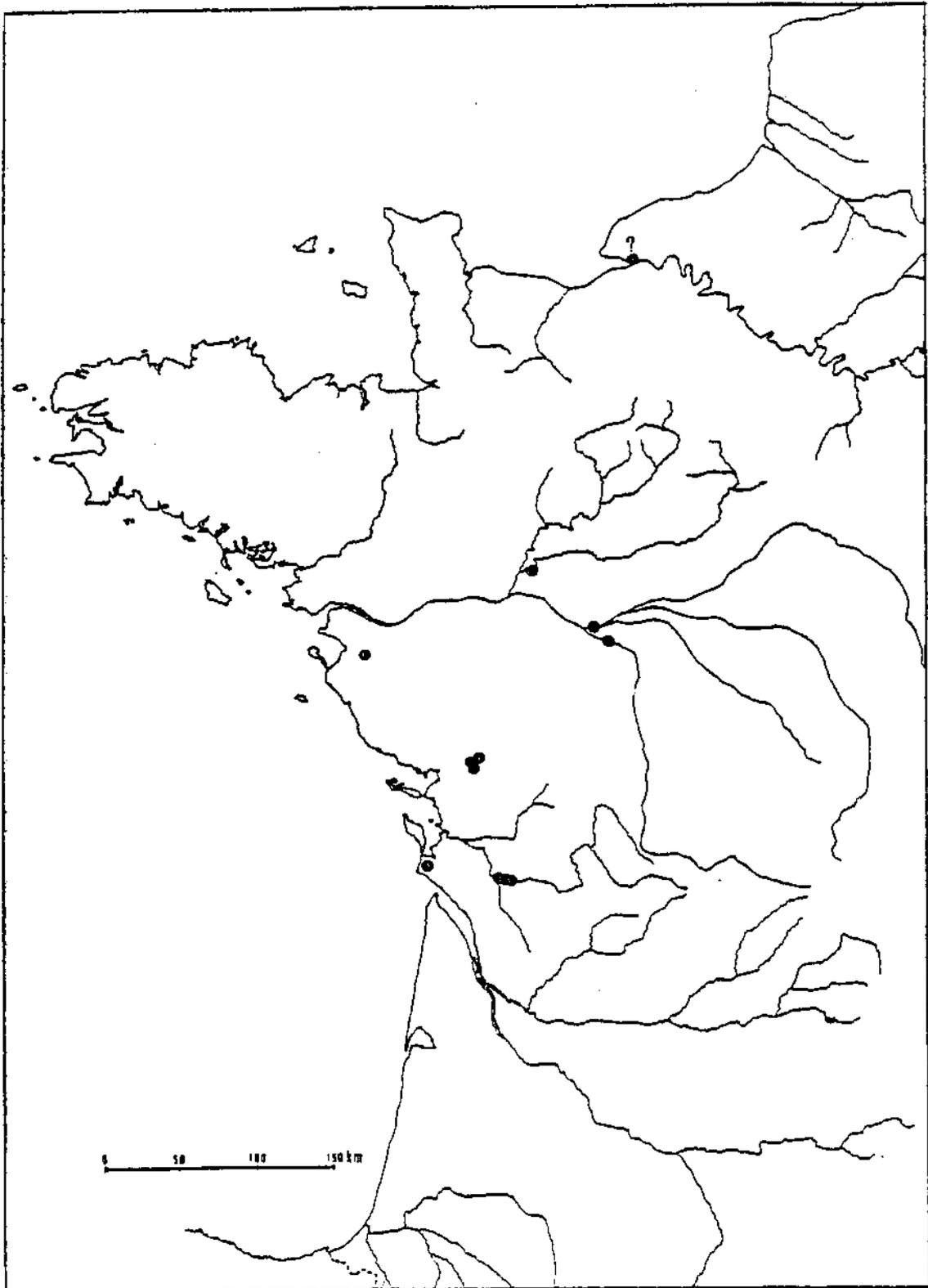
Thalictro-Althaeetum officinalis (Molinier et Tallon 1950)
ass. nov.

De même que le *Cirsio-Filipenduletum* nord-et subatlantique est relayé par l'*Euphorbio villosae-Filipenduletum* dans les régions thermo-atlantiques, le *Valeriano-Filipenduletum* est remplacé dans ces mêmes régions par un groupement original décrit par le tableau 23. Celui-ci rapporte 10 relevés inédits synthétisés dans la colonne A, 4 relevés extraits d'une étude sur le marais poitevin (S.B. C.O., tb 20 : rel. 1,3,9,10) synthétisés dans la colonne B et 2 relevés extraits d'une monographie de la Crau par MOLINIER et TALLON 1950 (tb p. 104 : rel. 9 ; tb p. 109 : rel. 6), synthétisés dans la colonne C.

Ce groupement se distingue de l'*Euphorbio-Filipenduletum* par l'absence ou la rareté de *Euphorbia villosa*, *Angelica sylvestris*, *Eupatorium cannabinum*, *Epilobium hirsutum*, remplacées par *Althaea officinalis* et, moins souvent, *Euphorbia palustris*. Par rapport au *Valeriano-Filipenduletum*, il manque *Veronica longifolia* et *Senecio paludosus* (ce dernier n'apparaît guère qu'en Crau). Je pense qu'on peut interpréter ce groupement comme association originale sous le nom de *Thalictro-Althaeetum officinalis* (Molinier et Tallon 1950) ass. nov. (rel. type : 5/23).

L'association varie peu, du moins sur la base des relevés réunis ici. Elle est liée aux grandes vallées et aux grands marais de l'ouest de la France : Charente (surtout entre Cognac et Saintes), parties continentales des marais poitevin et breton. Elle existe dans la vallée de la Loire ; toutefois, les mégaphorbiaies y sont rares et je ne possède que deux relevés provenant de ce site ; elle est connue aussi de la basse vallée du Loir (carte chorologique 16). Les formations à grandes herbes sont extrêmement peu fréquentes dans le domaine franco-méditerranéen, mais il semble que le *Thalictro-Althaeetum* existe (ou a existé) en Crau. Le tableau du *Gentiano-Mariscetum* dressé par MOLINIER ET TALLON (1950, p. 104) ne paraît pas absolument homogène ; en particulier le relevé 9 est dépourvu de *Gentiana pneumonanthe*, *Molinia caerulea*, *Schoenus nigricans*, *Anagallis tenella*, *Potentilla erecta*. Il renferme donc essentiellement *Thalictrum flavum*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Euphorbia palustris*, *Galium palustre elongatum*, *Scrofularia auriculata*, *Althaea officinalis*, combinaison qui rappelle le *Thalictro-Althaeetum*. De même, le relevé 6 du tableau de *Caricetum elatae* (p. 109) extrait de ce même travail comporte *Thalictrum flavum*, *Senecio paludosus*, *Althaea officinalis*. Il semble que l'existence du *Thalictro-Althaeetum* en quelques sites des plaines méditerranéennes soit le témoin de périodes géologiques plus froides (ROI 1937). Le problème de son existence en baie de Seine se pose : dans une étude de FRILEUX et GEHU (1976), on remarque un relevé (tb 7, rel. 1) à *Althaea officinalis* et *Thalictrum flavum* qui pourrait correspondre à une dégradation par eutrophisation du *Thalictro-Althaeetum*. Selon une communication

CARTE 16



THALICTRO-ALTHAEETUM OFFICINALIS

orale de P.-N. FRILEUX, l'association y existerait effectivement, exclusivement en aval de Tancarville.

4.3.3. Le *Lathyro-Lysimachietum vulgaris*

La coupure entre les mégaphorbiaies de petite et de grande vallée n'est pas absolue et il existe des groupements intermédiaires entre les deux groupes; on l'a déjà vu pour la colonne 4 du tableau 19. Cela apparaît davantage avec une remarquable association mal connue, très récemment décrite d'Allemagne orientale et qui existe dans le nord-ouest de la France, le *Lathyro palustris-Lysimachietum vulgaris* Pass. 1978.

Le tableau 24 réunit 4 relevés inédits de cette association en provenance de la vallée de la Somme et des marais de Carentan; ces relevés sont synthétisés dans la colonne A. La colonne B synthétise 12 relevés provenant des sources suivantes :

- 10 rel. PASSARGE 1978b (p. 205)
- 2 rel. DIERSCHKE et TÜXEN 1975 (p. 175)

Le *Lathyro-Lysimachietum* est une mégaphorbiaie primitive sur sol alcalin organique que l'on rencontre au voisinage de prairies tourbeuses; elle est caractérisée localement par *Lathyrus palustris*, qui tend à s'enrouler dans les grandes herbes, et *Calamagrostis canescens*, indicatrice de sols organiques. Son aire géographique semble surtout nord-atlantique; dans notre pays, elle est à rechercher dans des sites appropriés, tels les marais de la Dives (Calvados) où *Lathyrus palustris* et *Calamagrostis canescens* existent au voisinage de prés tourbeux, ou le Marquenterre. De ce dernier site, WATTEZ (1968, tb 61) décrit une prairie humide à *Lathyrus palustris* et *Lysimachia vulgaris*; mais elle est très riche en espèces turficoles; c'est encore un pré tourbeux alcalin qui pourrait cependant évoluer, avec le temps, vers le *Lathyro-Lysimachietum*. Enfin, on reconnaît cette association dans les tableaux synthétiques de GRYSEELS (1983), en Belgique, malgré l'absence de *Lathyrus palustris* (tableaux incomplets ?).

4.4. Les dépressions de grande vallée longuement inondées; le *Gratiolo officinalis-Oenanthetum fistulosae* ass. nov.

4.4.1. Données floristiques

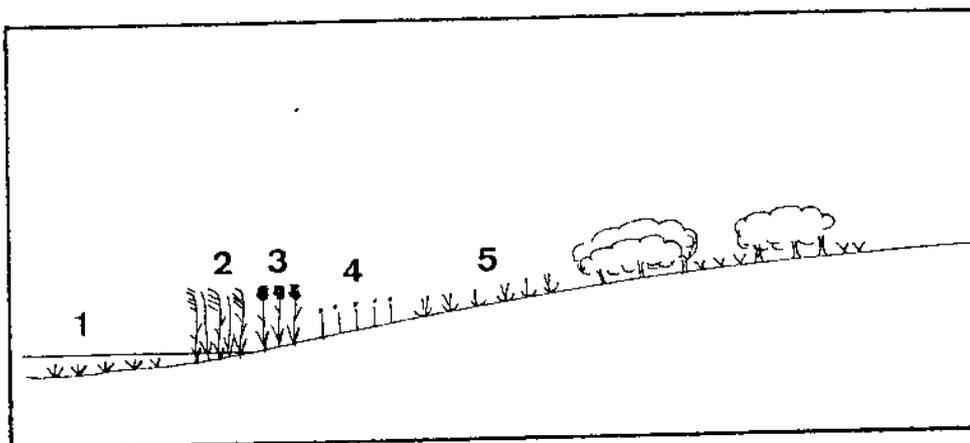
Les tableaux 25 à 29 rassemblent 119 relevés inédits de cette association.

4.4.2. Position physiographique

L'association à *Gratiola officinalis* et *Oenanthe fistulosa* peut se rencontrer dans deux positions physiographiques distinctes :

- le plus souvent, comme le montrent les transects 16, 17 précédemment présentés, elle se rencontre dans les niveaux les plus bas, les plus longuement inondés de la vallée de la Loire, sous le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis*;
- plus rarement, on peut l'observer en ceinture externe de quelques étangs de l'ouest de la France: étang de Vioreau, lac de Grandlieu (transect 22) au contact d'associations des *Littorelletea* et des *Phragmitetea*.

Transect 22 : lac de Grandlieu, Passay (44)



1. groupement oligotrophe submergé : *Isoeto-Lobelietum dortmannae*
2. roselière : *Scirpo-Phragmitetum* à *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Sium latifolium*, *Ranunculus lingua*
3. *Glycerietum maximae*
4. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae eleocharetosum palustris*
5. prairies hygrophiles de haut niveau

Ces deux positions s'expliqueront clairement en synécologie.

4.4.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Ce groupement est aisément reconnaissable à la combinaison originale des espèces suivantes : *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis uniglumis*, *E. palustris* (celle-ci remplaçant celle-là dans les niveaux inférieurs), *Agrostis stolonifera*, *Carex otrubae*, *Phalaris arundinacea*, *Achillea ptarmica*, *Rorippa sylvestris*, et surtout par un lot d'espèces remarquables pour l'ouest de la France, rares dans d'autres milieux et susceptibles d'être retenues en tant que caractéristiques locales : *Gratiola officinalis*, *Inula britannica*, *Cardamine parviflora*, *Cerastium dubium*. *Mentha arvensis* est assez souvent présente ; il pourrait s'agir d'une sous-espèce distincte de celle des moissons, liée aux prairies inondables, la sous-espèce *austriaca* (OBERDORFER 1979). On note aussi un certain nombre d'espèces en commun avec le *Senecio-Oenanthetum mediae* : *Senecio aquaticus*, *Ranunculus repens* et, seulement dans les niveaux supérieurs, *Oenanthe silaifolia*, *Alopecurus pratensis*, *Fritillaria meleagris*... La tonalité phytogéographique dominante est eurosibérienne, les éléments atlantiques étant plutôt réduits.

Cette combinaison floristique remarquable confère à ce groupement une originalité qui lui vaut le rang d'association végétale sans aucun doute ; voulant signifier la valeur caractéristique de la Gratiolle et l'importance de l'Oenanthe, je propose de l'appeler *Gratiolo officinalis-Oenanthetum fistulosae* ass. nov.

4.4.4. Physionomie

Les individus de *Gratiolo-Oenanthetum* ont l'aspect de prairies basses ; ils tranchent bien sur les grandes roselières qui peuvent leur être contigues (transect 22). Ils sont en général bien stratifiés : on peut distinguer une strate d'espèces dressées, telles *Eleocharis palustris* et *E. uniglumis* qui, lorsqu'elles sont quantitativement importantes, donnent à la prairie un aspect en brosse. On peut distinguer, d'autre part, une strate basse structurée par de

nombreuses espèces rampantes : *Potentilles*, *Agrostis*, *Lysimachia nummularia*; on peut remarquer aussi des structures végétales particulières telles ces espèces rampantes à leur base puis ascendantes (*Inula britannica*, *Gratiola officinalis*, *Alopecurus geniculatus*).

La phénologie de ce groupement est surtout tardi-vernale à estivale en raison du démarrage tardif de la végétation à la suite du retrait très lent des eaux de ces dépressions.

4.4.5. Synécologie et variations

Le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* est caractéristique des sites subissant de grandes variations horizontales du plan d'eau, la période d'inondation étant beaucoup plus longue que pour le *Senecio-Oenanthetum mediae* des niveaux supérieurs ; pour cette raison, l'association se cantonne dans les dépressions les plus basses des grandes vallées fluviales, aussi bien qu'en ceinture externe de certains étangs (transect 22). La durée de l'inondation semble pouvoir s'étaler sur 5 à 7 mois ; j'ai observé que certaines dépressions occupées par cette association étaient encore inondées au début du mois d'avril de l'année 1980. La texture du substrat est surtout hétérogène comme il arrive souvent dans les grandes vallées, en relation avec les irrégularités de l'alluvionnement.

Le facteur écologique le plus déterminant sur les variations de l'association est la durée de submersion ; on peut en effet rendre compte des variations de la baisse des eaux par des modifications floristiques corrélatives :

- sous-association de haut-niveau, en contact topographique avec le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*, différenciée par des espèces transgressives de celui-ci : *Oenanthe silaifolia*, *Alopecurus pratensis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Poa trivialis*, *Agropyron repens*, *Taraxacum officinale*, *Fritillaria meleagris*, *Lotus uliginosus*, ainsi que, espèce remarquable, *Cerastium dubium* (subass. *oenanthesum silaifoliae* nov., tb 25; rel.-type : 22/25) ; elle correspond aux niveaux les moins longuement inondés de l'association. Ce groupement charnière entre *Senecio-Oenanthetum* et *Gratiolo-Oenanthetum* typique couvre des hectares dans la zone de confluence Mayenne-Sarthe-Loir ; BILLARD (1979) avait antérieurement étudié ces prairies et avait proposé le nom de *Thalictro-Senecietum aquaticum* pour ce groupement qu'il considérait comme vicariant du *Senecio-Oenanthetum mediae* décrit de la vallée de l'Oise (BOURNERIAS et al. 1978) ; il n'est pas possible de maintenir cette interprétation proposée justement dans un site charnière ; les observations de la vallée de la Loire proprement dite montre bien la disjonction entre un *Oenanthetum mediae* supérieur qu'on ne peut distinguer du *Senecio-Oenanthetum* de l'Oise qu'au niveau d'une race au plus, et un *Oenanthetum fistulosae* inférieur. L'importance effective de *Thalictum flavum* dans les relevés provenant de cette zone de confluence prouve des relations avec la mégaphorbiaie alluviale.
- groupe de sous-associations de niveaux moyens et inférieurs différenciées par *Carex hudsoni*, *Polygonum amphibium terrestre*, et, plus rarement, mais espèce remarquable, *Stellaria palustris* ; ce groupe comprend :
 - . une sous-association de niveau moyen (tableau 26) à *Myosotis cespitosa*, *Trifolium fragiferum*, *Vicia cracca*, *Hordeum secalinum*, toutes espèces communes à cette sous-association et à la précédente ;

- une sous-association de niveau inférieur à *Eleocharis palustris* (*eleocharetosum palustris* nov.; tb 27 ; rel.-type : 34) qui tend à remplacer *E. uniglumis*, bien que celle-ci ne soit pas toujours absente ; on y note aussi *Alisma plantago-aquatica*, *Stachys palustris*, *Sium latifolium*, *Sparganium erectum*... ; cette variation précise des relations avec les *Phragmitetea* ; c'est d'ailleurs uniquement cette variation qui représente le *Gratiolo-Oenanthetum* au bord des étangs (transect 22).

Remarquons cependant que, parfois, ces sous-associations ne sont pas bien nettes, lorsque les gradients topographiques sont forts (cas du transect 17).

Outre ces variations liées aux niveaux topographiques et à leurs répercussions sur la durée d'inondation, on peut observer d'autres sous-associations à déterminisme différent :

- sous-association à *Mentha pulegium* (sub.ass. *menthetosum pulegii* nov.; tableau 28, relevé type : 3) : le *Gratiolo-Oenanthetum* est une association assez fragile, riche en végétaux aux tiges facilement brisées ; il est donc sensible au piétinement du gros bétail lorsqu'il se situe dans des parcelles pâturées ; si l'action est légère, l'effet est modeste ; mais le tassement du sol favorise l'apparition d'une espèce bien adaptée aux milieux inondables et aux substrats plus ou moins tassés, *Mentha pulegium*. Une perturbation plus forte détruit complètement le *Gratiolo-Oenanthetum* qui est alors remplacé par le *Plantagini majoris-Menthetum pulegii* (étudié en III-4-8) dans lequel on peut encore observer quelques espèces, à faible vitalité, de l'*Oenanthetum fistulosae*.
- sous-association à *Ranunculus ophioglossifolius* (sub.ass. *ranunculetosum ophioglossifolii* nov.; tableau 29 ; relevé type : 5) : plus loin, on étudiera en détail le système subhalophile des marais récents de la côte atlantique ; dans ce système le *Gratiolo-Oenanthetum* est remplacé par le *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* ; dans certains sites exceptionnels, ces deux systèmes passent de l'un à l'autre et les deux associations homologues se rencontrent. C'est le cas notamment du fond des marais breton (vers Challans et Sallertaine) et vendéen (vers Luçon) ; le groupement est réellement remarquable par la cohabitation d'espèces exceptionnelles : *Gratiola officinalis*, *Inula britannica*, *Galium debile*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Trifolium michelianum* (ces deux dernières sont différentielles de cette sous-association), *Cardamine parviflora*. On notera une variante à *Mentha pulegium*, indicatrice de substrats tassés. D'autres individus de cette sous-association sont à rechercher dans les vallées de la Vilaine (vers Redon), de la Loire (vers Nantes).

4.4.6. Syndynamique

Normalement, le *Gratiolo-Oenanthetum*, réglé par les variations des eaux courantes du fleuve possède un dynamisme faible. Pourtant, dans certaines situations écologiques, il peut évoluer vers des groupements plus oligotrophes ayant des exigences voisines vis-à-vis du facteur hydrique, qui seront étudiés ci-après (*Oenantho-Agrostietum caninae*).

4.4.7. Synchorologie

La carte 17 montre de toute évidence que le centre de différenciation du *Gratiolo-Oenanthetum* se situe dans le lit majeur de la Loire ; je l'ai suivi le long du val, depuis Langeais (37) jusqu'à Nantes ; en aval de Nantes, et surtout dans l'estuaire, il est remplacé par le *Ranunculo-Oenanthetum* (système 8). Il apparaît encore dans quelques dépendances de la vallée (confluence Mayenne-Sarthe-Loir, lac de Grandlieu), ainsi que ponctuellement au fond des marais subhalophiles (Challans, Luçon). Sa présence dans les autres grandes vallées des fleuves et rivières débouchant sur l'océan atlantique est à préciser : je n'ai pas étudié les vallées de la Garonne et de la Dordogne. Dans la vallée de la Charente, l'association n'existe, légèrement appauvrie, qu'entre Saintes et Chaniers (17), où la vallée a sa plus grande largeur (voir les relevés des tableaux 25 et 26 ainsi que LAHONDERE et DAUNAS 1983) ; en amont de Chaniers, on n'observe que l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* étudié ci-après, alors qu'en aval de Taillebourg, les influences subhalophiles se font sentir et on observe plutôt le *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae*. La vallée de l'Adour est très anthropisée et je n'y ai pas observé le *Gratiolo-Oenanthetum*. Par contre, l'association est à rechercher dans la moyenne vallée de la Vilaine, aux environs de Redon, d'où la Gratiolle est signalée.

En dehors des systèmes alluviaux, on pourra peut-être la rencontrer au bord de quelques étangs occidentaux, notamment en Brenne (RALLET 1935). FLON (1928) l'observe en ceinture d'un étang du Loiret, ainsi que GAUME (1929) aux environs de Saint-Sauveur de Puisaye (Yonne).

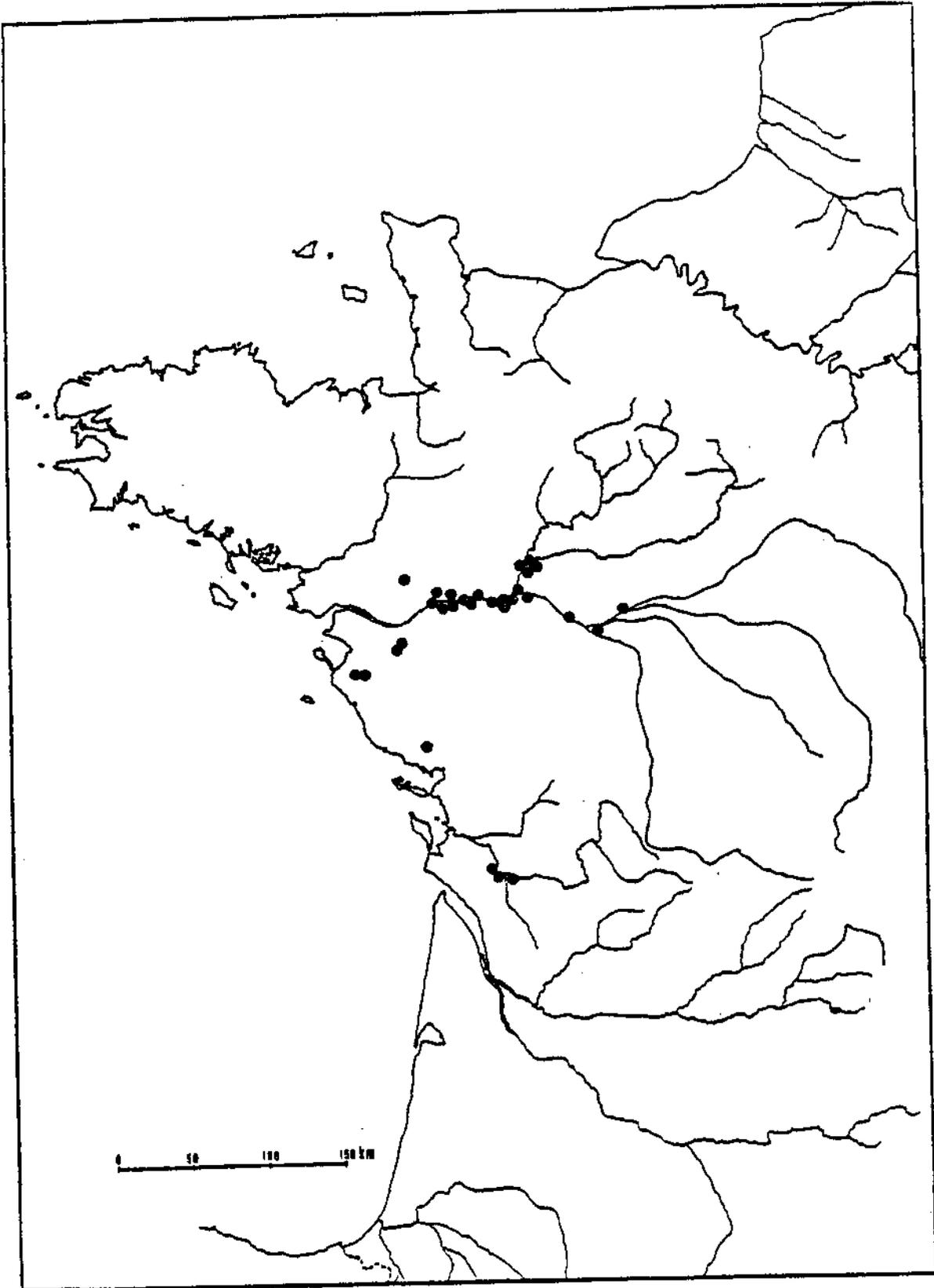
L'association manque totalement le long de la Manche, même dans la vallée de la Seine qui serait pourtant favorable à son extension. Signalons enfin, qu'elle pourrait exister dans le domaine franco-méditerranéen : de Crau, MOLINIER et TALLON (1950) rapportent, qu'en ceinture externe d'une roselière à *Carex hudsoni*, on peut observer un groupement à *Gratiola officinalis*, *Inula britannica*, *Agrostis stolonifera*, *Teucrium scordium* ; cette station pourrait constituer une situation limite du *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*.

4.5. Le groupement oligotrophe amphibie : *Oenantho-Agrostietum caninae* var. à *Gratiola officinalis*

Le tableau 30 rassemble 15 relevés effectués essentiellement dans certaines prairies marécageuses du pourtour du lac de Grandlieu (niveau 5 du transect 22). Il décrit un groupement dans lequel on observe des espèces du *Gratiolo-Oenanthetum* (*Gratiola officinalis*, *Oenanche fistulosa*, *Mentha arvensis*, *Achillea ptarmica*...) cohabitant avec des espèces de bas-marais atlantiques : *Agrostis canina*, *Galium debile*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Cirsium dissectum*, *Carex verticillatum*. En étudiant le système armoricain, j'ai montré l'existence d'un *Oenantho-Agrostietum caninae* dérivant de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* ; le présent groupement ne s'en distingue guère que par la rareté de *Juncus acutiflorus* et la présence de reliques du *Gratiolo-Oenanthetum* ; c'est pour cette raison que je l'ai interprété comme variante à *Gratiola officinalis* de l'*Oenantho-Agrostietum*, en opposition à une variante à *Juncus acutiflorus* propre à d'autres systèmes.

Le déterminisme de ce passage du *Gratiolo-Oenanthetum* vers un groupement à *Agrostis canina* semble à rechercher au niveau de facteurs édaphiques : sous certaines conditions asphyxiques dues à l'engorgement du sol par l'eau pendant une grande partie de l'année, le substrat se modifie par accumulation de matières organiques mal décomposées dans les horizons supérieurs. On notera que cette évolution s'observe surtout en condition d'eau plus ou moins stagnante, à court terme (lac de Grandlieu ; mares du Véron, à la confluence Loire-Vienne, où l'évolution est moins avancée qu'à Grandlieu) ; dans le lit

CARTE 17



GRATIOLO-OENANTHETUM FISTULOSAE

majeur de la Loire, cette évolution est ralentie car l'eau, circulante, est bien oxygénée. On peut pourtant interpréter la présence de *Ranunculus flammula* (fidèle au *Gratiolo-Oenanthetum*), *Veronica scutellata*, *Stellaria palustris* comme les premiers indices de cette évolution potentielle, qui reste bloquée dans le val proprement dit. On remarquera que ce passage est possible dans la sous-association *ranunculetosum ophioglossifolii* du *Gratiolo-Oenanthetum*, ainsi que le démontre le relevé 14 du tableau 30 qui comprend *Trifolium michelianum*.

Le terme final de cette évolution pourrait être le *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae*, par l'intermédiaire de ce groupement de passage que décrit le tableau 30. Est-ce seulement une convergence floristique ou ce passage a-t-il réellement lieu ? Autour des étangs oligotrophes de l'ouest de la France, au même niveau physiographique, on peut observer soit le *Gratiolo-Oenanthetum*, soit le *Deschampsio-Agrostietum* (ou cette association sous une forme "incomplète") ; il semble difficile de nier que le premier n'ait pas précédé le second dans ces ceintures d'étangs. A l'appui de cette hypothèse, remarquons que les relevés de *Deschampsio-Agrostietum* rapportés par ALLORGE et GAUME (1931) ou GAUME (1924b) comportent encore *Gratiola officinalis* comme si cette espèce était relictuelle du *Gratiolo-Oenanthetum*. Ainsi la variante à *Gratiola officinalis* de l'*Oenantho-Agrostietum* apparaît comme une charnière entre le *Gratiolo-Oenanthetum* et le *Deschampsio-Agrostietum*.

D'autres observations vont encore dans ce sens : dans un petit marais dépendant de l'estuaire de la Gironde (partie sud du marais de la Perge, vers Gordelain, à Vendays-Montalivet, 33), j'ai noté le relevé suivant :

Recouvrement : 85% ; Surface : 10 m²

Gratiola officinalis 22, *Agrostis stolonifera* 22, *Potentilla reptans* +, *Trifolium fragiferum* +2, *Eleocharis palustris* 12, *Lotus tenuis* +, *Potentilla anserina* 12, *Cynodon dactylon*, *Achillea ptarmica* (+2) ;

Carum verticillatum 22, *Galium debile* 12, *Juncus anceps* 22, *Juncus acutiflorus* +, *Carex serotina* +, *Agrostis canina* +, *Cirsium dissectum* +, *Ranunculus flammula* 22, *Veronica scutellata* 11, *Hydrocotyle vulgaris* +, *Scorzonera humilis* + ;

Mentha aquatica 12, *Lycopus europaeus* +, *Scirpus fluitans* +2, *Lysimachia vulgaris* 11, *Lythrum salicaria* +, *Fraxinus excelsior* r, *Ranunculus acer* +, *Iris pseudacorus* 12.

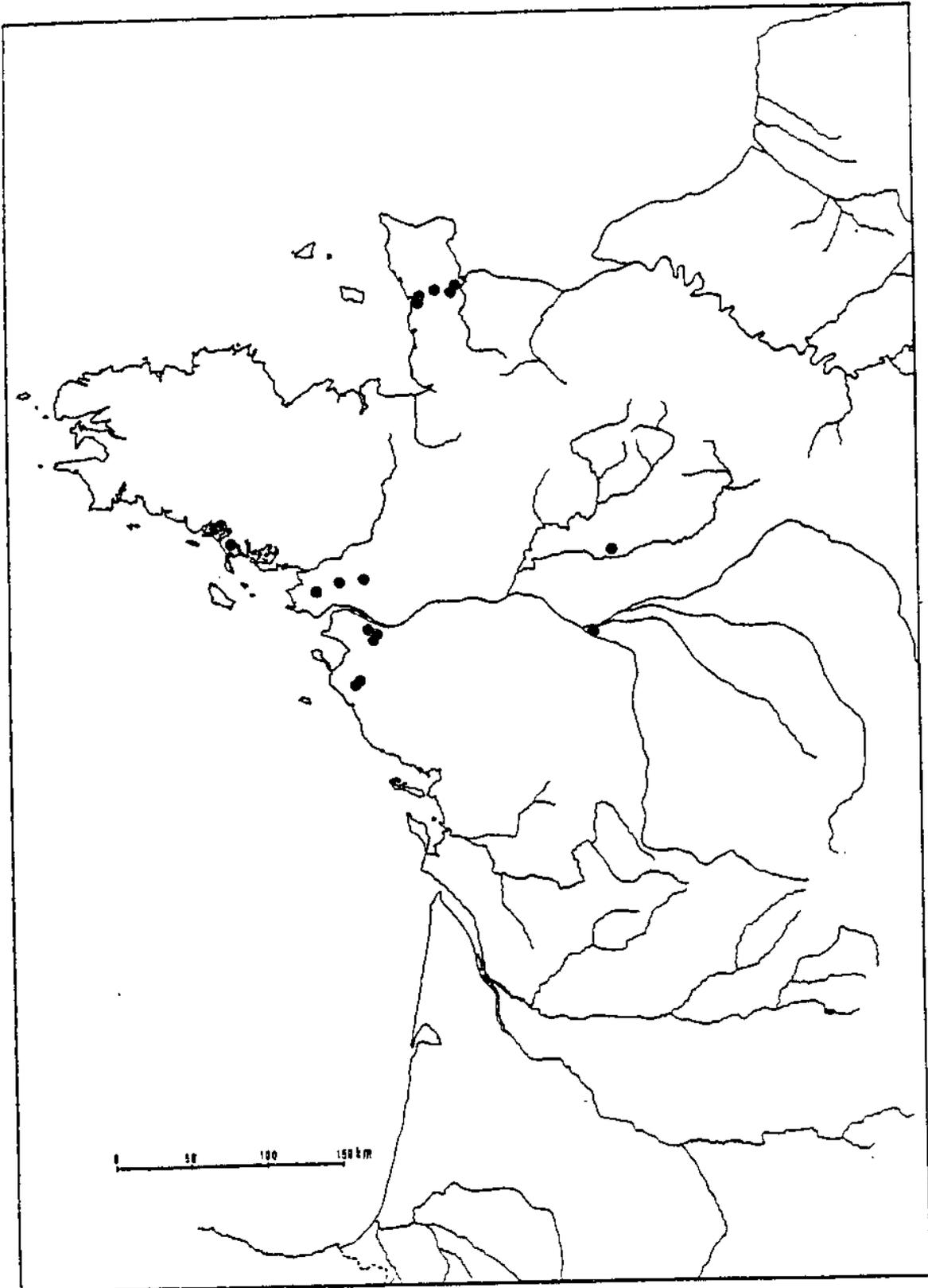
J'ai séparé un premier ensemble floristique rappelant le *Gratiolo-Oenanthetum* et un second rappelant le *Deschampsio-Agrostietum* ; toutefois, par la présence de *Juncus anceps* et *Galium debile*, cet ensemble rappelle aussi le *Juncus-Galietum constricti* franco-méditerranéen et subhalophile (BRAUN-BLANQUET et al. 1952), qui juxtapose des espèces de bas-marais (*Juncus subnodulosus*, *J. anceps*, *Orchis palustris*, *Galium debile*, *Carex panicea*) et des espèces telles que *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis uniglumis*, *Trifolium fragiferum*, *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans*. Il semble qu'il y ait, sous des climats différents, des caractéristiques édaphiques évolutives équivalentes.

De tels passages entre *Gratiolo-Oenanthetum* et groupement à *Galium debile* ont été remarqués aussi à Saintes, dans la vallée de la Charente, au niveau 1 du transect 18 ; le groupement à *Galium debile* correspond au relevé suivant (il diffère quelque peu des relevés du tableau 30) :

Recouvrement : 90% ; Surface : 4 m² (14.05.82)

Eleocharis uniglumis 32, *Oenanthe fistulosa* 22, *Gratiola officinalis* +, *Mentha arvensis* +, *Senecio aquaticus* 12, *Myosotis cespitosa* +, *Cardamine pratensis* +, *Mentha pulegium* 12, *Potentilla reptans* 22, *Pulicaria dysenterica* 12, *Leontodon autumnalis* 12, *Alopecurus bulbosus* 12, *Agrostis stolonifera* 22, *Lotus tenuis* 22, *Ranunculus acris* 22, *Rumex crispus* +, *Hordeum secalinum* 22 ;

CARTE 18



OENANTHO-AGROSTIETUM CANINAE

Galium debile 12, *Scorzonera humilis* 13, *Cirsium dissectum* 22,
Vicia cracca+, *Taraxacum officinale* +, *Plantago lanceolata* 22, *Centaurea
 thuilieri* +.

La carte chorologique 18 réunit l'ensemble des stations d'*Oenanthe-
 Agrostietum caninae* ; l'aire de l'association est surtout eu-atlantique ; en
 conditions thermo-atlantiques, il doit être remplacé par les groupements à
Galium debile et *Juncus anceps* qui viennent d'être évoqués.

4.6. Les dépressions longuement inondées de petite vallée :
 . l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* subass. nov.

4.6.1. Données floristiques

Les tableaux 31 à 33 rassemblent 71 relevés inédits de cette associa-
 tion. Ceux du tableau 32 sont synthétisés dans la colonne A. La colonne B
 de ce même tableau synthétise 24 relevés provenant des sources suivantes :

- 6 rel. WATTEZ 1962 (p. 35)
- 7 rel. WATTEZ 1968 (tb 32, sauf rel. 4,5)
- 4 rel. VANDEN BERGHEM 1965 (tb 7 : rel. 1,3,4,5)
- 5 rel. VON DONSELAAR 1961 (tb 22 : rel. 3 à 7)
- 2 rel. TÜXEN 1954 (tb 5 : rel. 1,2)

4.6.2. Synfloristique

En dehors de la vallée de la Loire et de quelques-unes de ses dépendan-
 ces, le *Gratiolo-Oenanthetum* ne peut s'exprimer et de fait, plusieurs des es-
 pèces remarquables de cette association se raréfient jusqu'à disparaître :
Gratiola officinalis, *Cerastium dubium*, *Inula britannica*, *Cardamine parviflora*,
Rorippa sylvestris, *Achillea ptarmica*, *Mentha arvensis*. Dans les petites val-
 lées, cette association est alors remplacée par un *Oenanthetum fistulosae* sur-
 tout différencié négativement relativement au *Gratiolo-Oenanthetum* par l'ab-
 sence des espèces précédentes, et différencié positivement par quelques es-
 pèces banales : *Carex disticha*, *Mentha aquatica* qui remplace *M. arvensis*, *Gly-
 ceria plicata/fluitans*. Ce groupement diffère, par contre, peu de l'*Oenanthe-
 tum fistulosae* du système acide. J'interprète le présent groupement comme une
 sous-association nouvelle neutro-alkaline, *typicum* (rel. type 6/32) de l'*Eleo-
 charo-Oenanthetum fistulosae* défini antérieurement dans sa sous-association
 acidiphile *juncetosum acutiflori* dont elle ne diffère guère que par *Carex otru-
 bae*, *Juncus articulatus* et l'absence de *J. acutiflorus*.

La physionomie de ce groupement est identique à celle qui a été décrite
 pour la sous-association acidiphile (III-2-4).

4.6.3. Synécologie et variations ; syndynamique

Comme les groupements homologues à *Oenanthe fistulosa*, l'*Eleocharo-Oenan-
 thetum typicum* caractérise les dépressions longuement inondées pendant l'hi-
 ver et jusqu'au début du printemps, soit en position alluviale dans les peti-
 tes vallées des terrains secondaires (transects 19, 20, 21), soit dans des pay-
 sages de marais alcalins.

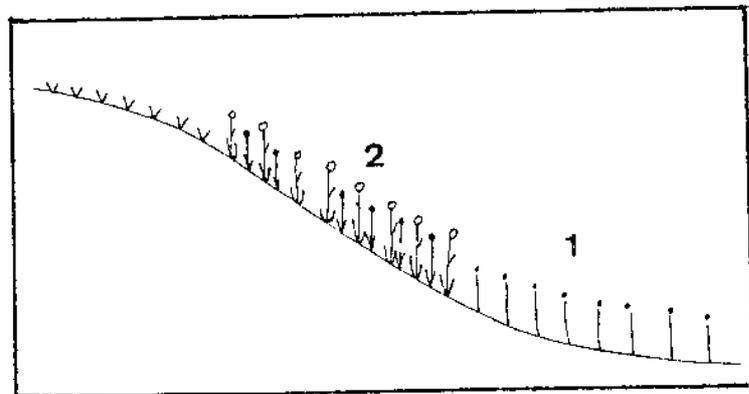
Ce groupement offre des variations homologues à celle du *Gratiolo-Oe-
 nanthetum* ; on peut observer :

- un groupe de variantes de niveau supérieur à *Eleocharis uniglumis*,
 moins longuement inondées, avec une variante à *E. uniglumis*, *Hydro-
 cotyle vulgaris*, *Baldellia ranunculoides*, *Juncus subnodulosus*...
 (tableau 31) ;

- un groupe de variantes de niveau inférieur à *Eleocharis palustris*, plus longuement inondées (tableau 32), pouvant entrer en contact avec des prairies flottantes du *Sparganio-Glycerion* dont quelques éléments viennent s'ajouter à *E. palustris* pour différencier ces variantes, surtout les glycéries. Ce groupe comprend une variante à *E. palustris*, *Ranunculus repens*, *Poa trivialis*, *Alopecurus geniculatus*... en opposition avec une variante à *E. palustris*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Baldellia ranunculoides*, *Carex nigra* ;
- une variante à *Mentha pulegium* (tableau 33) qui caractérise des sites inondables piétinés en conditions thermo-atlantiques et précise un passage possible vers le *Plantagini-Menthetum pulegii*, étudié plus loin, lorsque le piétinement s'accroît.

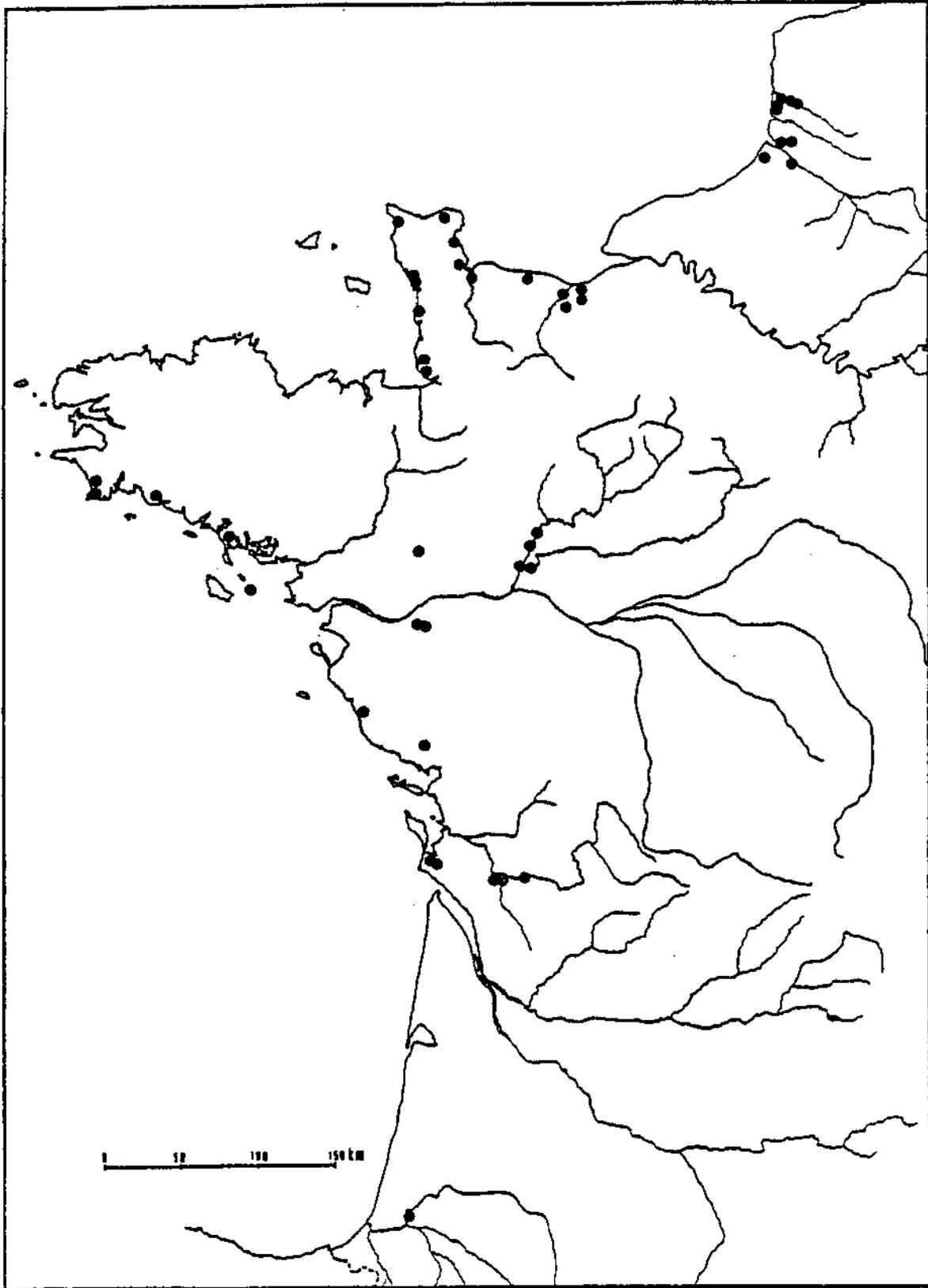
L'existence des variantes à *Hydrocotyle vulgaris*, *Baldellia ranunculoides*, *Carex nigra*, *Juncus subnodulosus* montre que l'*Eleocharo-Oenanthetum typicum* peut, sous certaines conditions édaphiques, évoluer vers des groupements oligotrophes relevant de la classe des *Littorelletea uniflorae* ou s'apparentant aux bas-marais. Des relations avec les *Littorelletea*, d'une part, ont été démontrées par LEMÉE (1937) ; cet auteur a défini un *Eleocharo palustris-Littorelletum uniflorae* d'après un tableau d'ailleurs hétérogène : une partie est constituée de relevés sans espèces des *Littorelletea*, qu'on peut comprendre comme fragments d'un *Eleocharo-Oenanthetum* ; l'autre partie est constituée de relevés avec des espèces des *Littorelletea*, qu'on peut comprendre comme groupement oligotrophe amphibie dérivé de l'*Eleocharo-Oenanthetum*. Plus récemment, CLEMENT et TOUFFET (1981) ont montré aussi ce passage d'un groupement à *Eleocharis palustris* mésotrophe à eutrophe vers un groupement plus oligotrophe à *E. palustris* et *Littorelleta uniflora*. Comme pour le *Gratiolo-Oenanthetum*, il existe aussi une évolution possible de l'*Eleocharo-Oenanthetum* vers des groupements de bas-marais ; dans l'ouest de la France, il doit s'agir d'un groupement peu distinct de l'*Oenantho-Agrostietum caninae*, décrit précédemment, mais il n'a pas été observé ici. Pour le nord de la France, des observations de WATTEZ (1968, tb 50) et de WATTEZ et DE FOUCAULT (1982, tb 6) sur les marais arrière-littoraux picards apportent des conclusions semblables : autour de quelques marais, a été observée une parvocariçaie à *Carex nigra*, *C. disticha*, *Juncus subnodulosus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula* ; je pense qu'elle pourrait correspondre, localement, à une évolution de l'*Eleocharo-Oenanthetum typicum* car on y note la présence d'*E. uniglumis*. Enfin, en conditions climatiques plus thermophiles, l'évolution de l'*Eleocharo-Oenanthetum* semble se réaliser vers un groupement à *Juncus anceps* et *Galium debile* comme le montre le niveau 1 du transect suivant :

Transect 23 : la Madeleine, près carrefour de Cadeuil (17).



- 1 - dépression inondable : surface : 10 m² ; recouvrement : 90%
Oenanthe fistulosa 22, *Eleocharis uniglumis*, *Potentilla reptans* 32, *Agrostis stolonifera* 32, *Galium palustre* 12, *Mentha aquatica* 22, *Leontodon autumnalis* +, *Veronica scutellata* +, *Juncus anceps* +, *Galium debile* +, *Ranunculus flammula* 12, *Stachys palustris* 11, *Juncus compressus* 11, *Althaea officinalis* 11, *Lycopus europaeus* +, *Cynodon dactylon* 12 ; 2 - *Blackstonio-Silaetum silai typicum*

CARTE 19



ELEOCHARO-OENANTHETUM FISTULOSAE TYPICUM

4.6.4. Synchorologie

L'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* relaie le *Gratiolo-Oenanthetum* des grandes vallées alluviales dans les petites vallées et les marais des terrains secondaires, du nord de la France (Marquenterre surtout) à la basse-Normandie, le centre-ouest et l'Adour (carte 19). Il pénètre légèrement dans les limites du Massif armoricain mais seulement à la faveur de quelques marais arrière-dunaires et non sur les terrains primaires et siliceux où il est remplacé par l'*Eleocharo-Oenanthetum juncetosum acutiflori*. On reconnaît ce groupement dans un travail très ancien réalisé par des phytogéographes pionniers à propos des prairies de la basse vallée de l'Orne (HARDOUIN et al 1842); plus récemment, on le reconnaît dans les travaux de WATTEZ (1962, 1968), VANDEN BERGHEN (1965). Cette association à répartition manifestement subatlantique semble atteindre la Hollande (DONSELAAR 1961).

4.7. Le groupement à *Mentha pulegium-Ranunculus sardous*

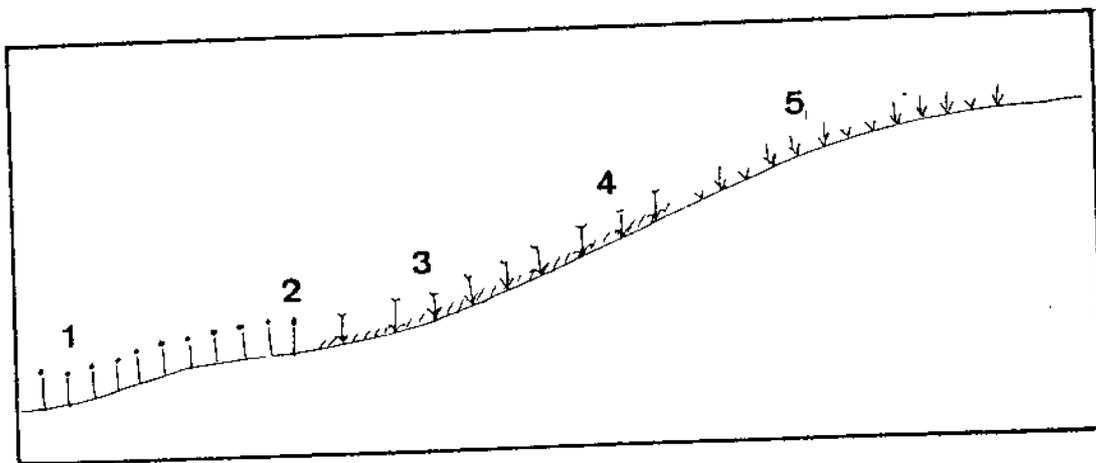
J'ai montré précédemment que le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* était assez sensible au piétinement et que celui-ci, lorsqu'il n'est pas trop intense, favorisait l'apparition de *Mentha pulegium*. Plus intense, le piétinement destructure complètement l'association. Ce phénomène n'a pas été très souvent observé : je l'ai surtout étudié dans la vallée de la Loire, à Langeais au niveau de prairies inondables pâturées.

Le premier stade de dégradation du *Gratiolo-Oenanthetum* est un groupement à *Mentha pulegium* et *Ranunculus sardous* dont quelques espèces rappellent encore l'*Oenanthetum fistulosae* : *Cardamine parviflora*, *Eleocharis uniglumis*, *Carex otrubae*... Il s'en distingue par la fréquence de *Mentha pulegium*, *Ranunculus sardous*, *Alopecurus geniculatus* et la disparition des espèces sensibles au facteur piétinement (l'*Oenanthe fistulosa*, la gratiole, *Inula britannica*).

C'est donc un groupement original ; toutefois je ne le connais que de cette station, et il me semble prématuré d'en faire une association nouvelle.

Ce groupement offre plusieurs variations notables en fonction des niveaux topographiques. Le transect suivant concrétise ces variations, ainsi que le tableau 34 :

Transect 24 : Langeais (37)



1. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae menthetosum pulegii* à *Eleocharis palustris* et *Ranunculus* cf. *trichophyllus*
2. *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae menthetosum pulegii* à *Eleocharis uniglumis*

3. groupement à *Mentha pulegium*-*Ranunculus sardous* dans une variation inférieure à *Oenanthe fistulosa*
4. même groupement dans une variation supérieure à *Plantago lanceolata*, *Poa annua*, *Cerastium dubium*, *Anthemis nobilis*, *Allium vineale*, *Rumex thyrsiflorus*, *Capsella rubella*
5. sommet de butte rarement et courtement inondé, non étudié ici, mais où l'on peut observer *Eryngium campestre*, *Lepidium heterophyllum*, *Ranunculus bulbosus*, *Taraxacum erythrospermum*, *Armeria alliacea*, *Rumex thyrsiflorus*.

La remarquable variation correspondant au niveau 4 de ce transect (rel. I à 10 du tableau 34) est liée à un substrat de texture hétérogène, sablo-argileux, tassé dont le profil montre des taches d'ions ferriques Fe^{+++} traduisant des conditions d'asphyxie et d'aération alternantes. Sur le plan floristique, elle se rapproche beaucoup du *Cerastio anomali-Ranunculetum sardoi* (Libbert 1929) Oberd. 1957 prov. ; on y retrouve en effet *Cerastium dubium*, *Ranunculus sardous*, *Poa annua*. ; toutefois dans le groupement d'Allemagne, il manque un grand nombre d'espèces. Cette association provisoire reste cependant très mal connue et je ne peux que signaler ce rapprochement sans pouvoir aller beaucoup plus loin.

Sous l'influence d'un piétinement plus intense encore, ce groupement à *Mentha pulegium-Ranunculus sardous* perd ses éléments floristiques les plus sensibles, alors qu'apparaît plus nettement une espèce bien adaptée à ces conditions de milieu, *Plantago major*.

4.8. Les sites inondables piétinés en conditions thermophiles : *Plantagini majoris-Menthetum pulegii* ass. nov.

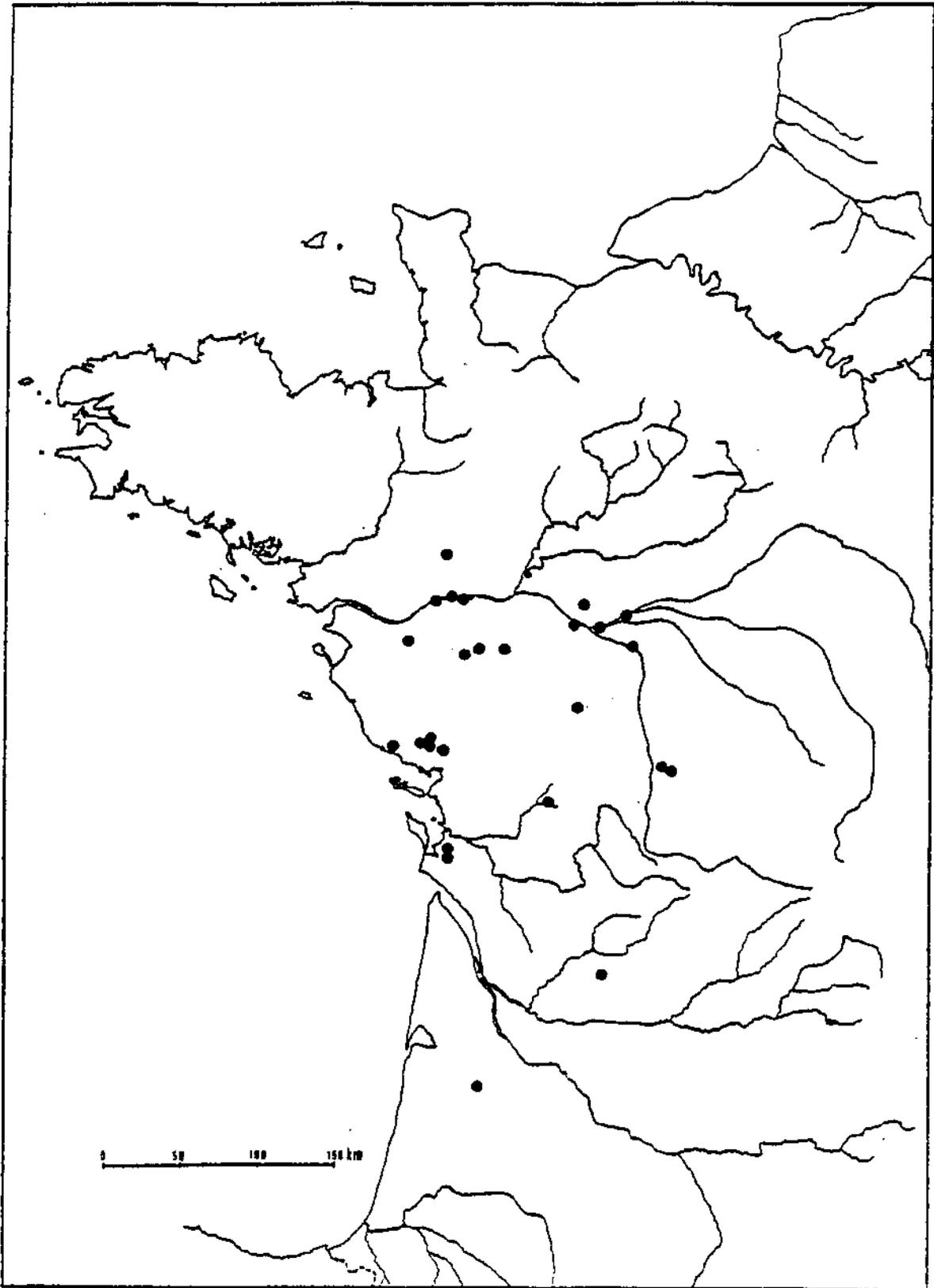
Beaucoup mieux définie sur le plan chorologique que le précédent groupement, l'association à *Plantago major-Mentha pulegium* le remplace dans les sites plus fortement piétinés.

Cette association originale est floristiquement définie par la combinaison de *Mentha pulegium*, *Plantago major*, *Trifolium repens*, *Ranunculus repens*, *Agrostis stolonifera* (tableau 35). Plusieurs de ces espèces rappellent le *Lolio-Plantaginetum majoris* mais, ici, quelques espèces hygrophiles dont *Mentha pulegium*, remplacent *Lolium perenne* ; cependant, dans le synsystème, on devra rapprocher ces deux groupements. On doit en rapprocher aussi le groupement à *Pulicaria vulgaris-Mentha pulegium* décrit par SLAVNIC (in POP 1968) qui possède en commun avec le nôtre *Mentha pulegium*, *Polygonum aviculare*, *Ranunculus repens*, *R. sardous*, *Gratiola officinalis*, *Plantago major*, *Inula britannica*, *Agrostis stolonifera* ; toutefois, il s'inscrit dans des systèmes alluviaux centre-européens ; il correspond à des dégradations d'associations du *Cnidion venosi* ou du *Beckmannion eruciformis* dont on retrouve quelques espèces : *Lythrum virgatum*, *Teucrium scordium*, *Beckmannia eruciformis*... C'est donc bien une association originale que je décris ici sous le nom de *Plantagini majoris-Menthetum pulegii* nov. (rel. type : 8/35).

Les individus de cette association sont souvent ouverts, comme le sont ceux du *Lolio-Plantaginetum majoris* ; c'est pour cette raison que l'on peut y observer des plantes annuelles qui profitent des places libres et de la moindre concurrence pour germer et se développer ; ces espèces se répartissent en trois groupes : transgressives des *Polygono-Poetea annuae* (*Polygonum aviculare*, *Poa annua*), ou bien des *Bidentetea tripartiti* (ce qui traduit une légère rudéralisation : *Bidens tripartita*) ou enfin, plus rarement, des *Isoeto-Nanojuncetea* (*Juncus bufonius*, *Lythrum hyssopifolia*, *Damasonium alisma*).

La différence écologique entre le *Plantagini-Menthetum* et le *Lolio-Plantaginetum* est à relier de près aux conditions stationnelles : alors que le second occupe des sites piétinés non ou très peu inondés, le premier caractérise

CARTE 20



PLANTAGINI-MENTHETUM PULEGII

des stations soumises aussi à des pressions biotiques, mais de plus, elles sont recouvertes par l'eau une partie de l'année, ce qui explique son apparition dans les grandes vallées fluviales. En outre, cela explique aussi qu'elle puisse rencontrer dans des systèmes très différents : bords des étangs, cours de fermes, chemins forestiers inondables.

Selon l'origine des relevés, on peut d'ailleurs mettre, au moins provisoirement, en évidence deux sous-associations :

- sous-association à *Alopecurus geniculatus*, *Rorippa sylvestris*, *Rumex crispus*, *Inula britannica*, *Oenanthe fistulosa* qui correspond à une altération du *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* alluvial par le bétail, les pêcheurs...; on reconnaît dans cette liste des espèces relictuelles de l'*Oenanthetum* ;
- sous-association sans de telles espèces, liée à d'autres sites que la vallée elle-même ; elle peut correspondre, par exemple, à une dégradation du *Lobelio-Agrostietum caninae* des chemins inondables des forêts claires et des landes (systèmes 17) ; certaines espèces de cette association, telle *Agrostis canina*, peuvent s'y maintenir (exemple:rel. 44/35) ; l'intensité des gros travaux forestiers peut jouer dans cette évolution.

Le substrat est de texture variable ou hétérogène puisque peuvent s'y mêler grains de sables grossiers et particules limoneuses ou argileuses ; l'horizon supérieur a parfois une structure feuilletée parallèle à la surface du sol, ce qui témoigne de pressions extérieures; on observe en outre des taches rouille d'oxyde ferrique.

Ajoutons enfin l'existence d'une petite variation à *Anthemis nobilis* dans chacune des 2 sous-associations ; elle caractérise les niveaux supérieurs du *Plantagini-Menthetum*, selon les gradients topographiques ; elle précise ainsi un contact supérieur avec l'*Agrostio-Anthemidetum nobilis* étudié par ailleurs (III-17-6-5).

Comme dans le cas du *Lolio-Plantaginetum*, un excès de pression biotique sur le *Plantagini-Menthetum* fait disparaître les espèces vivaces ; les thérophytes deviennent alors prédominantes et l'on passe à un groupement appartenant à la classe des *Polygono-Poetea annuae*. Dans le cas précis de la vallée de la Loire, quelques observations m'ont montré que le groupement relève du *Polygono-Matricarietum matricarioidis* (comme dans le cas du *Lolio-Plantaginetum*) mais dans une variante notable à *Veronica peregrina*, espèce adventice d'origine américaine, en partie naturalisée. Le tableau 36 rapporte 4 relevés de ce groupement.

Sur le plan chorologique, la carte 20 résume les stations connues de cette association ; elle montre que le *Plantagini-Menthetum* n'est pas exclusif du val de Loire et que, sans cependant être fréquent, il se rencontre çà et là. On remarquera que cette aire dépasse peu la Loire vers le nord : c'est une association thermophile à affinités subméditerranéennes.

4.9. Les sites inondables piétinés en conditions mésophiles :

Rumici-Alopecuretum geniculati Tx 50

Dans les régions moins thermophiles, surtout en conditions nord-et subatlantiques, le *Plantagini-Menthetum pulegii* est remplacé par une association plus mésophile initialement décrite par R. TÜXEN (1950), le *Rumici-Alopecuretum geniculati*.

Le tableau 37 réunit 9 relevés inédits de cette association, synthétisés dans la colonne A et 565 relevés synthétisés dans la colonne B provenant des sources suivantes :

- 3 rel. BOURNERIAS et al. 1978 (p. 122)
- 385 rel. MEISEL 1977b (p. 212 : col. a, b, c, d, f)
- 49 rel. TÜXEN 1977 (p. 220 : col. Ia, Ib, Ic)
- 4 rel. DIERSCHKE et TÜXEN 1975 (p. 190)
- 25 rel. PASSARGE 1964 (p. 146 : col. b, c, d)
- 5 rel. IVIMEY-COOK et PROCTOR 1966 (p. 272)
- 3 rel. TÜXEN 1954 (tb 5 : rel. 3, 4, 5)
- 10 rel. KRISCH 1968 (p. 66 : col. D, E)
- 9 rel. FALINSKI 1966 (p. 99)
- 7 rel. KEPCZYNSKI 1965 (tb 117)
- 34 rel. HOFMEISTER 1970 (tb B1b)
- 4 rel. BRAUN-BLANQUET et TÜXEN 1952 (p. 246)
- 8 rel. LOHMEYER et TÜXEN 1958 (p. 191)
- 11 rel. PASSARGE 1959 (p. 27 : col. f, g)
- 2 rel. BURRICHTER et al. 1980 (p. 45)
- 1 rel. SISSINGH et TIDEMAN 1960 (p. 25)
- 5 rel. LOSTER 1976 (p. 41)

La définition initiale de R. TÜXEN (1950) n'est basée que sur la liste des espèces suivantes : *Alopecurus geniculatus*, *Potentilla reptans*, *Lysimachia nummularia*, *Rorippa sylvestris*, *Carex hirta*, *Inula britannica* ; aussi restait-elle imprécise. Les tableaux ultérieurs du même auteur (1954, 1977) montrent qu'en fait des indicatrices de lieux piétinés (*Plantago major*, *Poa annua*) font aussi partie de la combinaison caractéristique. Pour cette raison, on se gardera d'inclure dans le *Rumici-Alopecuretum*, le *Ranunculo repentis-Alopecuretum geniculati* décrit antérieurement par ce même auteur (1937), et qui comporte des espèces ne résistant guère au piétinement (*Oenanthe fistulosa*, *Stellaria palustris*, *Ranunculus flammula*...). Ce *Ranunculo-Alopecuretum* semble remplacer l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* en Allemagne du nord-ouest et, comme ce dernier, se dégrade en *Rumici-Alopecuretum geniculati* sous l'effet d'un fort piétinement.

Le *Rumici-Alopecuretum geniculati* est une association assez fréquente, à répartition surtout subatlantique : nord-ouest et nord de la France, Belgique, Hollande, Allemagne, Pologne, Irlande.

4.10. La prairie de fauche hygrophile calcicole : *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis*

4.10.1. Données floristiques

Les tableaux 38, 39, 40 rapportent 90 relevés inédits de cette association.

4.10.2. Position physiographique

La prairie de fauche alluviale occupe les niveaux supérieurs et moyens des vallées (transects 16 à 20) comme une charnière, un relais, entre les dépressions longuement inondables, occupées selon les cas par le *Gratiolo-Oenanthetum* ou l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*, et les prairies mésophiles non inondables ou les cultures.

4.10.3. Synfloristique

Dans l'aire étudiée ici, on reconnaîtra la prairie de fauche calcicole à la combinaison des espèces suivantes : *Oenanthe silaifolia*, *Alopecurus*

pratensis, *Cardamine pratensis*, *Poa trivialis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Senecio aquaticus*, *Hordeum secalinum*, *Orchis laxiflora*, *Bromus racemosus*, *Centaurea thuyllieri* ; dans plusieurs vallées, surtout celle de la Loire, *Fritillaria meleagris* est particulièrement bien représentée. Par nombre d'espèces, l'association se distingue aisément de la prairie de fauche hygrophile acide propre au système armoricain (absence de *Juncus acutiflorus*, *Oenanthe peucedanifolia*, celle-ci remplacée par *O. silaifolia*, présence de *Senecio aquaticus*, *Hordeum secalinum*, *Trifolium fragiferum*...) et de la prairie de fauche subhalophile étudiée plus loin. Par contre, elle possède beaucoup d'éléments communs avec le *Senecio-Oenanthetum mediae* décrit de la vallée de l'Oise, aux limites des domaines subatlantique et continental (BOURNERIAS et al. 1978). Cependant, dans l'ouest de la France, une tendance méditerranéo-atlantique est marquée par *Gaudinia fragilis*, *Orchis laxiflora*, *Fritillaria meleagris* ; ces espèces marquent dans la vallée de l'Oise où apparaît par contre *Carex vulpina*, indicatrice d'une tendance subcontinentale. On peut donc élever le groupement étudié ici au rang de race géographique franco-atlantique de l'association à *Oenanthe silaifolia* sous le nom de *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* race nov. puisque le code de nomenclature autorise l'emploi de qualificatifs géographiques pour distinguer les races.

4.10.4. Physionomie et phénologie

L'aspect de la prairie de fauche tranche bien sur les dépressions à *Oenanthe fistulosa* contiguës ; la physionomie est imposée par un certain nombre d'espèces dressées, quelques-unes étant même assez élevées. La phénologie de l'association est surtout vernale ; on observe toutefois une phénophase précoce, pré-vernale à *Fritillaria meleagris* dont la floraison souvent dense ravit l'oeil en mars-avril ; à l'optimum phénologique, alors que la fritillaire forme ses graines, les floraisons vives d'*Orchis laxiflora*, *Senecio aquaticus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Ranunculus acris* éclairent vivement, pour un temps, le tapis graminéen souvent dense. La fin du printemps voit aussi venir le déclin des floraisons et le début des fructifications.

4.10.5. Synécologie et variations

Le *Senecio-Oenanthetum mediae* est lié aux niveaux supérieurs et moyens des vallées alluviales inondables ; il peut ainsi subir de grandes variations vis-à-vis des facteurs hydriques : on peut estimer que la durée d'inondation porte sur 4-5 mois par an. Toutefois cette durée varie selon le niveau topographique en fonction du retrait progressif des eaux ; ces variations écologiques se traduisent par des variations floristiques corrélatives, que l'on peut suivre, dans les cas les plus favorables, le long d'un transect transversal (exemple, transect 16) ; parfois ces variations sont télescopées et quelques espèces qui, en général, s'excluent lorsque les facteurs écologiques sont clairement étalés, peuvent se retrouver ensemble au long de transects courts (ex., transect 17). Dans le cas général, j'ai observé les variations suivantes :

- groupe de sous-associations supérieures différenciées par *Bromus racemosus*, *Trifolium pratense*, *Ranunculus bulbosus*, *Poa pratensis*, *Prunella vulgaris*, *Trifolium squamosum*, *Leucanthemum vulgare*, *Galium verum*, *Geranium dissectum*, *Lotus corniculatus* (tb 38) avec :
- . sous-association à *Myosotis discolor*, *Cerastium holosteoides*, *Filipendula vulgaris*, *Cirsium tuberosum* et, en commun avec la suivante, *Silaum silaus*, *Scorzonera humilis*, *Sanguisorba officinalis* ; elle se distingue toutefois de celle-ci par la rareté

de certaines espèces hygrophiles : *Leontodon autumnalis*, *Achillea ptarmica*, *Ranunculus sardous*, *Hordeum secalinum*, *Carex hirta*, *C. otrubae*, *Agrostis stolonifera*, *Galium palustre*, *Potentilla reptans*, *Rumex crispus*, *Lysimachia nummularia* ; elle correspond aux plus hauts niveaux, aux zones les plus longuement découvertes et susceptibles de s'assécher fortement sous le climat thermo-atlantique : sous-association *myosotidetosum discoloris* nov. (rel. type n°3/38),

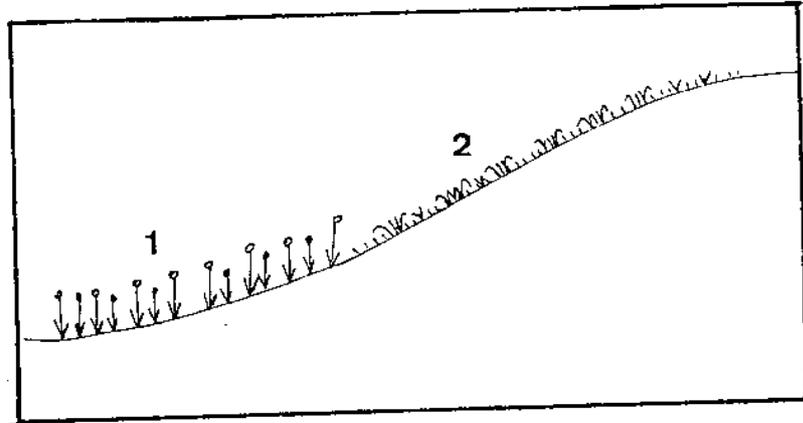
- sous-association à *Silvaum silaus*, *Scorzonera humilis*, *Sanguisorba officinalis*, différenciée de la précédente par la longue liste d'espèces rares ou absentes dans celle-ci ; elle se situe à un niveau légèrement inférieur : subass. *silactosum silai* nov. (rel. type 15/38). On peut y mettre en évidence une variante riche en espèces prairiales : *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Gaudinia fragilis*, *Hypochoeris radicata*, *Bellis perennis*, *Trifolium dubium*, *Vicia nigra* ;
- sous-association *typicum* nov. des niveaux moyens simplement différenciée par l'absence de *Silvaum silaus*, *Scorzonera humilis*, *Sanguisorba officinalis*... (rel. type : 23/38) ; on retrouve la variante à *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*...
- sous-association sans *Bromus racemosus*, *Trifolium pratense*, ni les autres différentielles des sous-associations et variantes précédentes (tableau 39) ; elle ne possède guère de différentielles positives et semble correspondre à des niveaux plus bas, plus longuement inondés ; une variante à *Orchis laxiflora*, *Anthoxanthum odoratum* précise une relation entre ces unités ;
- sous-association provisoire à *Festuca arundinacea* (tableau 40) dans quelques vallées plus méridionales (Adour, Charente) ; plusieurs espèces banales y manquent : *Bromus racemosus*, *Alopecurus pratensis*, *Rumex acetosa*, *Lotus uliginosus* et la variante à *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Trifolium dubium*, *Vicia nigra*. On note par contre une variante à *Silvaum silaus*, *Trifolium fragiferum*, *Carex tomentosa*, *Fulicaria dysenterica*.

4.10.6. Syndynamique

Le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* dérive, au moins en partie, de la mégaphorbiaie alluviale (*Thalictro-Althaeetum officinalis*) ; on observe des témoins de ce stade antérieur au niveau des affluents de la Loire : basse vallée de l'Indre vers Azay-le-Rideau, confluence Mayenne-Sarthe-Loir, au nord d'Angers. Les espèces de la mégaphorbiaie sont par contre complètement disparues du lit majeur du grand fleuve.

D'autre part, dans les niveaux supérieurs, où l'alluvionnement est réduit, l'eau est souvent moins oxygénée et la texture des substrats plus fine, par suite du ralentissement du courant ; on observe l'apparition des sous-associations à *Silvaum silaus*, *Scorzonera humilis*, *Cirsium tuberosum*, *Carex tomentosa* ; elles sont liées à de légères conditions asphyxiques induites par les particularités édaphiques de ces niveaux. Ces espèces signalent une évolution possible du *Senecio-Oenanthetum* vers le *Blackstonio-Silactum* étudié un peu plus loin. On peut saisir réellement ce passage dans quelques sites, tels les environs de Beaulieu-sur-Layon ("le Breuil") où j'ai observé le transect suivant :

Transect 25



1. *Blackstonio-Silvaetum silai typicum*, riche en témoins du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* (*Fritillaria meleagris*, *Orchis laxiflora*) et en espèces prairiales banales ; ce relevé est exactement au niveau topographique de la prairie de fauche hygrophile
2. Pré mésophile à *Arrhenatherum bulbosum*, *Gaudinia fragilis*...

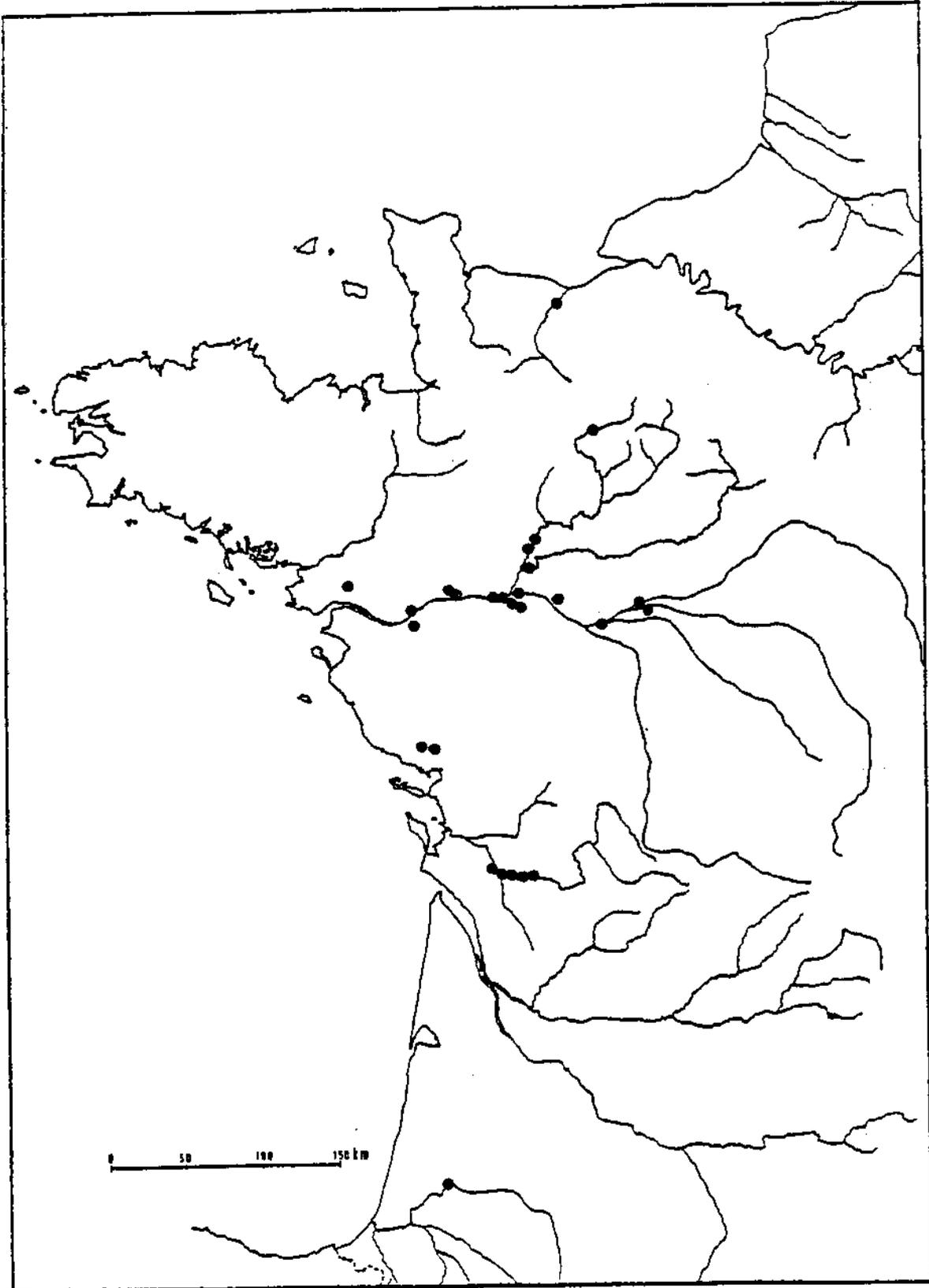
4.10.7. Synchorologie

La carte 21 montre de toute évidence que le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* est centré sur la vallée de la Loire ; je l'ai suivi dans le lit majeur du fleuve, de Langeais (37) à Nantes, où il se trouve en relation topographique avec le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae*. De la vallée fluviale, il remonte les vallées affluentes. En aval de Nantes, les influences subhalophiles de l'estuaire deviennent plus fortes ; le *Senecio-Oenanthetum* y est relayé par le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae*. En dehors du grand fleuve, l'association apparaît dans la vallée de la Charente, quelques grands marais (pré communal de Ste Gemmes, près de Luçon (85) où je l'ai observée en compagnie de J.B. BOUZILLE, 1981) ; la carte chorologique montre aussi des pointages dans la vallée de l'Adour et en basse Normandie (Caen, la Prairie). Il semble bien que ce groupement apparaisse, peut-être légèrement appauvri, en Angleterre dans la vallée de la Tamise, soumise à des inondations annuelles avant leurs régularisations ; c'est, du moins, ce que portent à penser les observations de TANSLEY (1911) et de ROSE (1978) ; ces botanistes rappellent en effet la présence de *Fritillaria meleagris*, *Senecio aquaticus*, *Oenanthe silaifolia*, mais des relevés précis seraient nécessaires pour conclure définitivement.

L'association ne pénètre pas dans le Massif armoricain où elle est remplacée par son homologue, l'*Oenanthe peucedanifoliae-Brometum racemosi*. Vers l'est de la France, elle perd une partie de sa tonalité méditerranéo-atlantique ; une forme subcontinentale à *Carex vulpina*, étudiée d'abord par BOURNERIAS et al. 1978 dans la vallée de l'Oise, a été observée par ROYER et DIDIER (1982) dans une vallée champenoise, la Voire.

L'absence presque totale de prairies hygrophiles de fauche au nord de la Seine m'empêche de savoir définitivement si l'association potentielle locale correspondante serait encore une forme du *Senecio-Oenanthetum mediae* ou alors le *Senecio-Brometum racemosi*, association nord-atlantique relayant le *Senecio-Oenanthetum* dans l'Avesnois (GEHU 1961), la Belgique, la Hollande (WESTHOFF et DEN HELD 1969). L'extrême rareté (ou peut-être l'absence) d'*Oenanthe silaifolia* au nord d'une ligne Rouen-Lille amène plutôt à retenir la seconde hypothèse.

CARTE 21



SENECIO-OENANTHETUM MEDIAE OCCIDENTALE

- 4.11. Le pré hygrophile oligotrophe subméditerranéen :
Blackstonio perfoliatae-Silaetum silai (ALLORGE 1922) ass. nov.
typicum

Cette association possède peu de liaisons avec le système alluvial ; mais la sous-association *silaetosum silai* du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* justifie la présente étude ainsi que quelques observations de passages entre celui-ci et le *Blackstonio-Silaetum*, sur lesquelles je reviendrai.

4.11.1. Données floristiques

Le tableau 42 rapporte 31 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A (rel. 1 à 26) et B (rel. 27 à 31).

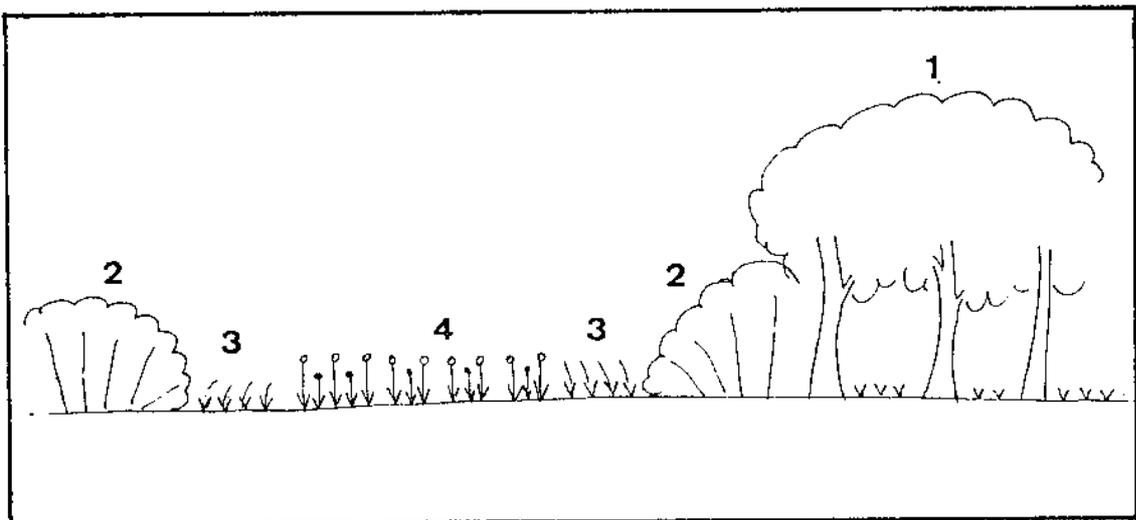
4.11.2. Position physiographique

La prairie à *Silau silaus* peut occuper trois positions physiographiques caractéristiques :

a. en position préforestière

Le plus souvent, elle a été observée en position préforestière dans les clairières des taillis thermo-calcaicoles sur calcaires marneux ; ces taillis se rapportent au *Tamo communis-Viburnetum lantanae* considéré sous sa race thermo-atlantique à *Rubia peregrina* (DE FOUCAULT et DELELIS 1983) ; elle se trouve au contact d'un ourlet herbacé thermophile ainsi que le montre le transect suivant :

Transect 26 : forêt de Benon (17)



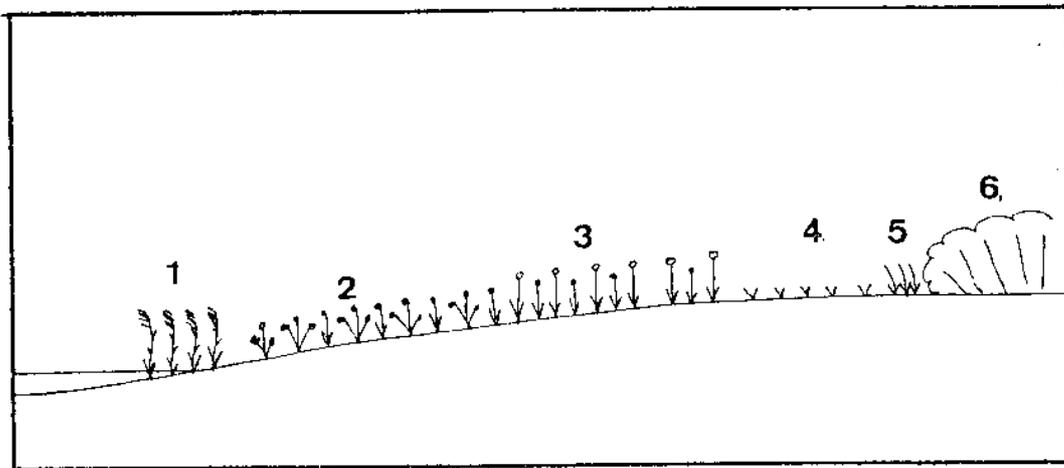
1. chênaie pubescente potentielle
2. *Tamo-Viburnetum lantanae*, race à *Rubia peregrina*
3. *Lithospermo-Pulmonarietum longifoliae*
4. *Blackstonio-Silaetum silai typicum*

Le *Lithospermo purpureo-coerulei-Pulmonarietum longifoliae* (De Fouc. et al. 1983) ass. nov. est un ourlet thermophile relevant de l'alliance du *Geranion sanguinei*, dont la combinaison floristique comprend les espèces suivantes (tableau 41, rel. type : 10) : *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Peucedanum cervaria*, *Pulmonaria longifolia*, *Chamaecytisus supinus*, *Melampyrum cristatum*, *Rubia peregrina*, *Lathyrus latifolius*, *Centaurea thuillieri*, *Serratula*

tinctoria, *Potentilla montana*. Il est caractéristique des calcaires marneux du centre-ouest de la France et s'inscrit dans une série dynamique menant à une chênaie pubescente thermo-atlantique par l'intermédiaire du *Tamo-Viburnetum* ; sur les calcaires durs, il est remplacé par une association du *Geranion sanguinei*, caractérisée notamment par *Spiraea obovata* et se rapprochant des groupements étudiés par BRAQUE (1983) en Berry. Les relevés rassemblés ici permettent de mettre en évidence deux sous-associations : la première, *typicum* nov. (rel. type 10/41), plus thermophile, différenciée par *Scabiosa columbaria*, *Lathyrus latifolius*, *Stachys recta*, *Silene nutans*, *Seseli libanotis*, *Bupleurum falcatum*, *Trifolium rubens* ; la seconde, *inuletosum salicinae* nov. (rel. type 17/41), plus mésophile, différenciée par quelques espèces du *Blackstonio-Silae-tum*, *Inula salicina*, *Cirsium tuberosum*, *Lathyrus pannonicus*, ainsi que *Trifolium medium*. Précisons que l'individualité de cette association avait déjà été soupçonnée dans un travail antérieur sur les ourlets de la Brenne (DE FOUCAULT, FRILEUX et DELPECH 1983).

b. moins souvent, je l'ai rencontrée en position externe d'une hygrosère, au-dessus d'une tourbière alcaline, comme charnière entre les végétations turficoles et les végétations mésophiles. Le transect suivant résume une zonation observée autour d'un petit étang localisé entre la Roche-Pozay et Preuilley-sur-Claise (37).

Transect 27



1. roselière des *Phragmitetea* : *Scirpo-Phragmitetum*
2. *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis*
3. *Blackstonio-Silae-tum silai*
- 4.5.6. végétation mésophile préforestière

Le *Cirsio dissecti-Schoenetum* sera étudié plus loin.

Un tel schéma existe probablement dans le Montmorillonnais car RALLET (1928) rapporte des relevés larges, hétérogènes, mêlant espèces du *Schoenetum* et espèces du *Silae-tum*.

c. rarement, enfin, je l'ai rencontrée comme élément de la série évolutive dérivant du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*, par l'intermédiaire de la sous-association *silae-tum silai* de cette prairie de fauche hygrophile ; c'est pour cette raison que je place l'étude du *Silae-tum* dans ce chapitre.

4.11.3. Synfloristique et comparaisons

On peut résumer ainsi la définition floristique du groupement étudié ici : il combine assez fidèlement *Silvum silaus*, *Succisa pratensis*, *Carex flacca*, *Serratula tinctoria*, *Linum catharticum*, *Carex panicea*, *Blackstonia perfoliata*, *Sieglingia decumbens*, *Genista tinctoria*, *Centaurea thuillieri*, *Scorzonera humilis*, *Inula salicina* ; au centre de son aire, on note encore *Galium boreale*, *Cirsium tuberosum*, *Tetragonolobus maritimus siliquosus*, *Prunella hyssopifolia*. Une espèce est localement très caractéristique, mais malheureusement très peu fréquente : *Lathyrus pannonicus* ssp. *pannonicus*, espèce surtout thermophile sud-européenne dont l'aire s'étend jusqu'en France occidentale. Quelques transgressives des ourlets contigus peuvent être fidèlement présentes : *Brachypodium pinnatum*, *Peucedanum cervaria*, *Agrimonia eupatoria*, *Senecio erucifolius*, *Chamaecytisus supinus*... (espèces du *Lithospermo-Pulmonarietum longifoliae*). Plus rarement, enfin, on peut observer *Carex tomentosa*, *Molinia coerulea*, *Filipendula vulgaris*.

En anticipant légèrement sur la synthèse synsystématique, on reconnaît dans cette liste un grand nombre d'espèces caractéristiques de l'alliance du *Molinion coeruleae* : *Silvum silaus*, *Cirsium tuberosum*, *Serratula tinctoria*, *Galium boreale*, *Tetragonolobus maritimus*, *Inula salicina*, *Carex tomentosa*, *Lathyrus pannonicus*. Comparativement aux associations centre-européennes de cette alliance, notre groupement se distingue d'abord par l'absence de plusieurs espèces continentales : *Allium angulosum*, *A. suaveolens*, *Dianthus superbus*, *Selinum carvifolia* (dans le nord-ouest de la France - elle ne dépasse pas la Loire vers le sud - cette espèce a un comportement différent de celui qu'elle adopte en région médio-européenne puisqu'elle s'associe à *Juncus acutiflorus* pour constituer des groupements du *Juncion acutiflori*, non du *Molinion coeruleae* ; voir par exemple, dans le système 2, une sous-association à *Selinum carvifolia* du *Cirsio-Scorzoneretum*). En outre, *Centaurea jacea* est ici remplacée par *C. thuillieri*, surtout subatlantique (DUPONT 1962). Notre groupement est d'autre part bien distinct du *Cirsio tuberosi-Tetragonolobetum* décrit des Causses par VANDEN BERGHEM (1963) : par *Deschampsia media* et *Plantago serpentina*, le groupement caussenard possède des affinités subméditerranéennes plus fortes. Notre groupement est aussi fort distinct du *Succiso-Silvum*, subatlantique-subcontinental et à tendance acidiphile, décrit par J. DUVIGNEAUD (1955) de la Fagne mariembourgeoise (Belgique), revu par GEHU (1961) dans le nord de la France, et dont je connais l'existence ponctuelle dans le nord-ouest et l'ouest, sous une race particulière (voir systèmes 5).

De ces comparaisons, il résulte que je décris ici un syntaxon original qui a valeur d'association végétale nouvelle et que je propose de baptiser *Blackstonia perfoliatae-Silvum silai* ass. nov. (rel. type : 24/42). *Blackstonia perfoliata* est suffisamment constante et possède un caractère différentiel vis-à-vis des autres associations citées, ce qui justifie ce choix. Cette association est à vrai dire reconnue depuis assez longtemps, sans qu'une interprétation définitive ait été prise à son sujet parce qu'elle avait été étudiée en limite septentrionale de son aire, que plusieurs espèces, fréquentes au centre de l'aire, n'atteignent pas. C'est en effet à cette association qu'il faut rapporter les relevés effectués par LEMEE (1933) sur les buttes calloviennes des environs d'Alençon (Orne et Sarthe). Sur ces côteaux, se retrouvent des espèces extrêmement rares dans la région (*Tetragonolobus maritimus*, *Inula salicina*, *Carex tomentosa*) voisinant avec *Blackstonia perfoliata* et *Silvum silaus* ; le même auteur l'étudie aussi dans le Perche (LEMEE 1937, tb 15) sous une forme très appauvrie. D'autre part, dans sa thèse fondamentale sur le Vexin, ALLORGE (1922) présente un tableau (n°12) de "prairie méso-hygrophile à *Festuca arundinacea* et *Silvum silaus*" ; c'est un tableau hétérogène dont on peut retirer d'une part un groupement à *Hordeum secalinum-Lolium perenne* (rel. 13 et 14) affine à l'*Hordeo-Lolietum* étudié plus loin (III-4-13), un groupement à *Mentha suaveolens-Festuca arundinacea* (rel. 1, 4, 9, 15),

affine au *Mentho-Festucetum arundinaceae* (voir III-6-5) et d'autre part un groupement à *Silium silaus*, *Pulicaria dysenterica*, *Carex tomentosa*, *Carex flacca*, *Genista tinctoria*, *Blackstonia perfoliata* (rel. 2, 3, 5 à 8, 10, 11, 12, 16) qu'on peut maintenant interpréter comme des irradiations limites du *Blackstonio-Silaetum*, association que l'on doit dès lors baptiser *Blackstonio-Silaetum silai* (Allorge 1922) ass. nov.

4.11.4. Synécologie et variations, syndynamique

Le déterminisme général du groupement est essentiellement d'ordre dynamique, mais on peut en résumer ainsi les caractères synécologiques : il est lié à des sols minéraux calcaires riches en argiles ou marnes comme on en observe tant dans l'ouest de la France au niveau des étages du Jurassique (l'association n'existe pas sur les calcaires durs, qu'on rencontre par exemple aux environs d'Angoulême -16- et de Saint-Savinien -17-). Cette texture très fine est corrélée avec une porosité totale du sol faible ; par suite, des phénomènes asphyxiques peuvent se produire dans les horizons de surface consécutifs à un engorgement par l'eau durant l'automne et l'hiver (le régime climatique du centre de l'aire de l'association est surtout AHEP, voir étude climatique, type II). Pendant la saison sèche, le sol se craquèle en surface alors qu'il reste massif en profondeur ; on peut parfois y observer des faces de glissement entre les agrégats, indice de tensions internes au profil. De tels sols, très argileux, mal aérés, sont appelés "pélosols" ; peu évolués, ils sont caractérisés par une porosité surtout capillaire et sont donc facilement engorgés. Les conditions physiques peuvent y être temporairement asphyxiantes voire réductrices. Ils ont donc les caractères de sols hydromorphes bien qu'aucune nappe d'eau n'intervienne dans la dynamique pédologique ; on n'y observe pas de taches rouille de fer ferrique (exception: les pélosols-pseudogleys, lorsque des limons surmontent les argiles). Tous ces caractères édaphiques expliquent facilement la convergence de la végétation observée sur ces sols vers des végétations de bas-marais. Difficiles à classer dans la systématique des sols (classe des sols peu évolués ou classe des sols hydromorphes), ils ont été étudiés par BEGON et JAMAGNE (1973) et surtout par NGUYEN KHA (1973). On en a décelés sur les argiles néoformées à partir des matériaux d'affleurements triasiques (surtout Keuper et Lettenkohl, en Lorraine). Toutefois les relations édaphiques entre végétation et pélosols ont été très peu précisées ; les pédologues citent notamment des groupements forestiers. Pourtant, en lisant avec attention les travaux de quelques phytosociologues qui ont étudié de telles relations, on peut reconnaître que des pélosols ont dû se former sur les schistes famenniens (nord de la France, Belgique), ayant donné des argiles compactes (VANDEN BERGHEN 1951, J. DUVIGNEAUD 1955, GEHU 1961). Ces sols portent effectivement des forêts particulières (la "chênaie-charmaie famennienne" de J.-M. GEHU 1961) ; mais, surtout, la dégradation de ces forêts par essartage donne le *Succiso-Silaetum silai*, association capable de se développer sur pélosol et vicariante du *Blackstonio-Silaetum*. Sur les marnes liasiques des Causses, VANDEN BERGHEN (1963) a mis en évidence une autre association vicariante, le *Cirsio-Tetragonolobetum*. Dans les régions méditerranéennes, sur pélosol, ce sont les groupements du *Deschampsion mediae* qui se développent.

L'apparition du *Blackstonio-Silaetum* au sein des clairières (transect 26) semble due à des causes de dynamique forestière régressive interne aux formations forestières, de la même manière que le *Succiso-Silaetum* dérive de la chênaie famennienne. Dans le cas présent, la forêt est une chênaie pubescente marnicole thermophile dont le manteau correspond au *Tamo-Viburnetum lantanae* et l'ourlet au *Lithospermo-Pulmonarietum longifoliae*. Cette régression dynamique se fait en général par l'intermédiaire d'un groupement à *Succisa pratensis*, *Filipendula vulgaris* et *Stachys officinalis*, riche en espèces des lisières forestières et comportant déjà quelques espèces du *Blackstonio-Silaetum* (tableau

43). Ce groupement apparaît comme charnière entre *Geranion sanguinei* et *Blackstonio-Silaetum*, celui-ci apparaissant aussi comme charnière dynamique et topographique entre *Geranion sanguinei* et (si l'on se rappelle le transect 27) le bas-marais alcalin, le *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis*.

Le *Blackstonio-Silaetum* présente plusieurs variations importantes qu'on peut analyser ainsi (tableau 42) :

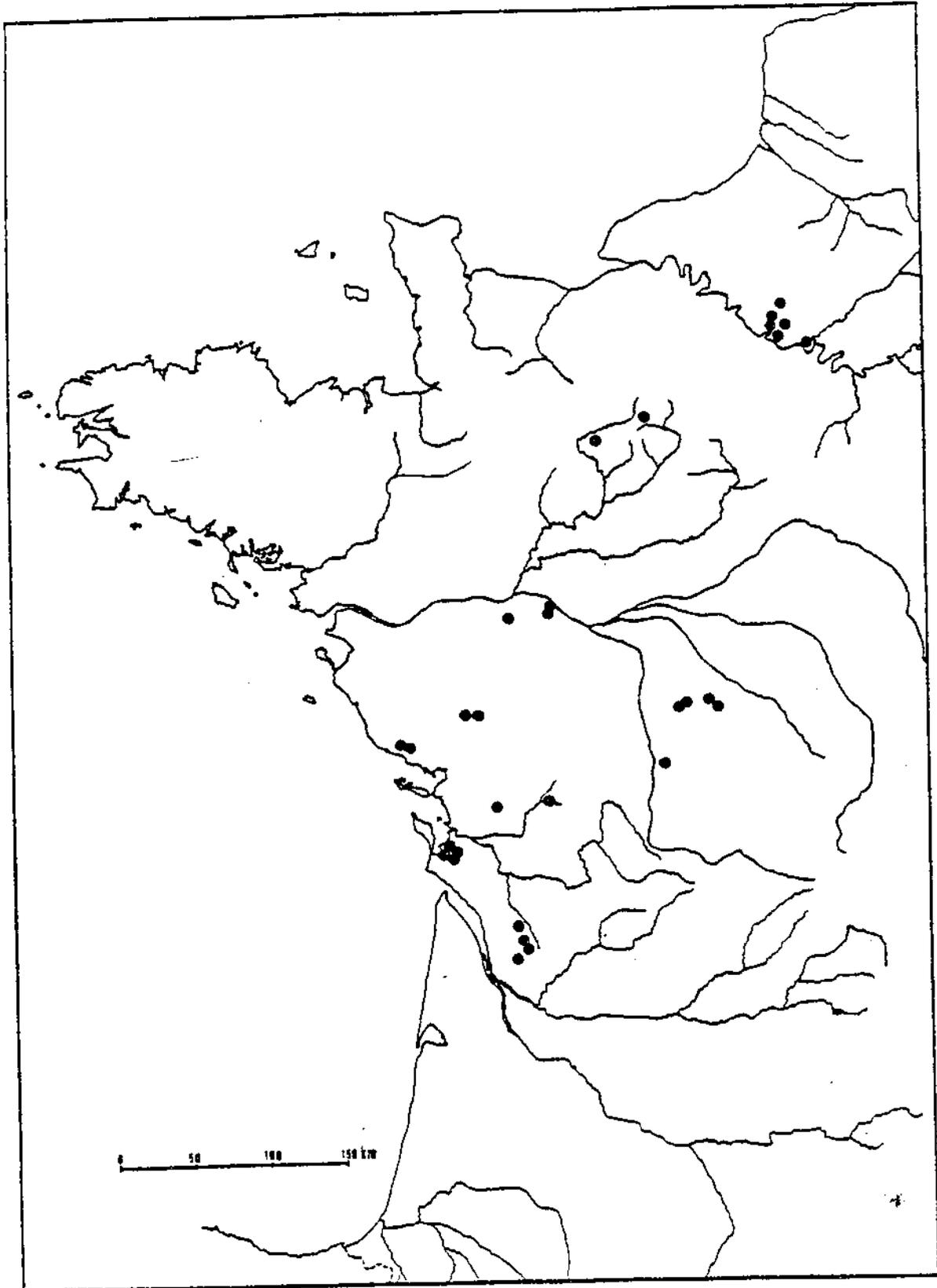
- sous-association *typicum* nov. (rel. type 24/42), la plus alcaline, différenciée par *Agrostis stolonifera*, *Prunella vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Tetragonolobus maritimus*, *Cirsium acaule*, *Iris spuria* (espèce rare en dehors du littoral atlantique), *Lotus tenuis*, *Carex tomentosa*, *Phleum bertoloni* ; elle entre en relation avec le *Tamo-Viburnetum* à *Rubia peregrina*.
A l'intérieur de cette variation, on peut mettre en évidence une variante à prairiales, différenciée par *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Ajuga reptans*, *Gaudinia fragilis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis*, *Lolium perenne*, *Fritillaria meleagris*, *Orchis laxiflora* ; ces relevés dérivent le plus souvent d'individus de *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*, dont ces deux dernières espèces sont des éléments déterminants et ici relictuels. Cette variante montre que le *Blackstonio-Silaetum* apparaît aussi comme association charnière entre la prairie de fauche hygrophile alcaline et le bas-marais alcalin. Remarquons qu'en dehors de cette variante, les espèces prairiales sont quasi absentes de l'association ;
- sous-association *ericetosum scopariae*, caractéristique de certains paysages de landes thermophiles, étudiée dans le système correspondant (III-17-3-6).

4.11.5. Synchorologie et variations géographiques

La carte 22 résume la dispersion de l'association à travers les plaines calcaires de l'ouest et du nord-ouest de la France. La considération de la composition floristique démontre que, manifestement, son centre de gravité se trouve situé en Charente-Maritime, le sud des Deux-Sèvres et de la Vendée. De là, elle remonte vers les plaines du Poitou, Berry, Brenne (lorsque le sidérolithique laisse localement place au calcaire marneux sous-jacent, RALLET 1935). En perdant une fraction importante de son cortège (*Cirsium tuberosum*, *Galium boreale*, *Chamaecytisus supinus*...), elle atteint les plaines du nord-ouest : Perche, collines normandes, Vexin, si l'on accepte d'interpréter les groupements étudiés par LEMEE (1933, 1937) et ALLORGE (1922) comme je l'ai fait précédemment.

Son degré de pénétration vers les plaines françaises centrales et orientales reste à préciser ; l'association pourrait atteindre la Haute-Marne (ROYER 1981, in litt.). Il est un fait que plusieurs groupements marnicoles rattachés à l'alliance du *Mesobromion erecti* sont fortement introgressés d'éléments du *Molinion coeruleae*, par exemple le groupement à *Tetragonolobus siliquosus* et *Carex tomentosa* décrit par RAMEAU et ROYER (1978), le *Chloro perfoliatae-Brometum erecti* (ROYER 1972), le groupement à *Tetragonolobus siliquosus-Plantago serpentina* du Jura (POTTIER-ALAPETITE 1943) ; tous ces groupements prouvent des relations entre *Molinion* et *Mesobromion* marnicoles, qui s'expliquent par les particularités édaphiques des calcaires marneux. Des transitions entre *Molinion* et *Geranion sanguinei* sont aussi rapportées de l'est de la France par MULLENDERS et al. (1972), ainsi le groupement à *Blackstonia perfoliata* et *Peucedanum cervaria* de ces auteurs. Toutefois, aucun d'entre eux ne semble vraiment appartenir au *Molinion coeruleae*, l'importance des espèces de pelouses et

CARTE 22



BLACKSTONIO-SILAETUM SILAI

d'ourlets étant encore trop forte, au contraire du *Blackstonio-Silaetum* ; mais cela tend à postuler son existence ou celle d'un groupement proche dans l'est de la France.

Finalement le *Blackstonio-Silaetum silai* est une association thermophile subméditerranéenne, ce qui se reflète peu, pourtant, dans sa composition floristique ; en revanche, l'analyse de certains de ses contacts le montre mieux ; c'est parfois là, en effet, au voisinage de cette association que l'on peut observer un groupement à *Deschampsia media* dont les affinités subméditerranéennes sont difficilement contestables.

4.12. Le *Potentillo reptantis-Deschampsietum mediae* Oberd. 1957 race occidentale

Dans quelques sites du centre-ouest de la France, toujours sur calcaire marneux, on peut observer un groupement très original, subméditerranéen, caractérisé par la combinaison des espèces suivantes (tableau 44) : *Deschampsia media*, *Agrostis stolonifera*, *Centaurea thuillieri*, *Pulicaria dysenterica*, *Carex flacca*, *Potentilla reptans*, *Galium verum*, *Carex panicea*, *C. tomentosa*, *Deschampsia media refracta* (proche de *D. media* mais bien distinct par le diamètre des feuilles) et *Prunella hyssopifolia*. En attendant de plus amples informations, je le rapporte au *Potentillo reptantis-Deschampsietum mediae* Oberd. 1957 sous une race franco-thermo-atlantique à *Centaurea thuillieri*, *Deschampsia media refracta* et *Prunella hyssopifolia*, par opposition à une race thermo-continentale à *Allium angulosum*, *Inula britannica*, *Juncus alpinus*, *Centaurea jacea* (OBERDORFER 1957, KORNECK 1962, PHILIPPI 1968 et, sous une autre forme, RAMEAU et ROYER 1978).

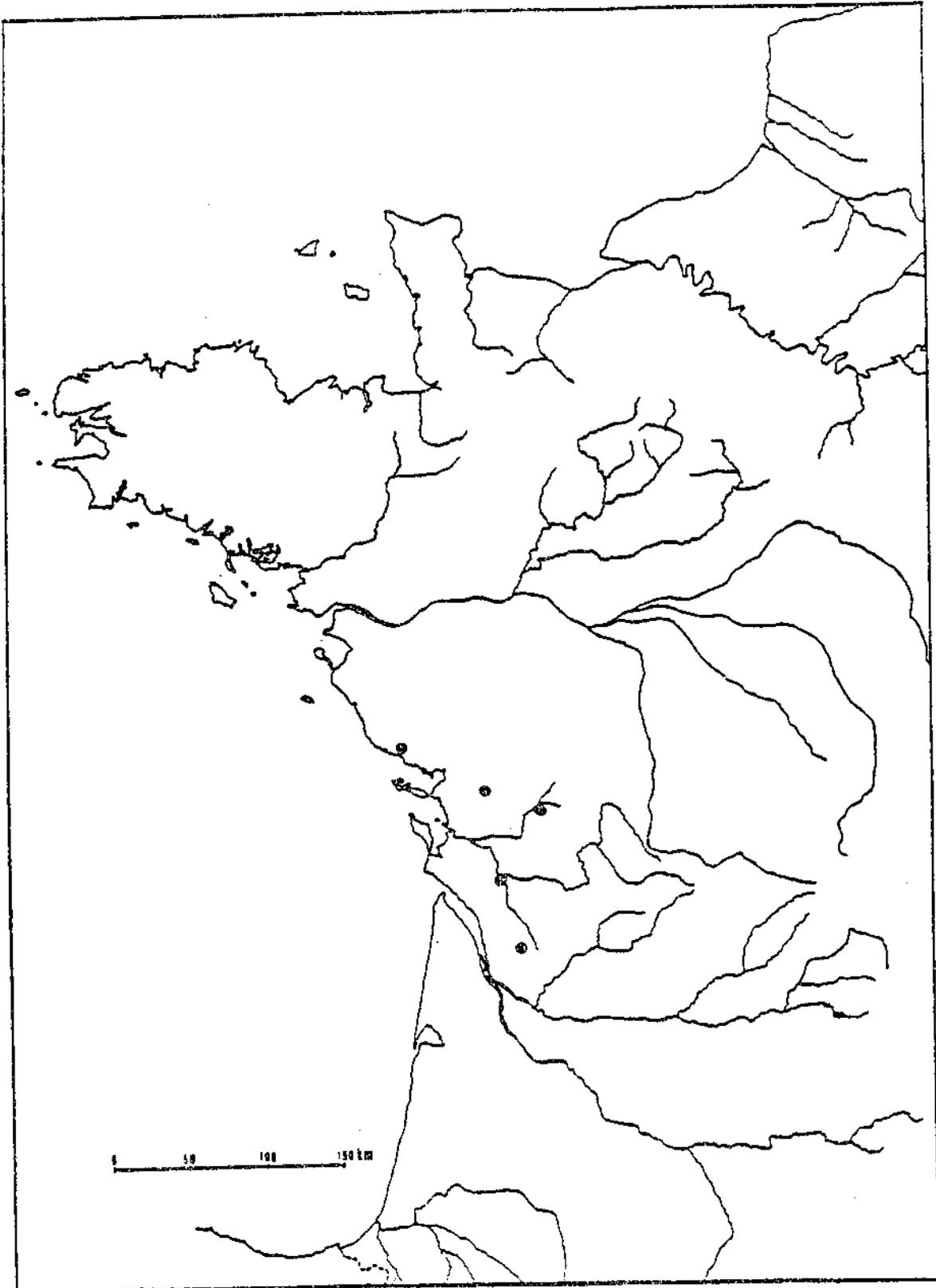
Ce *Potentillo-Deschampsietum mediae* est caractéristique des substrats riches en particules très fines, à porosité totale très réduite et à capacité en air faible ; sous ce climat thermo-atlantique, le manque d'eau peut être important. En résumé, ce sont les conditions écologiques du *Blackstonio-Silaetum* sous une forme extrême, exacerbée ; d'ailleurs, on observe que le *Potentillo-Deschampsietum mediae* vient, par exemple, dans les chemins forestiers tassés par les engins d'exploitation : en forêt de Benon, les clairières sont peuplées par le *Blackstonio-Silaetum*, les chemins traversant ces clairières par le *Potentillo-Deschampsietum*. On comparera ces caractéristiques écologiques à celles du *Deschampsietum mediae* eu-méditerranéen (BRAUN-BLANQUET et PAWLOWSKI 1931).

Toutefois, le *Potentillo-Deschampsietum mediae* peut avoir plusieurs origines, qui influent sur la définition de variantes originales :

- dans les clairières forestières, la variante est différenciée par des espèces transgressant du *Blackstonio-Silaetum* ou du *Lithospermum-Pulmonarietum longifoliae* (tableau 44, rel. 1 à 8) ;
- l'association peut apparaître dans certaines vallées fluviales, surtout celle de la Charente ; cette variante alluviale est différenciée par des espèces transgressives de mégaphorbiaies : *Thalictrum flavum*, *Valeriana repens*... (rel. 9 à 12).

La race occidentale du *Potentillo-Deschampsietum mediae* constitue un rare et précieux groupement qui n'est actuellement connu que de quelques sites seulement du centre-ouest de la France : la carte chorologique 23 résume la localisation de ces sites.

CARTE 23



POTENTILLO-DESCHAMPSIETUM MEDIAE OCCIDENTALE

4.13. Le pré mésohygrophile calcicole pâturé : *Hordeo secalini-Lolietum perennis* (All. 1922) ass. nov.

4.13.1. Données floristiques

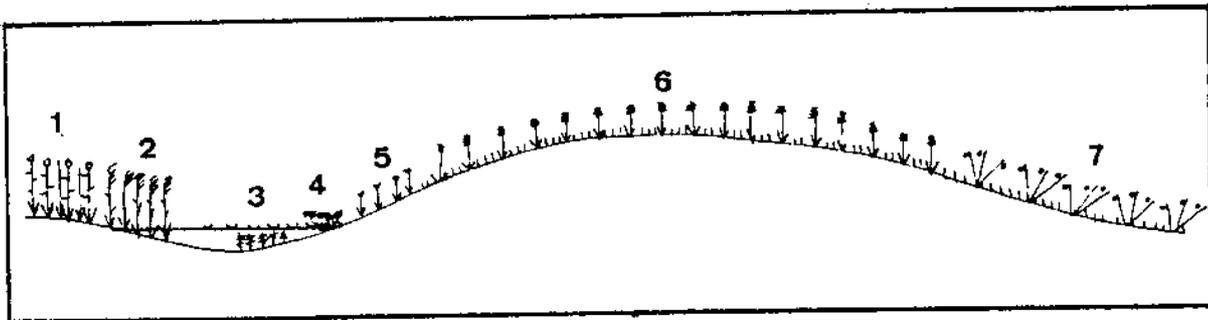
Le tableau 45 réunit 29 relevés inédits synthétisés dans la colonne A. La colonne B synthétise 18 relevés :

- 4 rel. WATTEZ 1976 (p. 383, 384)
- 4 rel. C. ROYER 1980 (tb. 8, rel. 1 à 4)
- 2 rel. ALLORGE 1922 (tb. 12 : 13, 14)
- 8 rel. SISSINGH et TIDEMAN 1960 (tb. 10 : rel. 13 à 20)

4.13.2. Physiographie

Le pré pâturé à *Hordeum secalinum-Lolium perenne* apparaît au sein de quelques paysages alluviaux, dans les niveaux supérieurs, comme une charnière entre système inondable et système mésophile non inondable. Toutefois, je ne l'ai pas rencontré dans la vallée de la Loire, de Nantes à Langeais, où les prairies sont traitées en fauche ou tout au plus en pâture tardive et se rapportent donc au *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis*. Quelques transects permettent de ressituer ce groupement dans quelques paysages de marais :

Transect 28 : marais de Saint-Omer (62), vallée de la Houlle (d'après C. ROYER 1980)

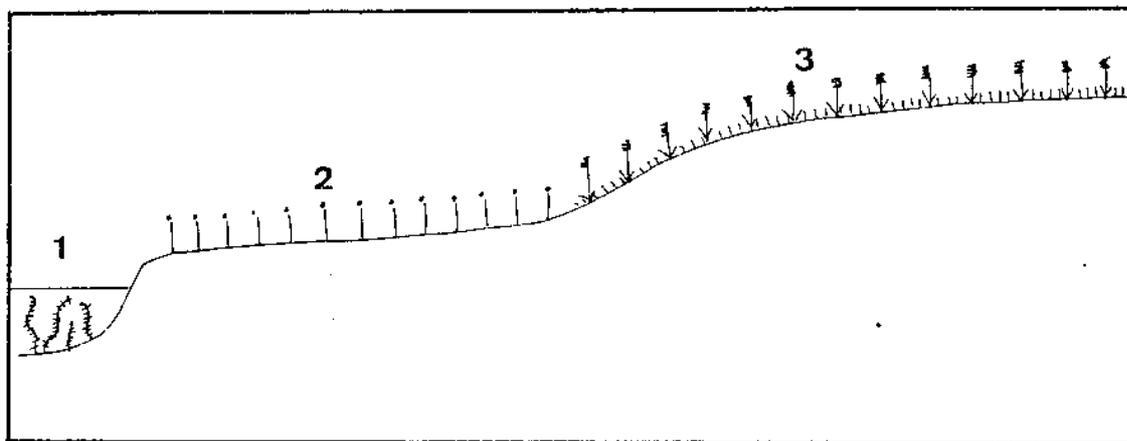


1. mégaphorbiaie calcicole : *Cirsio oleracei-Filipenduletum*
2. roselière : *Scirpo-Phragmitetum*
3. fossé à végétation flottante (*Lemnetum gibbae*) et immergée (groupe-ment à *Ceratophyllum demersum*)
4. *Apietum nodiflori*
5. *Ranunculetum scelerati*
6. *Hordeo-Lolietum perennis*
7. *Pulicario-Juncetum inflexi*

Ce transect montre la position supérieure de l'*Hordeo-Lolietum* par rapport au *Pulicario-Juncetum*.

Transect 29 : vallée d'Auge à Varaville (14)

où l'on observe que le pré pâturé surmonte directement l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*



1. fossé de drainage à *Zannichellia palustris*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Characeae* sp.
2. *Eleocharo-Oenanthetum typicum*
3. *Hordeo-Lolietum*

Par ailleurs, WATTEZ (1976) a rencontré cette association dans les vallées des fleuves côtiers du nord de la France, au sein de prairies inondées aux plus fortes marées seulement.

4.13.3. Synfloristique

La position charnière de ce groupement se reflète dans sa composition floristique puisque s'y combinent fidèlement des espèces du système alluvial (*Hordeum secalinum*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus repens*, *Trifolium fragiferum*, *Rumex crispus*) et quelques espèces du système mésophile, surtout *Phleum pratense* qui est rarissime dans le système inondable proprement dit. Il se distingue bien du *Senecio-Oenanthetum mediae* par l'absence ou la rareté d'*Oenanthe media*, *Orchis laxiflora*, *Fritillaria meleagris*, *Senecio aquaticus*, *Lathyrus pratensis*, *Lychnis flos-cuculi* ; de cette association, parmi les espèces remarquables, ne persistent que *Gaudinia fragilis*, *Bromus racemosus* et *Hordeum secalinum* ; *Alopecurus pratensis* y est bien réduit par rapport à ce que l'on observe dans le *Senecio-Oenanthetum*. Par tous ces caractères, ce groupement se distingue bien des prairies pâturées mésophiles (*Lolio-Cynosuretum*, *Luzulo-Cynosuretum*) ou franchement hygrophiles (*Juncus-Cynosuretum*, *Pulicario-Juncetum inflexi*). Je crois pouvoir élever ce groupement original à affinités subatlantiques au rang d'association végétale sous le nom d'*Hordeo secalini-Lolietum perennis* ; quelques relevés de cette association avaient déjà été effectués par ALLORGE (1922) et mêlés à ceux d'autres associations en un tableau hétérogène (voir tableau 45, col. B) ; pour cette raison, la nomenclature définitive de cette association doit être *Hordeo secalini-Lolietum perennis* (All. 1922) ass. nov.

4.13.4. Physionomie

Comme on le remarque pour beaucoup de prairies pâturées, la physionomie de l'*Hordeo-Lolietum* est terne parce que le gazon est surtout dominé par des graminées aux floraisons discrètes ; cet aspect tranche nettement sur la physionomie des individus de *Senecio-Oenanthetum*. La phénologie est surtout vernale à tardi-vernale, l'optimum étant marqué par l'épiaison d'*Hordeum secalinum*.

4.13.5. Synécologie, origine et variations

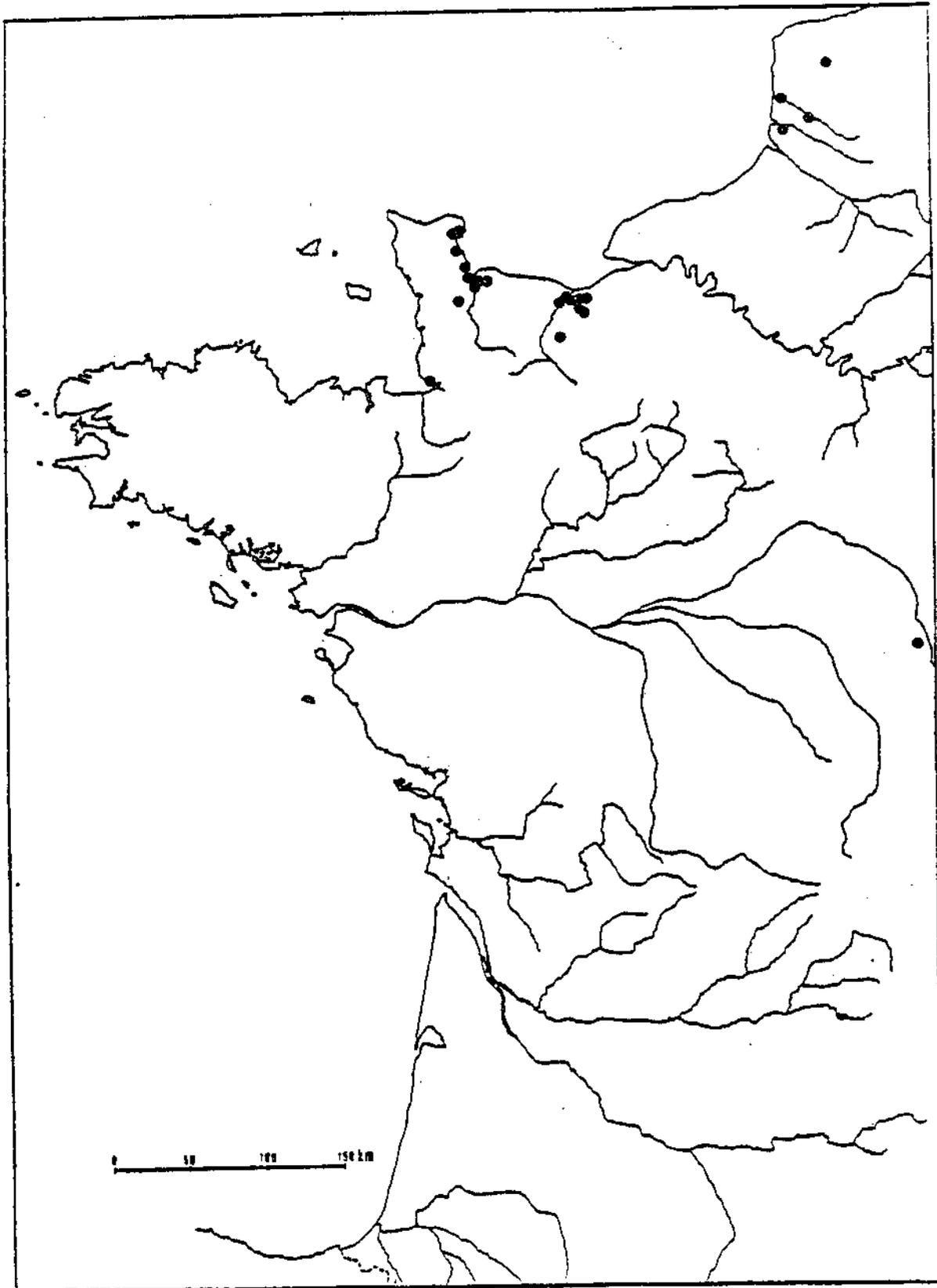
Ainsi que je l'ai rapidement écrit dans les lignes précédentes, l'*Hordeo-Lolietum* est typiquement une association de prairie pâturée par les bovins, relativement peu hygrophile ; elle se cantonne dans les niveaux supérieurs des vallées et des marais, les moins longuement inondés, pouvant fortement s'assécher en été sous le climat atlantique. Cette influence biotique explique la disparition des espèces du *Senecio-Oenanthetum mediae* ne supportant pas ces effets, surtout si le pâturage est précoce.

Cette association peut dériver de prairies de fauche hygrophiles diverses et elle constitue un point de convergence de plusieurs séries évolutives relevant de différents systèmes, sous l'influence d'un facteur écologique contraignant, le piétinement. La diversité des origines ne se manifeste qu'au niveau de variantes. Elle peut, comme on l'a déjà dit, dériver du *Senecio-Oenanthetum mediae* ; cela correspond à la variante type (rel. 7 à 29) ; on peut y mettre en évidence une fine variante plus hygrophile à *Polygonum amphibium terrestre*, *Symphytum officinale*, *Phalaris arundinacea*. Les données de P. ALLORGE (1922) synthétisées dans la colonne B du tableau 45 montrent que l'*Hordeo-Lolietum* peut dériver aussi d'arrhénathérais alluviales sous l'action du pâturage, ce que semble prouver la présence de *Colchicum autumnale* et *Peucedanum carvifolia*, éléments caractéristiques de telles arrhénathérais ; ces deux espèces différencient une variante originale de l'association. Elle peut dériver enfin de près de fauche subatlantiques tels le *Senecio-Brometum racemosi* ou le *Colchico-Brometum racemosi* (SISSINGH et TIDEMAN 1960 : *Lolio-Cynosuretum hordeetosum secalini*). Une variation plus mésophile (rel. 1 à 6) existe aussi dans d'autres conditions topographiques ; plusieurs espèces hygrophiles s'y raréfient.

4.13.6. Synchronologie

L'*Hordeo-Lolietum perennis* est une association d'aire atlantique et subatlantique. La carte 24 résume toutes les données chorologiques que je possède à son sujet (y compris les relevés provenant des autres systèmes) ; elle est, par exemple, assez fréquente dans le nord-ouest de la France (basse-Normandie) où manque, en revanche, la prairie de fauche originelle. Elle constitue la plupart des herbages de la vallée d'Auge et des environs d'Isigny (Calvados) renommés pour la vocation laitière. C'est de là que proviennent les mentions les plus anciennes de l'*Hordeo-Lolietum* puisqu'on peut le reconnaître parmi les listes de HARDOUIN et al. (1842) et de BOISTEL (1887). On le reconnaît aussi parmi les données de HEDIN et al. (1972) : basse-Normandie (p. 119), Vendée (Luçon, p. 133) et même de Lorraine (p. 152). L'association existe çà et là dans le nord de la France et je l'ai rencontrée dans certaines vallées herbagères du centre (vallée de Germigny, Cher). Elle semble atteindre la Hollande puisque SISSINGH et TIDEMAN (1960) mentionnent une sous-association à *Hordeum secalinum*, *Bromus racemosus* du *Lolio-Cynosuretum cristati* ; elle est probablement, dans ce cas, en relation biotique avec le *Senecio-Brometum racemosi* nord-atlantique.

CARTE 24



HORDEO-LOLIETUM PERENNIS

4.14. Le pré calcicole hygrophile pâturé : *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi* ass. nov. *typicum*

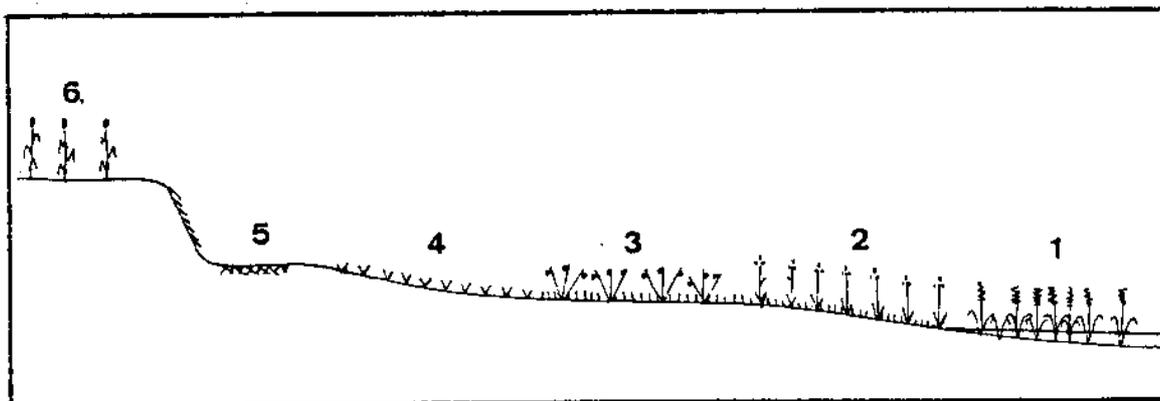
4.14.1. Données floristiques

Les tableaux 46 et 47 réunissent 33 relevés inédits de cette association.

4.14.2. Physiographie

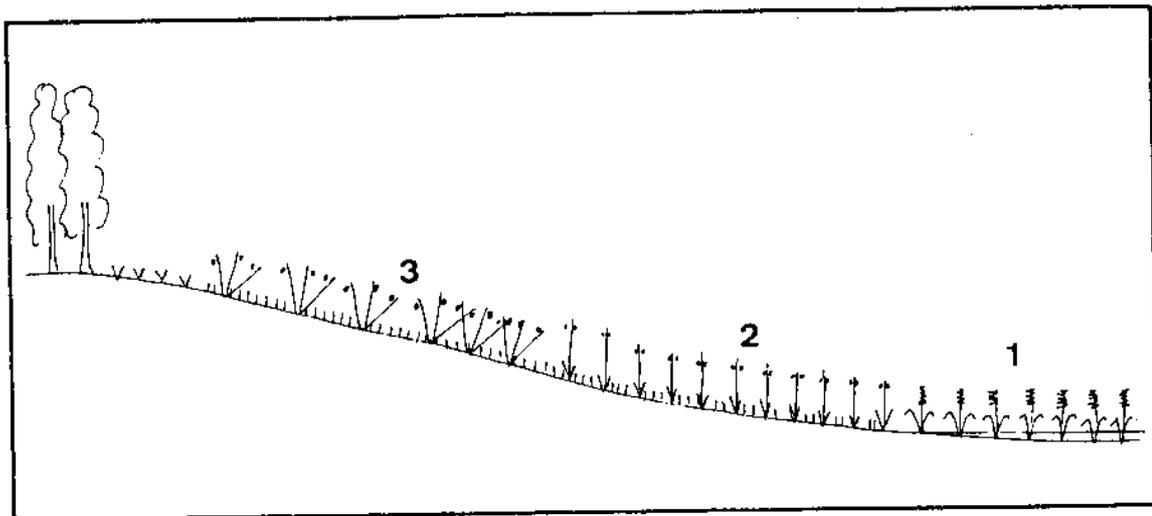
Le pré mouilleux à *Pulicaria dysenterica* et *Juncus inflexus* occupe des dépressions humides des vallées alluviales. La synthèse des transects 21 et 28 montre que ce groupement se localise entre les bas-niveaux longuement inondables occupés par l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* et les hauts niveaux peu inondables et plutôt mésohygrophiles occupés par l'*Hordeo-Lolietum perennis*. D'autres observations montrent aussi des relations topographiques avec un pré tourbeux alcalin à *Juncus subnodulosus* :

Transect 30 : Ponthoille (80) : "la Hutte des 400 coups"



1. roselières et cariçaies : *Magnocaricion* et *Caricetum diandrae*
2. pré tourbeux : *Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*
3. pré hygrophile pâturé : *Pulicario-Juncetum inflexi typicum*
4. pré mésophile pâturé : *Lolio-Cynosuretum cristati*
5. chemin rural
6. cultures

On relève une structure analogue sur le transect 31 observé dans un marais arrière-littoral normand, à Asnelles-Meuvoines (14) :



1. *Cladietum marisci* (ou parfois *Cirsio dissecti-Schoenetum*)
2. *Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*
3. *Pulicario-Juncetum inflexi typicum*

4.14.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Le pré hygrophile à *Juncus inflexus* est floristiquement défini, en dehors du jonc glauque lui-même, par l'ensemble des espèces suivantes : *Pulicaria dysenterica*, *Potentilla anserina*, *Trifolium fragiferum*, *Carex otrubae*, *C. flacca*, *C. distans*, *C. disticha*, *Epilobium parviflorum*, *Festuca arundinacea*. Il faut ajouter à cette liste une espèce caractéristique (au vrai sens du terme, ce qui est rare dans nos régions) pour le nord et le nord-ouest de la France, *Dactylorhiza praetermissa* ; cette espèce se retrouve parfois dans la prairie tourbeuse à *Juncus subnodulosus* mais elle y est relictuelle du pré à *J. inflexus* dont dérive ce pré tourbeux. Par l'ensemble des espèces neutrocalcicoles, ce groupement se différencie fort bien du pré pâturé hygrophile acide étudié dans le Massif armoricain, le *Juncus acutiflori-Cynosuretum cristati*.

Toutefois, plusieurs associations à *Juncus inflexus* ont déjà été décrites d'Europe centrale ou méditerranéenne et il convient de les comparer avec notre groupement pour prendre position sur son statut phytosociologique. L'analyse comparative montre que l'association la plus proche est le *Juncus inflexi-Menthetum longifoliae* décrit initialement par LOHMEYER (1953) d'Allemagne. Cependant cette association centre-européenne se distingue de notre groupement par la présence de *Mentha longifolia* et surtout la rareté ou l'absence de *Carex distans*, *C. otrubae*, *C. disticha*, *Pulicaria dysenterica*, *Lotus uliginosus*, *Dactylorhiza praetermissa* ainsi que l'absence des *Centaurea* subatlantiques, *C. nemoralis* et *C. thuillieri*.

Il se différencie par ailleurs du pré pâturé basque (système 6) par l'absence de *Mentha suaveolens* et la présence significative de *Festuca rubra*, *Trifolium fragiferum*, *Rumex crispus*, *Agrostis stolonifera*, *Festuca pratensis*, *Carex otrubae*, *C. distans*, *C. disticha*, *Potentilla anserina*, *Dactylorhiza praetermissa*.

De ces comparaisons, il résulte que je décris ici une association originale que je propose de nommer *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi*.

4.14.4. Physionomie

La physionomie des prairies à *Juncus inflexus* est très caractéristique car, par sa couleur glauque, le jonc, très souvent dominant, retient l'attention du phytosociologue. De plus près, les prairies se présentent comme un gazon ras de plantes rampantes (*Ranunculus repens*, *Potentilla anserina*, *P. reptans*, *Agrostis stolonifera*...) et de plantes à rhizomes traçants, surtout des *Carex*. Ce gazon, qui forme donc une strate inférieure plutôt homogène, est abondamment piqueté de *Juncus inflexus* ; cette espèce structure donc une strate supérieure avec quelques autres espèces dressées : *Pulicaria dysenterica*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Plantago lanceolata*, des graminées.

La phénologie de cette prairie s'étale du printemps à la fin de l'été ; une première phénophase, la plus esthétique, apparaît à la floraison de *Dactylorhiza praetermissa*, magnifique orchidée aux épis denses de fleurs assez grosses et vivement colorées et ponctuées. La dernière phénophase a lieu à la floraison de la pulicaria dysentérique au milieu de l'été.

4.14.5. Synécologie et variations, syndynamique

Le *Pulicario-Juncetum inflexi* est typique des prairies hygrophiles pâturées et fortement piétinées, liées à des substrats riches en bases, de texture argileuse ou argilo-limoneuse. Ce sont donc des sols tassés par l'action mécanique du gros bétail ; en hiver, les horizons supérieurs à structure massive réduisent l'écoulement normal de l'eau ; on observe assez souvent des trous noyés correspondant aux pas des animaux. Des particularités écologiques secondaires déterminent des variations corrélatives de l'association. On peut les résumer ainsi : le groupement étudié dans ce chapitre et décrit par les tableaux 46-47 doit être considéré comme une partie de la sous-association *typicum* du *Pulicario-Juncetum inflexi*, en opposition à une sous-association *juncetosum acutiflori* propre à d'autres systèmes étudiés par ailleurs (cf. III-5-7, III-7-6) ; la sous-association *typicum* est surtout différenciée négativement par l'absence de *Juncus acutiflorus* et positivement par *Carex otrubae*, *Carex distans*, *Trifolium fragiferum*, *Oenanthe lachenali*, rares dans le *juncetosum acutiflori*. La sous-association *typicum* correspond à la forme la plus alcaline du *Pulicario-Juncetum*. Encore plus finement, au sein de cette variation, on peut mettre en évidence trois variantes : l'une subhalophile à *Juncus gerardi*, *J. articulatus*, *Lotus tenuis*, propre à un système de prairies subsaumâtres nord-atlantiques étudié plus loin (système 9), une seconde à *Filipendula ulmaria*, *Symphytum officinale*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium oleraceum*, une troisième définie négativement par l'absence des différentielles des deux premières. Seules, ces deux dernières variantes sont à rattacher au système présent. De telles prairies dérivent en effet, en grande partie, de la mégaphorbiaie neutro-calcicole subatlantique (*Cirsium oleracei-Filipenduletum*) par dégradation de celle-ci ; la seconde variante, différenciée par des espèces relictuelles de cette mégaphorbiaie, rappelle cette origine dynamique.

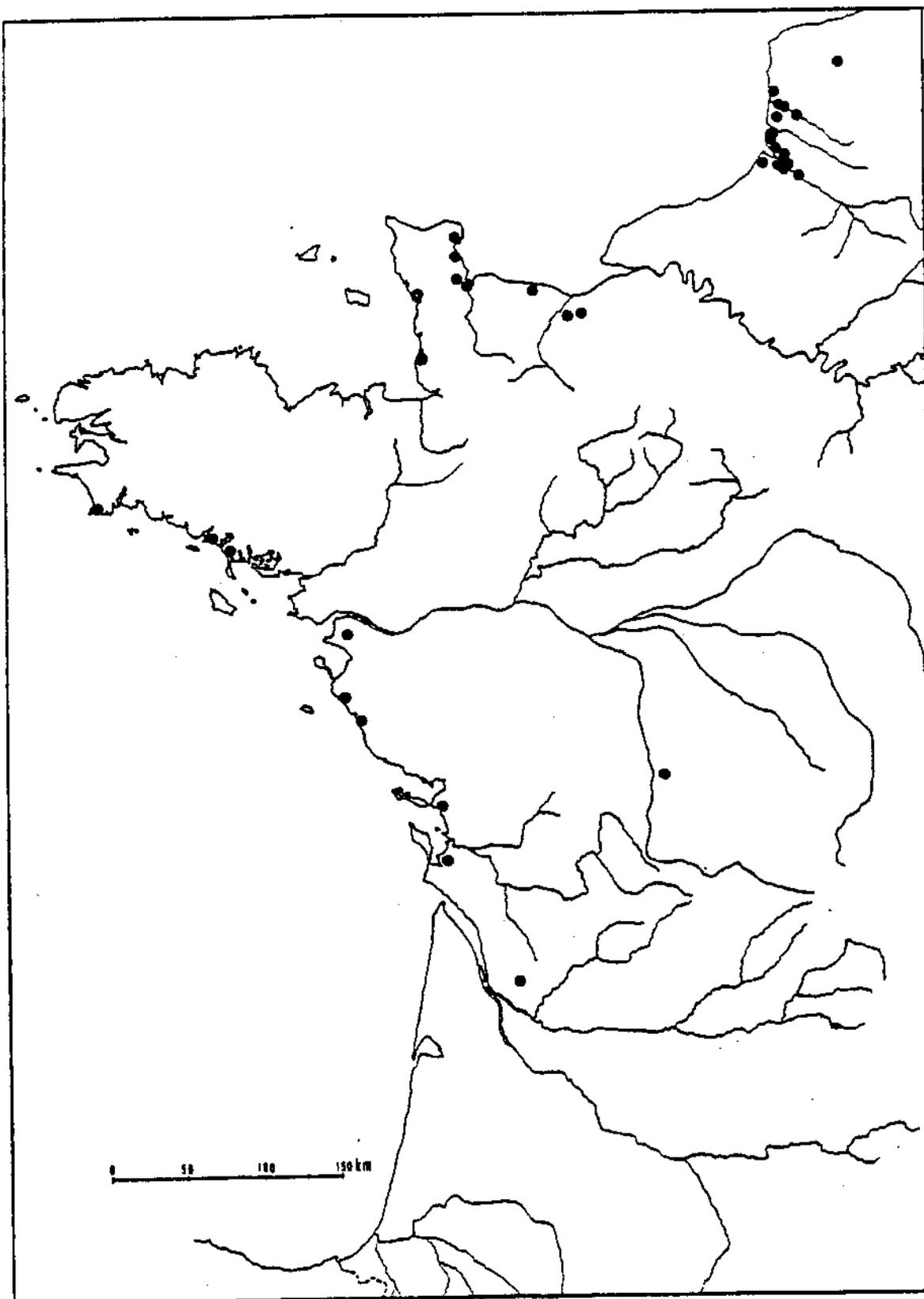
D'autres relevés peuvent dériver d'individus de *Senecio-Oenanthetum mediae* de bas-niveau pâturés (ex. rel. 14/46).

Par ailleurs, la présence diffuse de *Juncus subnodulosus* et de *Hydrocotyle vulgaris* précise une évolution possible du *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* vers une prairie tourbeuse, l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*.

4.14.6. Synchorologie et variations géographiques

Le *Pulicario-Juncetum inflexi* admet une aire typiquement nord-atlantique : il est centré sur les plaines secondaires du nord et du nord-ouest de la France, où il remplace le *Juncos-Cynosuretum armoricain* et le *Juncos-Menthetum longifoliae* centre-européen. Il existe probablement dans les plaines belges et

CARTE 25



PULICARIO-JUNCETUM INFLEXI TYPICUM

hollandaises d'où *Dactylorhiza praetermissa* est signalée. J'ai eu la satisfaction de le retrouver dans un travail anglais (TAYLOR 1956, p. 285, rel. 5 et 6), qui rapporte deux relevés, l'un du Kent, l'autre du Leicestershire ; toute la combinaison floristique y est réunie ; on peut même préciser que ces deux relevés correspondent à la sous-association *typicum*.

Cette donnée confirme que le centre de gravité du *Pulicario-Juncetum* se trouve dans le domaine nord-atlantique. De là, l'association s'appauvrit légèrement vers des régions plus thermophiles en perdant quelques espèces hygrophiles (*Cirsium palustre*, *Galium uliginosum*) et en perdant surtout *Dactylorhiza praetermissa* qui a tendance à être remplacée par *Orchis laxiflora* et, quoique faiblement, *Orchis sesquipedalis elata*. Le tableau 47 rassemble 12 relevés de cette race thermo-atlantique du *Pulicario-Juncetum typicum* ; on y retrouve une variante à *Hydrocotyle vulgaris*, *Cirsium dissectum*, *Carex panicea*, et *Lotus uliginosus* qui indique une évolution vers la race thermo-atlantique de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*.

Au sud de la Charente et plus encore au sud de la Garonne, le *Pulicario-Juncetum* est remplacé par une association plus thermophile, le *Mentho suaveolentis-Festucetum arundinaceae* (voir III-6-5).

La carte chorologique 25 rassemble les stations connues de *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* sous ses deux races.

4.15. Le pré hygrophile oligotrophe alcalin : *Hydrocotylo vulgaris-Juncetum subnodulosi* ass. nov. *typicum* subass. nov.

4.15.1. Données floristiques

Le tableau 48 rapporte 36 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A (rel. 1 à 15), C (rel. 16 à 23) et D (rel. 24 à 36). La colonne B résume 16 relevés publiés antérieurement par WATTEZ 1968 (tb. 58 : rel. 11, 12 ; tb. 61 ; tb. 62 : rel. 1 à 5 ; tb. 63 : rel. 1 à 6).

4.15.2. Physiographie

Le pré tourbeux alcalin à *Juncus subnodulosus* se rencontre essentiellement au voisinage du *Pulicario-Juncetum inflexi* comme le montrent les transects 30 et 31. On remarque qu'il occupe une position charnière topographique entre le pré hygrophile à *Juncus inflexus* et des groupements de bas-marais ou de roselières turficoles.

4.15.3. Synfloristique et statut phytosociologique

La position de charnière évoquée dans la physiographie se reflète aussi dans la composition floristique de ce groupement ; en effet, il est caractérisé par un cortège mixte d'espèces hygrophiles mésotrophes qui le rapprochent du *Pulicario-Juncetum inflexi* (*Ranunculus repens*, *Agrostis stolonifera*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lotus uliginosus*, *Carex disticha*, *Cardamine pratensis*, *Galium palustre*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Juncus inflexus*, *Carex distans*, *Epilobium parviflorum*, *Hypericum tetrapterum*, *Pulicaria dysenterica*...) et des espèces oligotrophes des bas-marais tourbeux (*Carex nigra*, *C. panicea*, *Juncus subnodulosus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Oenanthe lachenali*, *Anagallis tenella*). Par ce dernier groupe d'espèces, le groupement se rapproche donc d'autres bas-marais tourbeux, en particulier le *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis*. Toutefois, celui-ci est dépourvu, quasiment, du lot d'espèces mésotrophes et se différencie en outre du présent groupement par des espèces très nettement turficoles :

Epipactis palustris (peu fréquent dans le pré à *Juncus subnodulosus*), *Schoenus nigricans*, *Parnassia palustris*, *Carex hostiana*, *C. pulicaris*, *C. flava*, *Eriophorum latifolium*... Notre groupement se distingue bien des jonçaises centre-européennes (association à *Cnidium dubium*-*Juncus subnodulosus*, *Trollio-Juncetum subnodulosi*...) par sa tonalité subatlantique ou thermo-atlantique selon les races locales ; cette tonalité phytogéographique est assurée par *Hydrocotyle vulgaris*, *Anagallis tenella*, *Oenanthe lachenali*, *Sonchus maritimus*, *Cirsium dissectum*...

De toutes ces comparaisons, il s'avère que notre groupement occupe une position phytosociologique intermédiaire entre *Pulicario-Juncetum inflexi* et *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis* et qu'à ce titre, il possède une grande originalité ; je propose de lui affecter le rang d'association nouvelle sous le nom de *Hydrocotylo vulgaris-Juncetum subnodulosi* (Wattez 1968) ass. nov., tenant compte ainsi des données antérieures de WATTEZ sur la plaine maritime picarde.

4.15.4. Physionomie et phénophases

La physionomie du pré tourbeux est marquée, la plupart du temps, par la dominance de *Juncus subnodulosus*. Cette espèce sociale structure donc une strate supérieure avec d'autres espèces dressées telles que *Lychnis flos-cuculi*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Juncus inflexus*, *Plantago lanceolata*... La strate inférieure est bien développée aussi par les appareils végétatifs de *Hydrocotyle vulgaris*, *Anagallis tenella*, *Potentilla anserina* et d'autres espèces rampantes. Une strate intermédiaire peut être bien structurée par de petits *Carex* (*C. nigra*, *panicea*, *flacca*) et quelques autres espèces de taille moyenne.

La phénologie de l'*Hydrocotylo-Juncetum* est optimale en fin de printemps, vers le mois de juin : les inflorescences rosées particulièrement caractéristiques du jonc à fleurs obtuses s'allient aux inflorescences vives de *Dactylorhiza praetermissa*, de *Lychnis flos-cuculi* ; dans les individus de l'ouest de la France, cette période coïncide aussi avec la floraison de *Cirsium dissectum*. Les phénophases pré-vernales sont peu distinctes (*Orchis laxiflora*, dans l'ouest, *Valeriana dioica* dans le nord) ; des phénophases estivales peuvent être encore attirantes : floraison de *Oenanthe lachenali*, *Orchis palustris*, localement.

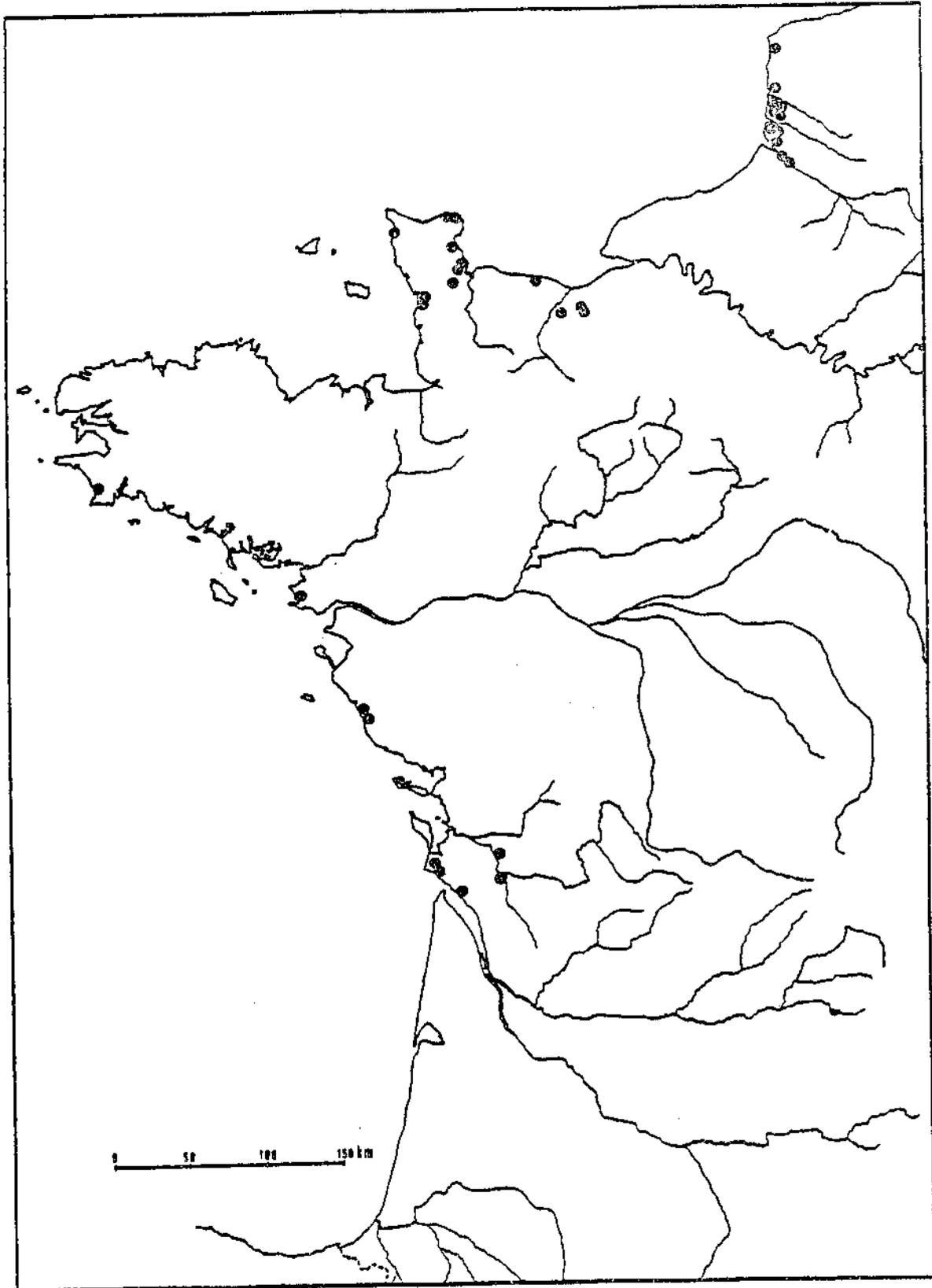
4.15.5. Synécologie, synchronologie, syndynamique et variations

L'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* est typiquement le pré hygrophile alcalin atlantique faiblement tourbeux des vallées tapissées d'alluvions récentes, quaternaires et riches en bases : vallées du nord de la France, Marquenterre, marais normands et charentais. Il s'oppose ainsi au *Blackstonio-Silaetum silai* qui présente des affinités structurales avec l'*Hydrocotylo-Juncetum* mais qui est lié aux terrains marneux pouvant s'assécher fortement en été.

Malgré une apparente simplicité, cette association offre en fait des variations complexes dont le déterminisme est à rechercher aux niveaux édaphique, dynamique et chorologique ; cependant, d'autres variations sont propres à des systèmes particuliers étudiés plus loin ; elles seront donc simplement évoquées ici, pour mieux comprendre l'originalité des variations propres au système présent.

Tous les relevés étudiés ici se rapportent à la sous-association *typicum* nov. (rel.-type 2/48), la plus alcaline, qui s'oppose à une sous-association à tendance acidocline étudiée en III-5-8 ; la sous-association *typicum*

CARTE 26



HYDROCOTYLO-JUNCETUM SUBNODULOSI

se différencie de celle-ci par *Juncus articulatus*, *J. inflexus*, *Galium uliginosum*, *Carex disticha*, *C. distans*, *C. otrubae*, *Oenanthe lachenali*, *Eupatorium cannabinum*, *Pulicaria dysenterica* et, plus rarement, *Ophioglossum vulgatum*, *Samolus valerandi*, *Tetragonolobus maritimus*.

Cette sous-association présente deux races géographiques distinctes, floristiquement bien définies :

- une race nord-atlantique, à *Valeriana dioica*, *Caltha palustris*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Carex nigra*, *Dactylorhiza incarnata*, *Cirsium palustre*, *Cardamine pratensis*, étudiée surtout dans les marais littoraux du nord de la France (tb. 48 : col. A, B), ce groupement dérive du *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* nord-atlantique, au contact duquel il se trouve fréquemment et avec lequel, aussi, il offre des affinités floristiques ; il existe probablement en Grande-Bretagne (Norfolk oriental : TANSLEY 1953, p. 656) ;
- une race thermo-atlantique (col. D), où manquent les espèces de la précédente, différenciée en revanche par *Samolus valerandi*, *Cirsium dissectum*, *Orchis palustris*, *Sonchus maritimus* ; celle-ci est liée surtout à quelques marais alcalins de Charente, parmi les plus riches floristiquement : marais de Bréjat, de la Tremblade, des Breuils (vallée de la Seugne, au sud de Saintes) ; elle dérive du *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* thermo-atlantique.

Il existe cependant une race intermédiaire (col. C) que j'ai pu étudier dans quelques marais de basse-Normandie, qui offre à la fois quelques caractères de la race nord-atlantique (*Dactylorhiza praetermissa*, *Cirsium palustre*) et de la race thermo-atlantique (*Cirsium dissectum*, *Samolus valerandi*) ; elle assure ainsi le relais entre ces deux unités.

Par ailleurs, à l'intérieur de chacune de ces trois races, on peut mettre en évidence une variante à *Potentilla erecta*, *Molinia coerulea*, *Succisa pratensis* et (dans la deuxième) *Cirsium dissectum* ; corrélativement à l'apparition de ces espèces, on assiste à la disparition de plusieurs espèces du *Pulicario-Juncetum inflexi*, en particulier les *Carex* mésotrophes. Cette variation indique un enrichissement accru de l'horizon supérieur en matières organiques mal décomposées, et, sur le plan floristique, un passage à la tourbière alcaline à *Schoenus nigricans*. Certains de ces relevés peuvent dériver d'individus de *Schoenetum* par assèchement (ex. : rel. 21/48). Les 16 relevés de WATTEZ synthétisés dans la colonne B du tableau 48 sont à rattacher à cette variante notable de la race nord-atlantique de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* ; la plupart des espèces du *Pulicario-Juncetum inflexi* ont disparu (*Agrostis stolonifera*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Juncus inflexus*, *Epilobium parviflorum*, *Pulicaria dysenterica*). On n'est pas loin de la tourbière alcaline, mais *Schoenus nigricans* manque encore. La carte chorologique 26 rassemble les stations connues de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi typicum*.

Annexe

L'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* est une association thermo-à nord-atlantique selon les races étudiées précédemment. Dans la vallée de la Somme, je l'ai observé en aval d'Abbeville. En amont, les conditions atlantiques s'affaiblissent rapidement car, dans cette partie de notre pays, comme je l'ai rappelé dans l'étude climatique, les gradients de continentalisation sont importants ; par conséquent, l'*Hydrocotylo-Juncetum* n'existe plus. Cette association est remplacée par un groupement vicariant, encore mal connu, à affinités sub-continetales, qui semble correspondre à une irradiation de l'alliance surtout médio-européenne du *Molinion coeruleae*.

Col. F : 5 rel. (incomplets) RIOMET et BOURNERIAS 1952-61 (p. 287: col. 2, 4, 5, 6, 8)

L'originalité du *Cirsio-Schoenetum* tient à sa composition floristique; j'ai déjà montré, en étudiant l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*, en quoi ce pré tourbeux se distinguait de la tourbière alcaline à *Schoenus nigricans*; je n'y reviendrai donc pas. Il est plus important de montrer l'originalité du *Cirsio-Schoenetum* par rapport aux tourbières alcalines médio-européennes (*Orchido palustris-Schoenetum nigricantis*, *Primulo-Schoenetum ferruginei*, *Carici-Schoenetum intermedi*). Ces deux dernières sont surtout montagnardes et possèdent *Schoenus ferrugineus*, l'hybride de celui-ci avec *Sch. nigricans*, *Sch. intermedius*, *Carex davalliana*, *Primula farinosa*, *Swertia perennis*... L'*Orchido-Schoenetum* est une association continentale planitiaire qui possède encore *Juncus alpinus* et plus rarement *Carex davalliana*. Le *Cirsio-Schoenetum* ne possède aucune de ces espèces à tendance montagnarde; elles y sont remplacées par des espèces occidentales: *Hydrocotyle vulgaris*, *Anagallis tenella*, *Oenanthe lachenali*, *Cirsium dissectum*, qui lui assurent son originalité phytosociologique.

Le *Cirsio-Schoenetum* a tous les caractères écologiques d'une tourbière alcaline; il s'installe dans de grands marais (Marquenterre, nord de la France) ou autour de quelques étangs; dans ce dernier cas, il est topographiquement en contact supérieur avec le *Blackstonio-Silaetum* (transect 27) ou avec l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. Par assèchement d'ailleurs, le *Cirsio-Schoenetum* tend à évoluer vers l'une ou l'autre de ces associations selon les cas; par exemple, dans la tourbière de Bellengreville (Calvados), j'ai relevé la liste floristique suivante:

10-08-81 : surface : 50 m² ; recouvrement : 90%

Schoenus nigricans 23, *Cirsium dissectum* 23 *Molinia coerulea* 44, *Potentilla erecta* 22, *Succisa pratensis* 23, *Juncus subnodulosus* 22, *Hydrocotyle vulgaris* 22, *Linum catharticum* +, *Scorzonera humilis* +, *Silau silaus* 22, *Tetragonolobus maritimus* 12, *Carex flacca* 12, *Festuca arundinacea* +, *Epipactis palustris* +, *Pulicaria dysenterica* +2, *Galium uliginosum* +, *Eupatorium cannabinum* 22, *Frangula alnus* 12, *Phalaris arundinacea* +, *Mentha aquatica* 11, *Lysimachia vulgaris* +, *Pimpinella saxifraga* +, *Symphytum officinale* 12, *Lotus corniculatus* 12, *Viola hirta* +, *Carex cf. acutiformis* +2, *Primula veris* +, *Festuca rubra* +, *Rubus caesius* 12, *Cirsium oleraceum* 13, *Angelica sylvestris* 22, *Brachypodium pinnatum* 22, *Centaurea thuilii* 11, *Equisetum palustre* +, *Polygala vulgaris* +, *Lythrum salicaria* +, *Cirsium palustre* +, *Sonchus arvensis* r, *Cirsium acaule* 12.

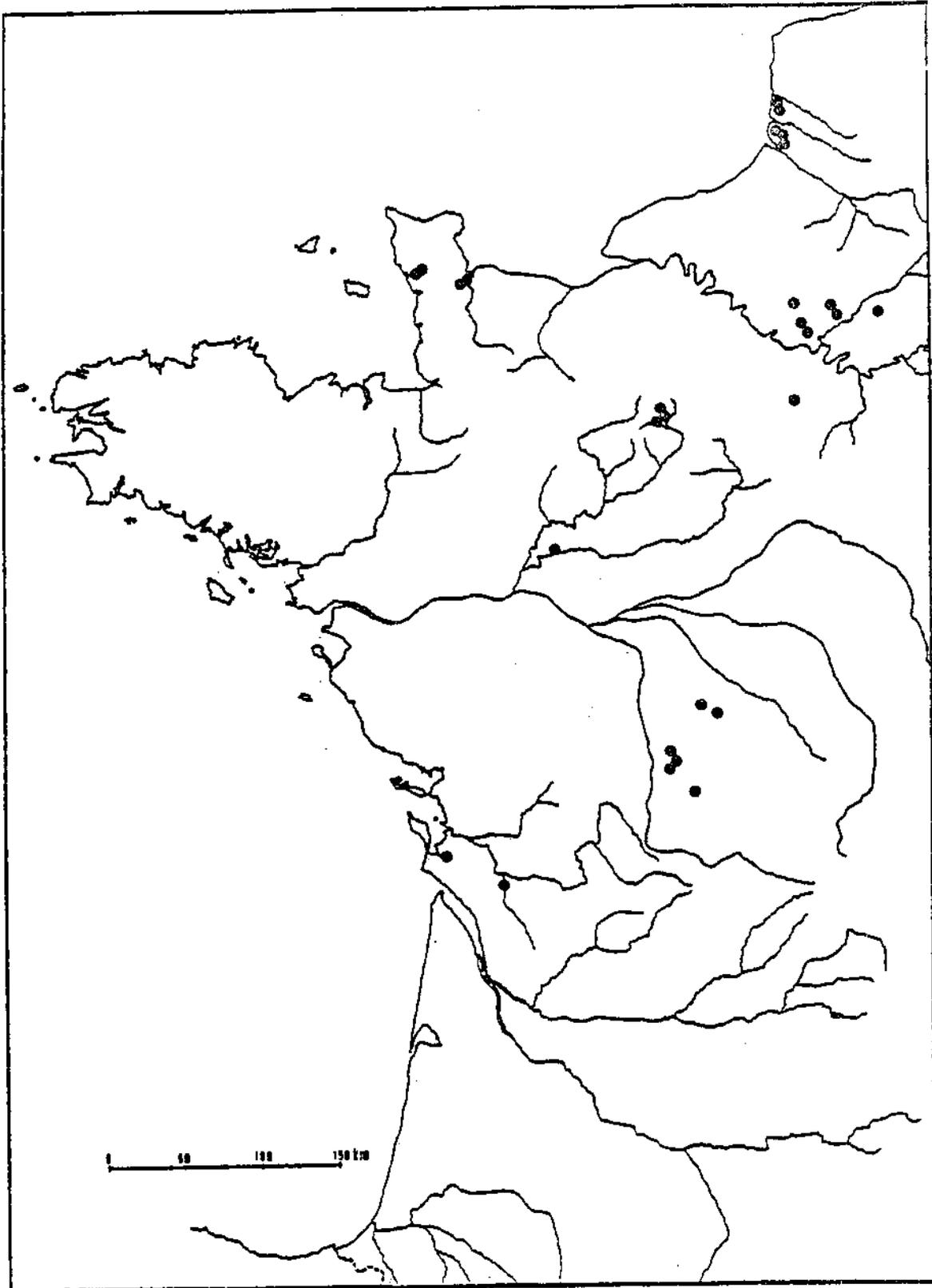
Il s'agit d'une situation non encore bien équilibrée, intermédiaire entre le *Cirsio-Schoenetum* et la variante à *Molinia coerulea*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, *Cirsium dissectum* de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* typicum, qui peut donc dériver du *Schoenetum* par assèchement; il sera instructif de suivre cette évolution dans les années à venir pour voir la disparition et l'apparition de certaines espèces.

Le *Cirsio dissecti-Schoenetum* offre peu de variations à déterminisme écologique; on peut simplement signaler une variante à prairiales (*Holcus lanatus*, *Trifolium pratense*...) dans les individus parcourus extensivement par le bétail.

Par contre, le *Cirsio-Schoenetum* offre des variations chorologiques en fonction des diverses composantes de son aire; on peut distinguer:

- une race sub boréo-atlantique (tb. 50, col. D, E) étudiée en Irlande par BRAUN-BLANQUET et TUXEN (1952), IVIMEY et PROCTOR (1966), DIERSSEN (1982), en limite septentrionale de son aire; y sont rares ou manquent

CARTE 27



CIRSIO DISSECTI-SCHOENETUM NIGRICANTIS

des espèces thermophiles telles que *Juncus subnodulosus*, *Oenanthe lachenali*, *Valeriana dioica* ; localement apparaissent des espèces subboréales : *Euphrasia scottica*, *Selaginella selaginoides* ;

- une race eu-atlantique (col. A, B) correspondant à l'optimum de l'association ; elle est d'ailleurs surtout franco-atlantique (RALLET, 1935, la signale de Brenne où elle est très localisée), mais existe aussi en Grande-Bretagne (SPARLING 1968, p. 886) ;
- une race nord-est atlantique (col. C) surtout étudiée par WATTEZ (1968) dans la plaine maritime picarde ; *Anagallis tenella* et *Cirsium dissectum* y sont rares ; mais la tonalité atlantique est encore représentée par *Hydrocotyle vulgaris* et *Oenanthe lachenali*, ce qui justifie l'interprétation proposée ici pour ce groupement comme race nord-atlantique appauvrie du *Cirsio-Schoenetum* ; cette race semble atteindre encore la Belgique d'après les données de DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEN (1945, où manquent cependant *Oenanthe lachenali* et *Hydrocotyle vulgaris* ; *Anagallis tenella* est encore présent) et de VIVEY et STIEPERAERE (1981, p. 114 ; avec *Anagallis tenella* et *Juncus subnodulosus* ; sans *Oenanthe lachenali*, ni *Hydrocotyle vulgaris*). Cette race correspond au *Schoeno-Juncetum obtusiflori* de ALLORGE (1922) ;
- une race provisoire (col. F) subcontinentale qui assure le passage du *Cirsio-Schoenetum* vers l'*Orchido-Schoenetum* par apparition de quelques espèces du *Caricion davallianae* (*Carex davalliana*, *C. dioica*, *Swertia perennis*) ; elle est surtout connue actuellement par quelques données de JOUANNE (1926-27) et de BOURNERIAS (in RIOMET et M. BOURNERIAS 1952-61), ainsi que par les observations de JOVET (1949), de FROMENT (1946). Il serait bon de la réétudier selon les méthodes phytosociologiques modernes.

La carte chorologique 27 réunit l'ensemble des stations connues de *Cirsio-Schoenetum* pour le nord, le nord-ouest et l'ouest de la France.

4.17. L'association pionnière sur tourbe alcaline dénudée : *Anagallido tenellae-Eleocharetum quinqueflorae* (Bourn. 52) ass. nov.

4.17.1. Données floristiques

Le tableau 51 rapporte 16 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 7 relevés antérieurement publiés synthétisés dans les colonnes B et C provenant des sources suivantes :

Col. B : 1 rel. WATTEZ 1975, p. 120
 1 rel. GEHU et WATTEZ 1971, p. 805
 1 rel. GUERLESQUIN et WATTEZ 1979, p. 407
 1 rel. LEMEE 1937 (tb. 39 : rel. 5)

Col. C : 3 listes RIOMET et BOURNERIAS 1952-61 (p. 287 : col. 3,7,9).

4.17.2. Synfloristique et statut phytosociologique

La combinaison originale de ce groupement réside essentiellement dans la coexistence de *Eleocharis quinqueflora* et d'espèces des bas-marais occidentaux, surtout *Anagallis tenella* et *Hydrocotyle vulgaris*, moins souvent *Samolus valerandi*, *Oenanthe lachenali*. Cette combinaison le distingue donc bien du *Scirpetum pauciflorae* continental et montagnard, qui se différencie par *Schoenus ferrugineus*, *Parnassia palustris* et une plus grande fréquence de *Triglochin palustre*. Il convient, en conséquence, de bien séparer deux groupements vicariants à *Eleocharis quinqueflora*, à valeur d'association territoriale : le *Triglochino palustris-Scirpetum pauciflorae* (pour reprendre le nom donné par KOCH en 1928) et l'*Anagallido tenellae-Eleocharietum quinqueflorae* (Bournerias 1952) ass. nov., plus précisément étudié ici (rel.-type ; 12/51) ; la référence à M. BOURNERIAS est due au fait que cet auteur a donné les premières mentions de ce groupement (in RIOMET et BOURNERIAS 1952-1961) ; celles de JOVET (1949, p.83) sont beaucoup moins précises.

4.17.3. Physionomie et phénologie

L'*Anagallido-Eleocharietum* se présente comme un gazon assez ras, mieux une moquette dont les brins seraient constitués par les tiges dressées de la scirpe pauciflore. Une strate inférieure est surtout constituée d'espèces rampantes (*Anagallis tenella*, *Hydrocotyle vulgaris*).

De par sa richesse en monocotylédones, la floraison est souvent peu colorée ; seules *Anagallis tenella*, *Samolus valerandi*, tentent d'éclaircir le tapis de Scirpe. La phénologie est essentiellement tardi-vernale et estivale.

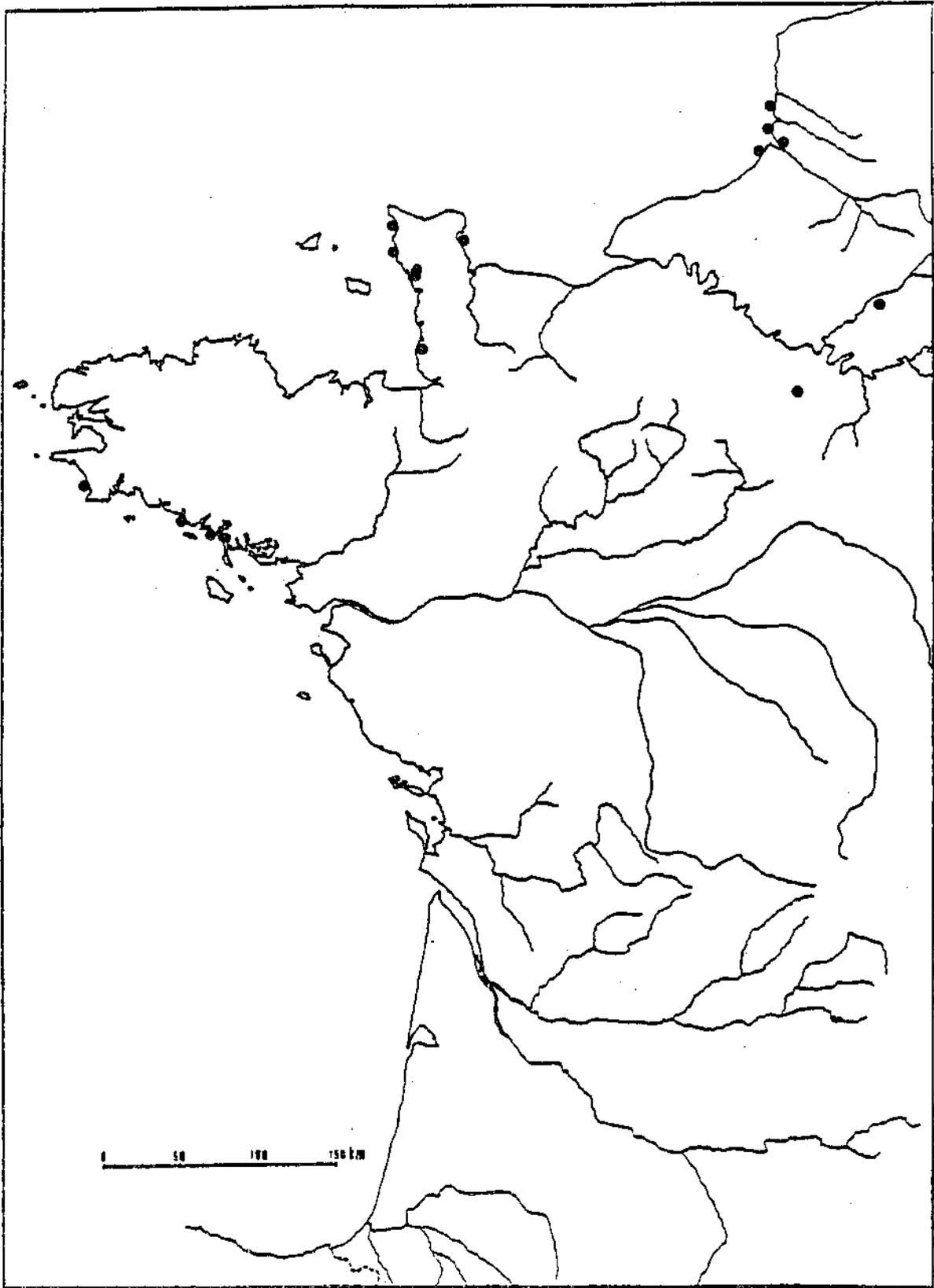
4.17.4. Synécologie et variations écologiques, physiographie

L'*Anagallido-Eleocharietum pauciflorae* peut se rencontrer dans deux situations physiographiques privilégiées, correspondant à des synécologies distinctes se reflétant dans la combinaison floristique :

- on peut d'abord le rencontrer en situation régressive, sur la tourbe dénudée des marais alcalins, souvent au sein du *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis* ; cette situation correspond à une variante différenciée par des transgressives de la tourbière ; *Molinia caerulea*, *Carex nigra*, *Cirsium dissectum* ;
- on peut aussi le rencontrer en pionnier sur des sables frais ou humides, plus ou moins humifères ou organiques ; les espèces turficoles manquent généralement et sont remplacées par des espèces hygrophiles ou simplement hygrophiles : *Carex scandinavica*, *Leontodon taraxacoides*, *Mentha aquatica*... Le relevé 10 montre l'action du piétinement du bétail sur le groupement : on y observe l'apparition d'espèces prairiales, inhabituelles dans le groupement normal (*Cynosurus cristatus*, *Trifolium pratense*), ou d'espèces indicatrices de sols tassés (*Juncus inflexus*).

Dans l'un et l'autre cas, le caractère pionnier de l'*Anagallido-Eleocharietum* est clair ; son maintien passe par la persistance de situations ouvertes ; à cet égard, l'influence d'un pâturage extensif par le bétail ou d'un cheminement par véhicule léger peut être favorable à sa genèse.

CARTE 28



ANAGALLIDO-ELEOCHARETUM QUINQUEFLORAE

4.17.5. Synchorologie et variations géographiques

L'*Anagallido-Eleocharretum quinqueflorae* constitue une rare et intéressante association atlantique dont la répartition est à préciser dans le nord-ouest et le nord de la France. Elle semble se raréfier encore plus dans les régions thermo-atlantiques, où elle pourrait être remplacée par le *Junco subnodulosi-Pinguiculetum lusitanicae* (cf. III-5-11) ; à l'appui de cette hypothèse, on peut signaler que *Pinguicula lusitanica* apparaît dans le *Cirsio dissecti-Schoenetum* du Montmorillonais (RALLET 1928) et de la forêt de Preuilly (GAUME 1924, p. 72).

La carte chorologique 28 résume l'ensemble des stations connues de cette association ; elle existe probablement dans le Vexin (*Eleocharis quinqueflora* dans le *Cirsio-Schoenetum* étudié par ALLORGE en 1922) et le Valois (JOVET 1949). On la reconnaît dans les listes floristiques de BOURNERIAS (1972) à propos de la forêt de Rambouillet (p. 39).

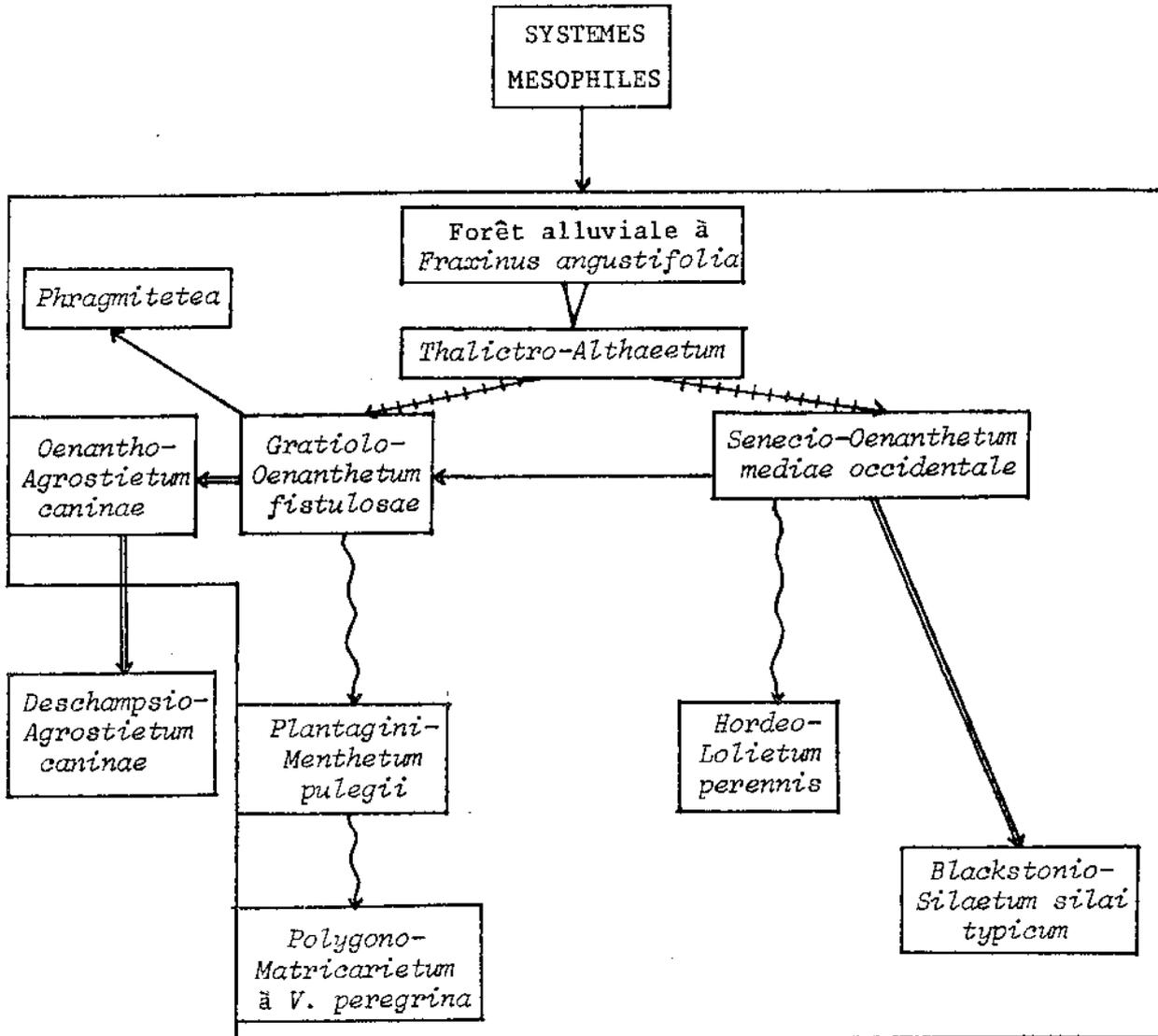
A l'est de son aire (Laonnois, par exemple), l'association est présente sous une race subcontinentale (tb. 51, col. C) à *Carex davalliana*, *Pinguicula vulgaris*, *Eriophorum latifolium* ; par cette variation géographique, se précise le passage chorologique de l'*Anagallido-Eleocharretum* atlantique au *Triglochino-Scirpetum* continental-montagnard.

4.18. Conclusion sur les systèmes alcalins occidentaux : schémas relationnels

Si les éléments des systèmes alcalins occidentaux ont été étudiés globalement, il convient, en conclusion à cette partie, de retracer le schéma relationnel des différents systèmes : système alluvial thermo-atlantique de grande vallée (Loire et une partie de la Charente), système thermo-atlantique de petite vallée, système alcalin nord-atlantique. Ils sont présentés ci-après, leurs éléments étant mis en relation les uns avec les autres selon les flèches ayant la valeur relationnelle suivante :

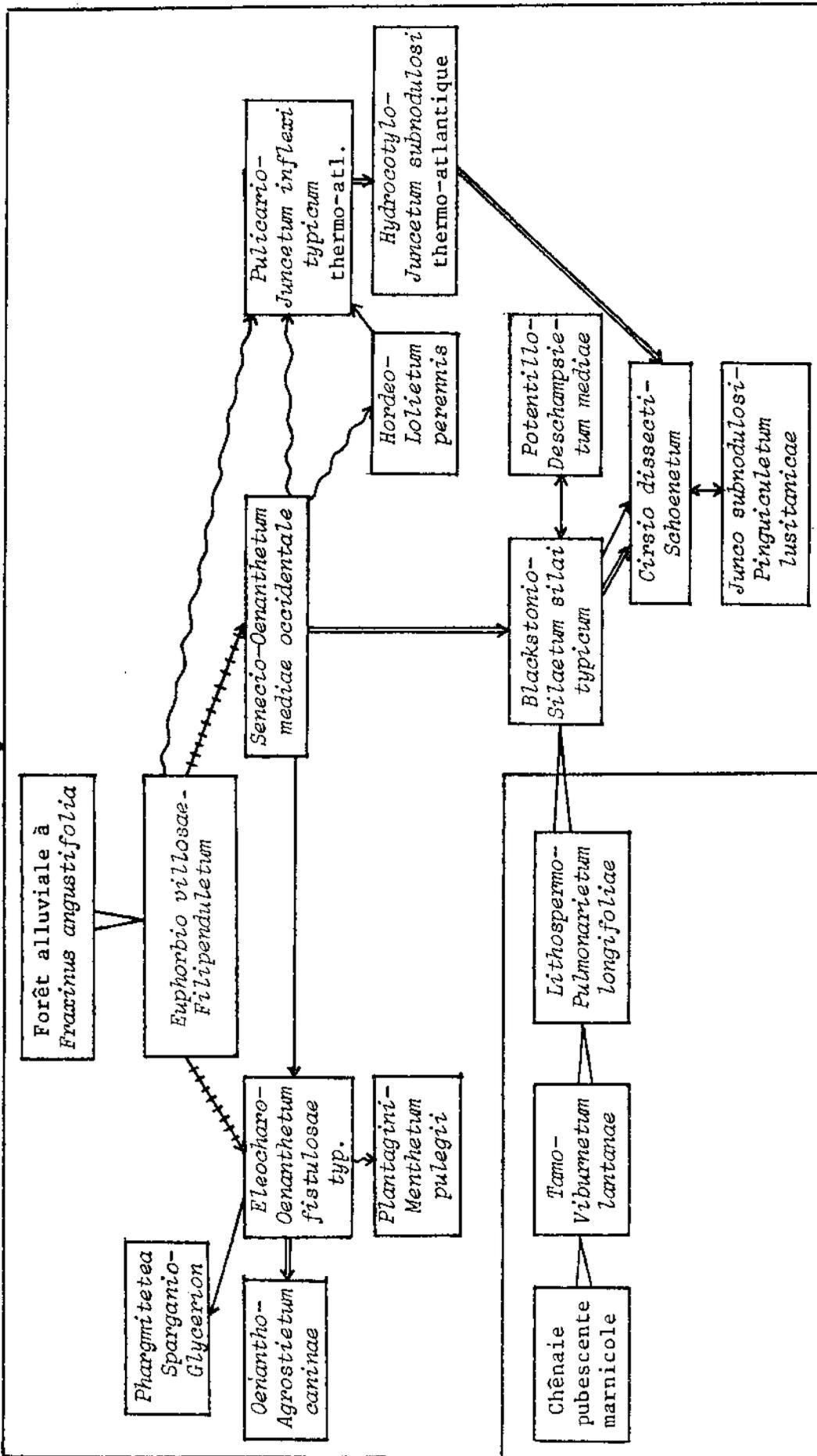
- | | |
|-------|--|
| → | : relation topographique, pointe tournée vers les niveaux inférieurs ; |
| > | : relation d'éloignement de la forêt potentielle, pointe tournée vers les groupements dérivés ; |
| +++++ | : traitement en fauche, pointe tournée vers le groupement dérivé ; |
| ~> | : traitement en pâture ou piétinement, pointe tournée vers le groupement dérivé ; |
| ==> | : relation dynamique d'un groupement méso-eutrophe vers un groupement oligotrophe : pointe tournée vers ce dernier ; |
| ←→ | : relation de simple voisinage, juxtaposition |

Systeme alluvial
thermo-atlantique
de grande vallée

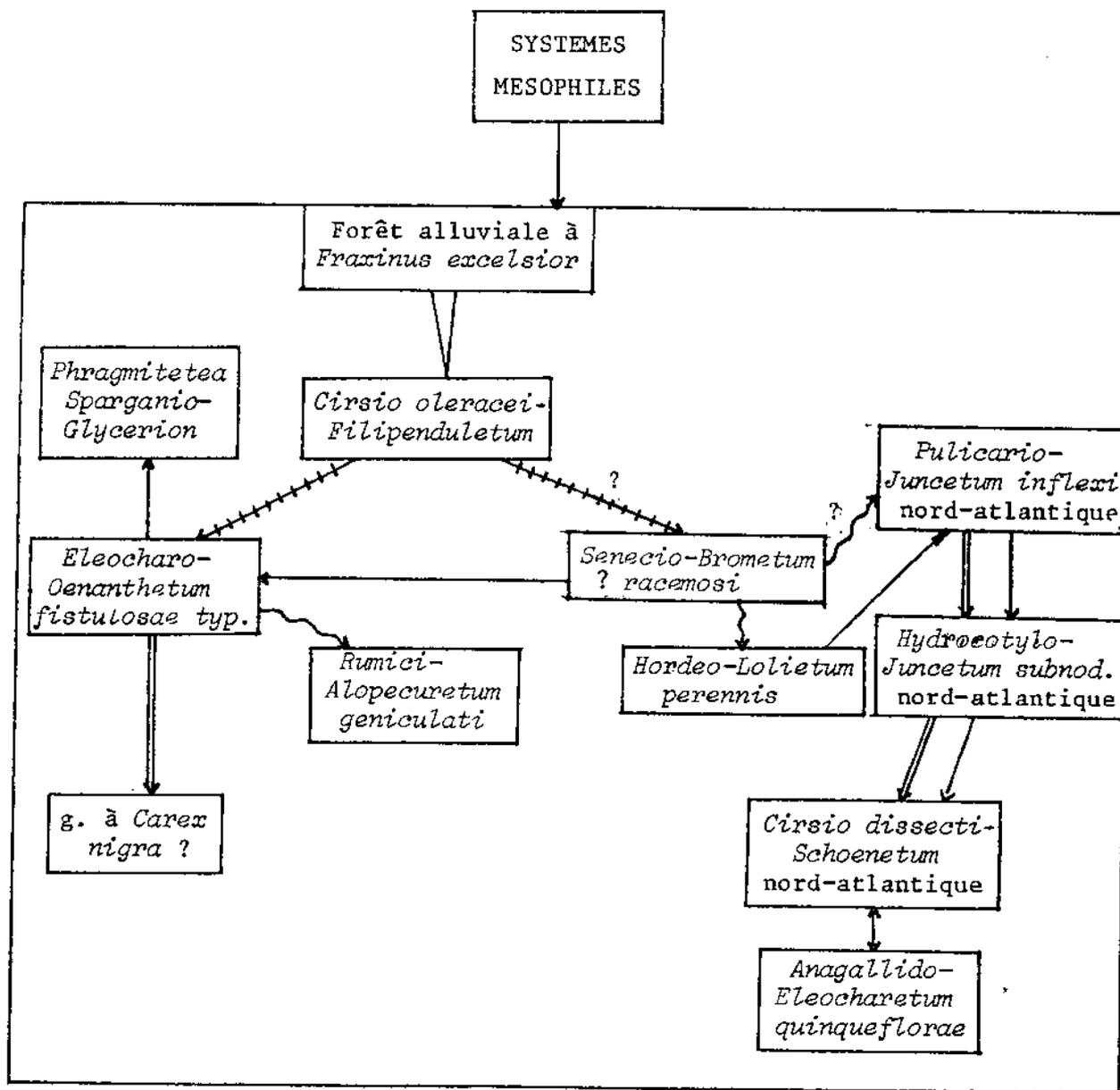


Système alluvial
thermo-atlantique
de petite vallée

SYSTEMES MESOPHILES



Système alluvial
nord-atlantique



5 - SYSTEMES INTERMEDIAIRES ENTRE SYSTEMES ACIDES ET SYSTEMES ALCALINS

La différenciation des systèmes armoricains et alcalins est bien claire, tant est déterminante l'influence de la nature des substrats sur la végétation prairiale hygrophile. Pourtant, j'ai pu observer un certain nombre de groupements qui offrent des caractères floristiques intermédiaires entre les végétations prairiales homologues acides ou alcalines. La plupart d'entre eux s'interprèteront d'ailleurs facilement comme variations de l'une ou l'autre des associations étudiées précédemment. Ces systèmes, que je qualifierai donc d'intermédiaires, sont généralement propres à des situations géographiques assez précises, les principales constituant les grands marais du Cotentin central, dits aussi marais de Carentan, et le pays de Cinglais, en basse-Normandie. Cependant, certains sont induits par des phénomènes dynamiques locaux : eutrophisation de systèmes acides ou, inversement, acidification de systèmes alcalins.

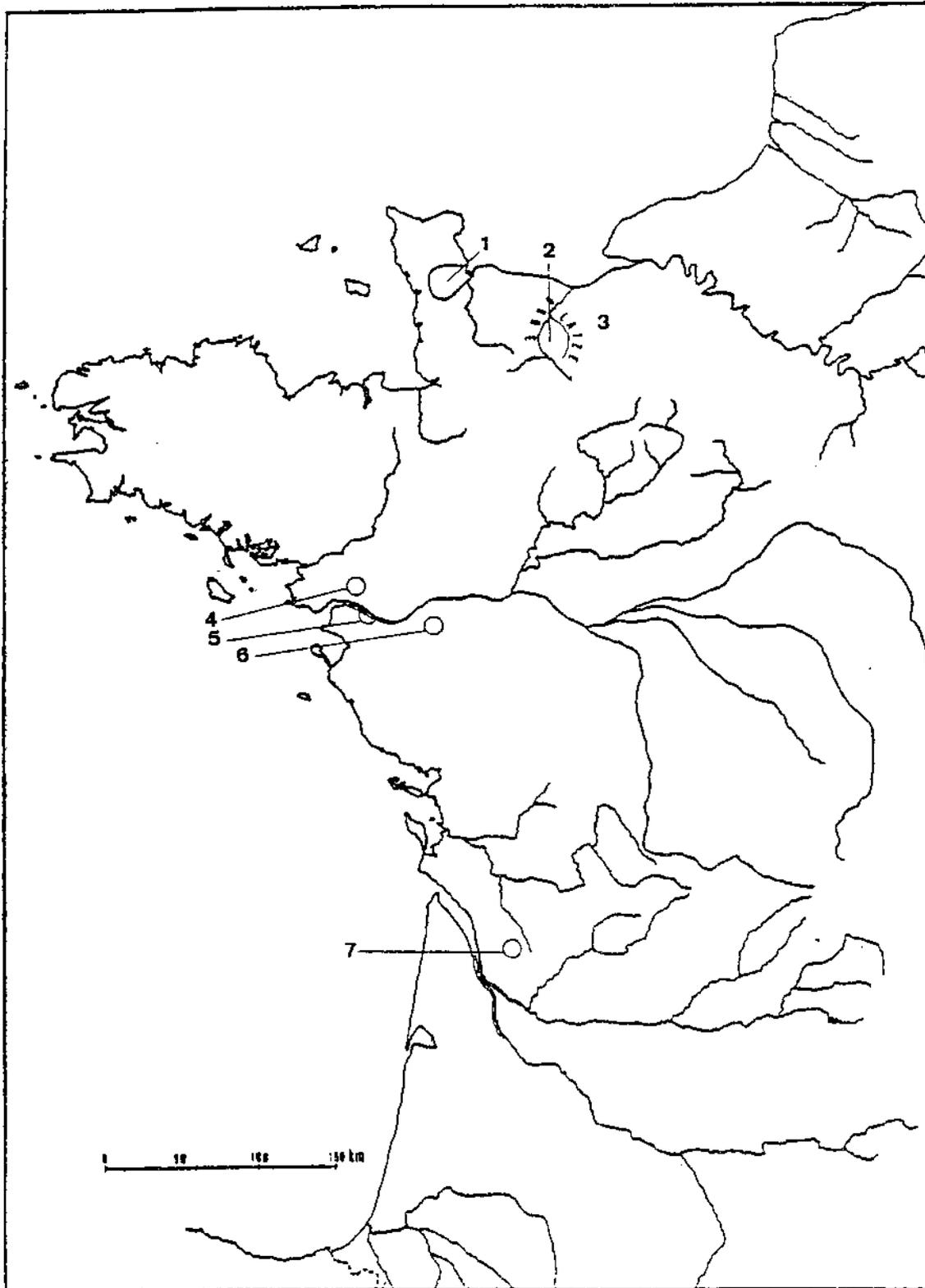
5.1 Introduction géographique; données sur les paysages

Les marais de Carentan (carte 29, 1) occupent une ancienne et vaste dépression, le "seuil du Cotentin" ; celle-ci, qui s'ouvre largement sur la Manche orientale par la baie des Veys, sépare deux régions naturelles appartenant au Massif armoricain, le bocage de Saint-Lô, au sud et "l'île" du Cotentin, au nord. Cette dépression était affectée par les mouvements marins, au miocène moyen ; elle a ensuite été peu à peu remblayée par une série de dépôts s'étendant jusqu'au pliocène. Des alluvions plus récentes se sont déposées, en relation avec l'élévation du niveau marin suivant les glaciations quaternaires. Des analyses polliniques prouvent qu'au boréal la mer s'avancit profondément dans les vallées du marais (ELHAI et LABIOLE 1965 ont trouvé des pollens de Chenopodiacées halophiles dans les diagrammes). L'arrêt des pénétrations marines (au moins en partie à cause de la formation de cordons dunaires) stoppe les apports de chlorures et favorise la genèse de tourbes. Au sub-atlantique, de nouvelles pénétrations eurent lieu, mais moins profondes.

Ce sont actuellement de vastes marais dont le niveau est à peine plus haut que le niveau de la mer, si bien que le Cotentin septentrional pourrait redevenir l'île qu'il a été au miocène. Ils sont drainés par des rivières qui convergent toutes vers la baie des Veys : la Vire, la Douve, la Taute, le Lozon ; de nombreux canaux ont été creusés pour assurer un drainage artificiel. Les substrats sont variés, allant des alluvions aux tourbes. Le climat est atlantique moyen et se rattache au type 22.

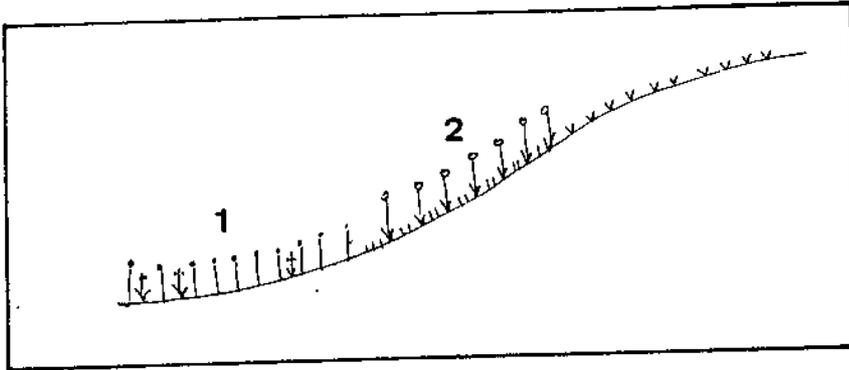
La végétation aquatique occupe une certaine place dans le paysage du marais, car les canaux sont nombreux entre les parcelles. Mais l'observateur remarquera surtout les vastes prairies annuellement inondables, fauchées ou pâturées par des vaches normandes dès le retrait des eaux. L'analyse de quelques transects permet de replacer les principaux groupements prairiaux dans le paysage.

CARTE 29



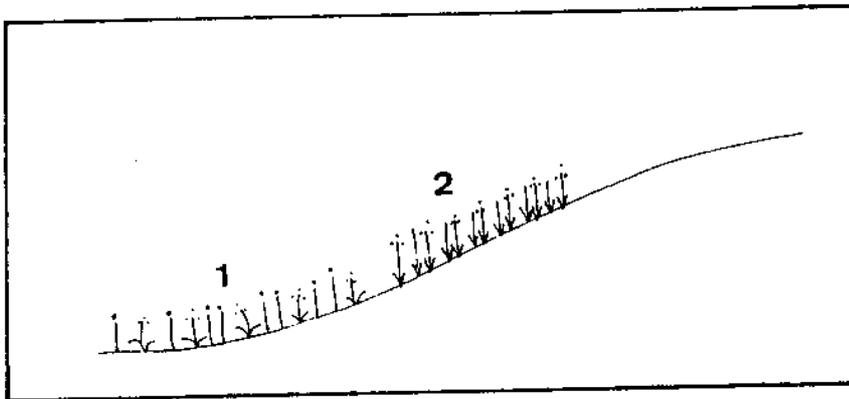
REGIONS NATURELLES DES
SYSTEMES INTERMEDIAIRES

Transect 32 : Remilly-sur-Lozon
cas de substrats non tourbeux



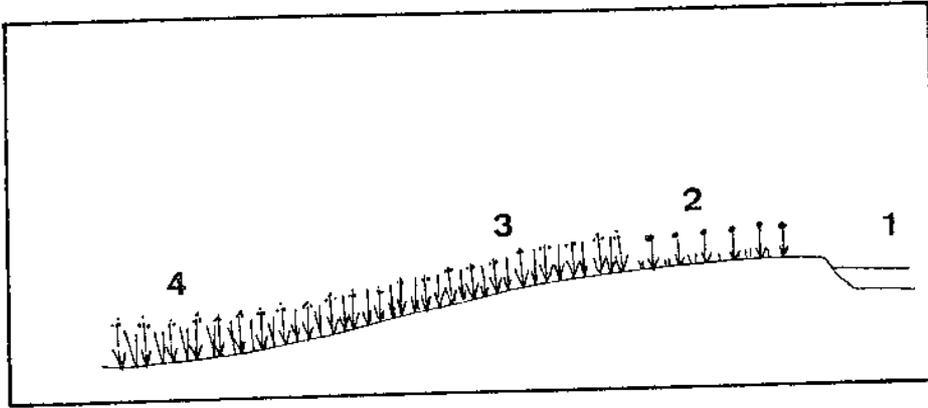
1. groupement à *Eleocharis uniglumis*, *Carex nigra* (fragment d'*Oenantho-Agrostietum caninae* à *Juncus acutiflorus*)
2. pré hygrophile de fauche intermédiaire : *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis juncetosum acutiflori*

Transect 33 : Saint Hilaire-Petitville
ce cas, ainsi que les suivants, correspond aux prés
tourbeux



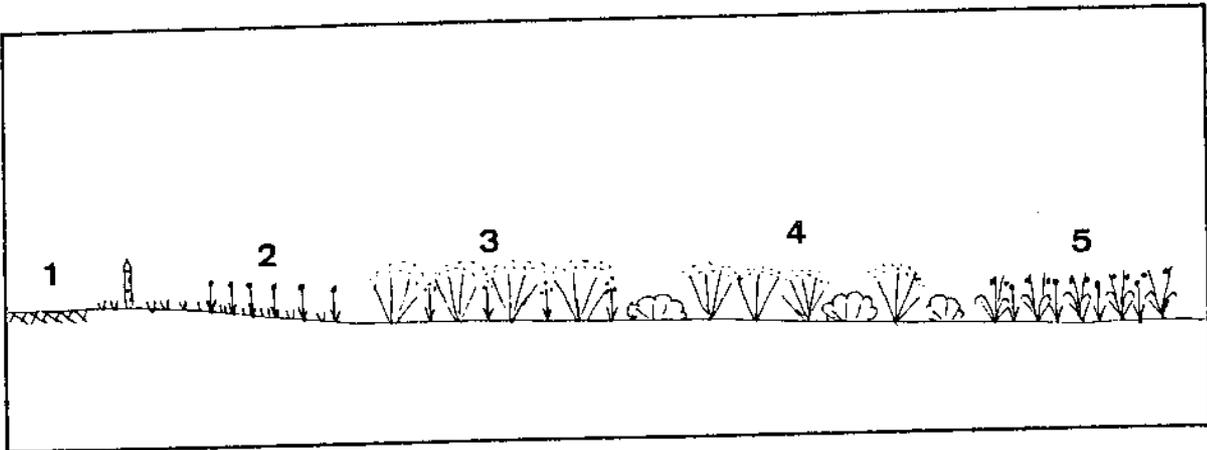
1. pré oligotrophe amphibie : *Oenantho-Agrostietum caninae* var. à *Juncus acutiflorus*
2. *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi*

Transect 34 : marais de Penême, entre Graignes et la Planque
tourbière de transition



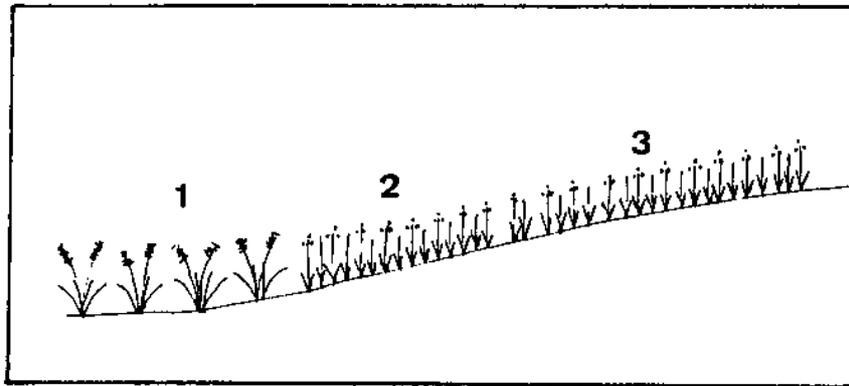
1. canal de Vire et Taute
2. *Cirsio-Scorzoneretum humilis festucetosum pratensis*
3. *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi*
4. id. dans une variante à *Carex lasiocarpa*

Transect 35 : marais de la Sangsurière (côté ouest)
passage de la tourbière alcaline à la tourbière acide
et tendance à l'assèchement



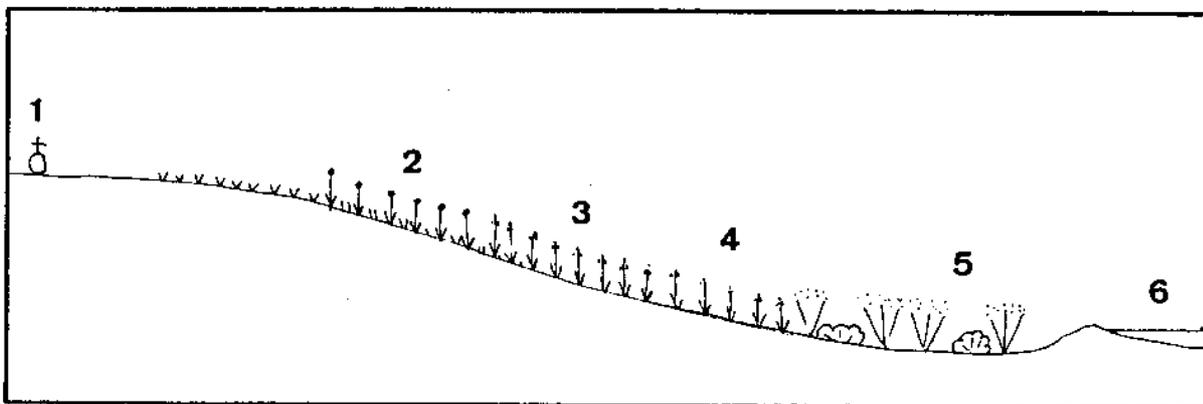
1. route (chemin des Monniers)
2. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis*
3. *Caro-Molinietum coeruleae*
4. moliniaie à *Myrica gale* et *Drosero intermediae-Rhynchosporium albae* dans les trouées
5. *Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis* acidocline

Transect 36 : marais de Penème, entre Graignes et la Planque
tourbière de transition



1. *Cladietum marisci*
2. tourbière de transition : *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi*
3. tourbière acide : *Caro-Juncetum typicum*

Transect 37 : Auxais, sous l'église en ruine
tourbière acide



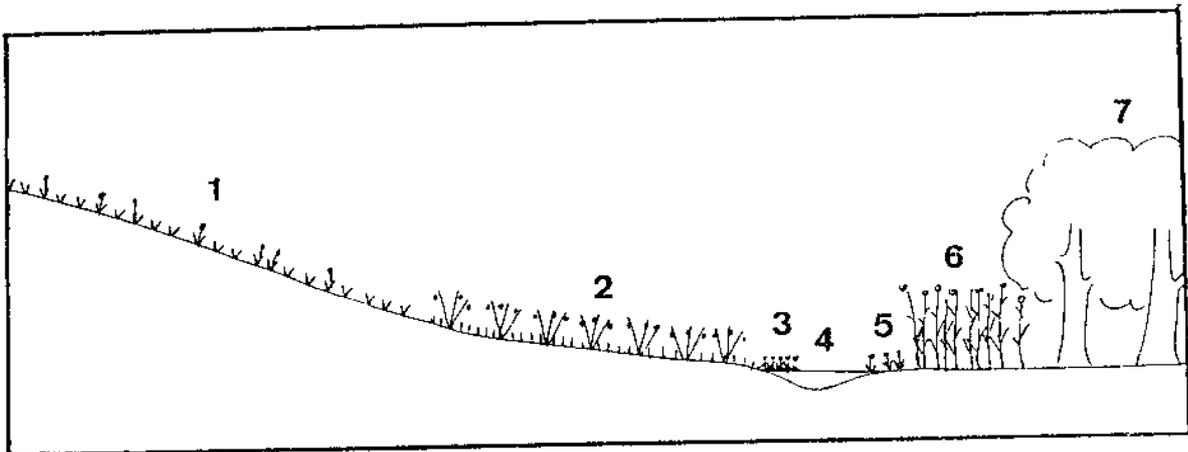
1. église en ruine
2. *Cirsio-Scorzoneretum humilis*
3. *Caro-Juncetum acutiflori typicum*
4. id dans une variante à *Carex lasiocarpa*
5. moliniaie à *Myrica gale*
6. la Taute

Le pays de Cinglais constitue le modèle de ces petites régions naturelles aux caractères physiques et humains intermédiaires entre pays granitiques ou schisteux et pays calcaires. C'est une petite contrée du Calvados (2) qui occupe l'interfluve limité par l'Orne et l'un de ses affluents de rive droite, la Laize, où s'affrontent le Massif armoricain et le Bassin parisien. Sur le plan géologique, cette région est constituée de calcaires bathonien et bajocien, surmontant les assises jurassi-ques. Décalcifiés, ces matériaux ont donné une argile à silex, laquelle, plus ou moins mêlée de limons a fourni la "terra fusca".

Il s'agit donc d'un plateau disséqué sur ses bords par de petits ruisseaux qui convergent vers l'Orne ou la Laize. Le climat est intermédiaire entre les climats atlantiques (type 21) et les climats nord-atlantiques (24). Initialement pays de bois et de sangliers (le "pagus singalensis" des Romains), il a fait l'objet de défrichements progressifs sauf, éventuellement, là où l'argile presque pure rendrait difficile le travail de la terre (forêt de Cinglais). Les paysages sont marqués par la juxtaposition d'un bocage à larges mailles (haies, prairies plantées de pommiers) et de zones cultivées ; ainsi se concrétise le caractère intermédiaire de cette région. Par leurs sols et leur climat, quelques sites du pays d'Auge (3) se rapprochent un peu du pays de Cinglais.

Les systèmes prairiaux hygrophiles se limitent aux vallées alluviales elles-mêmes. Le transect suivant résume un paysage typique du pays de Cinglais, qui tend malheureusement à se dégrader.

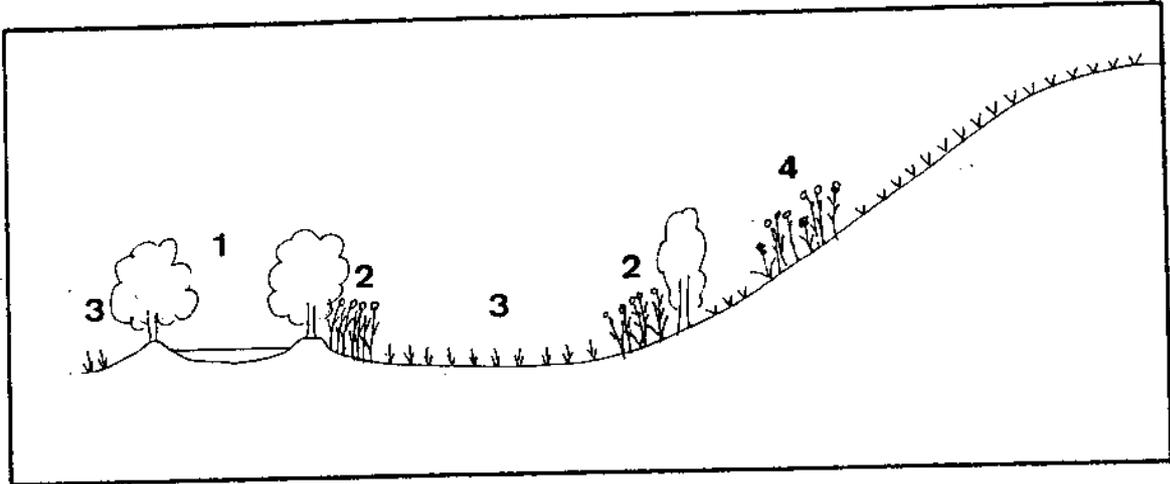
Transect 38 : petite vallée à Moulines (14)



1. prairie mésophile oligotrophe subatlantique à *Orchis morio* et *Saxifraga granulata* constituant une association originale à étudier plus en détail, en voie de disparition par la fertilisation
2. prairie hygrophile pâturée : *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori*, dérivant de la mégaphorbiaie 6 par le pâturage
3. parvo-roselière flottante en bordure d'eau vive : *Apietum nodiflori*
4. ruisseau courant
5. groupement de source semi-ombragée : *Cardaminetum amarae*
6. mégaphorbiaie, en situation protégée : *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae epilobietosum hirsuti*
7. Aulnaie eutrophe

Sur quelques pentes suintantes du pays d'Auge, on observe quelques éléments du transect 38 ; ils entrent, toutefois, en contact avec des éléments des systèmes alcalins limités à la vallée elle-même, tel le *Cirsio oleracei-Filipenduletum*:

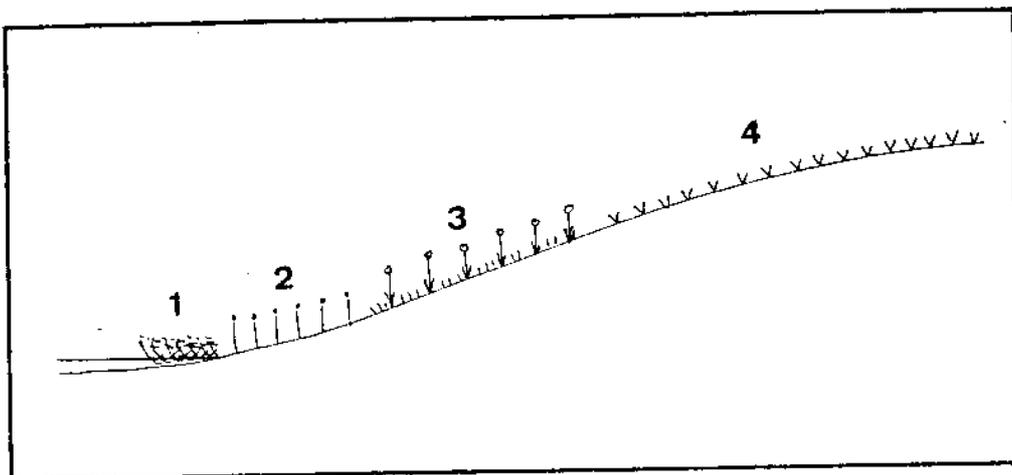
Transect 39 : vallée de la Touques aux Moutiers-Hubert (14)



1. la rivière bordée d'aulnes glutineux
2. mégaphorbiaies calcicoles en limite des aulnes : *Cirsio oleracei-Filipenduletum ulmariae* à *Aconitum napellus*
3. prairie alluviale de haut niveau à *Festuca arundinacea*
4. mégaphorbiaie de pente, au niveau d'un suintement ; *Juncus-Filipenduletum ulmariae epilobietosum hirsuti*, localement dégradée par le pâturage en *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori*

D'autres régions plus méridionales, de climat thermo-atlantique, possèdent des systèmes prairiaux hygrophiles à caractère intermédiaire, ainsi la région de Loire-Atlantique s'étendant autour de Quilly, St Gildas-des-Bois, Ste Anne-sur-Brivet, Drefféac (4), ou encore la région de la Chapelle-Heulin (6), au sud de la Loire. Quelques observations proviennent encore de situations privilégiées du lit majeur du grand fleuve, telles les prairies de Vue (5), sur la rive gauche de la Loire, où l'on peut observer le transect suivant :

Transect 40 : Auzay, près de Vue (44)



1. prairie flottante du *Sparganio-Glycerion*
2. groupement amphibie charnière : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
3. prairie de fauche hygrophile : *Senecio-Oenanthetum mediae juncetosum acutiflori* var. thermophile
4. prés mésophiles non inondables

Enfin, je rapporterai quelques observations sur la vallée de la Livenne (7), aux environs de Montendre, en Charente-Maritime.

5.2. La mégaphorbiaie intermédiaire : *Junco acutiflori-Filipenduletum ulmariae* de Fouc. 1980 *epilobietosum hirsuti* (Sz 1957) sub.ass.nov.

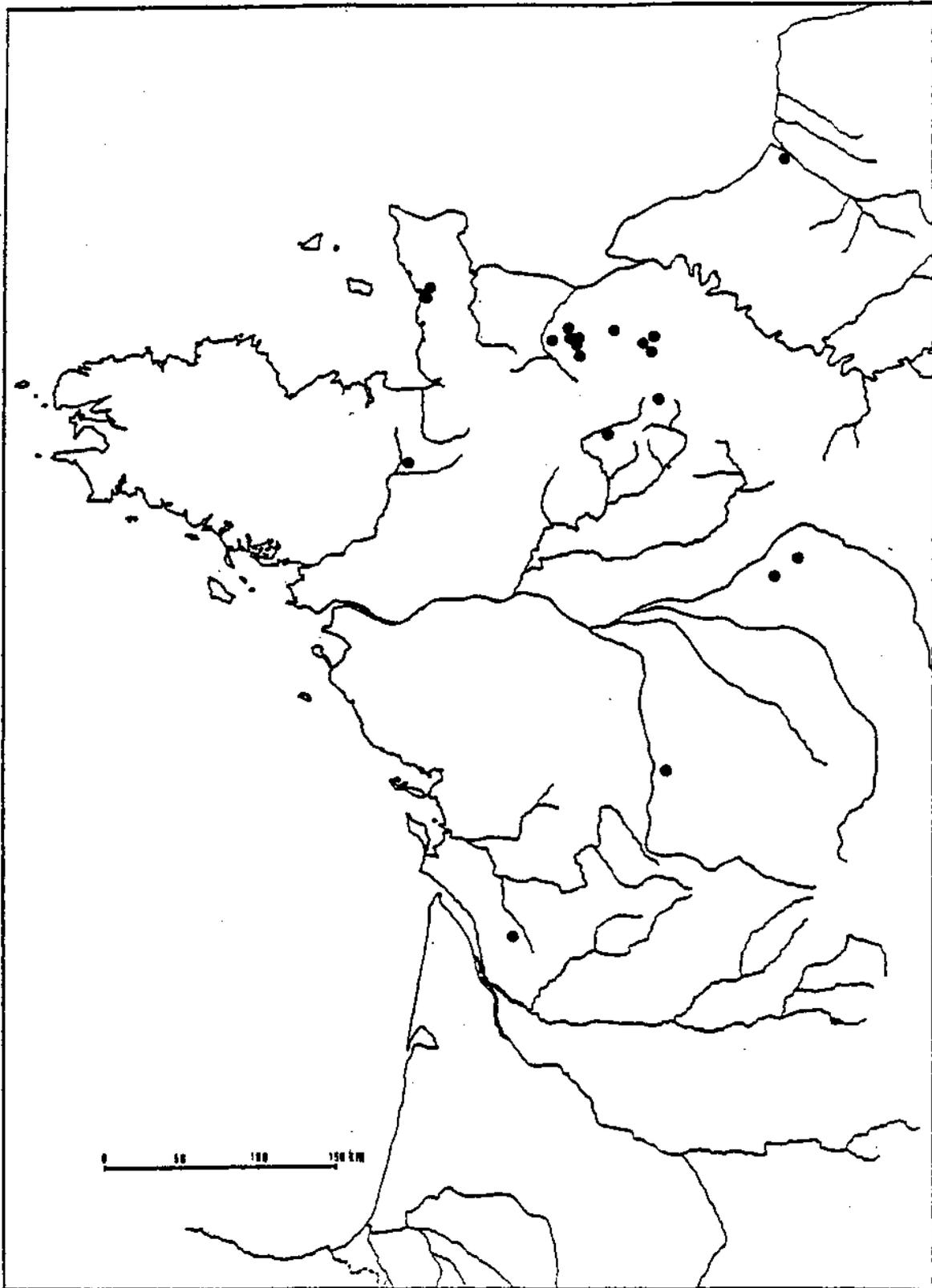
On a vu antérieurement que la mégaphorbiaie du Massif armoricain était constituée par le *Junco acutiflori-Filipenduletum* (III-2-3) et que celle des petites vallées des plaines calcaires du nord-ouest de la France était le *Cirsio oleracei-Filipenduletum*. Or, dans certaines régions charnières entre Massif armoricain et Bassin parisien, il existe une mégaphorbiaie floristiquement intermédiaire entre les deux : elle se rapproche du *Junco-Filipenduletum* par *Juncus acutiflorus*, *Scirpus sylvaticus*, la rareté ou l'absence de *Cirsium oleraceum* et *Thalictrum flavum* ; elle se rapproche du *Cirsio-Filipenduletum* par quelques espèces neutrophiles : *Epilobium hirsutum*, surtout, *Eupatorium cannabinum*, *Symphytum officinale*, *Pulicaria dysenterica*... Ce groupement correspond au *Filipendulo-Epilobietum hirsuti*, décrit par SOUGNEZ en 1957 ; il ne correspond pas, en revanche, à l'*Epilobio hirsuti-Filipenduletum* décrit d'Europe centrale par NIEMANN et al. (1973). Je pense qu'actuellement on doit le considérer comme sous-association *epilobietosum hirsuti* (Sz 1957) nov. à tendance neutrophile du *Junco acutiflori-Filipenduletum* (rel. type : 15/52), car il est plus près de celui-ci que du *Cirsio oleracei-Filipenduletum*.

Le tableau 52 rassemble 37 relevés inédits de ce groupement, synthétisés dans les colonnes A et C ; 46 relevés ont été repris des sources suivantes et synthétisés dans les colonnes B et D :

- col. B. 3 r. GEHU 1961 (tb. 11 : rel. 1, 3, 11)
 10 r. SOUGNEZ et LIMBOURG 1963 (tb. 1 : rel. 2, 11, 13, 14, 16 à 21)
 7 r. SOUGNEZ 1957 (tb. 2 : rel. 1 à 5, 7, 11)
 1 r. inédit de Bretagne, effectué en collaboration avec P.N. FRILEUX et B. CLEMENT
 3 r. BALATOVÁ 1978 (tb. 3 : col. 12)
 3 r. CAULLET 1980 (tb. 3 : rel. 1, 2, 3)
- col. D. 2 r. GEHU 1961 (tb. 11 : rel. 2, 10)
 11 r. SOUGNEZ et LIMBOURG 1963 (tb. 1 : rel. 1, 3 à 10, 12, 15)
 4 r. SOUGNEZ 1957 (tb. 2 : rel. 6, 8 à 10)
 2 r. CAULLET 1980 (tb. 3 : rel. 5, 6)

Cette mégaphorbiaie est liée à des substrats géologiques secondaires, dérivant de roches décalcifiées et correspondant à des argiles à sillex (cas du pays de Cinglais, entre Massif armoricain et Bassin parisien, transect 38). On peut l'observer aussi sur des terrains à tendance légèrement calcaire, telles les assises de schistes primaires famenniens de

CARTE 30



JUNCO ACUTIFLORI-FILIPENDULETUM ULMARIAE EPILOBIETOSUM HIRSUTI

l'Avesnois, en France, de la Fagne et de la Famenne en Belgique, d'où proviennent plusieurs relevés des colonnes B et D du tableau (GEHU 1961, sous le nom de *Cirsio oleracei-Filipenduletum* ; seuls les relevés 4 à 9 et 12 à 15 appartiennent à celui-ci ; SOUGNEZ 1957, SOUGNEZ et LIMBOURG 1963). C'est le cas, enfin, de certains terrains secondaires mais décalcifiés que l'on peut rencontrer dans le pays d'Auge (CAULLET 1980). On remarquera, dans quelques relevés provenant de cette région et du pays d'Ouche, la présence d'une espèce montagnarde, *Aconitum napellus*. L'existence de cette population en situation isolée de l'aire optimale de l'espèce est remarquable à noter d'autant que selon SEITZ (1969), il s'agit du même taxon que celui des populations montagnardes de Suisse, Danemark, Allemagne, Autriche, Italie, Belgique, Vosges, Haute-Savoie, à savoir la sous-espèce *neomontanum* de *A. napellus*. Elle diffère donc de la population de Grande-Bretagne pourtant géographiquement plus proche, et qui correspond à *A. napellus* ssp. *napellus* (= *A. anglicum*). Cela démontre les relations qui existent entre cette mégaphorbiaie planitiaire et les mégaphorbiaies montagnardes et subalpines, relations qui seront précisées d'une manière synthétique plus loin (voir IV-4).

Ce groupement offre peu de variations écologiques: on peut simplement mettre en évidence une forme riche en espèces prairiales (rel. 24 à 37 synthétisés en C, col. D), correspondant à des individus d'associations plus ou moins parcourus par le bétail, en opposition à une forme plus "naturelle", dépourvue de telles espèces (rel. 1 à 23 synthétisés en A et col. B), différenciée par quelques espèces nitrophiles.

La carte 30 rassemble les stations connues de ce groupement pour la France occidentale ; le *Juncus-Filipenduletum epilobietosum* est assez fréquent dans la partie centrale de la Normandie, entre Orne et Seine, où se limite d'ailleurs la population d'*Aconitum napellus neomontanum*.

5.3. Les dépressions longuement inondables : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*

On a vu antérieurement que les dépressions inondables non piétinées du Massif armoricain ou des petites vallées alcalines relevaient de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*, la différence des origines ne se traduisant qu'au niveau sous-association : *juncetosum acutiflori* pour les relevés de système acide, *typicum* pour les relevés de système alcalin.

Le tableau 53 rapporte quelques relevés des marais de Carentan et de Loire-Atlantique. Il montre que les dépressions inondables des systèmes intermédiaires se rapportent à l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* ; le caractère intermédiaire n'est que faiblement marqué par la présence de *Senecio aquaticus* et *Oenanthe silaifolia*, éléments de systèmes alcalins, transgressant du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis juncetosum acutiflori* qui peut jouxter l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* (transect 40).

Le faible nombre de relevés ne permet guère la différenciation de variations précises ; on retrouve cependant l'exclusion habituelle entre *Eleocharis uniglumis* d'une part (niveaux supérieurs) et *E. palustris-Polygonum amphibium terrestre*, d'autre part (niveaux inférieurs). Par ailleurs, la présence de *Ranunculus flammula*, *Veronica scutellata*, *Stellaria palustris* témoigne d'une évolution possible vers un groupement oligotrophe amphibie à *Agrostis canina* étudié ci-après.

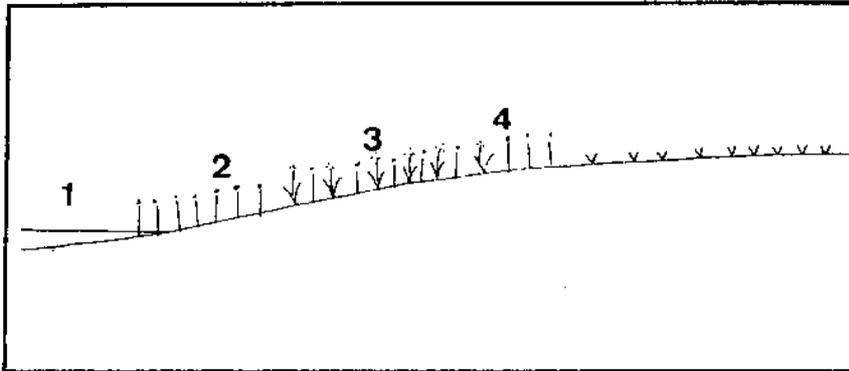
Les stations du tableau 53 sont reportées sur la carte chorologique 4.

5.4. Le pré oligotrophe amphibie : *Oenanthro-Agrostietum caninae*
var. à *Juncus acutiflorus*

J'ai montré antérieurement comment le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* ou l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* évoluaient vers un groupement amphibie oligotrophe, l'*Oenanthro fistulosae-Agrostietum caninae* ; cela est beaucoup moins fréquent dans l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum* du Massif armoricain mais a pu aussi être observé. Il est remarquable de noter à nouveau cette évolution dans quelques prairies des systèmes intermédiaires.

Le tableau 54 rassemble 16 relevés provenant des marais de Carentan et de quelques autres sites ; on y retrouve la combinaison caractéristique de l'*Oenanthro-Agrostietum*, juxtaposition d'espèces des bas-marais oligotrophes et des dépressions inondables mésotrophes. Ces relevés diffèrent de la variante ligérienne de l'*Oenanthro-Agrostietum* par l'absence de quelques relictés du *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* (*Gratiola officinalis*, *Achillea ptarmica* surtout). Le tableau montre en outre des variations géographiques : les relevés 1 à 11 proviennent des marais de Carentan, soumis à un climat atlantique moyen, et sont riches en *Carex nigra* et *C. panicea* ; les trois derniers relevés ont été observés en climat thermo-atlantique et possèdent des espèces plus exigeantes sur le plan thermique : *Galium debile* et *Juncus anceps*. Le transect suivant montre la position spatiale des groupements dans ce dernier cas :

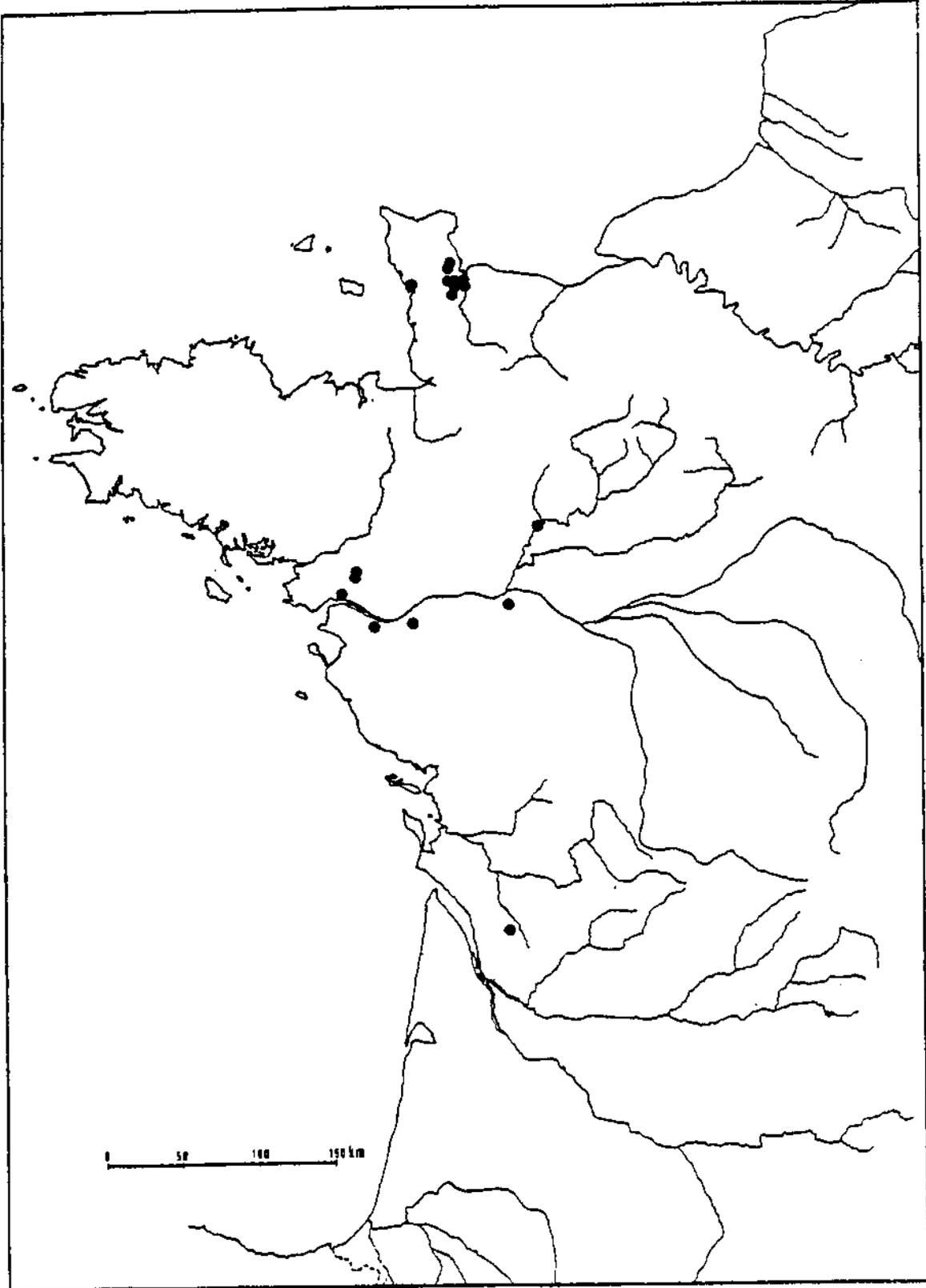
Transect 41 : les Halles (72), à l'ouest de Château-du-Loir



1. mare à niveau variable
2. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori* à *Senecio aquaticus*
3. *Oenanthro-Agrostietum caninae* à *Juncus anceps* et *J. acutiflorus*
4. id. de plus haut niveau

Les relevés du tableau 54 ont été replacés sur la carte chorologique 18.

CARTE 31



SENECIO-OENANTHETUM MEDIAE OCCIDENTALE JUNCETOSUM ACUTIFLORI

5.5. Le pré hygrophile intermédiaire de fauche : *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori*

Les prés hygrophiles de fauche du Massif armoricain et de la vallée de la Loire ont été antérieurement décrits sous les noms, respectivement, de *Oenanthe peucedanifoliae-Brometum racemosi* et *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*.

Dans les systèmes intermédiaires, on observe un pré hygrophile de fauche à *Oenanthe silaifolia* et, moins souvent, *Senecio aquaticus*, *Hordeum secalinum*. Il se rapproche donc du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* ; il en diffère légèrement par la présence de *Juncus acutiflorus* qui est un élément habituel de l'*Oenanthe peucedanifoliae-Brometum* ; ainsi se marque le caractère intermédiaire de ce pré de fauche hygrophile. Le tableau 55 réunit 29 relevés inédits de cette sous-association nouvelle *juncetosum acutiflori* (rel. type : 13/55) du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale*. On remarquera que quelques relevés sont dépourvus de *J. acutiflorus* ; je me suis basé sur les contacts et la dynamique prairiale pour les rattacher à cette sous-association.

Selon l'origine des relevés, on peut mettre en évidence les variantes suivantes :

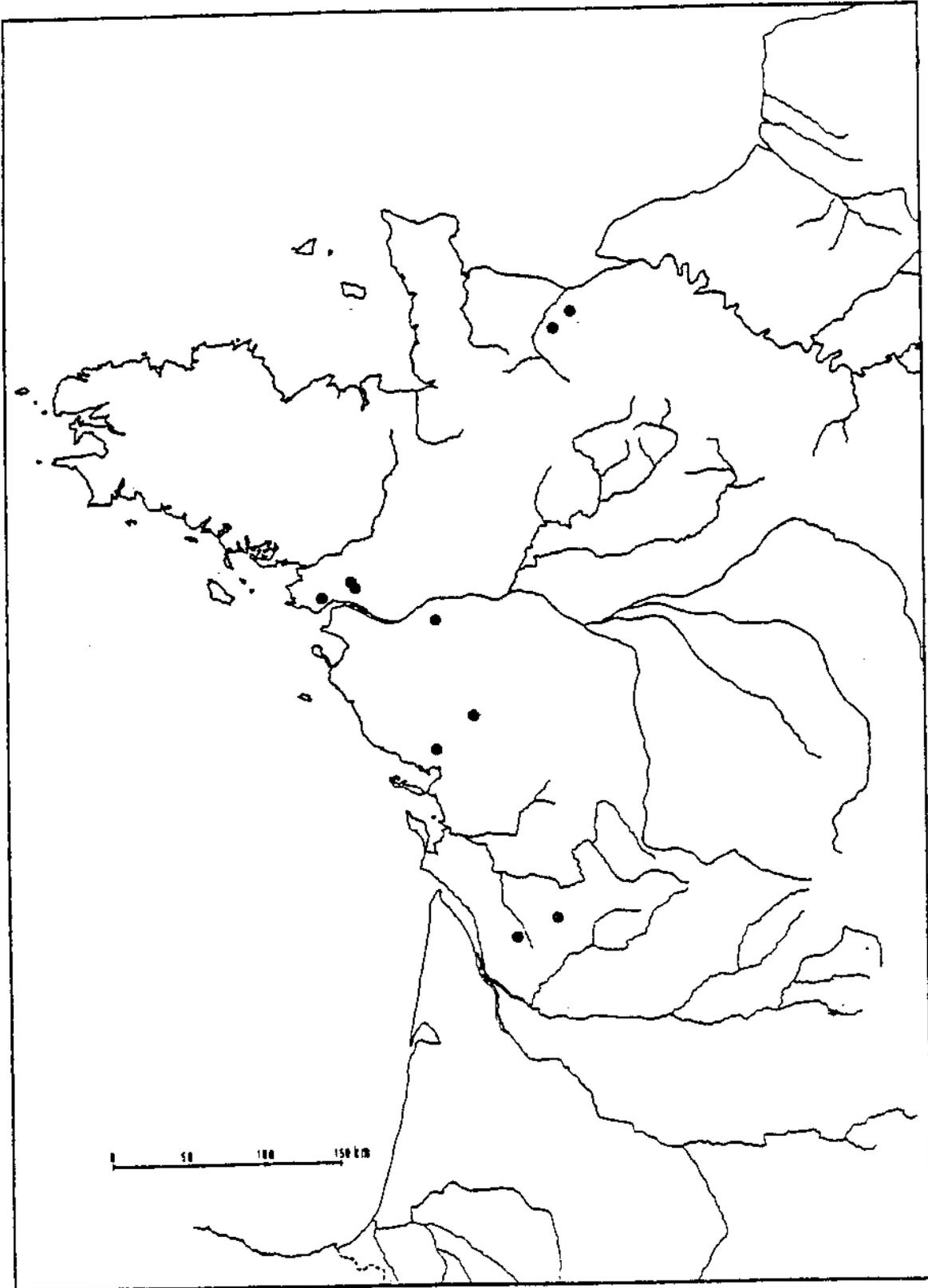
- l'une plus mésophile à *Filipendula ulmaria*, *Juncus effusus*, correspond aux relevés des marais de Carentan, dans le Cotentin, sous climat atlantique moyen ; la présence d'une fine variation à *Agrostis canina*, *Scorzonera humilis*, *Ranunculus flammula*, *Cirsium dissectum* prouve des relations entre cette variante et une sous-association neutrophile du *Cirsium dissecti-Scorzoneretum humilis* étudiée ci-après ;
- la seconde méso-thermophile à *Potentilla reptans*, *Trifolium fragiferum*, *Fritillaria meleagris*, correspond à des relevés provenant des environs du val de Loire ; la présence de *Silvaum silaus*, *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, *Scorzonera humilis* prouve des relations entre cette variante et le *Succiso-Silaetum silai occidentale*, étudié ci-après ;
- enfin, une variante thermophile à *Festuca arundinacea*, dans laquelle manquent *Bromus racemosus*, *Alopecurus pratensis*... correspondant aux relevés des environs de Montendre, en Charente-Maritime.

La carte chorologique 31 rassemble l'ensemble des stations des relevés du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori*.

5.6. Le pré oligotrophe neutro-acidiphile thermo-atlantique : *Succiso-Silaetum silai occidentale*

J'ai montré que, sous certaines conditions d'ordre édaphique, les prés de fauche hygrophiles pouvaient évoluer vers des groupements hygrophiles oligotrophes sur sol minéral ou paratourbeux ; ainsi l'*Oenanthe peucedanifoliae-Brometum* peut passer au *Cirsium dissecti-Scorzoneretum* et le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* neutrophile au *Blackstonio-Silaetum typicum*. Il est très remarquable d'observer une évolution parallèle pour le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori* : sa variante thermophile peut évoluer vers un groupement intermédiaire entre *Cirsium dissecti-Scorzoneretum* et *Blackstonio-Silaetum* (tableau 56). Du premier, il possède

ÇARTE 32



SUCCISO-SILAETUM SILAI

Scorzonera humilis, *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Cirsium dissectum*, *Carum verticillatum*, *Juncus conglomeratus*, *Carex ovalis* ; du second, il possède *Silaum silaus*, *Carex flacca*, *Genista tinctoria*, *Ophioglossum vulgatum*, *Serratula tinctoria*, *Pulicaria dysenterica*. C'est donc un groupement fort original où se mêlent espèces acidiphiles et espèces calcicoles. Une association ayant les mêmes caractères floristiques et s'apparentant bien à lui a été décrite sous le nom de *Succiso-Silaetum silai* par J. DUVIGNEAUD (1955) de Belgique, association réétudiée ultérieurement par SOUGNEZ et LIMBOURG (1963), toujours en Belgique, et par GEHU (1961) du nord de la France. Notre groupement ne s'en distingue, finalement, que par la présence d'espèces occidentales : *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, *Centaurea thuillieri*, *Gaudinia fragilis* ; je crois donc convenable de l'interpréter comme race originale à caractère thermo-atlantique du *Succiso-Silaetum silai* sous le nom de *Succiso-Silaetum silai occidentale* race nov. (rel. type : 2/56).

L'origine de ce groupement est double. Il peut dériver du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori* ; une variante riche en espèces prairiales, dont *Orchis laxiflora*, *Cynosurus cristatus*, *Oenanthe silaifolia*, *Lysimachia nummularia*, *Bromus racemosus*, *Senecio aquaticus*, rappelle cette origine (les espèces citées sont des éléments marquants, ici relictuels, du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* ; plusieurs d'entre elles, à signification géographique, renforcent la valeur de race originale pour ce groupement à *Silaum silaus*). D'autre part, il peut s'insérer dans des séries forestières régressives, en apparaissant dans les clairières de certains types de forêts sur pélosols ; ainsi le relevé 9 a été effectué en position forestière ; on remarquera que les espèces prairiales banales sont quasiment absentes alors qu'apparaissent des éléments des ourlets préforestiers : *Galium verum*, *Filipendula vulgaris*, *Brachypodium pinnatum*, *Serratula tinctoria*. On se rappelle que J. DUVIGNEAUD (1955) et GEHU (1961) insistaient beaucoup sur le caractère de prairie forestière du *Succiso-Silaetum* subatlantique-subcontinental. Ainsi, cette association apparaît comme une charnière avec, d'une part les prés mésotrophes hygrophiles et, d'autre part, les ourlets préforestiers.

Alors que le *Succiso-Silaetum* décrit par J. DUVIGNEAUD admet une aire subatlantique-subcontinentale, le *Succiso-Silaetum silai occidentale* est essentiellement thermo-atlantique, s'étendant de la Loire-Atlantique aux Charentes ; toutefois, c'est un groupement rare dont on ne peut réunir qu'un petit nombre de relevés replacés sur la carte chorologique 32.

Le *Succiso-Silaetum* subatlantique est lui-même un groupement peu fréquent et il a été peu étudié en dehors de quelques petites régions de Belgique (Famenne, Fagne de Mariembourg) et du nord de la France (Avesnois). Je profite donc de cette occasion pour en rapporter deux relevés inédits provenant de bermes forestières de la forêt de Cinglais et du pays d'Auge (Calvados) ; on remarquera particulièrement le relevé 12 quasiment dépourvu d'espèces prairiales, remplacées par un lot important d'espèces des ourlets préforestiers acidiphiles (tableau 56, rel. 11 et 12).

5.7. Le pré hygrophile pâturé neutro-acidiphile : *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori*

J'ai étudié avec beaucoup de détails le pré hygrophile pâturé alcalin sous le nom de *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi typicum* ; il s'oppose au *Juncus acutiflori-Cynosuretum cristati* propre aux systèmes acides. Dans quelques systèmes intermédiaires, on observe une prairie à *Pulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus*... qui se rapproche du *Juncus-Cynosuretum* par *Juncus acutiflorus* ; il diffère du *Pulicario-Juncetum typicum* par la rareté de quelques espèces plus exigeantes sur le plan édaphique : *Carex*

distans, *Carex otrubae*. On peut, en conséquence, l'interpréter comme sous-association originale, *juncetosum acutiflori* nov. (relevé type : 16/57) du *Pulicario-Juncetum inflexi*.

Comme on l'a observé pour la sous-association *typicum*, cette sous-association *juncetosum acutiflori* présente des variations d'ordre géographique :

- race nord-atlantique, différenciée par *Dactylorhiza praetermissa*. Le tableau 57 réunit 31 relevés inédits de cette race, synthétisés dans la colonne A; la colonne B synthétise 11 relevés provenant des sources suivantes :

9 r. WATTEZ 1978 (tb 3 : rel. 4 ; tb 4 : rel. 1 et 11 à 17)
2 r. CAULLET 1980 (tb 2 : rel. 9 ; tb 3 : rel. 4)

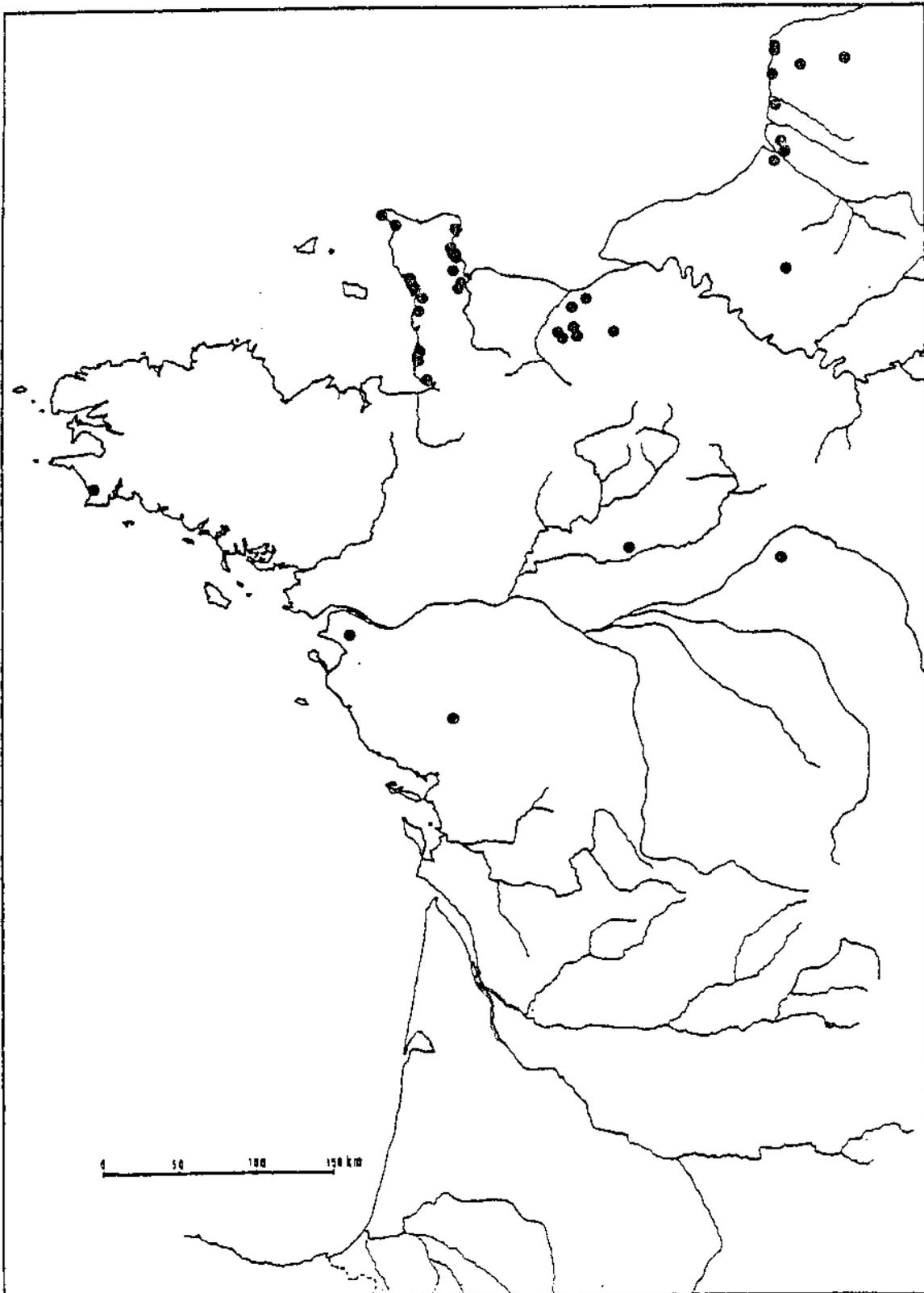
Souvent, ces individus dérivent de la mégaphorbiaie à *Juncus acutiflorus* et *Epilobium hirsutum* (*Junco acutiflori-Filipendulum ulmariae epilobietosum hirsuti*) ; on se souvient (III-5-2) que cette mégaphorbiaie présente une variante riche en espèces prairiales qui traduit l'influence de pressions par le bétail ; dans cette variante, apparaissent notamment *Fulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus* et *Dactylorhiza praetermissa*, espèces du *Pulicario-Juncetum juncetosum acutiflori* nord-atlantique. D'ailleurs, le tableau montre une variante à *Scirpus sylvaticus*, *Symphytum officinale*, *Filipendula ulmaria*, qui rappelle cette origine. Ce schéma dynamique est facilement observable dans certains sites du pays de Cinglais (Calvados), du pays d'Auge et du nord de la France. Le tableau 57 montre aussi une variante à *Carex panicea*, *C. nigra*, *Dactylorhiza maculata* qui précise une évolution possible vers un bas-marais oligotrophe neutro-acidiphile. Ce bas-marais varie selon les régions : il peut s'agir du groupement à *Juncus acutiflorus* et *Ranunculus repens* (pays de Cinglais) ou d'une sous-association plus ou moins acidiphile de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* (marais de Carentan) ; ces groupements sont étudiés ci-après.

- race thermo-atlantique dépourvue de *D. praetermissa* décrite par 5 relevés rassemblés dans le tableau 58. On y observe un groupe d'espèces qui précise une évolution vers des bas-marais : *Cirsium dissectum*, *Scorzonera humilis*...

Les localisations de tous ces relevés sont reportées sur la carte chorologique 33. On notera que l'association est rare dans les marais de Carentan.

Dans les marais de Carentan, à la place du *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori*, on observe plutôt le pré pâturé acide, le *Junco acutiflori-Cynosuretum cristati*. Le tableau 59, qui rassemble 12 relevés de ce groupement, montre qu'il diffère extrêmement peu du *Junco-Cynosuretum armoricain* bien que les substrats soient très différents. Sans doute, plusieurs de ces relevés sont issus d'individus de *Pulicario-Juncetum inflexi* acidifiés par le lessivage des pluies océaniques. Seules quelques espèces indiquent la nature des substrats d'origine (par exemple *Senecio aquaticus*), mais leur présence est très faible. Plusieurs relevés se rattachent à la sous-association *scorzoneretosum humilis* du *Junco-Cynosuretum*, ici différenciée surtout par *Agrostis canina*. Elle indique une évolution possible de l'association vers le *Cirsio dissecti-Scorzoneretum*, assez fréquent effectivement dans les marais de Carentan. Les relevés du tableau 59 ont été localisés sur la carte chorologique 6.

CARTE 33



PULICARIO-JUNCETUM INFLEXI JUNCETOSUM ACUTIFLORI

5.8. Les prés hygrophiles oligotrophes :

Cirsio-Scorzoneretum humilis festucetosum pratensis
Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi à *Agrostis canina*
 groupement à *Ranunculus repens* - *Juncus acutiflorus*

On a vu que sous certaines conditions, le *Junco-Cynosuretum* armoricain pouvait passer à un groupement hygrophile oligotrophe, le *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis*, alors que le *Fulicario-Juncetum inflexi* évolue vers l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. Ces deux associations existent dans quelques systèmes intermédiaires.

Le *Cirsio-Scorzoneretum* est représenté, dans les marais de Carentan, par une variation légèrement plus neutrophile que la sous-association *typicum* surtout armoricaine ; elle diffère de celle-ci par la rareté ou l'absence de *Carex ovalis*, *Luzula multiflora* alors qu'apparaissent significativement des espèces neutrophiles telles que *Carex disticha* et *Festuca pratensis* (tableau 60). Dans cette sous-association provisoire *festucetosum pratensis*, on peut d'ailleurs mettre aussi en évidence une variante à *Senecio aquaticus*, *Thalictrum flavum*, *Lathyrus palustris*, très rarement *Carex hostiana*, qui correspond au volet le plus neutrophile du *Cirsio-Scorzoneretum*. Ce groupement dérive du *Junco-Cynosuretum* local ; il est donc fort riche en espèces prairiales banales. Toutefois, dans quelques parcelles abandonnées, les espèces des bas-marais oligotrophes peuvent se développer de façon à éliminer une grande partie de ces espèces prairiales ; c'est ce que tendent à prouver les relevés 25 et 26 du tableau 60. Les relevés de ce tableau sont reportés sur la carte chorologique 7.

Très localement, dans la partie est des marais de Carentan, le *Cirsio-Scorzoneretum festucetosum pratensis* est remplacé par une variation neutro-acidiphile de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. Le tableau 61 rapporte 5 relevés de ce groupement différencié de l'*Hydrocotylo-Juncetum typicum* par la présence d'espèces se retrouvant dans le *Cirsio-Scorzoneretum festucetosum* : *Agrostis canina*, *Juncus conglomeratus*, *J. acutiflorus*, *Carex verticillatum* ; cette variation, encore trop mal connue pour lui affecter un rang synsystématique, dérive du *Fulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori*. Toutefois, il existe probablement des cas dans lesquels l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* à *Agrostis canina* doit dériver de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi typicum* par lessivage et acidification secondaire ; de tels cas semblent exister dans quelques prés de la vallée d'Auge (Calvados, environs de Saint-Samson et Bassenneville). Il est très remarquable, pour clore ce paragraphe, de constater la convergence floristique entre la sous-association à tendance alcaline du *Cirsio-Scorzoneretum* typiquement acidiphile et la variation à tendance acide de l'*Hydrocotylo-Juncetum* typiquement alcalin. Les relevés du tableau 61 sont replacés sur la carte 26.

L'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* est donc lié essentiellement aux alluvions récentes du marais de Carentan et de la vallée d'Auge. Sur les argiles décalcifiées du pays de Cinglais, du pays d'Auge..., on observe un groupement neutro-acidiphile intermédiaire entre l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* alcalin et le bas-marais à *Ranunculus repens* - *Juncus acutiflorus* acidiphile nord-atlantique étudié en III-3-2. Le tableau 62 en rassemble 14 relevés inédits. En commun avec le premier, il possède *Carex flacca*, *Galium uliginosum*, *Valeriana dioica*, *Epilobium parviflorum*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Fulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus* ; du second, il possède de *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Carex ovalis*, *Juncus conglomeratus*, *Dactylorhiza maculata*. Provisoirement, je l'interpréterai comme variation à tendance neutrocliné du groupement à *Ranunculus repens* - *Juncus acutiflorus*. Elle dérive du *Fulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori* nord-atlantique, dont on retrouve quelques espèces relictuelles : *Epilobium*

parviflorum, *Dactylorhiza praetermissa*, *Pulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus*. On peut même y observer, assez souvent, les espèces relictuelles de la mégaphorbiaie initiale (*Junco-Filipenduletum epilobietosum hirsuti*): *Angelica sylvestris*, *Scirpus sylvaticus*, *Filipendula ulmaria*. Là encore, ce groupement possède un caractère de charnière entre plusieurs groupements prairiaux. La localisation des relevés du tableau 62 est portée sur la carte chorologique 11.

5.9. Les prés tourbeux :

Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis à *Dactylorhiza maculata*
Carex-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi

L'étude qui sera menée ici ne concerne que les marais de Carentan car, en dehors de ces sites, je n'ai guère observé de prés tourbeux pouvant se rattacher aux systèmes présentés ici.

Deux types de tourbières basses ont pu être mis en évidence dans les grands marais du Cotentin ; ils se rattachent en qualité de variations originales à des associations bien connues dont les types relèvent soit des systèmes acides (*Carex verticillati-Juncetum acutiflori*), soit des systèmes alcalins (*Cirsio dissecti-Schoenetum nigricantis*) ; leur déterminisme différentiel est à rechercher au niveau de gradients d'acidification.

Le marais le plus alcalin est aussi le plus rare ; le tableau 63 en rapporte 12 relevés ; on peut l'interpréter comme variation provisoire à tendance acidocline du pré tourbeux alcalin occidental, le *Cirsio dissecti-Schoenetum* étudié antérieurement. Les différentielles de cette variation sont *Carex demissa*, *Dactylorhiza maculata*, *Eleocharis multicaulis*, *Erica tetralix* et, exceptionnellement, *Drosera anglica*. Localement, on observe aussi une fine variation à *Carex lasiocarpa* et *Eriophorum angustifolium*. Les espèces les plus basiphiles se raréfient (*Epipactis palustris*, *Samolus valerandi*...). Ce groupement semble trouver son origine dans une acidification superficielle du *Cirsio-Schoenetum* type ; à Saint Sauveur-le-Vicomte, on observe les deux variations en contact. La localisation des relevés du tableau 63 est replacée sur la carte chorologique 27.

Le marais le plus fréquemment rencontré constitue un groupement original (tableau 64) où se mêlent espèces acidiphiles (*Carex verticillatum*, *Juncus acutiflorus*, *Agrostis canina*, *Carex demissa*...) et espèces basiphiles (*Carex hostiana*, *Juncus subnodulosus*, *Carex flacca*...). Floristiquement, il apparaît donc intermédiaire entre *Cirsio dissecti-Schoenetum* et *Carex verticillati-Juncetum acutiflori*. On peut l'interpréter comme sous-association originale nouvelle *juncetosum subnodulosi* nov. (relevé-type : 14/64) du *Carex-Juncetum*, différenciée de la sous-association *typicum*, propre aux systèmes acides occidentaux, par *Juncus subnodulosus*, *Carex hostiana* et quelques espèces plus ou moins basiphiles (*Phragmites australis*, *Lysimachia vulgaris*). Des différentielles négatives existent aussi, telles *Scutellaria minor*, *Carex laevigata*, *Wahlenbergia hederacea* ; *Carex echinata*, enfin, y est peu fréquente. Cette sous-association présente une variante notable à *Carex lasiocarpa* et *Eriophorum angustifolium*. Les actions anthropogènes (pâturage extensif et fauche annuelle) sur ces marais induisent l'apparition d'un grand nombre d'espèces prairiales qui différencient de fines variantes au sein des deux variations principales de ce groupement. Toutefois, ces espèces manquent dans les parcelles délaissées. L'origine de ce groupement semble double : il peut dériver de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* neutro-acidiphile à *Agrostis canina*, par accumulation de matières organiques mal décomposées au niveau du sol. Il peut aussi dériver du *Cirsio-Schoenetum* par acidification secondaire des substrats. Les relevés

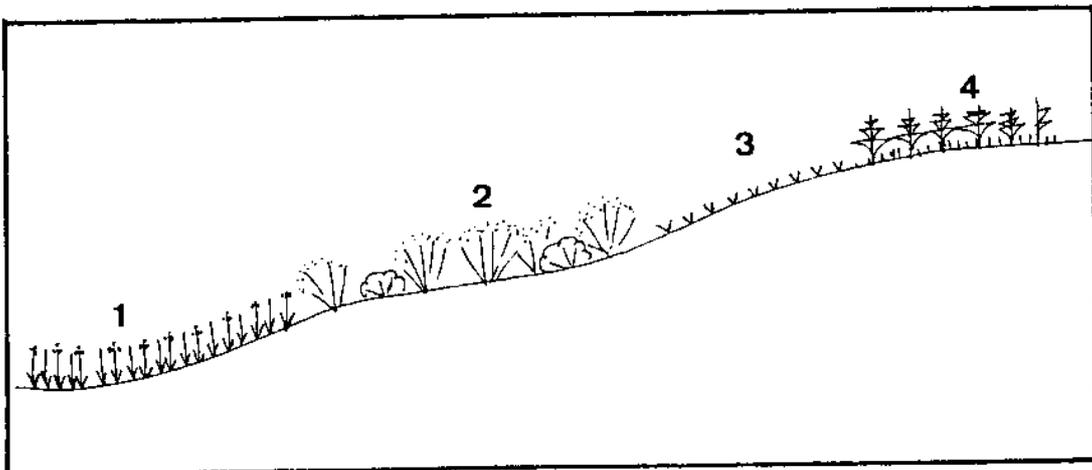
du *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi* sont reportés sur la carte chorologique 8. On reconnaît ce groupement dans les listes floristiques de BOURNERIAS (1972) à propos de la forêt de Rambouillet (p. 39).

Très localement, enfin, on peut observer un bas-marais plus acide que les précédents, qui tend donc à se rapprocher du *Caro-Juncetum acutiflori* armoricain; le tableau 65 en rapporte 12 relevés. Par rapport au *Caro-Juncetum juncetosum subnodulosi*, il manque *J. subnodulosus*, *Carex hostiana*, *Thalictrum flavum*... alors qu'apparaissent significativement *Carex echinata* et *Scutellaria minor*. Je rattacherai ce groupement à la sous-association *typicum* du *Caro-Juncetum acutiflori*, en dépit du fait qu'il y manque *Wahlenbergia hederacea* et *Carex laevigata*. On y retrouve d'ailleurs la variante à *Anagallis tenella* et *Hypericum elodes*, indicatrice de suintements au sein de la tourbière. De fines variantes riches (rel. 2, 3, 4, 10, 11, 12, synthétisés dans la colonne B) ou pauvres (les autres, synthétisés en A) en espèces prairiales peuvent être aussi isolées, en relation avec les pratiques pastorales des parcelles correspondantes. On peut relier l'origine de ce groupement à une acidification secondaire poussée des prés tourbeux sub-alcalins précédents; une variante à *Carex lasiocarpa* pourrait dériver des variantes homologues du *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi* et du *Cirsio-Schoenetum*. Les relevés du tableau 65 sont replacés sur la carte chorologique 8.

5.10. Le marais à *Myrica gale* et *Molinia coerulea*

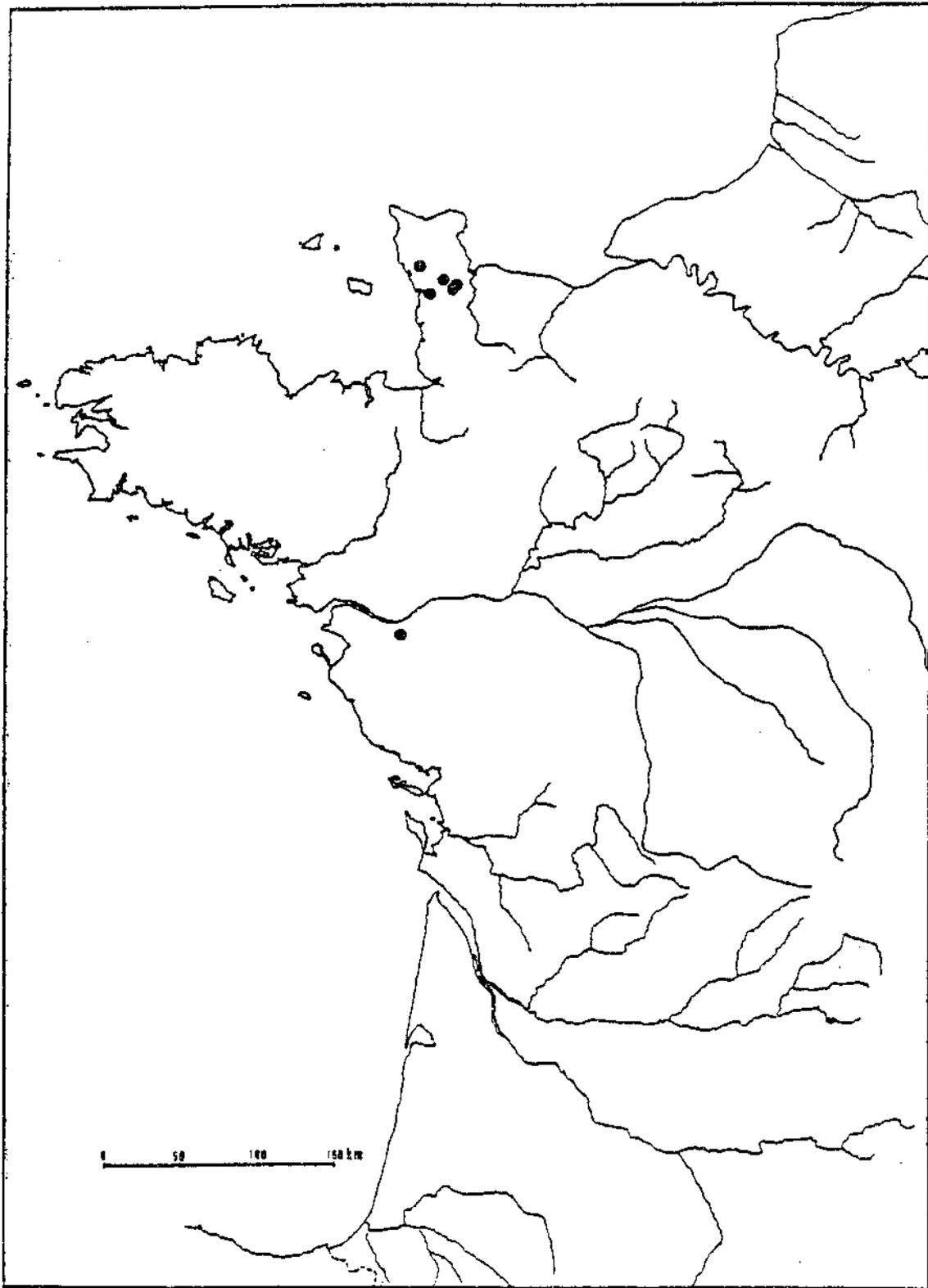
Quelques transects précédemment présentés (transects 35, 37) rapportent l'existence, dans les paysages des vastes marais de Carentan, d'une moliniaie caractérisée par la présence épisodique de pieds de *Myrica gale*; sur le plan biologique, il s'agit bien d'une prairie, non d'un manteau ligneux, car la physionomie est imposée par des hémicryptophytes. Le transect suivant donne un autre exemple permettant de préciser la situation de ce groupement.

Transect 42 : "Le Boulay" près de Saint-Sauveur-le-Vicomte



1. tourbière acide : *Caro-Juncetum acutiflori typicum*
2. moliniaie à *Myrica gale*
3. pelouse oligotrophe mésophile (*Nardo-Galium saxatile*)
4. prairie forestière à *Carum verticillatum* et *Pteridium aquilinum*

CARTE 34



- MOLINIAIE A MYRICA GALE

Le tableau 66 rassemble 11 relevés de ce groupement. On remarque, qu'à côté de *Myrica gale* et de *Molinia coerulea*, apparaissent plus ou moins fidèlement *Erica tetralix*, *Cirsium dissectum*, *Potentilla erecta*, *Eriophorum angustifolium*... Cette combinaison floristique révèle des affinités sub-atlantiques (il manque les espèces eu-atlantiques du *Caro verticillati-Molinietum* : *Carum verticillatum*, *Scutellaria minor*). La situation topographique de ce groupement montre qu'il caractérise des tourbières acidoneutroclines en voie d'assèchement et qu'il prépare l'installation de végétations chamaephytiques (lande à *Erica tetralix*) ou nanophanérophytiques (manteaux oligotrophes à *Myrica gale*, *Salix aurita*, *S. cinerea*). Une interprétation phytosociologique définitive est difficile à émettre ; je crois qu'on peut le rapprocher d'une association subatlantique ayant des caractères synécologiques voisins, le *Cirsio dissecti-Molinietum coeruleae*, étudié en détail par SISSINGH (1978). Des études ultérieures apporteront sans doute des éclaircissements sur cette interprétation.

Le tableau 66 fait apparaître deux variations importantes du groupement : une variation plus neutrophile à *Juncus subnodulosus*, *Carex hostiana*, *Anagallis tenella* en relation avec les bas-marais de transition (*Caro-Juncetum juncetosum subnodulosi*, *Cirsio-Schoenetum* à *D. maculata*) ; une variation plus acidiphile à *Succisa pratensis*, *Agrostis canina* en relation avec le *Caro-Juncetum acutiflori typicum*.

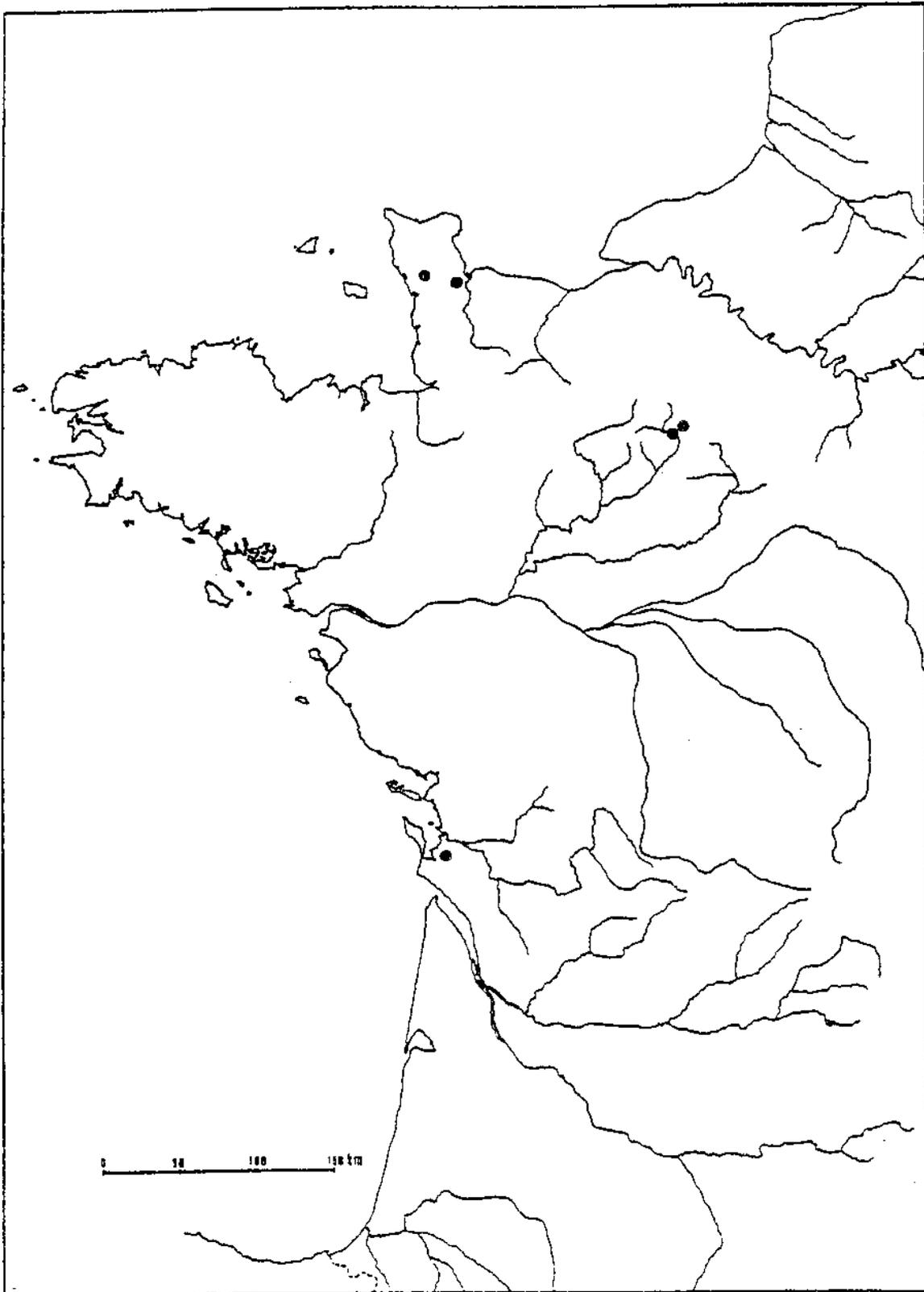
La localisation des relevés de ce tableau est portée sur la carte chorologique 34.

5.11. Le groupement régressif sur tourbe dénudée : *Juncus subnodulosi-Pinguiculetum lusitanicae* (Lemée 1937) ass. nov. prov.

J'ai précisé antérieurement qu'au sein des tourbières acides (*Caro-Juncetum acutiflori*) ou alcalines (*Cirsio dissecti-Schoenetum*), les substrats dénudés pouvaient être colonisés par des associations de petites plantes pionnières occupant des surfaces très réduites : ce sont, respectivement, l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae* et l'*Anagallido-Eleocharitetum quinqueflorae molinietosum coeruleae*. Dans les vastes marais de Carantan, on peut, quoique très rarement, observer un groupement régressif intermédiaire entre ces deux associations. Le tableau 67 en rassemble 6 relevés inédits synthétisés dans la colonne A ; la colonne B synthétise 4 relevés provenant des tableaux 33 (rel. 2) et 39 (rel. 1, 2, 3) de la thèse de LEMÉE (1937) sur le Perche. Il précise clairement en quoi consiste le caractère intermédiaire de ce groupement : de l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae*, il possède *Pinguicula lusitanica*, *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, alors qu'il est dépourvu de *Juncus acutiflorus*, *Scutellaria minor*, *Eleocharis multicaulis*, *Carex demissa*, *Carum verticillatum*, *Agrostis canina*. Avec l'*Anagallido-Eleocharitetum quinqueflorae*, il possède en commun des espèces basiphiles : *Juncus subnodulosus* et *Schoenus nigricans*. Je pense que ce groupement constitue plus qu'une simple sous-association de l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae* (notamment pour des raisons systématiques : ces deux groupements à *Pinguicula lusitanica* s'intégreront dans deux alliances distinctes) ; au moins à titre provisoire, je propose de lui attribuer le rang d'association végétale originale sous le nom de *Juncus subnodulosi-Pinguiculetum lusitanicae* (Lemée 1937) ass. nov. prov.

Les contacts privilégiés du *Juncus-Pinguiculetum* sont les tourbières neutro-acidiphiles étudiées précédemment : *Cirsio dissecti-Schoenetum* à tendance acidiphile essentiellement. Au contraire, au contact du *Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi*, on observe plutôt l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae*.

CARTE 35



JUNCO SUBNODULOSI-PINGUICULETUM LUSITANICAE

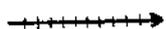
La carte chorologique 35 rassemble les stations connues du *Juncus-Pinguiculetum lusitanicae* ; elle montre bien que cette association possède un caractère d'extrême rareté. Elle est à rechercher au sein de quelques tourbières alcalines (*Cirsio dissecti-Schoenetum*) du centre de la France, puisque dans certaines listes complexes des phytogéographes de l'école parisienne, *Pinguicula lusitanica* apparaît avec *Cirsium dissectum*, *Schoenus nigricans*, *Juncus subnodulosus* (RALLET 1928, du Montmorillonais ; GAUME 1924, de la forêt de Preuilly, p. 72). Elle y remplacerait l'*Anagalido-Eleocharietum quinqueflorae*. L'association admettrait ainsi une aire typiquement franco-atlantique. Il semble toutefois qu'elle apparaisse ponctuellement dans le domaine franco-méditerranéen : MOLINIER (1959, p.373) mentionne *Pinguicula lusitanica* dans le *Schoenetum* de Crau, étudié auparavant par lui-même et TALLON en 1950. Ce *Schoenetum* local paraît proche du *Dorycnio-Schoenetum* décrit par BRAUN-BLANQUET et al. (1952).

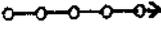
5.12. Passage aux *Oxycocco-Sphagnetum*

Il est probable que, du moins localement, l'évolution tourbeuse puisse encore se poursuivre. On a vu comment une acidification superficielle de la tourbière alcaline (*Cirsio-Schoenetum typicum* puis *Cirsio-Schoenetum à Dactylorhiza maculata*) mène à une tourbière de transition (*Caro-Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi*), puis à une tourbière acide basse (*Caro-Juncetum acutiflori typicum*). Peu à peu, la tourbe tend à s'affranchir de la nappe phréatique dans ses niveaux supérieurs, en s'épaississant. On passe progressivement à la tourbière acide bombée. C'est probablement le processus qui s'est déroulé en quelques sites des marais de Carentan, surtout à Baupte, où l'on observe des bombements de sphaignes à *Andromeda polifolia* se rapportant à l'*Erico tetralicis-Sphagnetum medi* (LECOINTE et PROVOST 1977). Les recherches de LEMEE (1939) ont effectivement montré que l'apparition d'*Andromeda polifolia* et *Vaccinium oxycoccos* est récente en basse-Normandie, du moins sur les emplacements actuels. Une dynamique semblable a dû se produire dans quelques sites de la vallée de la Seine (Heurteville, localité où fut présent *Andromeda polifolia*) et du Perche (LEMEE 1937 a bien étudié le passage du *Cirsio-Schoenetum* à une lande tourbeuse à Sphaignes et *Erica tetralix*, sans doute différente de l'*Erico-Sphagnetum medi*).

5.13. Conclusion sur les systèmes intermédiaires : schémas relationnels

Les éléments des systèmes intermédiaires ont été étudiés globalement dans les paragraphes qui précèdent. Or, tous ne relèvent pas des mêmes systèmes. Il sera donc nécessaire, au moment de dresser les schémas relationnels, de distinguer plusieurs cas. Les relations entre éléments sont toujours représentées par un ensemble de flèches dont la signification est la suivante :

- 
 relation topographique, pointe tournée vers les niveaux inférieurs ;
- 
 traitement en fauche, pointe tournée vers le groupement dérivé ;
- 
 traitement en pâture ou piétinement, pointe tournée vers le groupement dérivé ;

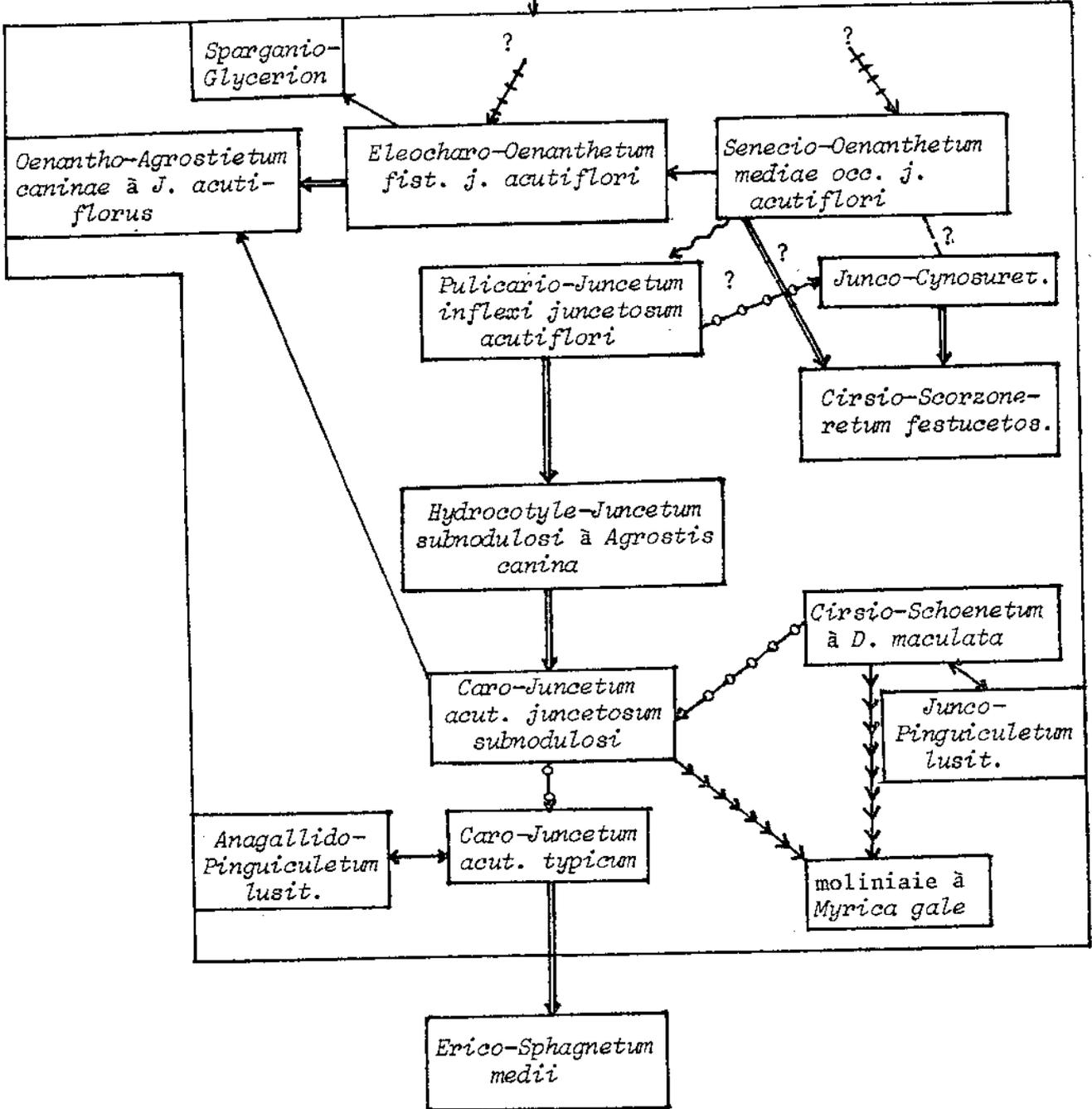
	passage vers un groupement hygrophile oligotrophe ;
	acidification des horizons supérieurs des sols ;
	assèchement ;
	relation de voisinage ;
	relation dynamique, éloignement de la forêt potentielle.

On distinguera :

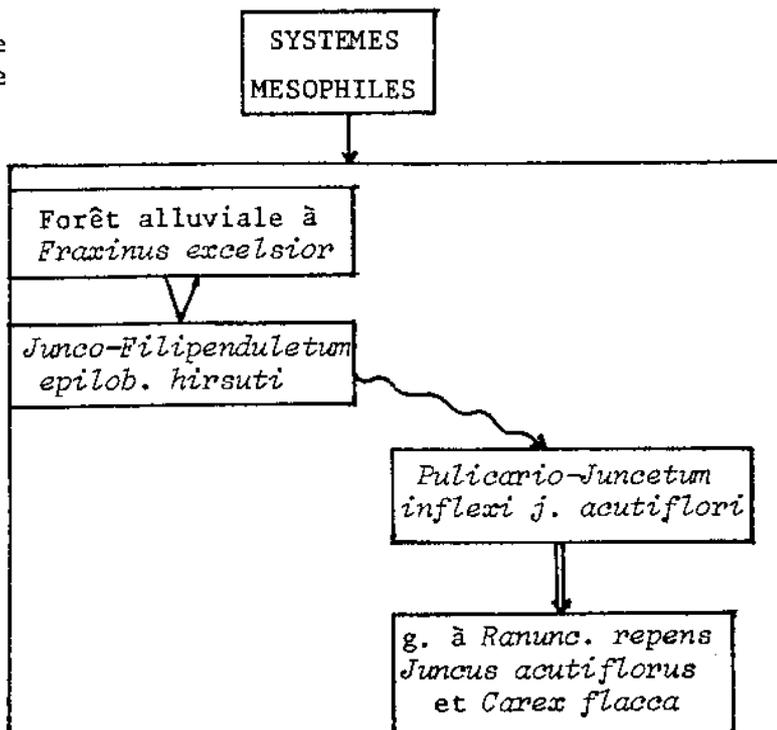
- le système des marais de Carentan, fort complexe, dont toutes les interrelations ne sont pas encore bien connues ;
- le système du pays de Cinglais et d'une partie du pays d'Auge dont beaucoup d'éléments manquent encore, en particulier les prés de fauche hygrophiles ;
- le système intermédiaire thermo-atlantique, étudié en Loire-Atlantique (environs de Saint-Gildas-des-Bois, la Chapelle Heulin, Vue) et Charente-Maritime (vallée de la Livenne).

Systeme des marais
de Carentan

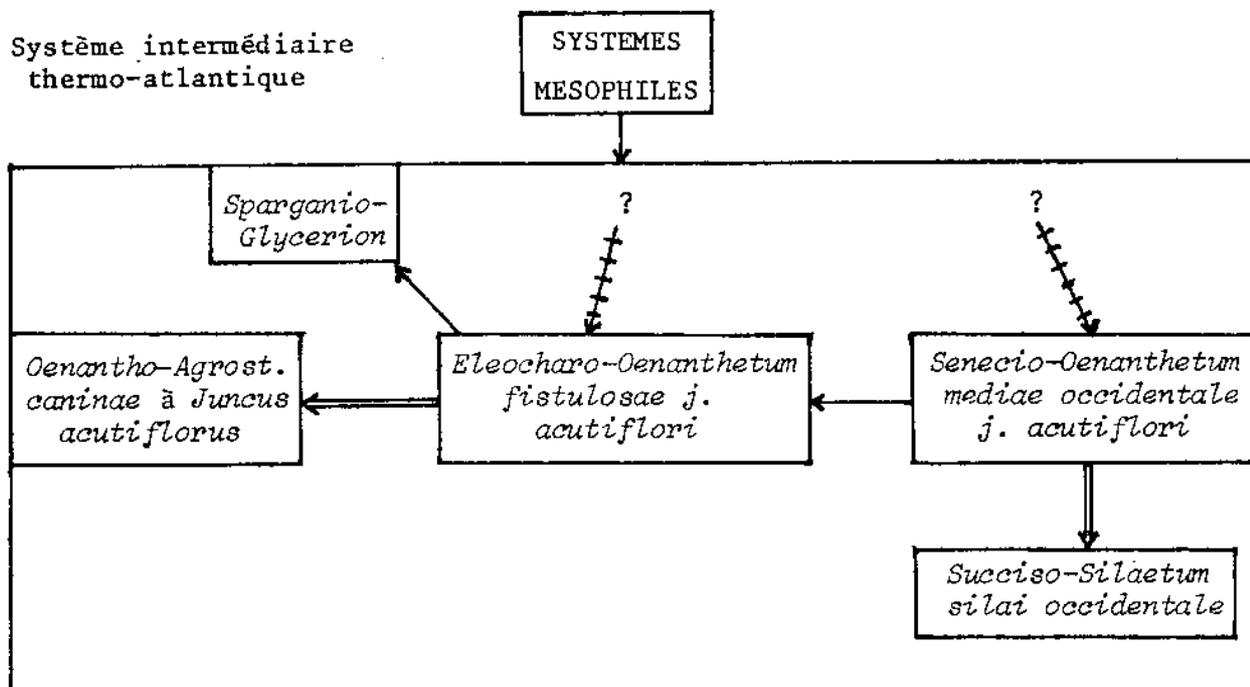
SYSTEMES
MESOPHILES



Système du pays de
Cinglais et d'une
partie du pays
d'Auge



Système intermédiaire
thermo-atlantique



6 - LE SYSTEME ALLUVIAL BASQUE

Le pays basque rassemble plusieurs provinces qui forment une unité essentiellement ethnique, culturelle et linguistique, artificiellement scindée par la frontière franco-espagnole. Alors que Biscaye, Guipuzcoa, Alava et haute Navarre constituent l'ensemble des provinces espagnoles, le pays basque français réunit le Labourd, la basse Navarre et la Soule. Cette dernière province empiète déjà nettement sur la montagne pyrénéenne, alors que Labourd et basse Navarre déterminent un piémont où s'affrontent mer et montagne, et qui culmine à la Rhune (900 mètres d'altitude). Dans le cadre de cette étude des prairies des plaines atlantiques françaises, je n'ai porté mon attention que sur les systèmes du Labourd, province s'étendant entre Adour et Bidassoa, de l'océan à Cambo-les-Bains (carte 36, 1), et de la partie occidentale de la basse Navarre, entre Cambo et Saint-Palais (2).

6.1. Le cadre biophysique

Conformément à ce que l'on observe généralement pour les piémonts, la géologie du pays basque français est complexe et encore plus ou moins inexplicée, car elle est conditionnée par le voisinage des Pyrénées. Ce sont dans l'ensemble des terrains crétaciques qui s'effacent localement pour laisser percer les assises primaires ou secondaires inférieures (trias), formant l'ossature de quelques reliefs comme la Rhune. Les matériaux crétaciques consistent en des dépôts détritiques ou flysch, des marnes, des schistes, voire même des alluvions glaciaires. Fortement pénétrés par des cours d'eau de toute taille (des affluents de l'Adour au ruisseau dévalant les pentes), les reliefs actuels juxtaposent des basses collines et des dépressions plus ou moins humides.

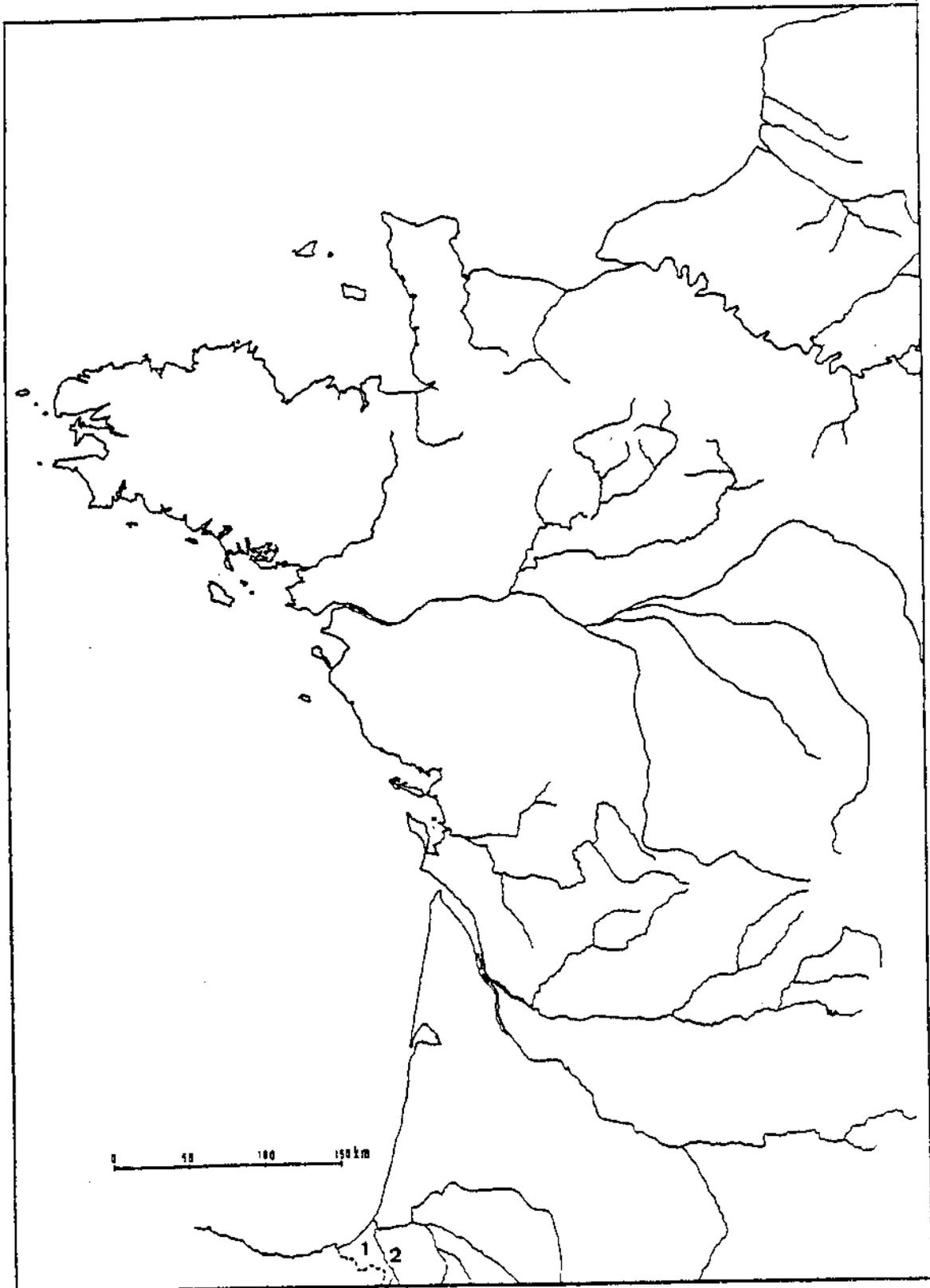
Les sols des vallées basques se sont différenciés à partir de roches-mères crétaciques ou d'alluvions déposées sur les terrains en place ; ils sont riches en argiles, à tendance faiblement acide ; dans certaines conditions topographiques, toutefois, des horizons organiques peuvent se développer et induire des formations tourbeuses.

Le climat du pays basque français appartient à la catégorie que j'ai dénommée thermo-ombro-atlantique et, plus précisément, correspond au type 7. Il favorise nettement la production fourragère et le maïs-grain ; par contre, favorable au développement de maladies cryptogamiques (rouilles), il convient mal aux céréales, en particulier au blé. L'exploitation agricole basque s'oriente plutôt vers les productions végétales intensives au voisinage des "etche", fermes basques (maïs-grain, prairies temporaires et permanentes) et des productions animales, surtout le mouton (la race "Manech" est une race autochtone adaptée au climat humide, pourtant peu favorable, d'une manière générale, aux races ovines) ; le lait est récolté par les laiteries de l'Aveyron et employé à la fabrication du roquefort.

6.2. Les paysages basques

Climat et pratiques agricoles déterminent un paysage rural attachant, forgé par des collines parsemées de cultures, des prairies fraîches, pentues que dévalent des ruisseaux, enfermées dans un bocage verdoyant. L'habitat, souvent dispersé, à l'architecture originale, s'accroche aux collines. Par beaucoup de ses aspects, il rappelle les paysages armoricains, ainsi que l'a bien remarqué FAUCHER : "on pense à une Bretagne adoucie où la brume légère laisse passer l'éclat d'un soleil plus méridional, où les contacts avec la mer restent aussi sensibles que ceux qui s'établissent avec la montagne".

CARTE 36



REGIONS NATURELLES DU PAYS BASQUE FRANCAIS

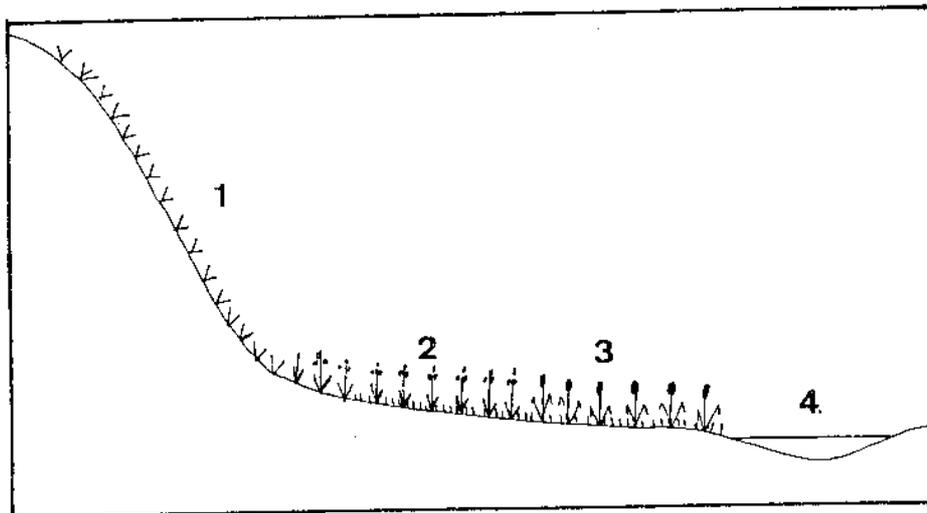
Les paysages végétaux sont peu connus ; on doit à ALLORGE (1941) et à JOVET (1941) les premières études phytogéographiques sur le pays basque français ; un travail plus récent a par ailleurs été réalisé par DENDALETCHÉ (1973). On doit à BRAUN-BLANQUET (1967) des observations phytosociologiques sur le pays basque espagnol ; cet important travail ne nous est malheureusement pas d'une grande utilité pour les milieux étudiés ici.

Les côteaux basques sont, au moins potentiellement, le domaine de la chênaie thermo-atlantique à tendance acidiphile et à base de *Quercus robur* et *Quercus pyrenaica* ; les pratiques agricoles traditionnelles l'ont considérablement fait régresser, en favorisant l'installation de formations végétales de substitution ("touya") ; cette série dynamique régressive appartient à un système particulier qui n'a rien à voir avec le système de vallée étudié ici et sera donc abordé par ailleurs (III-17-4).

Les vallées basques sont de taille variable, selon l'importance des rivières qui les ont tracées ; leur utilisation par l'homme est aussi très diverse. Les plus grandes terrasses alluviales (Adour, Nive), localement appelées "barthes", sont le plus souvent occupées par des cultures ; seules les petites vallées et les dépressions humides tapissées d'alluvions ou de colluvions argileux portent des prairies humides. Il est difficile de préciser la nature de la forêt alluviale des vallées basques ; les observations de ALLORGE (1941) sur le val de la Nivelle, de la Nive, de l'Ouhabia montrent qu'il s'agit d'une aulnaie eutrophe qui semble peu différer des aulnais alluviales des régions plus septentrionales. Le même auteur mentionne aussi l'existence d'une aulnaie acide à *Frangula alnus*, *Salix atrocinnerea*, affine ou assimilable au *Cariçi laevigatae-Alnetum glutinosae*.

Les paysages prairiaux des vallées basques peuvent s'analyser sur la base des transects suivants :

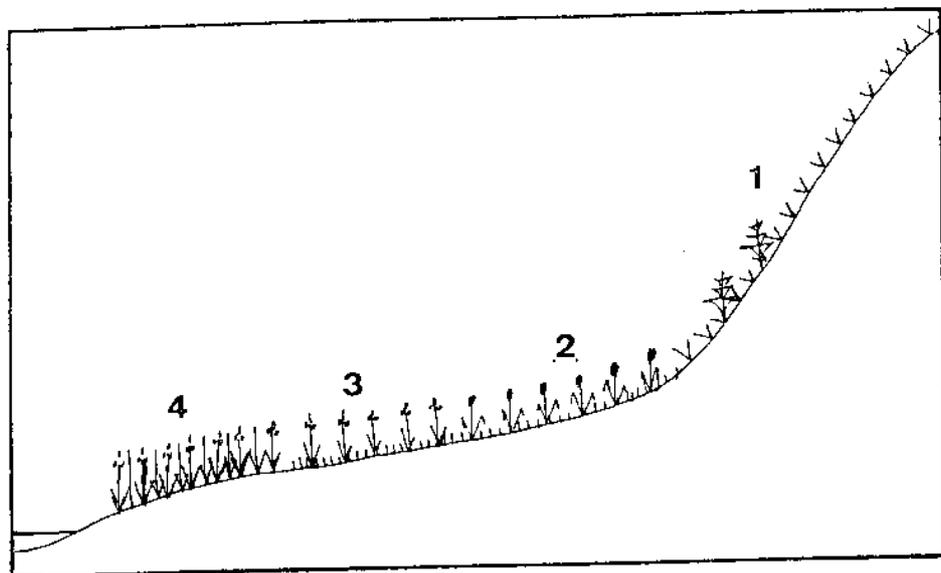
Transect 43 : Louhossoa (64)



1. prairies mésophiles
2. groupement à *Carum verticillatum*-*Lychnis flos-cuculi*
3. *Mentho-Festucetum arundinaceae* variante de niveau inférieur
4. ruisseau d'eau vive

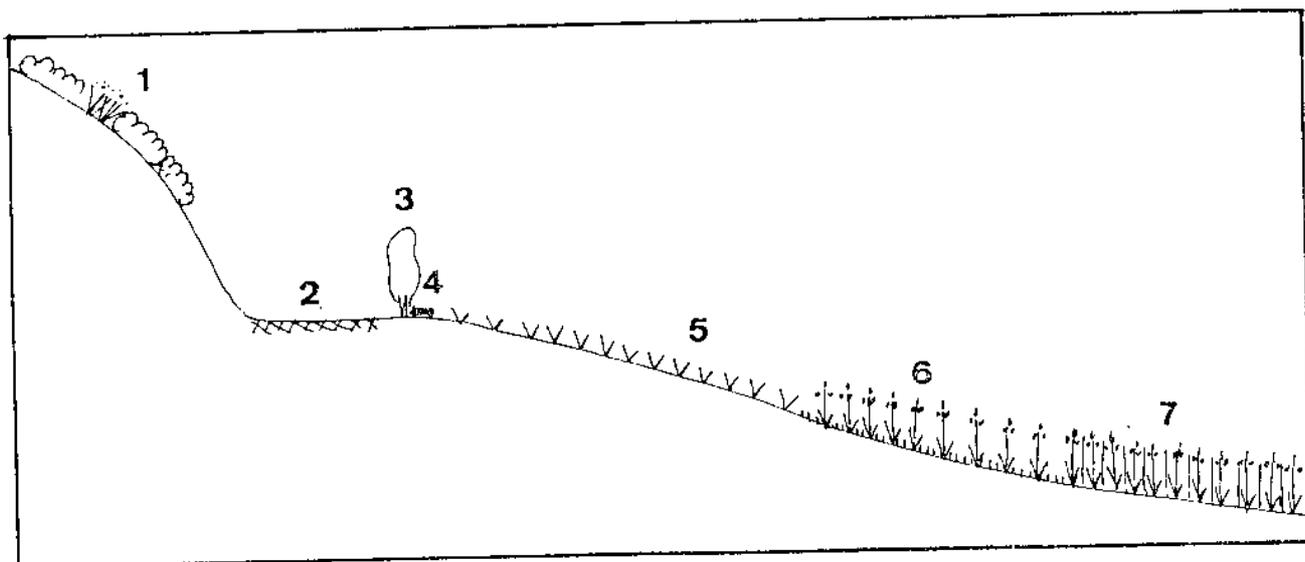
Les transects suivants montrent le développement d'une tourbière, en fond de vallée.

Transect 44 : vallée entre Saint Esteben et Hélettes (64)



1. prairies mésophiles
2. *Mentho-Festucetum arundinaceae*, variante de niveau inférieur
3. pré à *Carum verticillatum-Lychnis flos-cuculi*
4. *Caro verticillati-Juncetum acutiflori* à *Carex hostiana*

Transect 45 : entre Moochtia et Herauritz, pied du mont Baigura (64)



1. colline occupée par la "touya"
2. route (D 119)
3. manteau préforestier
4. ourlet
5. prairies mésophiles
6. pré à *Carum verticillatum-Lychnis flos-cuculi*.
7. *Caro verticillati-Juncetum acutiflori* à *Carex hostiana*

Les prairies mésophiles dont il est question dans ces trois transects n'ont pas encore fait l'objet d'études phytosociologiques précises dans le pays basque français. Elles appartiennent au groupe des "prés à Flouve et Crételle" (ALLORGE 1941) et sont riches en éléments thermophiles : *Gaudinia fragilis*, *Scirpias lingua*, *S. cordigera*, *Linum bienne*, *Oenanthe pimpinelloides*, *Arrhenatherum bulbosum*. Elles relèvent de systèmes mésophiles et devraient faire l'objet d'études plus précises dans les années à venir. Sans doute, une partie d'entre-elles se rattacheront au *Gaudinio-Festucoetum pratensis* étudié par BRAUN-BLANQUET, du pays basque espagnol (1965-67).

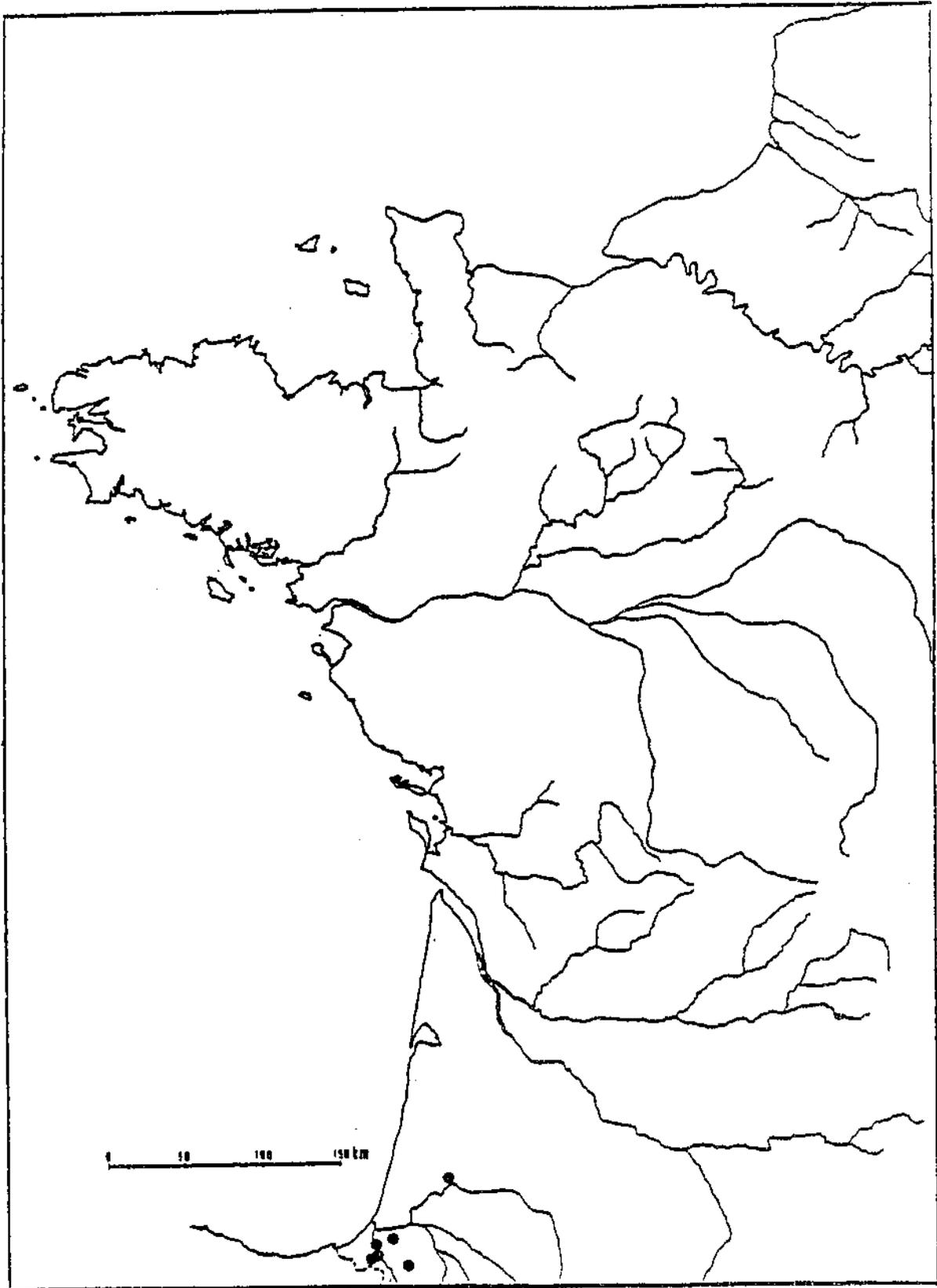
6.3. La mégaphorbiaie basque : *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae* de Fouc. 1980 race basque

Au pays basque occidental français, les mégaphorbiaies sont rares et disséminées ; elles se localisent au voisinage des ruisseaux ou dans quelques clairières d'aulnaies plus ou moins défrichées. Le tableau 68 en rapporte 8 relevés. On peut floristiquement définir la mégaphorbiaie basque par la combinaison des espèces suivantes : *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Myosotis scorpioides*, *Juncus acutiflorus*, *Angelica sylvestris*, *Juncus effusus*. Par sa combinaison *Juncus acutiflorus-Filipendula ulmaria*, elle se rapproche donc beaucoup de la mégaphorbiaie armoricaine, le *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae*. Toutefois, sur les relevés rapportés, je n'ai pas rencontré *Scirpus sylvaticus*, ni *Valeriana repens* et d'autres espèces y sont rares (*Cirsium palustre*, *Lythrum salicaria*). En fonction de cela, je propose d'interpréter ce groupement comme une race basque appauvrie du *Juncus acutiflori-Filipenduletum ulmariae*. La documentation rassemblée ici ne me permet pas d'y mettre en évidence de variations significatives. La carte chorologique 37 situe les relevés du tableau 68.

6.4. Le pré de fauche hygrophile : groupement à *Juncus acutiflorus* - *Oenanthe pimpinelloides*

Le pré de fauche hygrophile basque est encore plus rare que la mégaphorbiaie ; j'ai pu en réunir 4 relevés seulement, rassemblés dans le tableau 69 ; ce groupement est floristiquement défini par la combinaison des espèces suivantes : *Juncus acutiflorus*, *Oenanthe pimpinelloides*, *Gaudinia fragilis*, *Lotus uliginosus*, *Orchis laxiflora*, *Bromus racemosus*. Il se distingue donc assez peu de l'*Oenanthe peucedanifoliae-Brometum racemosi* dans sa race thermo-atlantique à *Orchis laxiflora* et *Gaudinia fragilis* ; simplement *Oenanthe pimpinelloides* y remplace *O. peucedanifolia* ; d'autres espèces manquent encore ici (*Alopecurus pratensis*, *Agrostis stolonifera*, *Cynosurus cristatus*), mais cela peut être dû à des raisons statistiques, à cause du faible nombre de relevés. Par contre, la présence de *Carex flacca*, *Pulicaria dysenterica*, *Galium uliginosum* semble indiquer des conditions édaphiques un peu plus alcalines que pour le pré de fauche hygrophile armoricain ; en conséquence, on devrait plutôt rapprocher ce groupement à *O. pimpinelloides*, non de l'*Oenanthe-Brometum*, mais plutôt du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale juncetosum acutiflori*, sous-association faiblement neutrophile, caractéristique des systèmes atlantiques intermédiaires entre système acide eu-atlantique et système alcalin eu-atlantique. A cet égard il est intéressant de relater la découverte d'une station primitive (non influencée par l'agriculteur) d'un groupement de bernes hygrophiles fauchées à *Oenanthe pimpinelloides* et *O. silaifolia* :

CARTE 37



JUNCO ACUTIFLORI-FILIPENDULETUM ULMARIAE BASQUE

10-05-82, bois de Labarthe, berme argileuse fraîche, en Chalosse (40)
sur 15 m², 100%

Oenanthe silaifolia 32, *O. pimpinelloides* 11, *Ranunculus repens* 32, *Filipendula ulmaria* 12, *Poa trivialis* 33, *Phleum pratense* 12, *Cyperus vegetus* +2, *Cardamine pratensis* +, *Senecio aquaticus* +, *Ranunculus flammula* 12, *Agrostis tenuis* 23, *Mentha aquatica* +, *Lychnis flos-cuculi* +, *Lotus uliginosus* 12, *Myosotis scorpioides* 22, *Rumex sanguineus* +, *Lysimachia vulgaris* +, *Angelica sylvestris* 12, *Holcus lanatus* 22, *Ranunculus acris* 22, *Galium palustre* 11, *Trifolium repens* 12, *Veronica chamaedrys* +, *Pulicaria dysenterica* r.

Ce relevé n'appartient pas tout-à-fait au système basque mais au système de Chalosse, ce qui pourrait expliquer l'absence de *Juncus acutiflorus*.

6.5. Le pré hygrophile pâturé : *Mentha suaveolentis-Festucetum arundinaceae*
(All. 1941) ass. nov.

6.5.1. Données floristiques

Le tableau 70 réunit 38 relevés inédits de cette association, synthétisés dans la colonne A ; la colonne B résume la composition floristique de 4 relevés extraits du travail de ALLORGE, sur le Vexin français (1922 ; tb 12 : rel. 1,4,9,15).

6.5.2. Physiographie

Le pré pâturé à *Festuca arundinacea* est par excellence le pâturage des petites vallées basques et s'installe de préférence sur les banquettes argileuses, au-dessus des petits ruisseaux d'eau vive. Topographiquement, au-dessus de lui, en général, se développe le système prairial mésophile, comme le montrent les transects 43 et 44.

6.5.3. Synfloristique et statut phytosociologique

On reconnaîtra le pré pâturé hygrophile à la combinaison des espèces suivantes : *Festuca arundinacea*, *Mentha suaveolens*, *Juncus acutiflorus*, *Pulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus*, *Epilobium parviflorum*, *Cirsium palustre*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lotus uliginosus*, *Juncus conglomeratus*, *Potentilla reptans*, *Gaudinia fragilis*. Par plusieurs de ces espèces, le groupement se rapproche donc beaucoup du *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori* étudié précédemment. Une comparaison plus fine montre qu'il s'en distingue par la présence de *Mentha suaveolens*, *Juncus conglomeratus*, *Gaudinia fragilis* et surtout par l'absence ou la rareté de *Dactylorhiza praetermissa*, *Trifolium fragiferum*, *Carex otrubae*, *C. distans*, *C. disticha*, *Potentilla anserina*. Parmi les groupements connus à *Mentha suaveolens*, on peut chercher à le comparer au *Potentillo-Menthetum rotundifoliae* initialement décrit par OBERDORFER (1957), réétudié par NAVARRO (1974), DIAZ (1974-75) ; la comparaison montre que le *Potentillo-Menthetum* est une association thermophile presque dépourvue d'espèces hygrophiles habituelles dans notre groupement : *Festuca arundinacea*, *Myosotis scorpioides*, *Galium palustre*, *Epilobium parviflorum*, *Cirsium palustre*, *Lychnis flos-cuculi*, *Juncus conglomeratus*, *J. effusus*, *Cardamine pratensis* et toutes les espèces du *Juncus-Filipenduletum* (*F. ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Juncus acutiflorus*, *Lysimachia vulgaris*...). Je pense donc pouvoir interpréter ce groupement original comme une association nouvelle à affinités thermo-atlantiques, que je propose de dénommer *Mentha suaveolentis-Festucetum arundinaceae*. En fait, ce groupement avait déjà été plus ou moins évoqué par ALLORGE (1941) dans

sa belle synthèse phytogéographique du pays basque, sans toutefois en rapporter des relevés précis ; il est juste alors de rappeler le nom de ce grand botaniste dans le nom de notre association qui doit s'écrire *Mentho suaveolentis-Festucetum arundinaceae* (All. 1941) ass. nov. (rel. type : 32/70).

6.5.4. Physionomie

La physionomie du *Mentho-Festucetum* est plutôt morne car le groupement est dominé par des monocotylédones (graminées et juncacées), aux floraisons trop peu voyantes pour égayer ces prairies, cependant quelques dicotylédones telles que *Mentha suaveolens* et *Pulicaria dysenterica* tentent, par leur feuillage blanchâtre tomenteux, d'éclairer le gazon prairial ; on notera les convergences morphologiques entre ces deux espèces au niveau du feuillage et on en rapprochera *Mentha longifolia*, autre espèce des prairies argileuses pâturées (voir le *Juncus-Menthetum longifoliae* d'Europe moyenne et centrale). Au cours de l'été, quelques espèces de la mégaphorbiaie apportent tardivement une note plus colorée. La stratification est bien structurée : à l'image de ce que l'on observe pour le *Juncus-Cynosuretum* (système armoricain) et le *Pulicario-Juncetum inflexi*, on remarque une strate inférieure dense constituée par des espèces basses, rampantes ou à rosettes, et une strate supérieure formée par des espèces dressées (*Juncus acutiflorus*, *Mentha suaveolens*, *Cirsium palustre*...).

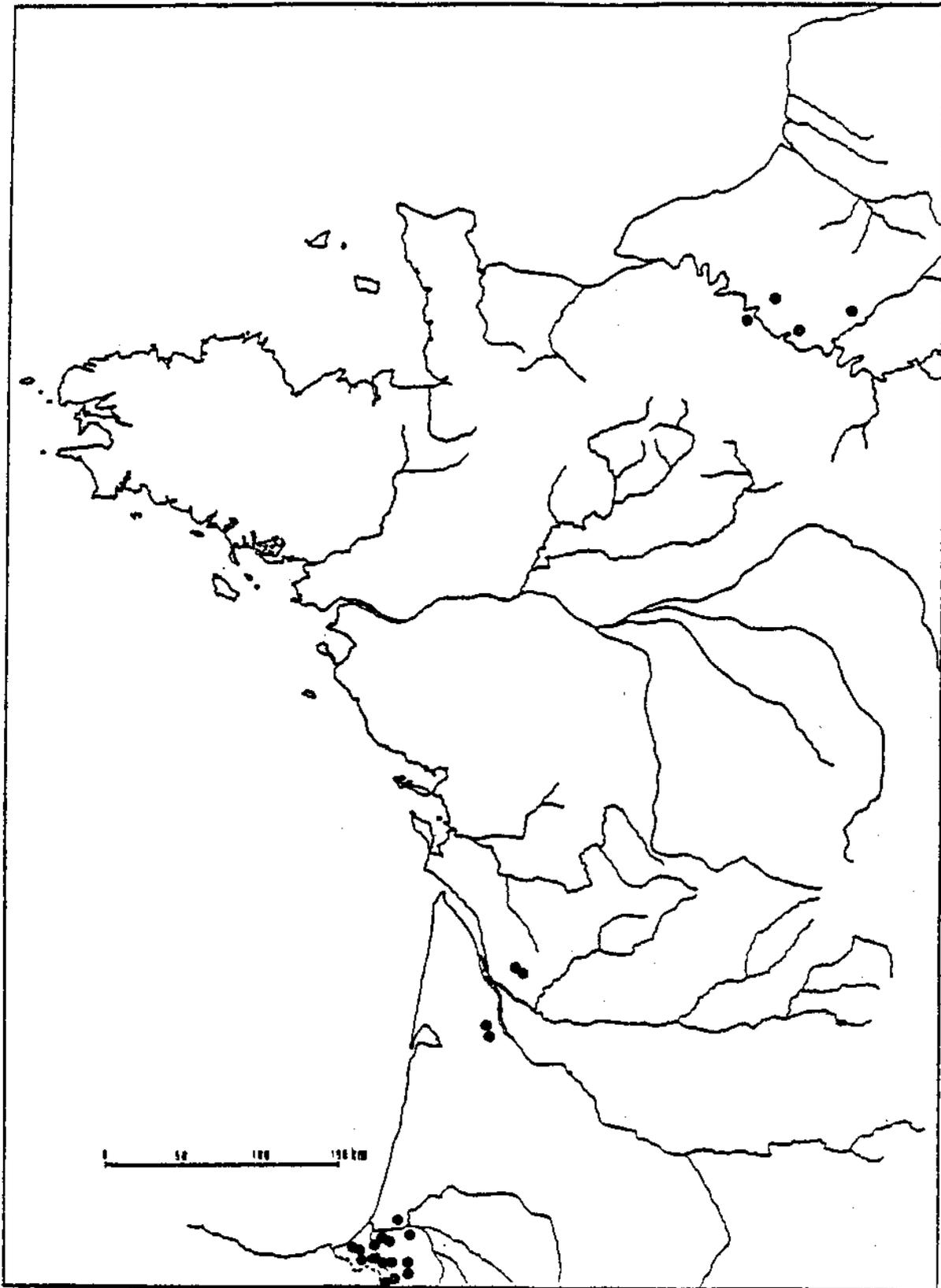
6.5.5. Synécologie et variations

Ainsi que l'a déjà écrit ALLORGE (1941), le pré à *Mentha suaveolens* et *Festuca arundinacea* est caractéristique des alluvions argileuses faiblement alcalines, inondées en hiver par le débordement des ruisseaux grossis des pluies automnales et hivernales ; il est caractéristique aussi des traitements en pâture exclusive par le gros bétail ; le sol, lourd, est très souvent défoncé par le pas des animaux.

En fonction de ce que j'ai observé pour d'autres systèmes intermédiaires entre système acide et systèmes alcalins (III-5-7), il se pourrait que le tableau présenté ici corresponde à une sous-association à *Juncus acutiflorus* d'un *Mentho-Festucetum* plus large, qui s'opposerait à une sous-association typique indicatrice de sols plus alcalins, dépourvue de *Juncus acutiflorus* et qui reste à étudier dans le sud-ouest de la France ; pour cette raison, je préfère ne pas trop m'avancer dans l'interprétation des variations du *Mentho-Festucetum* Basque. Les quelques variations que j'ai pu observer sont à relier à des variations topographiques corrélatives ; le tableau 70 montre qu'on peut mettre en évidence :

- une variation de niveau supérieur à *Lolium perenne*, *Cynosurus cristatus*, *Daucus carota*, *Trifolium pratense*, *Prunella vulgaris*, *Centaurea cf. thuillieri* ;
- une variation de niveau moyen, où se mêlent des espèces de la précédente et de la suivante ;
- une variante de niveau inférieur plus mouilleux, riche en espèces hygrophiles dont certaines sont relictuelles de la mégaphorbiaie : *Myosotis scorpioides*, *Pulicaria dysenterica*, *Angelica sylvestris*, *Lythrum salicaria*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Hypericum tetrapterum*, *Epilobium parviflorum*, *Filipendula ulmaria*...

CARTE 38



MENTHO SUAVEOLENTIS-FESTUCETUM ARUNDINACEAE

6.5.6. Synchorologie

Le *Mentho-Festucetum arundinaceae* est encore trop peu connu pour qu'on puisse en cerner l'aire générale ; c'est une association thermophile qui relaie le *Pulicario-Juncetum inflexi*, nord et centre-atlantique, dans le sud-ouest de la France, surtout au sud de la Dordogne. La carte 38 rassemble les stations connues de cette association, y compris les relevés de la variante à *Cyperus longus* propre à un autre système. Les travaux de ALLORGE (1922) montrent qu'un groupement très voisin existe dans le Vexin français (col. B du tableau 70), en situation plutôt thermophile ; il s'apparente aux variations de niveau supérieur du *Mentho-Festucetum* basque ; mais il y manque *Juncus acutiflorus* et *J. conglomeratus*. Je le rattacherai donc au *Mentho suaveolentis-Festucetum arundinaceae* ; cette association doit, par conséquent, admettre une aire assez vaste et s'intégrer dans d'autres systèmes hygrophiles que le système basque. Les stations du Vexin ont été reportées sur la carte 38.

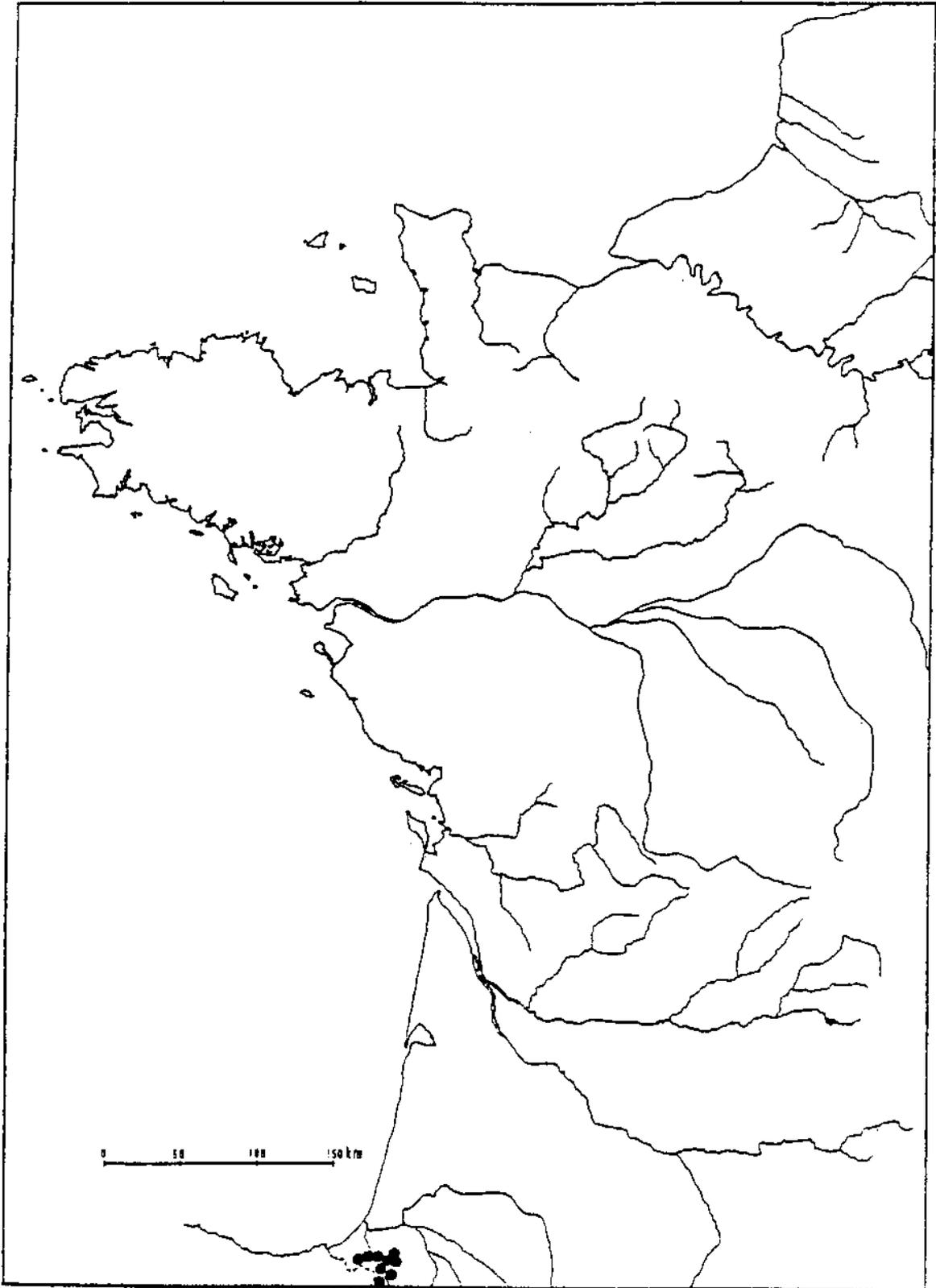
6.6. Le pré oligotrophe hygrophile à *Carum verticillatum* et *Lychnis flos-cuculi* (tableau 71)

Dans les petites vallées basques, au voisinage des ruisseaux et du *Mentho-Festucetum arundinaceae*, on observe assez souvent un petit groupement, d'interprétation phytosociologique encore mal précisée, caractérisé par la combinaison des espèces suivantes : un groupe d'espèces des prairies mésotrophes hygrophiles plus ou moins relictuelles du *Mentho-Festucetum* : *Juncus acutiflorus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lotus uliginosus*, *Cardamine pratensis*, *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans*, *Gaudinia fragilis*, *Mentha suaveolens*, *Ajuga reptans*, *Festuca arundinacea*, *Cynosurus cristatus*, *Plantago lanceolata*... auquel s'ajoute un groupe d'espèces caractéristiques des marais acidiphiles oligotrophes : *Carum verticillatum*, *Potentilla erecta*, *Luzula multiflora*, *Succisa pratensis*, *Wahlenbergia hederacea*, *Scutellaria minor*, *Carex echinata*, *C. panicea*, *C. laevigata*, *Anagallis tenella*, *Carex ovalis*, *Carex pallescens*, *Agrostis canina*, *Molinia coerulea*, *Carex demissa*. Par ce dernier groupe, il se distingue donc bien du *Mentho-Festucetum*, alors que par le premier, il se différencie du pré tourbeux étudié ci-après. Ces observations démontrent le caractère charnière de ce groupement, à la jonction floristique entre pré hygrophile mésotrophe et marais tourbeux ; le transect 44 montre par ailleurs son rôle de charnière topographique entre ces deux mêmes groupements.

Sur le plan phytosociologique, on doit rapprocher ce groupement, surtout sa variation à *Scorzonera humilis* et *Carex pallescens*, du *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis* propre au système acide eu-atlantique ; on se souvient que cette association est caractérisée par un groupe d'espèces mésotrophes relictuelles du *Juncus-Cynosuretum* et un groupe d'espèces des bas-marais acidiphiles. Toutefois, le groupement présent se distingue du *Cirsio-Scorzoneretum* par un important lot d'espèces qui, dans le système armoricain, se limite presque exclusivement au marais tourbeux (*Caro-Juncetum acutiflori*) : *Wahlenbergia hederacea*, *Carex echinata*, *C. laevigata*, *Scutellaria minor*, *Anagallis tenella* ; en outre, ici, manque *Cirsium dissectum*, qui semble rare dans les plaines basques occidentales. Tout en reconnaissant les liaisons entre ces deux groupements, je ne peux cependant les identifier totalement, même au niveau de variation. Remettant à plus tard une interprétation définitive, j'en resterai au rang de groupement provisoire pour le pré oligotrophe basque.

Il est clair que ce groupement oligotrophe dérive du *Mentho-Festucetum arundinaceae*, sous l'influence du piétinement par le bétail. Floristiquement, il varie peu ; j'ai simplement mis en évidence une variation à *Scorzonera humilis* et *Carex pallescens*, plus évoluée, s'opposant à une variation moins évoluée. Comme le montre le transect 46, ces deux syntaxons peuvent entrer en

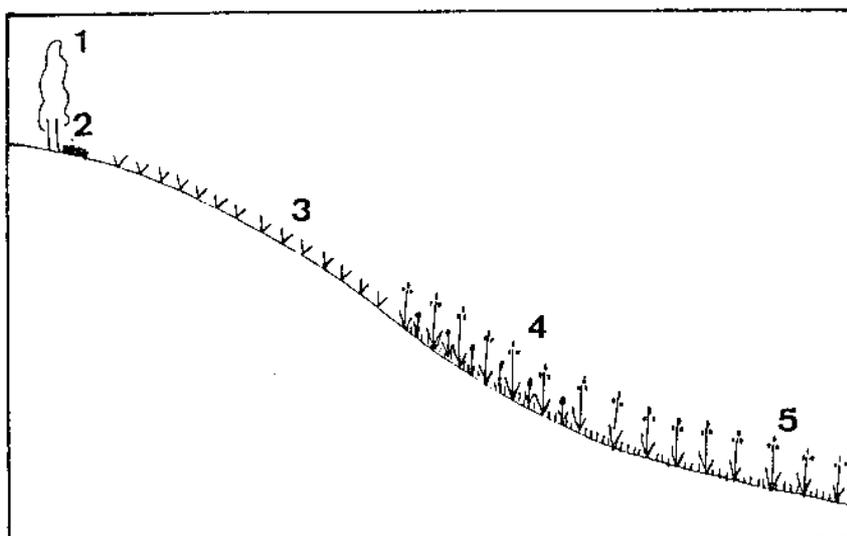
CARTE 39



GROUPEMENT A LYCHNIS FLOS-CUCULI-CARUM VERTICILLATUM

contact au sein d'une même prairie humide :

Transect 46 : Itxassou (64), route d'Espelette



1. manteau préforestier
2. ourlet
3. prairie mésophile
4. pré oligotrophe à *Carum verticillatum*, *Lychnis flos-cuculi*, *Scorzonera humilis*, *Carex pallescens*
5. id. sans *Scorzonera humilis*

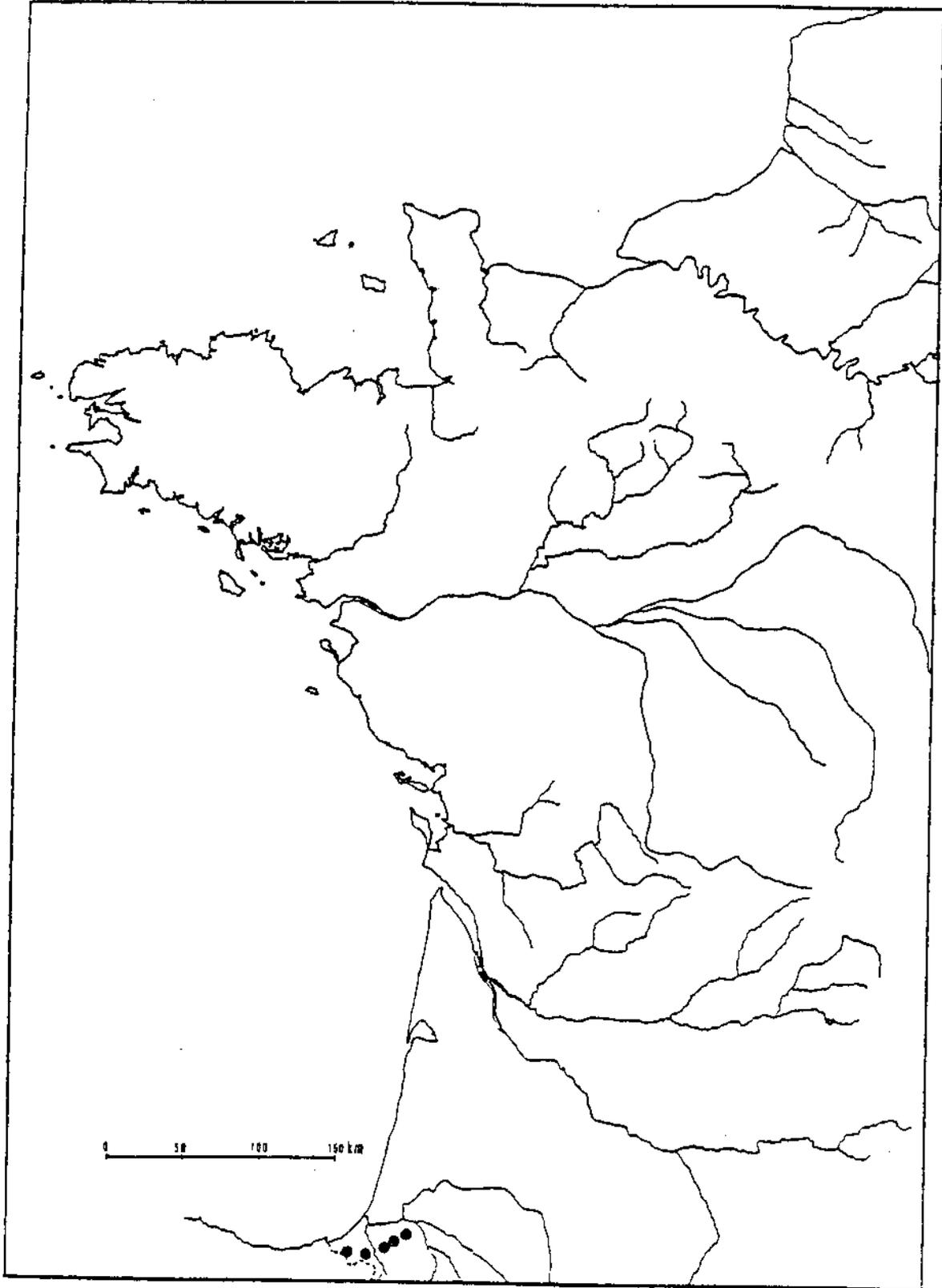
Ce groupement original ne m'est actuellement connu que des plaines occidentales basques ; la carte chorologique 39 résume la localisation des relevés du tableau 71.

6.7. Le pré tourbeux acidiphile : *Caro verticillati-Juncetum acutiflori*

Localement, quelques fonds de vallées basques peuvent être occupés par des marais tourbeux que l'on peut rapprocher du *Caro verticillati-Juncetum acutiflori* ; comme le montrent les transects 44 et 45, le passage de cette association aux prés mésophiles ou hygrophiles mésotrophes s'effectue par le groupement charnière à *Carum verticillatum-Lychnis flos-cuculi* étudié précédemment. Il peut dériver de ce dernier, mais aussi provenir de la dégradation de l'aulnaie tourbeuse (*Carici laevigatae-Alnetum*).

D'après les quelques relevés que j'ai pu réunir, le *Caro-Juncetum* des plaines basques occidentales est caractérisé par l'absence ou la rareté des espèces prairiales banales ou des espèces du *Mentho-Festucetum* et par l'abondance des espèces de bas-marais dont un grand nombre en commun avec le groupement précédent ; sont cependant plus spécifiques du *Caro-Juncetum*, *Carex hostiana*, *Carex pulicaris*, *Eriophorum angustifolium* ; *Molinia coerulea* y est constante (tableau 72). Par rapport au *Caro-Juncetum* eu-atlantique étudié antérieurement, il manque cependant *Cirsium dissectum*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex nigra* ; on peut donc interpréter le marais basque comme une race originale du *Caro verticillati-Juncetum acutiflori*. Par ailleurs, la présence de *Carex hostiana* et *C. pulicaris* le rapproche des variations subalcalines du *Caro-Juncetum* observées notamment dans les grands marais du Cotentin (*Caro-*

CARTE 40



CARO VERTICILLATI-JUNCETUM ACUTIFLORI BASQUE

Juncetum acutiflori juncetosum subnodulosi). Cette observation prouve que les substrats des marais basques étudiés ici ne sont que modérément acides et va dans le sens des remarques du même ordre que j'ai faites à propos du pré hygrophile de fauche basque et du *Mentho-Festucetum arundinaceae*.

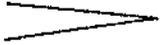
Il n'est guère possible de mettre en évidence des variations nettes au sein de ce groupement par suite du faible nombre de relevés ; on peut simplement signaler que le relevé 4 possède encore quelques espèces prairiales (*Trifolium pratense*, *Ranunculus repens*, *Veronica chamaedrys*) ; le transect 44 montre la position de ce relevé, charnière entre le *Caro-Juncetum* "pur" et le groupement à *Carum verticillatum* et *Lychnis flos-cuculi*.

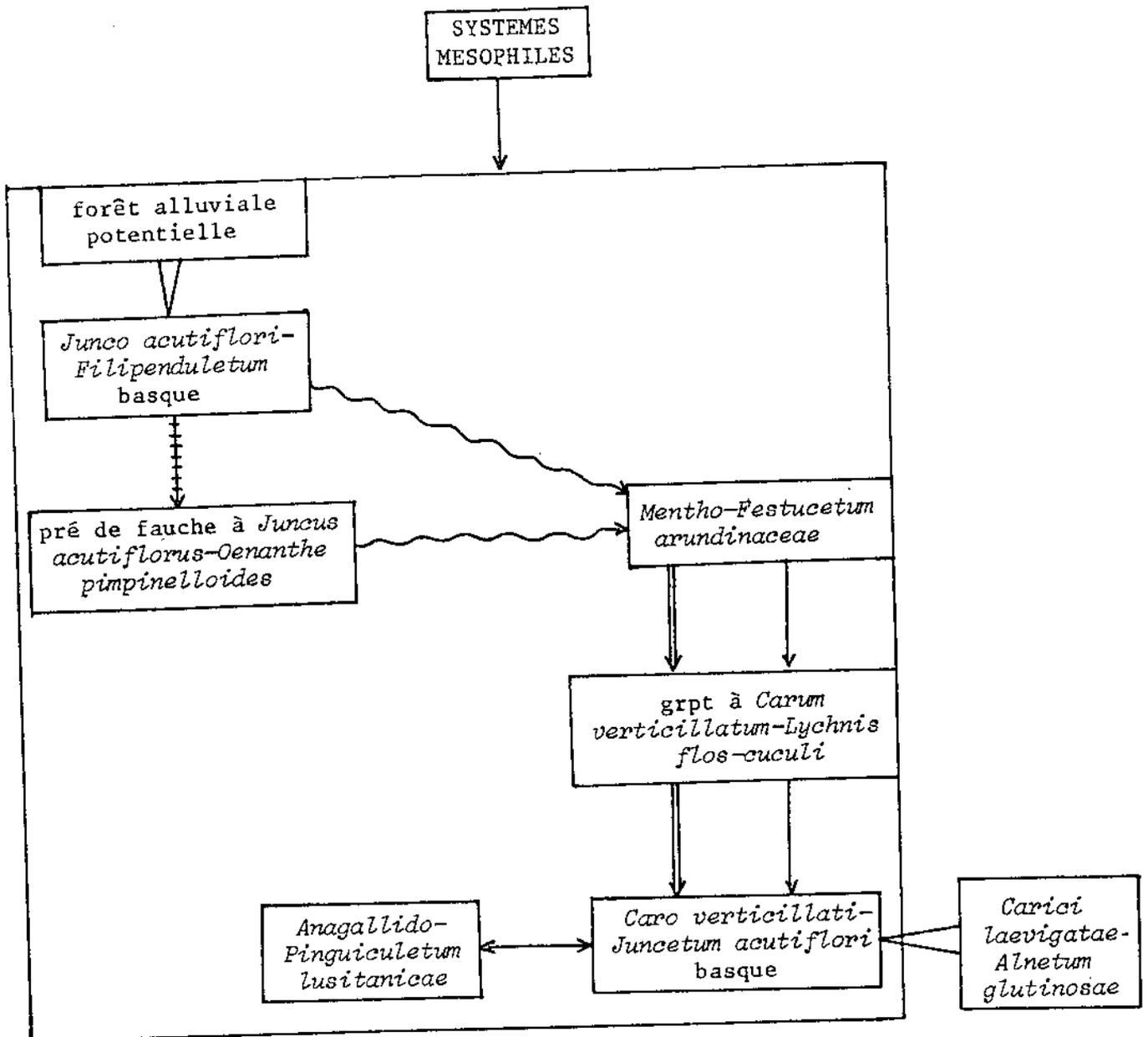
Signalons, pour terminer, que dans certains cas, au niveau des plages tourbeuses dénudées, on peut observer, comme dans le Massif armoricain, des individus d'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanicae* (voir III-2-10).

La carte chorologique 40 résume la localisation des relevés du tableau 72.

6.8. Schéma du système alluvial basque

Une synthèse des paragraphes précédents peut être tentée au moyen d'un graphe résumant l'ensemble des éléments du système alluvial basque et leurs interrelations, en attribuant aux flèches les significations suivantes :

	relation topographique, flèche tournée vers les niveaux inférieurs
	dynamique régressive, pointe tournée vers les groupements dérivés
	traitement en fauche, flèche tournée vers les groupements dérivés
	traitement en pâture, flèche tournée vers les groupements dérivés
	passage vers un groupement hygrophile oligotrophe, pointe tournée vers ce dernier
	relation de voisinage



7 - SYSTEME ALLUVIAL ARRIERE-LITTORAL ARMORICAIN A *CYPERUS LONGUS*

On a décrit précédemment l'histoire géologique quaternaire du littoral français (III-4-1) et ses conséquences sur l'individualisation de systèmes prairiaux hygrophiles développés en arrière d'une ligne de dunes dunkerquiennes. Sur le littoral du département de la Manche, on observe des systèmes géomorphologiques identiques ; mais la végétation prairiale y est suffisamment originale pour qu'on lui consacre un chapitre particulier.

7.1. Introduction géographique

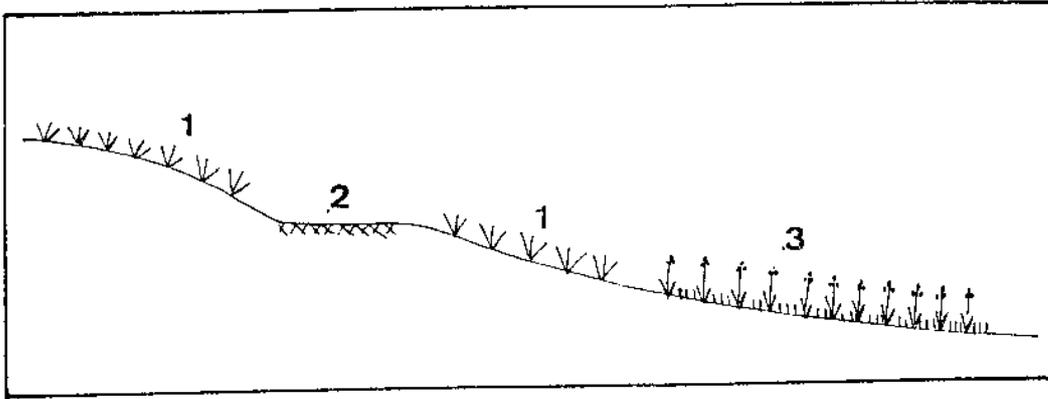
J'étudierai donc ici un ensemble de groupements développés entre un cordon dunaire et la falaise morte, plus particulièrement sur le littoral de la presqu'île cotentine (de Genêts à Portbail, sur la côte occidentale ; de Quinéville au val de Saire, à l'est) et en quelques sites de la Cornouaille finistérienne (environs de Tréguennec, en Bretagne). Ces dépressions arrière-littorales ont été remblayées par des alluvions récentes apportées par les ruisseaux se dirigeant vers la mer. Elles sont le domaine des prairies hygrophiles ou, parfois, lorsque la dépression est incomplètement comblée, des marais, comme à Gattemare, dans le Cotentin septentrional. Toutefois, actuellement, ces prairies hygrophiles entrent en compétition avec des cultures maraîchères florissantes sur ces sols favorables : chou-fleur, carotte, pomme de terre, poireau ; ces exploitations agricoles maraîchères sont particulières au nord-ouest de la France, se limitant au Cotentin (Val de Saire, région de Pirou et Créances) et aux côtes bretonnes septentrionales (pays de Léon, avec en plus l'artichaut), c'est-à-dire à la "Ceinture dorée". Le climat qui règne sur ces régions est atlantique moyen (type 13 à Tréguennec et peut-être sur le littoral du Cotentin).

J'y ajouterai quelques observations provenant de petites vallées de la région de Montendre (Charente-Maritime et Gironde), système prairial présentant quelques points communs avec celui du littoral armoricain ; le climat y est thermo-atlantique à déficit hydrique (type 11).

7.2. Les paysages végétaux

Dans les dépressions arrière-littorales du Cotentin, la mer n'est jamais loin ; mais des rideaux d'arbustes peuvent couper la vue vers le large. Parfois, même, le paysage classique de bocage atlantique est reconstitué, entre les haies denses et les chemins creux ; mais ceux-ci restent peu développés car la plage et les dunes sont proches. Les prairies hygrophiles elles-mêmes se rattachent plus ou moins brusquement à la "mielle", cette arrière-dune stabilisée riche en espèces mésoxérophiles calcicoles, propre au Cotentin et à la Bretagne, comme le montre le transect suivant :

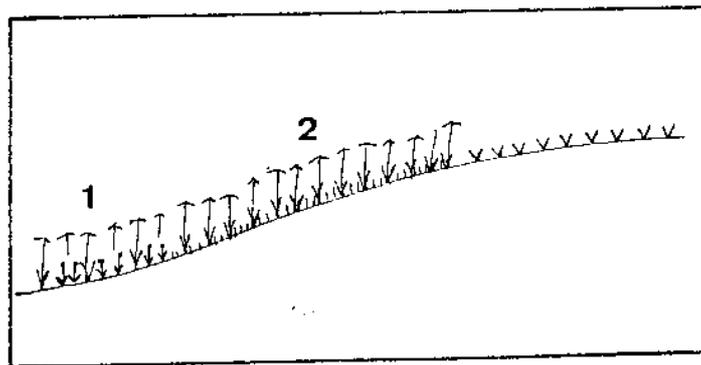
Transect 47 : route littorale de Genêts à Saint-Jean-le-Thomas, près du Bourg (50)



1. arrière-dune stabilisée, coupée par la route de Saint-Jean-le-Thomas -2-, "mielle" à *Anacamptis pyramidalis*, *Eryngium campestre*, *Knautia arvensis*, *Galium verum*...
3. prairie hygrophile de fauche : *Trifolium patentis*-*Brometum racemosi juncetosum inflexi*

Ce qui, à mon sens, caractérise ce système vis-à-vis des autres, c'est la formation à *Cyperus longus* qui semble jouer le rôle d'une mégaphorbiaie initiale ; elle se diversifie notamment en fonction de la topographie :

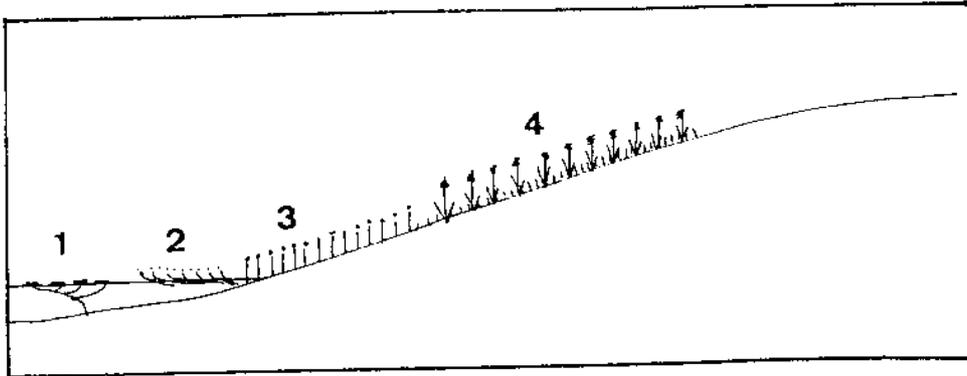
Transect 48 : la Belle Croix, entre Bréville-sur-mer et Coudeville (50)



1. *Carici-Cyperetum longi ranunculetosum repentis* var. à *Juncus acutiflorus* de bas niveau (avec *Oenanthe fistulosa*)
2. id. de haut niveau (sans *Oenanthe fistulosa*)

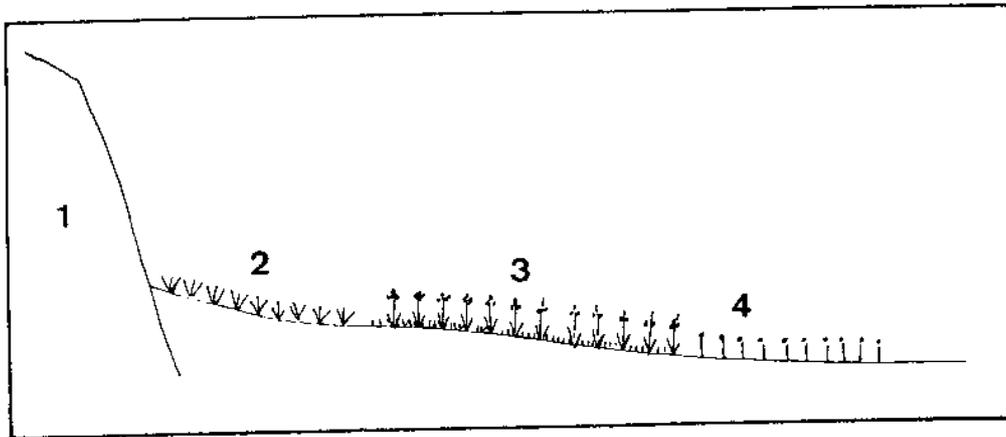
Mais le plus souvent, cette formation est dégradée par l'exploitation pastorale et est remplacée par des associations de substitution :

Transect 49 : Glatigny (50)



1. groupements aquatiques (*Potametea*)
2. prairies flottantes (*Sparganio-Glycerion*)
3. groupement amphibie : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*
à *Eleocharis palustris*
4. pré de fauche hygrophile : *Trifolio patentis-Brometum racemosi*
juncetosum inflexi

Transect 50 : Bréville-sur-mer (50)



1. falaise morte
2. système mésophile non inondable
3. pré hygrophile pâturé : *Junco-Cynosuretum cristati pulicarietosum*
dysentericae
4. dépression inondable : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum*
acutiflori à *Eleocharis palustris*

7.3. Le groupement à *Cyperus longus* : *Carici otrubae-Cyperetum longi* Tx et Oberd. 1958 nom. inv.

7.3.1. Données floristiques

Le tableau 73 réunit 33 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 9 relevés déjà publiés, synthétisés dans les colonnes B et C provenant des sources suivantes :

col. B : 5 rel. DIAZ 1974-75 (p. 416)
col. C : 4 rel. TÜXEN et OBERDORFER 1958 (tab. 33, B ; tb 34 : rel. 86)

7.3.2. Synfloristique et statut phytosociologique

Le groupement étudié ici est particulièrement reconnaissable à la présence et l'abondance de *Cyperus longus* ; il s'agit toutefois plus qu'un faciès car on y trouve assez souvent les espèces suivantes : *Agrostis stolonifera*, *Polygonum amphibium terrestre*, *Holcus lanatus*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus* et, moins souvent, *Calystegia sepium*, *Carex otrubae*, *Oenanthe crocata*. Un groupement proche de celui-ci a été décrit sous le nom de *Carici otrubae-Cyperetum longi* (initialement *Cypero-Caricetum otrubae*, mais ce nom doit être inversé car la physionomie est donnée par le *Cyperus*) d'Espagne (TÜXEN et OBERDORFER 1958, DIAZ 1974-1975). Le nôtre s'en distingue par une plus grande présence de *Agrostis stolonifera*, *Polygonum amphibium terrestre*, *Oenanthe crocata* ; mais ces différences ne me paraissent pas suffisantes pour le distinguer du *Carici-Cyperetum* ibérique ; aussi est-ce à cette association que je rattacherai finalement le groupement du littoral armoricain. On doit préciser que ce *Carici-Cyperetum longi* est bien différent du *Cyperetum longi* étudié par MICEVSKI (1957) en Macédoine balkanique ; ce dernier est riche en *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus ophloglossifolius*, *Poa trivialis sylvicola*... et doit être rapproché des associations de dépressions inondables à *Oenanthe fistulosa* comme il en existe dans les systèmes hygrophiles de l'ouest de la France.

7.3.3. Physionomie et phénologie

Comme je l'ai déjà laissé entendre dans le paragraphe précédent, la physionomie du groupement est imposée par l'abondance de *Cyperus longus* ; à l'optimum, cette espèce peut atteindre 1,50 mètre et l'aspect du groupement est celui d'une mégaphorbiaie, ou mieux, d'une roselière fortement atterrie. D'autres espèces de grande taille participent aussi à la physionomie : des héliophytes (*Iris pseudacorus*, *Phragmites australis*), des plantes volubiles (*Calystegia sepium*). Une strate plus basse est souvent bien structurée par des espèces prairiales hygrophiles.

La phénologie est tardi-vernale et estivale ; elle est marquée par la floraison de *Cyperus*, assez discrète en dépit de l'abondance des épillets rougeâtres, mais petits, de l'espèce.

7.3.4. Synécologie et variations écologiques

La synécologie du *Carici-Cyperetum* est très voisine de celle des mégaphorbiaies à *Filipendula ulmaria* étudiées dans divers systèmes : groupement fortement atterri (différence par rapport aux roselières classiques), sur sol hydromorphe, mésotrophe à eutrophe.

En dehors de toute influence biotique, le groupement est paucispécifique,

car il est dépourvu d'un grand nombre d'espèces prairiales ; les relevés correspondants sont à rechercher en situation protégée de telles influences, par exemple en arrière des clôtures ; cette variation peut être considérée comme la sous-association *typicum* nov. (rel. type : 1 /73) ; c'est à celle-ci que se rapportent la plupart des relevés publiés par DIAZ (col. B). Les influences du bétail sur la cypéaie induisent l'apparition d'un grand nombre d'espèces prairiales : *Ranunculus repens*, *Poa trivialis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Plantago lanceolata*... et des pionnières du *Pulicario-Juncetum inflexi* (*Pulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus*, *Epilobium parviflorum*, *Festuca arundinacea*). On peut réunir tous ces relevés dans une sous-association *ranunculetosum repentis* nov. (rel. type : 27/73). Celle-ci présente un certain nombre de variantes, parmi lesquelles :

- une variante à *Juncus acutiflorus* et *Lotus uliginosus*, à tendance acidiphile, pas rare dans le Cotentin ; la présence d'*Oenanthe fistulosa* dans quelques relevés indique des situations topographiques plus basses (transect 48) ;
- une variante à *Angelica sylvestris*, *Epilobium hirsutum*, *Filipendula ulmaria*, où manquent un certain nombre d'espèces prairiales ; elle précise des relations possibles avec les mégaphorbiaies planitiaies à *Filipendula ulmaria*.

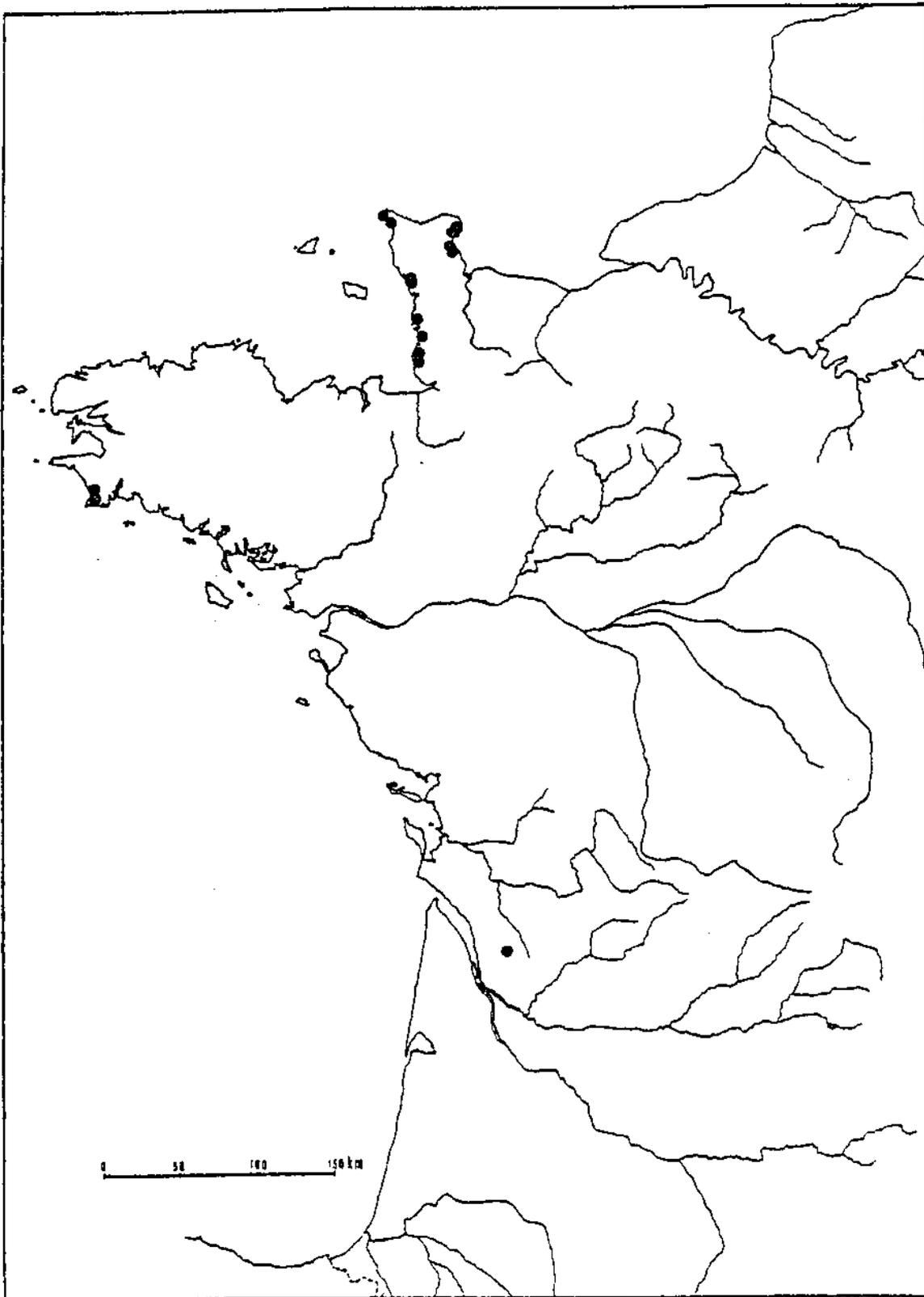
7.3.5. Synchronologie

Le *Carici otrubae-Cyperetum longi* possède une aire thermo-atlantique, de L'Espagne au Cotentin français. La carte chorologique 41, qui rassemble mes données personnelles, devra être considérablement complétée dans l'avenir, car l'association semble assez fréquente dans tout le sud-ouest de notre pays, au sud de la Charente. On peut d'ailleurs même préciser que le *Carici-Cyperetum* possède des affinités subtropicales manifestes, car le genre *Cyperus* est répandu dans toutes les régions chaudes du globe.

7.3.6. Synsystématique

La place synsystématique du *Carici-Cyperetum longi* est délicate à préciser. L'existence de la sous-association *typicum* montre que l'association ne peut se rattacher aux unités prairiales hygrophiles puisqu'elle est typiquement très pauvre en espèces prairiales. La présence d'éléments des mégaphorbiaies (*Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*...) est trop faible pour qu'on envisage son rattachement à ces unités. Finalement, le *Carici-Cyperetum* semble devoir se rattacher à la classe des *Phragmitetea*, comme l'avaient remarqué TÜXEN et OBERDORFER (1958), ce que ne contredit pas sa structure de roselière ; mais les unités inférieures sont encore très imprécises. Cette association, d'un grand intérêt, constituerait un relais chorologique entre les roselières eurasiatiques et les roselières pantropicales, souvent riches en diverses espèces de *Cyperus*, comme il en existe en Afrique et Amérique tropicales.

CARTE 41



CARICI-CYPERETUM LONGI

7.4. Les dépressions longuement inondables : *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*

Le tableau 74 réunit quelques relevés inédits de dépressions inondables à *Oenanthe fistulosa* observées au voisinage du *Carici-Cyperetum longi*. On voit clairement que ce groupement ne diffère guère de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* étudié à diverses reprises dans les paragraphes précédents. Plus précisément, les divers relevés s'intègrent soit dans la sous-association *typicum* (rel. 7 à 13), soit dans la sous-association *juncetosum acutiflori*, un peu plus acidiphile (rel. 1 à 6). Par ailleurs des variations de niveaux topographiques sont marquées par les variantes à *Eleocharis uniglumis* (niveaux supérieurs) ou *E. palustris* (niveaux inférieurs). Il est probable qu'une partie au moins de ces relevés dérive de la dégradation du *Carici-Cyperetum longi* par l'exploitation pastorale, notamment des variations à *Oenanthe fistulosa* de cette association.

Les relevés de ce tableau 74 sont reportés sur les cartes chorologiques 4 et 19, selon les sous-associations.

7.5. Le pré de fauche hygrophile : *Trifolio patentis-Brometum racemosi* ass. nov.

7.5.1. Données floristiques

Le tableau 75 rassemble l'ensemble de ma documentation sur cette association, 27 relevés synthétisés dans la colonne de droite.

7.5.2. Synfloristique et statut phytosociologique

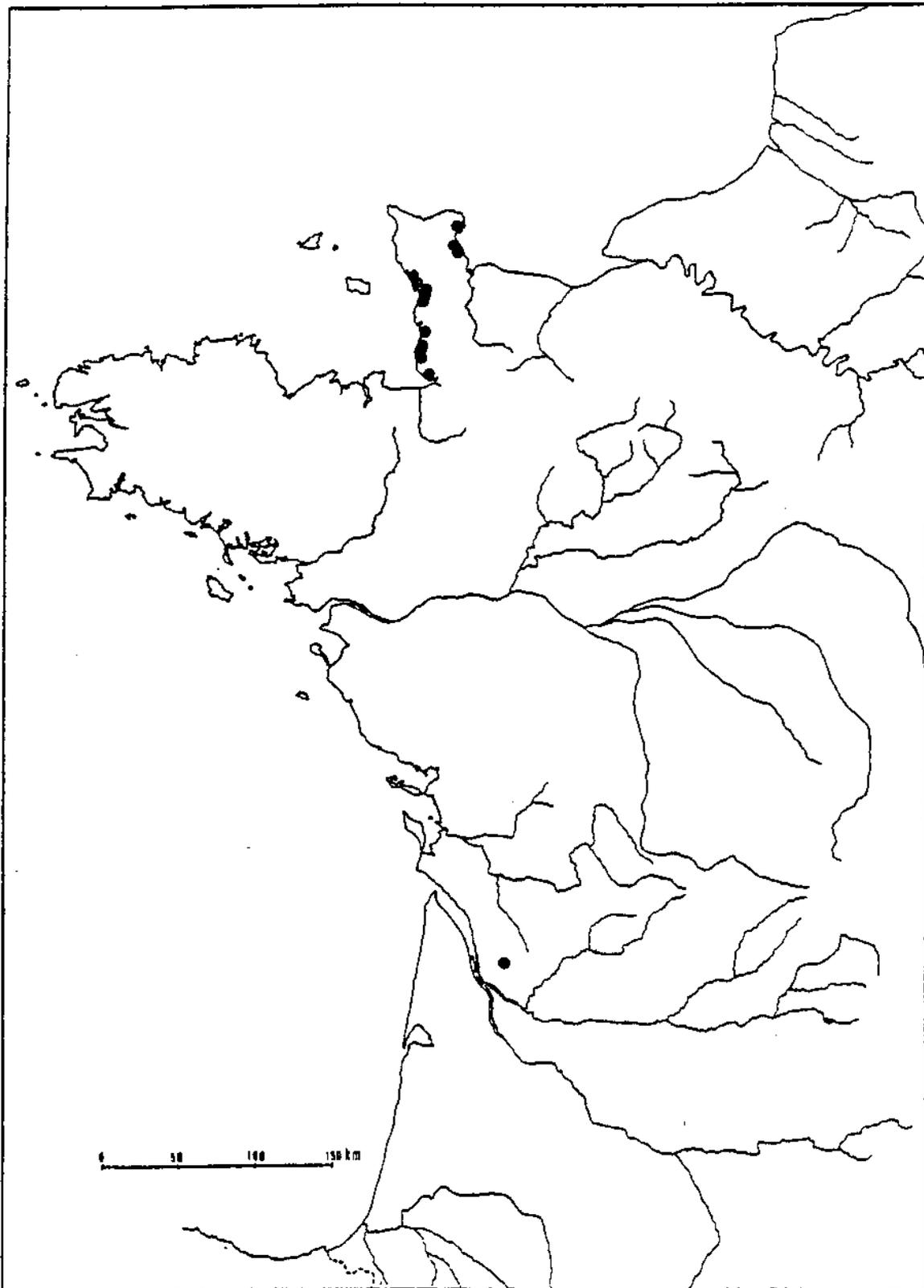
Le pré de fauche hygrophile arrière-littoral du Cotentin est typiquement reconnaissable à la combinaison des espèces suivantes : *Bromus racemosus*, *Trifolium patens*, *Juncus acutiflorus*, *Trifolium dubium*, *Orchis laxiflora*, *Rhinanthus minor*. Plusieurs d'entre-elles le rapprochent d'autres associations de prairies de fauche antérieurement étudiées telles l'*Oenantho peucedanifoliae-Brometum racemosi* et le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* ; la tonalité phytogéographique est effectivement atlantique. Toutefois, dans le cas présent, l'une et l'autre des *Oenanthe* caractéristiques de ces deux dernières associations, ainsi que *Alopecurus pratensis*, hôte habituel de ces milieux, manquent. Par ailleurs, *Trifolium patens* peut être considérée comme caractéristique locale de ce groupement ; cette espèce est généralement peu représentée dans les prairies européennes, tout en ayant une aire assez large ; elle apparaît, par exemple, dans le *Trifolio patentis-Calthetum palustris* étudié en Autriche par KUYPER et al. (1978) ; toutefois, dans ce cas, la tonalité phytogéographique est nettement centre-européenne.

La combinaison floristique du pré hygrophile du Cotentin lui assure donc une grande originalité ; je propose de l'interpréter comme une association nouvelle, sous le nom de *Trifolio patentis-Brometum racemosi* ass. nov.

7.5.3. Physionomie et phénophases

Les individus de *Trifolio-Brometum* sont esthétiquement plutôt attirants, en dépit de l'importance des graminées à floraison discrète, car quelques espèces aux vives floraisons éclairent efficacement la prairie : les corolles jaunes de *Trifolium dubium*, *Rhinanthus minor*, le rouge pourpre ou violacé de *Trifolium pratense*, *Orchis laxiflora*, *Centaurea thuillieri*, l'orange de *Trifolium patens*. La stratification est souvent bien accusée entre une strate supérieure de plantes dressées (*Bromus racemosus*, *Juncus acutiflorus*, *Lychnis flos-cuculi*,

CARTE 42



TRIFOLIO PATENTIS-BROMETUM RACEMOSI

beaucoup de graminées) et une strate inférieure de plantes stolonifères (*Agrostis stolonifera*, *Ranunculus repens*...) ou rampantes (*Trifolium fragiferum*, *T. repens*...)

La phénologie est tardi-vernale et estivale ; une première phénophase est marquée par la floraison de quelques orchidées (*Orchis laxiflora*, *Dactylorhiza praetermissa*) ; elle est suivie d'une seconde marquée par la floraison des *Trifolium*. Si la faux de l'agriculteur ne vient pas couper le fourrage, une phénophase tardi-estivale peut encore éclairer la prairie par les capitules de *Centaurea thuillieri* et de *Pulicaria dysenterica*.

7.5.4. Synécologie et variations

Le *Trifolio-Brometum racemosi* constitue la prairie de fauche hygrophile dérivant du *Carici-Cyperetum longi*, au moins au niveau du Cotentin littoral, la fauche intervenant au début du mois de juillet ; le *Carici-Cyperetum* est totalement destructuré et *Cyperus longus* n'apparaît plus qu'exceptionnellement dans le *Trifolio-Brometum* ; seule l'analyse des contacts permet de relier les deux éléments de ce système.

Malheureusement, cette intéressante association est fragile, car elle est sensible au pâturage, même extensif ; cette influence biotique induit l'apparition d'espèces plus ou moins indicatrices de substrats alcalins tassés : *Juncus inflexus*, *Carex distans*, *C. hirta*, *Epilobium parviflorum* ; cette action détermine au sein du *Trifolio-Brometum*, une sous-association *juncetosum inflexi* nov. (rel. type : 18/75), s'opposant à une sous-association *typicum* nov. (rel. type de l'association et de cette sous-association : 1/75). Un pâturage plus intensif élimine plusieurs espèces sensibles, notamment l'ensemble différentiel de l'association : *Bromus racemosus*, *Trifolium dubium*, *T. patens*, *Rhinanthus minor*, *Orchis laxiflora* ; on passe alors au *Pulicario-Juncetum inflexi*, étudié ci-après. Dans quelques relevés, notamment le relevé 15, apparaissent des espèces de bas-marais oligotrophes, ce qui prouve une évolution possible dans ce sens.

7.5.5. Synchronologie

Le *Trifolio-Brometum racemosi* est actuellement surtout connu du littoral du Cotentin, ainsi que le montre la carte 42 ; il est cependant probable que son aire est plus vaste et qu'il s'insère dans d'autres systèmes encore peu connus. C'est une association essentiellement thermophile ; le tableau 75 correspond à une population de relevés provenant du Cotentin occidental (de Genêts à Portbail) ; le tableau 76 réunit 12 relevés du Cotentin oriental ; sur des arguments physiographiques et systématiques, je les rapporte à un *Trifolio-Brometum* appauvri, bien qu'il y manque *Trifolium patens* et *Orchis laxiflora*, espèces plus ou moins thermophiles ; il reste encore *Gaudinia fragilis*. On y retrouve la sous-association à *Juncus inflexus*.

7.6. Les prés hygrophiles pâturés : *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori* var. à *Carex otrubae*, *Juncus-Cynosuretum pulicarietosum dysentericae*

Le pré hygrophile dérivant du *Trifolio-Brometum racemosi* ou du *Carici-Cyperetum longi* par le pâturage est floristiquement défini, dans le Cotentin, par *Juncus inflexus*, *Pulicaria dysenterica*, *Festuca arundinacea*, *Epilobium parviflorum*, *Carex flacca*, *Juncus acutiflorus* (tableau 77)... Il ne diffère donc que faiblement du *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori* étudié antérieurement (systèmes 5) ; la présence épisodique de *Dactylorhiza praetermissa* permet même de préciser qu'il se rattache à la race nord-atlantique de cette sous-association du *Pulicario-Juncetum*. Cependant, quelques petites différences

floristiques apparaissent : présence de *Cyperus longus*, en vitalité réduite, relictuelle du *Carici-Cyperetum*, de *Oenanthe lachenali*, *Carex otrubae*, *C. distans*, *Juncus articulatus*, *Trifolium fragiferum* ; ces espèces manquent dans le *Pulicario-Juncetum juncetosum acutiflori* des autres systèmes, alors qu'elles apparaissent dans la variante subhalophile du *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* (dans laquelle manque *Juncus acutiflorus*). Le présent groupement possède un caractère intermédiaire entre la sous-association *juncetosum acutiflori* et la variante subhalophile de la sous-association *typicum* du *Pulicario-Juncetum inflexi*.

Ce groupement est manifestement favorisé par le pâturage et le piétinement du bétail ; cette action biotique induit dans certains cas l'apparition de quelques espèces de bas-marais, telles *Carex nigra*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Scorzonera humilis*, *Ophioglossum vulgatum*. Elles indiquent un passage possible vers l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*.

Les relevés de cette variante originale sont reportés sur la carte chorologique 33.

Dans certaines situations plus acides, le *Pulicario-Juncetum inflexi* est remplacé par sa vicariante, le *Juncus-Cynosuretum cristati* ; le tableau 78 en réunit 10 relevés inédits ; la présence de *Pulicaria dysenterica* rapproche ce groupement du *Juncus-Cynosuretum pulicarietosum dysentericae*, intermédiaire entre *Pulicario-Juncetum inflexi juncetosum acutiflori* et *Juncus-Cynosuretum cristati typicum* ; la présence de *Cyperus longus* montre que ces relevés sont bien éléments du système étudié ici. Le tableau 78 fait en outre apparaître deux petites variations, l'une à tendance alcaline avec *Carex distans*, *C. flacca*, *Triglochin palustre* se rapprochant du *Pulicario-Juncetum inflexi*, l'autre, plus acidocline à *Agrostis tenuis* et *Hypochoeris radicata*, se rapprochant du *Juncus-Cynosuretum typicum*. Les relevés de ce tableau sont reportés sur la carte chorologique 6.

On a vu, en étudiant le système basque, que dans les régions soumises à un climat nettement thermo-atlantique, le *Pulicario-Juncetum inflexi* est remplacé par une association vicariante, le *Mentha suaveolentis-Festucetum arundinaceae*. Il est très remarquable de constater que dans quelques vallées situées au sud de la Charente, le *Carici-Cyperetum longi* se dégrade, sous l'action du pâturage, en une variante à *Cyperus longus* du *Mentha-Festucetum arundinaceae* ; le tableau 79 en réunit 7 relevés inédits ; il montre aussi l'existence d'une fine variation à *Anagallis tenella*, *Ranunculus flammula* et *Carex panicea*, qui précise des passages possibles vers un bas-marais oligotrophe. Les stations de ces relevés sont portées sur la carte chorologique 38.

7.7. Le pré hygrophile oligotrophe : *Hydrocotyle-Juncetum subnodulosi*

Dans certaines conditions écologiques, le *Pulicario-Juncetum inflexi* s'enrichit en espèces des bas-marais alcalins ; on observe alors un groupement oligotrophe à *Juncus subnodulosus*, *Ranunculus flammula*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Oenanthe lachenali*, *Carex panicea*, *Anagallis tenella*... ; quelques espèces du *Pulicario-Juncetum* peuvent être encore bien présentes : *Festuca arundinacea*, *Pulicaria dysenterica*, *Carex distans*, *Epilobium parviflorum*, *Juncus inflexus* surtout. J'ai montré antérieurement que cette combinaison floristique, mêlant des espèces de bas-marais alcalins et des espèces relictuelles du *Pulicario-Juncetum*, définit une association originale baptisée *Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* ; c'est effectivement à cette association que je rattacherai les 14 relevés du tableau 80. Plus précisément, la présence de *Carex nigra*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Cirsium dissectum* permet de les rattacher à la race eu-atlantique de l'association, intermédiaire entre une race nord-atlantique et une race thermo-atlantique ; cela confirme les subdivisions

chorologiques antérieurement proposées (III-4-15).

Le tableau 80 montre l'individualisation de deux variations importantes: l'une, plus alcaline, à *Carex otrubae* et *Orchis palustris* propre aux dépressions arrière-littorales de Tréguennec, en Bretagne sud-occidentale ; elle peut se rattacher à la sous-association *typicum* de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. La seconde variation correspond à des situations plus acides ; elle est différenciée par *Juncus acutiflorus*, *Dactylorhiza maculata*, *Carex demissa*, *Hypericum elodes* ; elle se rattache bien à la variante à *Agrostis canina* (malgré l'absence de cette espèce) de l'*Hydrocotylo-Juncetum* que l'on connaît par ailleurs de certains systèmes atlantiques intermédiaires (III-5-8). Certains relevés de cette variante correspondent probablement à une acidification secondaire d'individus d'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi typicum*. Une acidification poussée devrait éliminer peu-à-peu les espèces basiphiles, comme le montrent les rel.13 et 14 dans lesquels manque *Juncus subnodulosus* ; ce phénomène peut s'accompagner d'une accumulation accélérée de matières organiques, comme le montre la variante à *Molinia coerulea*, *Potentilla erecta*, *Carex pulicaris* définie par les trois derniers relevés du tableau 80. On devrait progressivement passer à une tourbière de transition, comme cela se passe réellement dans les grands marais du Cotentin central non loin du littoral.

Les stations des relevés du tableau 80 sont reportées sur la carte chorologique 26.

On peut faire une comparaison très instructive avec ce qui se passe dans les systèmes à *Cyperus longus* développés au sud de la Charente, bien que le nombre d'observations soit ici bien plus faible. On a vu que le *Cario-Cyperetum longi* pâturé s'y transforme en une association thermophile vicariante du *Pulicario-Juncetum inflexi*, le *Mentho-Festucetum arundinaceae* dans une variante à *Cyperus longus*. Quelques observations au voisinage de ces prairies pâturées m'ont montré l'existence de prés hygrophiles tourbeux (tableau 81), dominés par *Juncus acutiflorus*, où se maintiennent encore *Festuca arundinacea*, *Mentha suaveolens*, *Trifolium patens* ; mais, surtout, on y observe plusieurs espèces de bas-marais : *Agrostis canina*, *Carex panicea*, *C. ovalis*, *C. laevigata*, *C. pulicaris*, *C. punctata*, *C. echinata*... Les deux relevés du tableau 81 n'appartiennent probablement pas au même syntaxon élémentaire : le premier, à caractère intermédiaire entre marais alcalin et marais acide, rappelle l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* à *Agrostis canina* (surtout le dernier relevé du tableau 80, dans lequel manque *J. subnodulosus*). Le deuxième relevé du tableau 81, plus acide, annonce déjà le groupement basque à *Lychnis flos-cuculi* et *Carum verticillatum*, dérivant, comme on l'a vu (III-6-6) du *Mentho-Festucetum arundinaceae* ; toutefois ici, il manque encore *Carum verticillatum*, *Wahlenbergia hederacea*, *Scutellaria minor*.

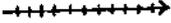
7.8. Le pré pâturé de haut niveau : *Hordeo-Lolietum perennis*

Dans les niveaux topographiquement supérieurs à ceux occupés par le *Pulicario-Juncetum inflexi*, on peut observer un pré pâturé moins hygrophile que le précédent ; le tableau 82 réunit 7 relevés ; ce groupement se rapporte à l'*Hordeo-Lolietum perennis* étudié antérieurement à propos d'un autre système (III-4-13) ; la différence dans la provenance des relevés ne se manifeste guère dans la composition floristique. On peut y mettre en évidence une variation de niveau supérieur à *Phleum pratense-Cirsium arvense* et une variation de niveau inférieur, entrant en contact avec le *Pulicario-Juncetum inflexi*, différenciée par *Juncus inflexus* surtout.

Les relevés du tableau 82 sont reportés sur la carte chorologique 24.

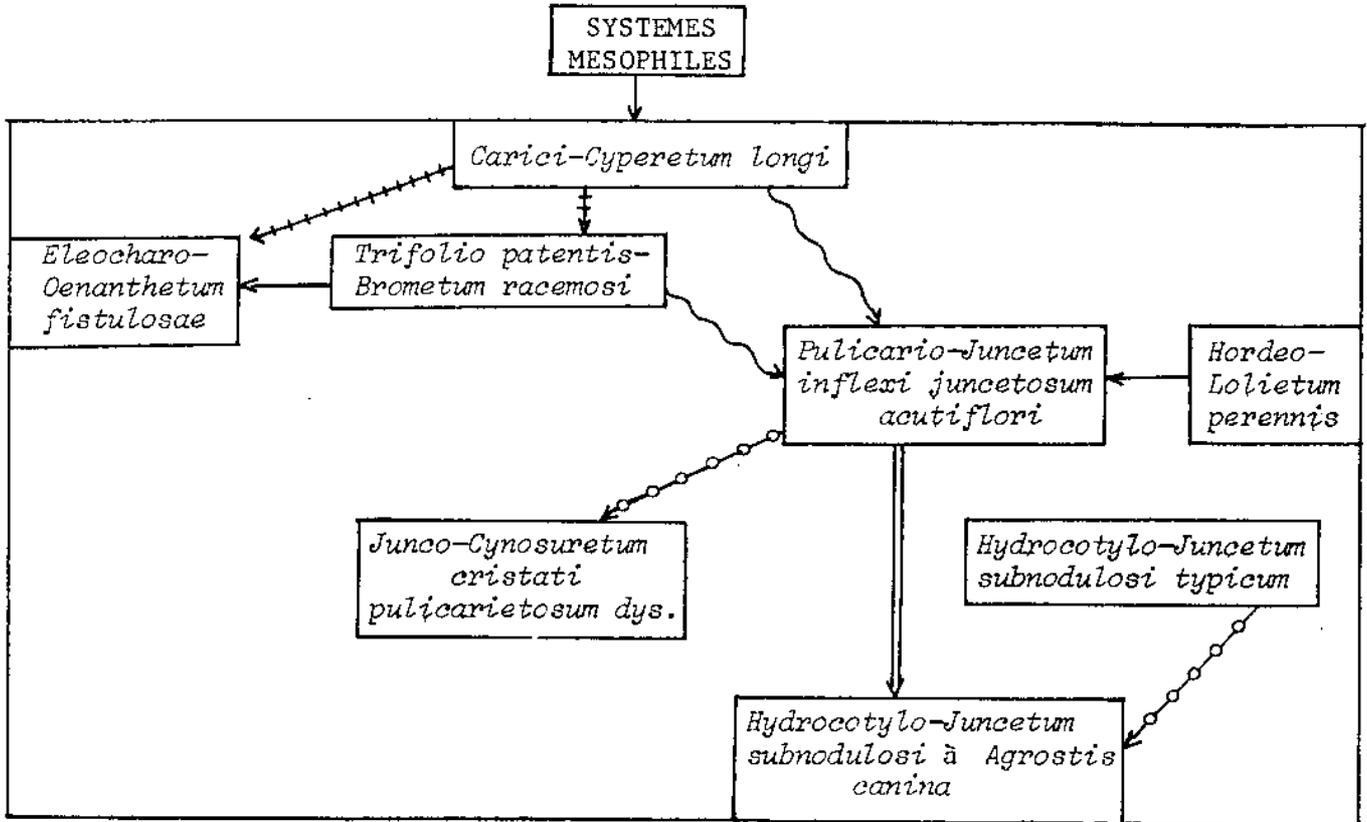
7.9. Conclusion : schémas des systèmes à *Cyperus longus*

L'ensemble des éléments et de leurs interactions qui constituent les systèmes à *Cyperus longus* peut être synthétisé selon les schémas suivants, en attribuant aux flèches la valeur relationnelle :

	relation topographique, pointe tournée vers les niveaux inférieurs
	traitement en fauche
	traitement en pâture, piétinement
	passage vers un groupement hygrophile oligotrophe
	dynamique édaphique : acidification du substrat

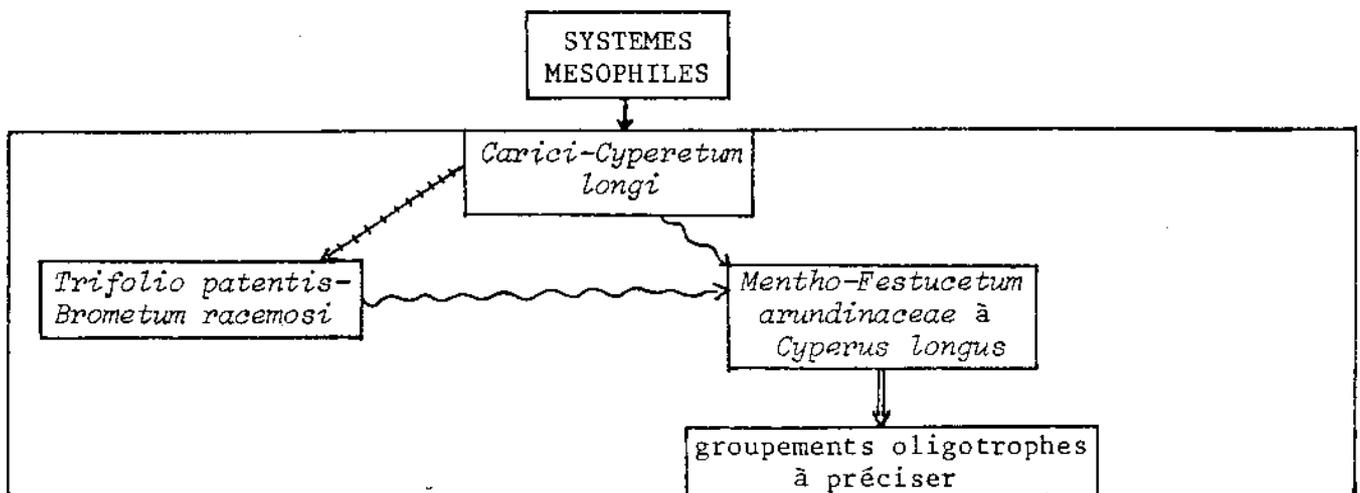
Après ce qui a été dit dans les paragraphes précédents, il faut bien séparer le système alluvial arrière-littoral armoricain et le système des petites vallées situées au sud de la Charente.

- Système alluvial arrière-littoral du Cotentin et de Bretagne



On remarquera que ce système offre beaucoup de ressemblances avec le système intermédiaire des grands marais de Carentan qui se développent d'ailleurs non loin du littoral lui-même ; ce qui est caractéristique ici, c'est l'association initiale constituée par le *Carici-Cyperetum longi*.

- Système de quelques vallées situées au sud de la Charente



Ce système paraît bien simple ; en fait, il est encore fort peu connu et devrait faire l'objet d'études plus complètes dans l'avenir.

LES SYSTEMES SUBHALOPHILES

Tout au long de la frange océanique française, de la Flandre maritime à l'embouchure de la Gironde et au bassin d'Arcachon, s'étendent des marais côtiers d'importance spatiale variable. Toutefois, parmi eux, on distinguera d'une part ceux qui sont en contact avec un cordon dunaire qui a limité les relations entre les cours d'eau douce continentaux et la mer ; celle-ci n'a donc qu'exceptionnellement des influences directes sur les sols de tels marais ; ils constituent des systèmes particuliers, autonomes, qui seront par conséquent étudiés à part (systèmes 4, 12 à 14). D'autre part, on distinguera les marais conquis sur la mer elle-même, plus proprement appelés "polders". Ils ne sont (sauf exception, tel le marais de Monts, en Vendée) pas en relation avec un cordon dunaire, étant, au contraire, largement ouverts vers la masse maritime, comme d'anciennes baies colmatées. Leurs sols ont généralement gardé le souvenir de l'occupation marine et sont d'autant plus chargés de chlorure de sodium qu'ils sont plus récents. Bien que l'on doive poser clairement la distinction entre ces deux types de marais côtiers, il existe des polders suffisamment anciens pour avoir perdu le souvenir de la mer, les sols y sont déchlorurés. Alors ces marais ont les caractères de ceux de la première catégorie et seront étudiés avec ceux-ci ; c'est notamment ce que l'on observe pour les parties les plus continentales de grands polders, le marais d'Auge, dans le Calvados, par exemple.

Je n'étudierai cependant pas les "vasières", polders soumis encore actuellement à l'influence directe des marées de morte-eau (slikke) et de vive-eau (schorre) ; leur végétation, très fortement marquée par le facteur sel, a fait et fait encore l'objet d'études approfondies sur l'ensemble du littoral atlantique français, auxquelles restent attachés les noms de J.-M. et J. GEHU.

Les polders auxquels seront consacrés les paragraphes suivants sont donc ceux qui ont été soustraits aux influences directes de la mer par des travaux d'assainissement commencés au Moyen-Âge par les moines et repris au XVIème siècle par des ingénieurs hollandais appelés par Henri IV ; ce sont essentiellement les marais de la côte atlantique (basse Vilaine, basse Loire, marais breton, vendéen ou poitevin, charentais, girondins) et quelques marais du littoral de la Manche (basse Somme surtout). Ces deux catégories de marais seront considérées comme déterminant deux systèmes distincts car les influences climatiques jouent grandement sur la végétation prairiale.

8 - LE SYSTEME SUBHALOPHILE THERMO-ATLANTIQUE

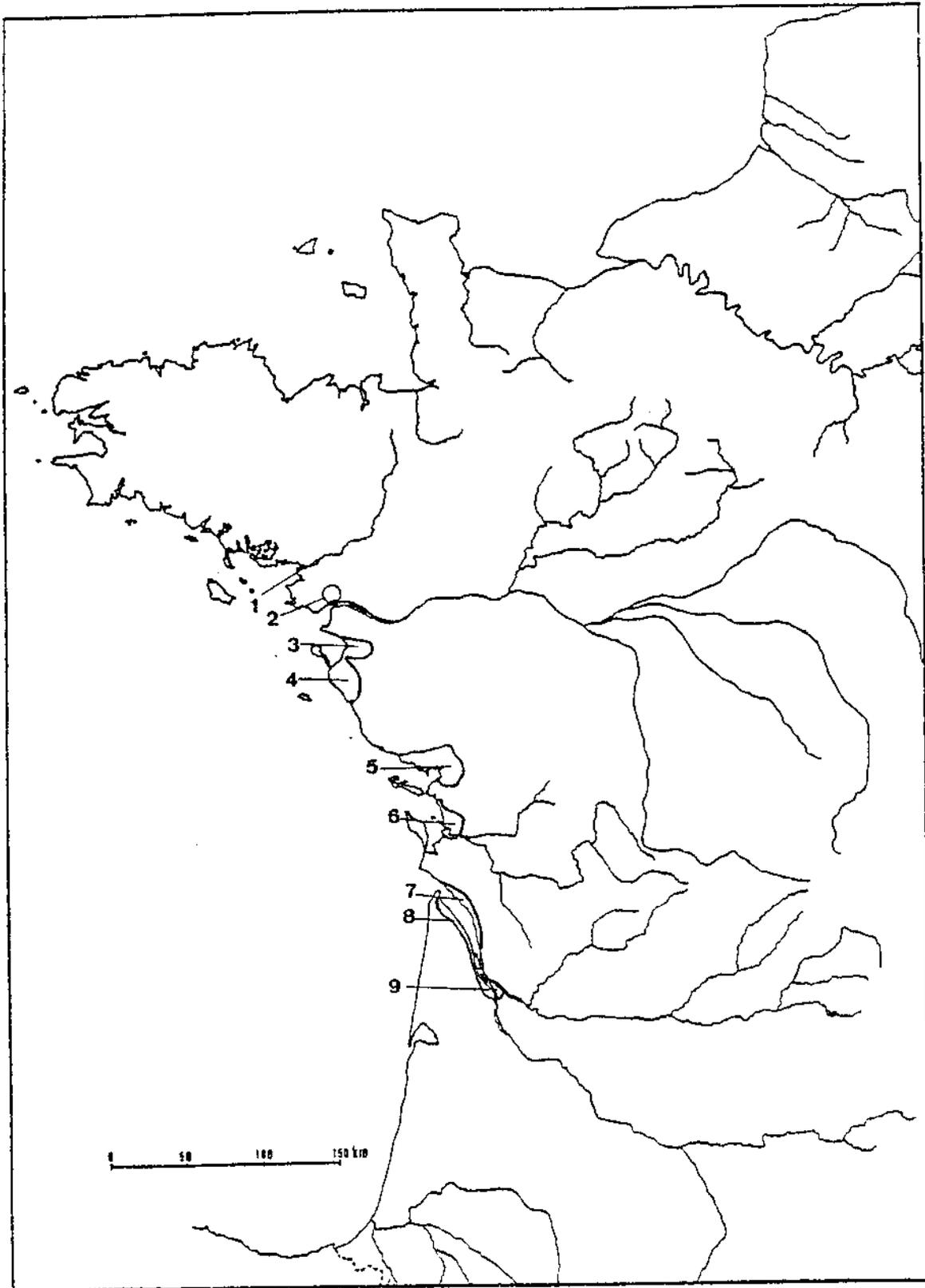
8.1. Le cadre biophysique

J'étudierai sous l'étiquette de système subhalophile thermo-atlantique l'ensemble des prairies des marais récents qui s'étendent sur la côte atlantique, du Morbihan oriental à la Gironde ; cette ligne de marais est toutefois discontinue et l'on peut distinguer des unités géographiques précises, du nord au sud (carte 43) :

- la basse vallée de la Vilaine (1) dont les sédiments sont influencés par le sel au moins jusqu'à Fégréac, peut-être jusqu'à Redon ;
- la basse vallée de la Loire, l'estuaire (2) jusqu'aux environs de Nantes ; plus en amont, les prairies du lit majeur sont éléments d'un système particulier déjà étudié (III-4) ; on tentera de préciser le passage entre ces deux systèmes. Je comprends dans cette unité le sud de la grande Brière (alors que le nord relève plutôt du système armoricain) ;
- le marais breton qui s'étend du pays de Retz à Saint-Gilles-Croix-de-Vie ; il correspond à deux anciens golfes actuellement colmatés, adossés au Massif armoricain, séparés par la péninsule de Beauvoir-sur-mer ; ces deux golfes coïncident actuellement avec le marais de Bourgneuf-Bouin (3) au nord et le marais de Monts (4) au sud. Alors que le premier est largement ouvert sur l'océan, le second en est séparé par un cordon dunaire.
- le marais vendéen ou marais poitevin (5) qui s'étend de Longeville (nord de la Tranche) à Esnaudes (sud de la baie de l'Aiguillon). Il s'agit d'un vaste golfe adossé à une falaise jurassique, parsemé d'"îles" où se localisent les agglomérations (Champagne-les-Marais, Chaillé-les-Marais...). On y distingue habituellement le marais "desséché" qui longe l'océan et le marais "mouillé", plus interne ; seul le premier relève du présent système, le second relevant des systèmes alcalins (III-4).
- les marais charentais correspondent essentiellement à des estuaires remblayés établis dans les calcaires secondaires ; l'estuaire de la Charente constitue le marais d'Aunis (ou de Rochefort) (6), celui de la Seudre constitue le marais de Saintonge (ou de Brouage) ;
- les marais de la Gironde bordent le vaste estuaire, de Meschers-sur-Gironde à Blaye sur la rive droite (7), du Verdon-sur-Mer à Bordeaux (8) sur la rive gauche et constituent aussi une grande partie du Bec d'Ambès (9).

Tous ces marais correspondent à d'anciens schorres colmatés par une argile marine à Scrobiculaires (J. Welsch), le bri. Minéralogiquement parlant, ce matériau contient au moins 30% d'argile, jusqu'à 50-60% ; le reste est constitué de sables et de limons ; il est riche en calcium dont l'origine est à rechercher au niveau des organismes marins (coquilles brisées par la mer) et des terrains géologiques adjacents érodés ; le complexe absorbant est riche en ions Na^+ et le pH est élevé. Physiquement, ce bri est gorgé d'eau, imperméable et asphyxiant en hiver ; sous les fortes chaleurs de l'été, il se craquèle et montre des fentes de dessiccation. Ce matériau sert de roche-mère à d'éventuels sols qui se différencient lentement au cours des années. Le sol initial est brut et dépourvu d'horizon d'Ao. Un sol plus évolué montre un A_0 plus ou moins développé, qui surmonte un horizon A_1 à structure prismatique marquée ; ainsi le sol alluvial maritime passe progressivement à un sol brun calcaire plus ou moins halomorphe. En fonction de leur âge, leur teneur en chlorures varie car les pluies océaniques lessivent lentement les ions du complexe absorbant.

CARTE 43



REGIONS NATURELLES DU SYSTEME
SUBHALOPHILE THERMO-ATLANTIQUE

Le climat auquel sont soumis ces systèmes prairiaux appartient à la catégorie thermo-atlantique à déficit hydrique ; du sud au nord, on peut observer quelques variations que j'ai antérieurement définies (types 9 et 10).

L'occupation humaine de ces régions naturelles est depuis longtemps orientée vers l'élevage ; quelques parcelles ont récemment été cultivées (maïs), mais la plus grande partie des surfaces est réservée à la prairie permanente, traitée en fauche ou en pâture (précoce ou tardive).

8.2. Les paysages végétaux

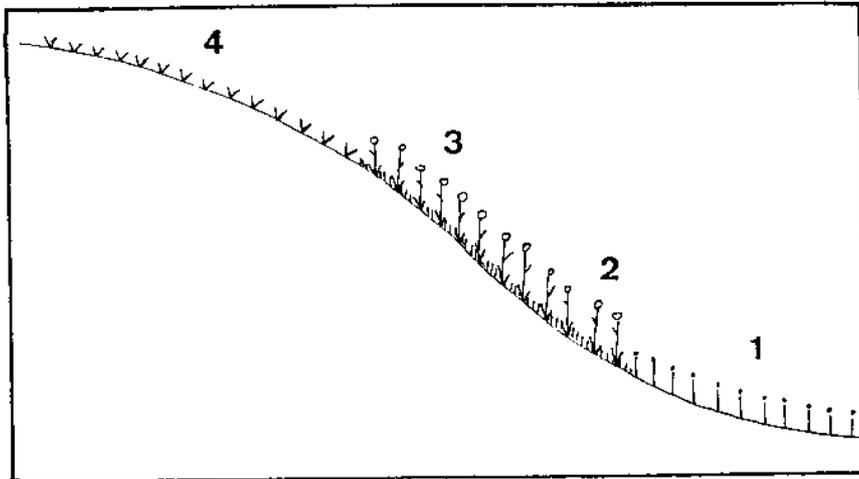
Le paysage végétal est plus diversifié qu'il ne paraît au voyageur pressé. Certes, les formations prairiales en occupent la plus grande partie ; mais les dépressions humides, de nombreux fossés qui séparent les parcelles possèdent une flore, une faune et une végétation très diversifiées, dont l'étude est à peine commencée.

Ce qui marque, c'est l'absence des arbres, alors que ces végétaux participent inmanquablement aux paysages des régions herbagères. Toutefois, les arbustes ne sont pas absents car les *Tamarix* constituent des rideaux linéaires le long des fossés saumâtres. Les groupements à *Tamarix* n'ayant fait l'objet d'aucune étude phytosociologique précise dans l'ouest de la France, j'ai réalisé une cinquantaine de relevés de haies, réunis dans le tableau 83. Il est difficile de préciser le degré de spontanéité de *Tamarix gallica* (les flores modernes synonymisent *T. anglica* Webb avec ce taxon qui possède en conséquence une aire méditerranéo-atlantique) ; l'arbuste a, de toute façon, été fort propagé dans les paysages atlantiques français. Mes observations montrent l'association constante de *Tamarix gallica* et d'une liane grimpant dans les branches de l'arbuste, *Solanum dulcamara* ; les autres espèces sont essentiellement des plantes de lisières nitrophiles : *Conium maculatum*, *Calystegia sepium*, *Urtica dioica*... Cette combinaison floristique répétitive et originale est bien distincte de celle du *Tamaricetum gallicae* décrit de l'embouchure de l'Ebre par BRAUN-BLANQUET et DE BOLOS (1957), réétudié ensuite par RIGUAL-MAGUALLON (1972) en Alicante, riche en arbustes méditerranéens (*Nerium oleander*, par exemple). Je crois qu'on peut attribuer à ce groupement le rang d'association végétale nouvelle sous le nom de *Solano dulcamarae-Tamaricetum gallicae* ass. nov. (rel. type : 8/83). Malgré la présence de *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Sambucus nigra*, *Ligustrum vulgare* au sein d'une sous-association particulière (*crataegetosum monogynae* subass. nov ; rel-type : 35/83), je ne crois pas que cette haie de paysages subhalophiles, répandue de l'estuaire de la Loire à la Gironde, appartienne à la classe des *Rhamno-Prunetea*. Il semble plus vraisemblable de rapprocher le *Solano-Tamaricetum gallicae* de la classe des *Nerio-Tamaricetea* des régions désertiques, steppiques et méditerranéennes, qui se terminerai ainsi le long du littoral atlantique français.

Attrayants en dépit de leur apparente monotonie, ces paysages ont jusqu'à présent très peu attiré les phytosociologues ; on doit à DUPONT (1954) une intéressante monographie, plutôt phytogéographique, des prairies humides de la basse Vilaine et, plus récemment, à BOUZILLE (1979) des observations floristiques et écologiques sur la végétation du marais breton. Ces études restent cependant encore insuffisantes pour avoir une idée assez complète de la diversité phytosociologique de ces prairies. Je tenterai de combler au moins une partie de cette lacune dans les paragraphes qui vont suivre.

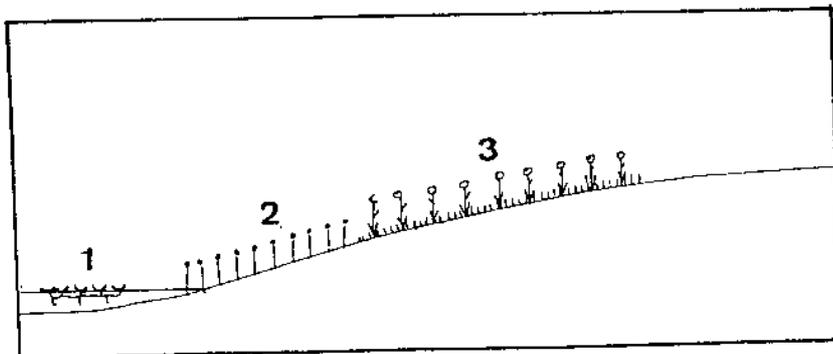
Comme je l'ai déjà précisé, la monotonie de ces paysages n'est pas si marquée qu'il ne paraît. La topographie n'est pas uniformément plate et une certaine différenciation en buttes et dépressions influence de façon déterminante la végétation. Les transects suivants montrent cette influence en replaçant les associations végétales à leur niveau physiographique :

Transect 51 : Saint-Nazaire (44) , petite Savine ; dénivellation de 1,5 m environ.



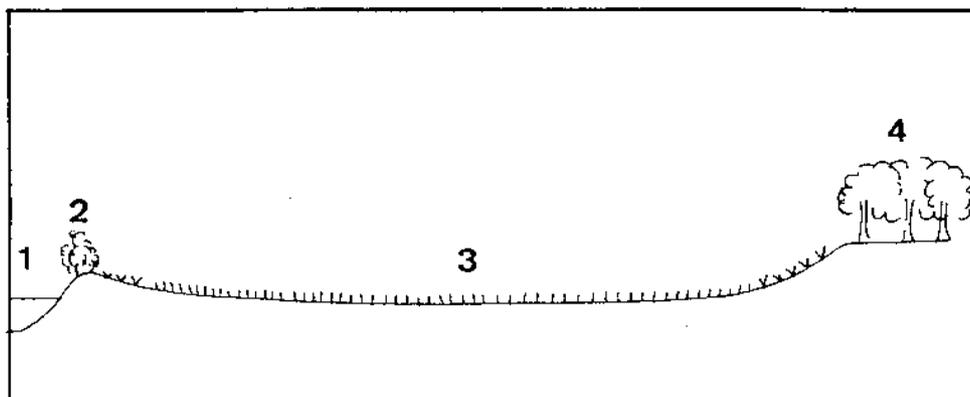
1. Dépression tardivement inondée : *Ranunculo ophioglossifolii*-*Oenanthe fistulosae*
2. pré de fauche inondable : *Trifolio squamosi*-*Oenanthe silaifoliae trifolietosum resupinati* dans une variante de bas-niveau
3. *Trifolio squamosi*-*Oenanthe silaifoliae trifolietosum resupinati* dans une variante de haut niveau
4. Pré mésophile oligotrophe non inondable correspondant au relevé suivant (100%, sur 10 m²) : *Anthoxanthum odoratum* 33, *Pedicularis sylvatica* 13, *Orchis morio* +, *Trifolium dubium* 12, *Hypochoeris radicata* 32, *Festuca rubra* 33, *Oenanthe silaifolia* +°, *Lathyrus nissolia* +, *Lychnis flos-cuculi* +, *Rumex acetosa* 12, *Phragmites australis* +°, *Trifolium fragiferum* +, *Cynosurus cristatus* +, *Vicia angustifolia* 12, *Moenchia erecta* 22, *Agrostis tenuis* +, *Trifolium pratense* 23, *Plantago lanceolata* 12, *Leucanthemum vulgare* 11, *Carex divisa* 11, *Cerastium holosteoides* +, *Bellis perennis* 12, *Ranunculus bulbosus* 12, *Ranunculus acris* +, *Gaudinia fragilis* 11, *Vicia hirsuta* 12, *Myosotis discolor* +, *Alopecurus pratensis* +.

Transect 52 : Fouras (17), vers le fort de la Pointe



1. Végétation aquatique saumâtre appartenant à la classe des *Ruppiaetea maritima*
2. *Ranunculo ophioglossifolii*-*Oenanthe fistulosae eleocharetosum palustris* variante inférieure
3. *Trifolio squamosi*-*Oenanthe silaifoliae trifolietosum resupinati*.

Transect 53 : basse vallée de la Vilaine, vers "la Guichardais" (56)



1. Lit mineur de la Vilaine
2. bourrelet de rive avec végétation hygro-nitrophile à grandes herbes
3. paysage subhalophile du lit majeur avec prairies inondables: *Trifolium squamosi-Oenanthetum silaifoliae* et, ponctuellement, *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae*
4. haut de vallée, paysage non subhalophile, avec forêt extra-alluviale.

8.3. Les dépressions subhalophiles : *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* ass. nov.

8.3.1. Données floristiques

J'ai pu réunir 77 relevés originaux de cette association, réunis dans les tableaux 84, 85 et 86.

8.3.2. Physiographie

La position physiographique optimale du groupement à *Oenanthe fistulosa* est clairement démontrée par les transects précédemment présentés : il occupe les dépressions les plus basses des paysages de marais ; il entre donc en contact avec le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae*.

8.3.3. Synfloristique et statut phytosociologique

On reconnaîtra aisément ce groupement à la combinaison des espèces suivantes : *Carex divisa*, *Ranunculus sardous*, *R. ophioglossifolius*, *Trifolium michelianum*, *T. fragiferum*, *Alopecurus bulbosus*, *Galium debile*. En commun avec le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* de la vallée de la Loire moyenne, on trouve très fréquemment *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis uniglumis*, *Alopecurus geniculatus*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus flammula*, *Rumex crispus* ; par ces espèces, il se distingue bien du *Trifolio-Oenanthetum silaifoliae* des niveaux supérieurs. Il se distingue cependant bien aussi du *Gratiolo-Oenanthetum* par la présence des espèces sub-halophiles citées en premier et par la rareté ou l'absence de *Gratiola officinalis*, *Cardamine parviflora*, *Phalaris arundinacea*, *Carex otrubae*, *Achillea ptarmica*... Alors que la tonalité phytogéographique générale du *Gratiolo-Oenanthetum* était surtout eurosibérienne, celle du groupement présent est très nettement méditerranéo-atlantique.

Des groupements proches du nôtre ont cependant déjà été décrits ; la

plupart ont en commun avec celui-ci *Carex divisa*, *Rumex crispus*, *Ranunculus sardous*, *Oenanthe fistulosa*. Il s'agit du *Glycerio-Helosciadietum inundati* et d'un groupement à *Oenanthe fistulosa-Carex divisa*, décrits de Doñana (bas Guadalquivir, Espagne méridionale) par ALLIER et BRESSET (1976), enfin d'un groupement à *Leucoium aestivum -Oenanthe fistulosa* décrit sous le nom de "*Caricetum divisa*" par DONKER et STEVELINK (1962, tb. III), qui ne correspond pas tout-à-fait au *Caricetum divisa* Br.-Bl. 1931, beaucoup plus halophile. C'est de ce groupement franco-méditerranéen à *Leucoium aestivum* que se rapproche le plus notre syntaxon. Toutefois, il y manque des espèces franchement méditerranéennes (*Lotus preslii*, *Plantago cornuti*, *Leucoium aestivum*, *Juncus fontanensis*) ; dans l'ouest de la France, *Trifolium michelianum* remplace *T. resupinatum* et *Ranunculus ophioglossifolius* y est assez constante.

Pour toutes ces raisons, il faut accorder au groupement franco-atlantique le statut d'association végétale nouvelle sous le nom de *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* ass. nov. ; la renoncule à feuilles d'Ophioglosse n'est pas toujours présente, mais on reconnaîtra l'association à sa combinaison originale et à sa position physiographique caractéristique.

8.3.4. Physionomie et phénophases

C'est à l'optimum de floraison des renoncules que le groupement possède le plus d'attrait, c'est-à-dire vers les mois de mai et juin (*R. ophioglossifolius*, *R. flammula*, *R. sardous*). Les corolles jaune d'or souvent abondantes éclairent lumineusement un fond graminéen plus terne composé d'espèces plus ou moins rampantes (*Agrostis stolonifera*, *Alopecurus geniculatus*). Une strate de petites herbes dressées est cependant bien structurée par les *Eleocharis*, abondants, *Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*...

Pendant l'été, plusieurs espèces annuelles à développement vernal ont terminé leur cycle végétatif ; c'est alors qu'une phénophase tardive est marquée par la floraison d'*Oenanthe fistulosa* qui embellit pour un court moment le groupement de ses ombelles blanches.

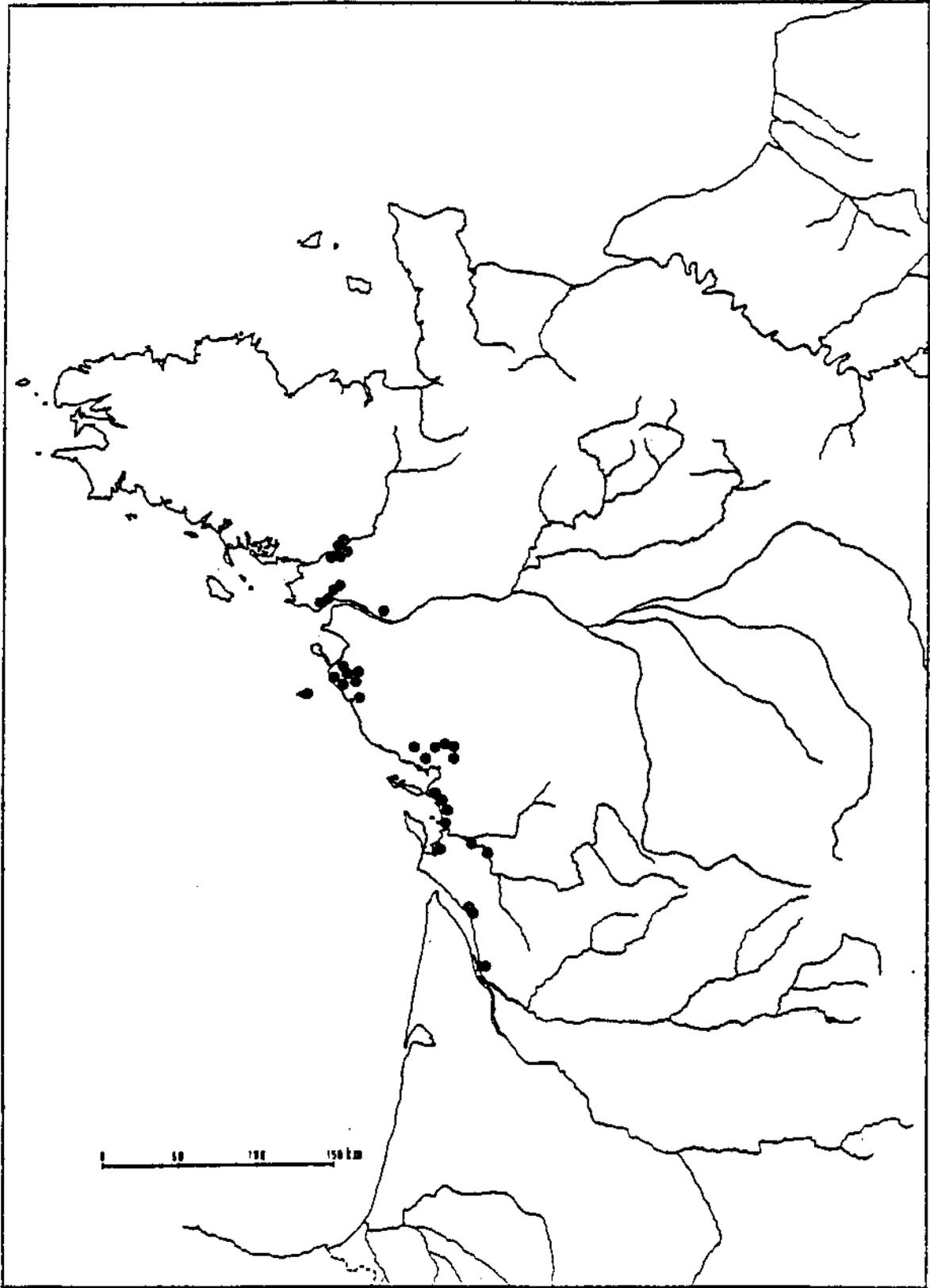
8.3.5. Synécologie et variations, syndynamique

Le *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* occupe les dépressions les plus tardivement inondées des paysages subhalophiles. Il dérive manifestement d'associations halophiles, dont la nature exacte est difficile à préciser, et qui ont disparu par suite de la déchloruration progressive des schorres. La différence écologique entre cette association et le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* est donc claire puisque celui-ci appartient au paysage alluvial du lit majeur de la Loire moyenne ; rappelons cependant l'existence d'une sous-association *ranunculetosum ophioglossifolii* dans le *Gratiolo-Oenanthetum*, qui précise un passage entre les deux systèmes.

Les variations de l'association sont à relier à l'influence de facteurs topographiques qui jouent sur la durée de l'inondation et de facteurs biotiques. J'ai pu mettre en évidence :

- une sous-association *eleocharetosum palustris* nov. (tb 84 ; rel. type :18/84) des niveaux inférieurs, différenciée par *Eleocharis palustris*, *Polygonum amphibium terrestre*, *Galium palustre*..., entrant parfois en contact avec des prairies flottantes à *Glyceria* sp. pl. ; on peut y mettre en évidence une variante de niveau moyen à *Eleocharis uniglumis*, *Ranunculus flammula*, *Lolium perenne*, s'opposant à une variante de niveau inférieur proprement dit ;
- une sous-association *eleocharetosum uniglumis* nov. (tb. 85, rel. type :20/85) ; dépourvue d'*E. palustris*, différenciée par *E. uniglumis* et *Leontodon autumnale*, liée aux niveaux supérieurs ; une variante élevée à *Oenanthe silaifolia*, *Agropyron repens*, *Hordeum secalinum* précise un contact avec le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifo-*

CARTE 44



RANUNCULO OPHIOGLOSSIFOLII-OENANTHETUM FISTULOSAE

liae, dont les espèces citées sont transgressives ; on remarque que la population des relevés provenant de la basse Vilaine (rel. 22 à 29) est riche en *Triglochin maritimum* alors que *Ranunculus ophioglossifolius* et *Carex divisa* sont plus rares ;

- une sous-association *menthetosum pulegii* nov. (tb. 86 ; rel. type : 13/86) qui correspond aux individus de *Ranunculo-Oenanthetum* subissant des pressions biotiques de la part du bétail. Un excès de ce facteur écologique déstructure l'association en éliminant les espèces fragiles et sensibles telles que *Oenanthe fistulosa* et les *Eleocharis*. On passe alors au *Ranunculo ophioglossifolii-Menthetum pulegii* étudié ci-après.

On notera le parallélisme frappant entre les variations du *Ranunculo-Oenanthetum* et celles du *Gratiolo-Oenanthetum*. Continuons alors le parallélisme : on a vu que, sous certaines conditions, le *Gratiolo-Oenanthetum* pouvait évoluer vers une association amphibie oligotrophe, le *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae*, par l'intermédiaire de l'*Oenantho-Agrostietum caninae*. On peut se demander s'il n'en est pas de même pour le *Ranunculo-Oenanthetum* ; l'importance de *Galium debile* et *Ranunculus flammula*, la présence diffuse de *Cirsium dissectum* et *Scorzonera humilis* permettent d'envisager cette hypothèse. Le relevé effectué à la sortie de Sallertaine, vers le Perrier (85), rappelle manifestement l'*Oenantho-Agrostietum caninae* :

rec. 100%, sur 4 m²

Agrostis canina 32, *Scorzonera humilis* 12, *Silaum silaus* 22, *Cirsium dissectum* 22, *Ranunculus flammula* 12, *Galium debile* 22, *Oenanthe fistulosa* 32, *Carex divisa* +, *Cardamine pratensis* +, *Orchis laxiflora* +, *Rumex crispus* +, *Alopecurus bulbosus* 22, *Agropyron repens* 22, *Poa trivialis* +, *Agrostis stolonifera* 22, *Lysimachia nummularia* 22, *Potentilla reptans* +, *Trifolium fragiferum* +, *Phragmites australis* 11, *Rumex acetosa* +, *Picris echioides* +.

Dans l'ensemble, ce relevé indique des conditions moins acides que l'*Oenantho-Agrostietum caninae* ; il en diffère par l'absence de *Carum verticillatum*, *Juncus acutiflorus*, *Stellaria palustris*, *Veronica scutellata* et la présence de *Silaum silaus* et des relictés du *Ranunculo-Oenanthetum* (*Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*) ; provisoirement, je ne le rattacherai donc pas à cette association, en attendant de réunir d'autres relevés.

8.3.6. Synchronologie

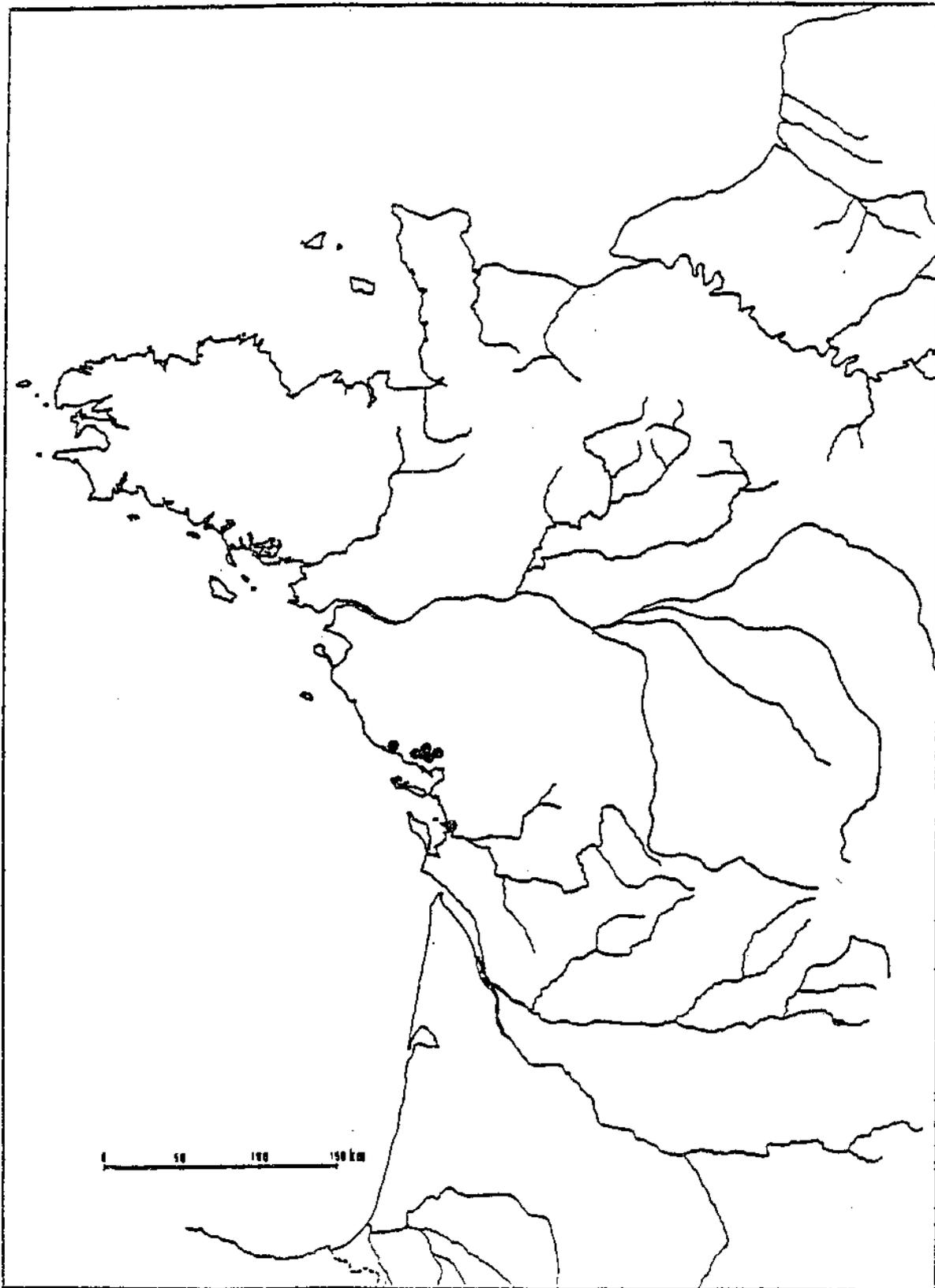
La carte chorologique 44 montre clairement que le *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* est typiquement une association thermo-atlantique. Elle trouve son optimum de la Gironde (elle est à rechercher sur la rive sud, dans les prairies du Médoc septentrional) à la basse vallée de la Vilaine (de la Roche-Bernard à Redon). DURAND et CHARRIER (1911) ont par ailleurs noté quelques-unes de ses espèces les plus caractéristiques à l'île d'Yeu, station reprise sur notre carte.

Dans le midi de la France et en Espagne, elle est remplacée par des associations homologues vicariantes dont j'ai parlé précédemment. D'après les observations de GAUTHIER-LIEVRE (1931), il semble qu'il existe aussi une association correspondante dans les dépressions inondables de l'Afrique du Nord.

8.4. Les dépressions inondables piétinées : *Ranunculo ophioglossifolii-Menthetum pulegii* ass. nov.

La dégradation du *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* par le piétinement répété fait disparaître plusieurs espèces telles *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis uniglumis*, *E. palustris*. Par contre, en raison de leur statut thérophy-

CARTE 45



RANUNCULŌ OPHIOGLOSSIFOLII-MENTHETUM PULEGII

tique, *Ranunculus ophioglossifolius*, *R. sardous*, *Trifolium michelianum* se maintiennent bien. Par ailleurs, des espèces adaptées aux sols tassés apparaissent: *Mentha pulegium* et *Plantago major*. Cette combinaison d'espèces donne à ce groupement une individualité manifeste vis-à-vis du *Ranunculo-Oenanthetum* et vis-à-vis du *Plantagini-Menthetum pulegii*, qui se distingue par l'absence des espèces subhalophiles. Je propose de lui attribuer le rang d'association végétale sous le nom de *Ranunculo ophioglossifolii-Menthetum pulegii* ass. nov. (rel. type : 8 du tableau 87).

C'est un rare groupement subméditerranéen dont je n'ai pu rassembler que 10 relevés ; les stations en sont résumées sur la carte chorologique 45. Pour cette raison, il n'est pas possible, actuellement, de mettre en évidence les variations possibles de cette association.

8.5. Le pré de fauche hygrophile subhalophile : *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae* (Dupont 1954) ass. nov.

8.5. Données floristiques

Cette association est extrêmement bien connue maintenant puisque j'ai pu rassembler 177 relevés, répartis inégalement dans les tableaux 88, 89, 90 et 91.

8.5.2. Position physiographique

Comme le montre le transect 51, le pré subhalophile à *Trifolium squamosum* s'insère à un niveau topographique intermédiaire entre les dépressions occupées par le *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* et les prés mésoxérophiles non ou rarement inondables.

8.5.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Le pré de fauche subhalophile des marais de l'ouest de la France est caractérisé par la combinaison des espèces suivantes : *Oenanthe silaifolia*, *Trifolium squamosum*, *Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*, *Senecio aquaticus*, *Hordeum secalinum*, *Ranunculus sardous*, *Bromus racemosus* et, dans quelques variations notables, *Trifolium michelianum*, *T. resupinatum*. Par l'ensemble des espèces subhalophiles, il se distingue donc bien du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis*, qui comporte en outre *Fritillaria meleagris*, *Rumex acetosa*, *Cardamine pratensis*, *Lotus uliginosus*, *Vicia cracca*, toutes espèces absentes du présent groupement ; *Ranunculus sardous* y remplace *R. repens*. La tonalité phytogéographique est ici nettement méditerranéo-atlantique, alors que dans le *Senecio-Oenanthetum mediae occidentalis*, elle est légèrement thermo-atlantique.

Une comparaison avec le *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* montre aussi une nette différence : ici, il manque les *Eleocharis*, *R. ophioglossifolius*, *Alopecurus geniculatus* ; *Oenanthe fistulosa* peut pénétrer dans le pré à *Trifolium squamosum* mais ce n'est pas fréquent et cela reste limité à quelques variations inférieures.

La constance de *Carex divisa*, ainsi que son rôle physiologique important, impose enfin une comparaison avec le *Caricetum divisa* Br.-Bl. 1931 (in BRAUN-BLANQUET et al. 1952). Celui-ci est en fait beaucoup plus halophile que notre groupement et relève nettement de la classe des *Asteretea tripolii* (= *Juncetea maritimi*). Décrit en même temps que le *Caricetum divisa*, l'*Agropyro-Trifolium maritimi* est plus proche du groupement atlantique, mais il y manque *Bromus racemosus*, *Oenanthe silaifolia*, *Senecio aquaticus*... On notera cependant la vicariance entre les deux syntaxons.

De toutes ces comparaisons, il résulte que l'on est ici en présence d'une association végétale nouvelle, bien définie sur le plan statistique (177 relevés). Puisqu'elle avait été entrevue par DUPONT (1954) dans son étude des prairies de la Vilaine maritime, je propose de la dénommer :

Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae (Dupont 1954) ass. nov.

8.5.4. Physionomie et phénophases

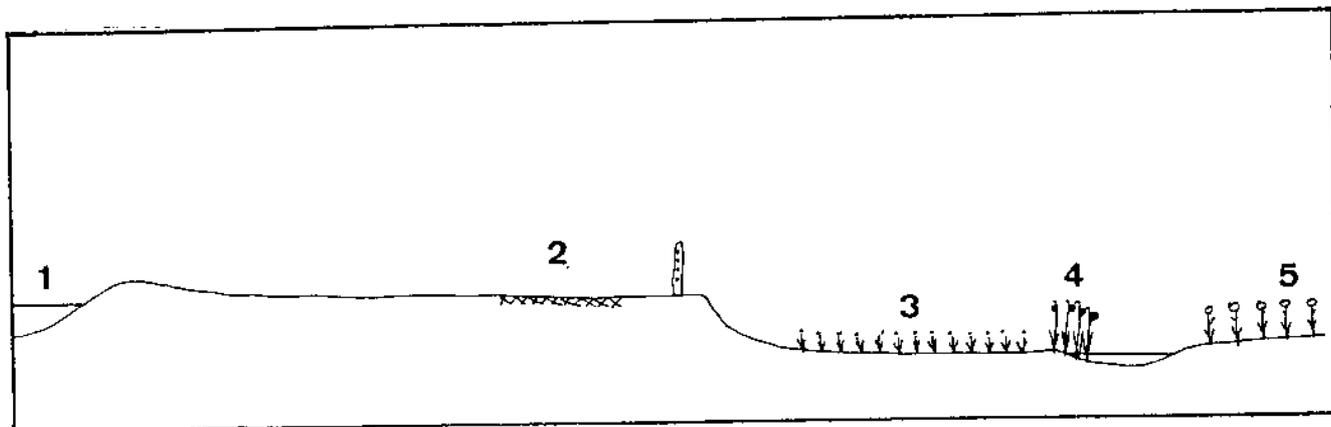
Dans le *Trifolio-Oenanthetum*, il n'y a pas vraiment d'espèces dominantes qui imposeraient une physionomie; dans certains cas, toutefois, il faut noter l'existence de "banquettes à Trèfles" correspondant à des faciès à *Trifolium squamosum* ou, parfois, à *T. michelianum*. La stratification se limite essentiellement à une strate supérieure bien structurée et constituée par des espèces dressées, parmi lesquelles beaucoup d'espèces annuelles; la strate inférieure est moins développée, la seule espèce rampante suffisamment fréquente étant *Agrostis stolonifera*.

La phénologie est surtout vernale, la phénophase de printemps étant marquée par la floraison des thérophytes, en particulier des Trèfles, *Senecio aquaticus*, *Oenanthe silaifolia*, *Orchis laxiflora*. Les phénophases estivales sont mal définies: les thérophytes, ayant terminé leur cycle végétatif, ont disparu. Sous le climat chaud, à déficit hydrique, de ces régions, le sol peut s'assécher fortement car il manque de réserve en eau; la prairie se réduit alors à un gazon bas ayant l'aspect de "paillason", dominé çà et là par les restes de quelques inflorescences desséchées de graminées et d'*Oenanthe silaifolia*.

8.5.5. Origine, synécologie et variations

Le pré de fauche subhalophile à *Trifolium squamosum* dérive manifestement de prairies halophiles de la classe des *Asteretea tripolii* (*Juncetum gerardi* notamment), ne recevant plus les influences marines par suite de la pol-dérivation et en partie déchlorurées par la lixiviation consécutive à l'action des pluies océaniques. Le transect suivant montre les relations entre le *Trifolio-Oenanthetum* et des associations halophiles:

Transect 54 : Corsept (44), vers la Grognaix, rive gauche de la basse Loire



1. Lit mineur de la Loire
2. route de Paimboeuf à St Brévin
3. *Juncetum gerardi* correspondant au relevé suivant: *J. gerardi* 33, *Armeria maritima* 13, *Carex divisa* 22, *Hordeum marinum* 12, *Alopecurus bulbosus* 11, *Oenanthe media* 11, *Agrostis stolonifera* 12, *Plantago coronopus* +, *Lotus tenuis* +2.
Il est à la limite de la classe des *Asteretea tripolii*
4. *Scirpetum maritimi*
5. *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae trifolietosum resupinati* var. typique

Il faut citer ici le travail de BOUZILLE (1979) qui a analysé finement les modifications de la végétation sous l'influence de l'abandon des salines.

Le traitement en fauche est nécessaire au maintien de cette prairie ; toutefois un léger pâturage tardif n'altère pas trop ses caractères alors qu'un pâturage précoce plus intensif la fait régresser vers un groupement floristique-ment moins original étudié ci-après.

Les variations de cette association sont fort complexes et peuvent être mises en corrélation avec le degré de déchloruration et la différenciation de l'horizon supérieur du sol. Dans quelques cas, les déterminismes écologiques ne sont cependant pas toujours bien connus. Je propose de hiérarchiser ainsi les variations que j'ai observées :

- sous-association *trifolietosum resupinati* nov., différenciée par *Trifolium resupinatum*, *T. michelianum*, *Juncus gerardi* (tableau 88; rel.-type : 41) ; cette variation correspond au volet le plus halophile de l'association, ainsi que l'indiquent *Juncus gerardi* et, localement, *Triglochin maritimum*, relictuelles des prés salés. Elle est complexe, et l'on peut distinguer :
 - . une variante paucispécifique, proche du *Juncetum gerardi* (niveau 5 du transect 54), définie par l'absence d'un grand nombre d'espèces (rel. 1 à 25). Elle semble correspondre à des sols pédologiquement peu évolués, aux horizons supérieurs très pauvres en matières organiques ;
 - . un groupe de variantes se différenciant bien de la précédente par plusieurs espèces différentielles positives (rel. 26 à 83) ; les sols sont pédologiquement plus évolués, avec horizons supérieurs différenciés. On peut y distinguer :
 - . une variante de passage entre la précédente et les suivantes ; c'est la plus riche en Trèfles, certains relevés remarquables pouvant contenir jusqu'à 9 espèces différentes (*T. squamosum*, *resupinatum*, *michelianum*, *repens*, *fragiferum*, *subterraneum*, *micranthum*, *dubium*, *ornithopodioides*) ;
 - . d'autres variantes ont en commun quelques espèces rares dans les deux premières : *Lychnis flos-cuculi*, *Leontodon autumnalis*, *Orchis laxiflora*, *Ranunculus acris*. Ce sont, par exemple, une fine variante à *Scorzonera humilis* et *Cirsium dissectum*, sur substrat plus organique et une variante à *Festuca arundinacea*, *Carex distans*, *Pulicaria dysenterica*, thermophile, observée dans quelques prés plus ou moins pâturés de la rive droite de la Gironde (*Trifolium michelianum* manque).
- sous-association intermédiaire (tableau 89), définie négativement par rapport à la précédente (absence de *T. resupinatum*, *T. michelianum*, *Juncus gerardi*) et à la suivante (absence de *Alpecurus pratensis*, *Lathyrus nissolia*) ; elle semble correspondre à des stations un peu plus déchlorurées que les précédentes. On y retrouve des variantes analogues à celles de la sous-association *trifolietosum resupinati* :
 - . variante paucispécifique sur sols peu évolués (rel. 1 à 12) ;
 - . groupe de variantes possédant en commun *Lychnis flos-cuculi*, *Ranunculus acris*, *Scorzonera humilis*... (rel. 13 à 44) avec notamment une variante de haut-niveau, bien drainée à *Myosotis discolor*, *Aira caryophyllea* et une variante riche en espèces (*Ranunculus repens*, *Carex otrubae*, *C. tomentosa*, *Silvaum silaus*...), indicatrice de stations plus hygrophiles, plus ou moins parcour-

- sous-association *alopecuretosum pratensis* nov. différenciée par *Alopecurus pratensis*, *Lathyrus nissolia*, *Juncus maritimus* (tableau 90 ; rel. type : 11/90) ; elle correspond aux situations les moins halophiles ; des variantes apparaissent ainsi :
 - . un groupe de variantes riches en espèces (rel. 1 à 24) différenciées par *Hypochoeris radicata*, *Centaurea thuillieri*, *Vicia nigra*... qui comprend notamment une variante de haut niveau à *Myosotis discolor* et *Aira caryophylla* et une variante à *Festuca arundinacea*, *Carex tomentosa*, *Aristolochia rotunda*.. rencontrée dans quelques prés de la Gironde plus ou moins pâturés ;
 - . une variante paucispécifique de déterminisme encore mal précisé, sans doute de nature édaphique (sols peu évolués, substrats originellement différents ?).

Comme on le voit, les variations du *Trifolio-Oenanthetum* sont fort complexes. De la sous-association *trifolietosum resupinati* à la sous-association *alopecuretosum pratensis*, on peut suivre les modifications floristiques de l'association en fonction du désailement progressif des substrats en relation avec le lessivage. En remontant encore davantage la vallée de la Loire, on doit, à partir d'un certain niveau, observer le passage du *Trifolio-Oenanthetum* au *Senecio-Oenanthetum*. Mes observations autour de Nantes (Saint-Etienne de Montluc, Couéron, Bourguenais) montrent (tableau 91) que des espèces du *Trifolio-Oenanthetum* persistent encore : *Trifolium squamosum*, *Alopecurus bulbosus*; *Carex divisa* disparaît. A l'inverse, les espèces du *Senecio-Oenanthetum* prennent de l'importance : *Trifolium repens*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus repens*, *Potentilla reptans* ; la présence d'*Orchis laxiflora* s'affirme nettement ; enfin, une excellente différentielle du *Senecio-Oenanthetum* fait une timide apparition, *Fritillaria meleagris*. Ainsi passe-t-on longitudinalement du *Trifolio-Oenanthetum* subhalophile au *Senecio-Oenanthetum* neutrophile dans la basse vallée de la Loire.

8.5.6. Syndynamique

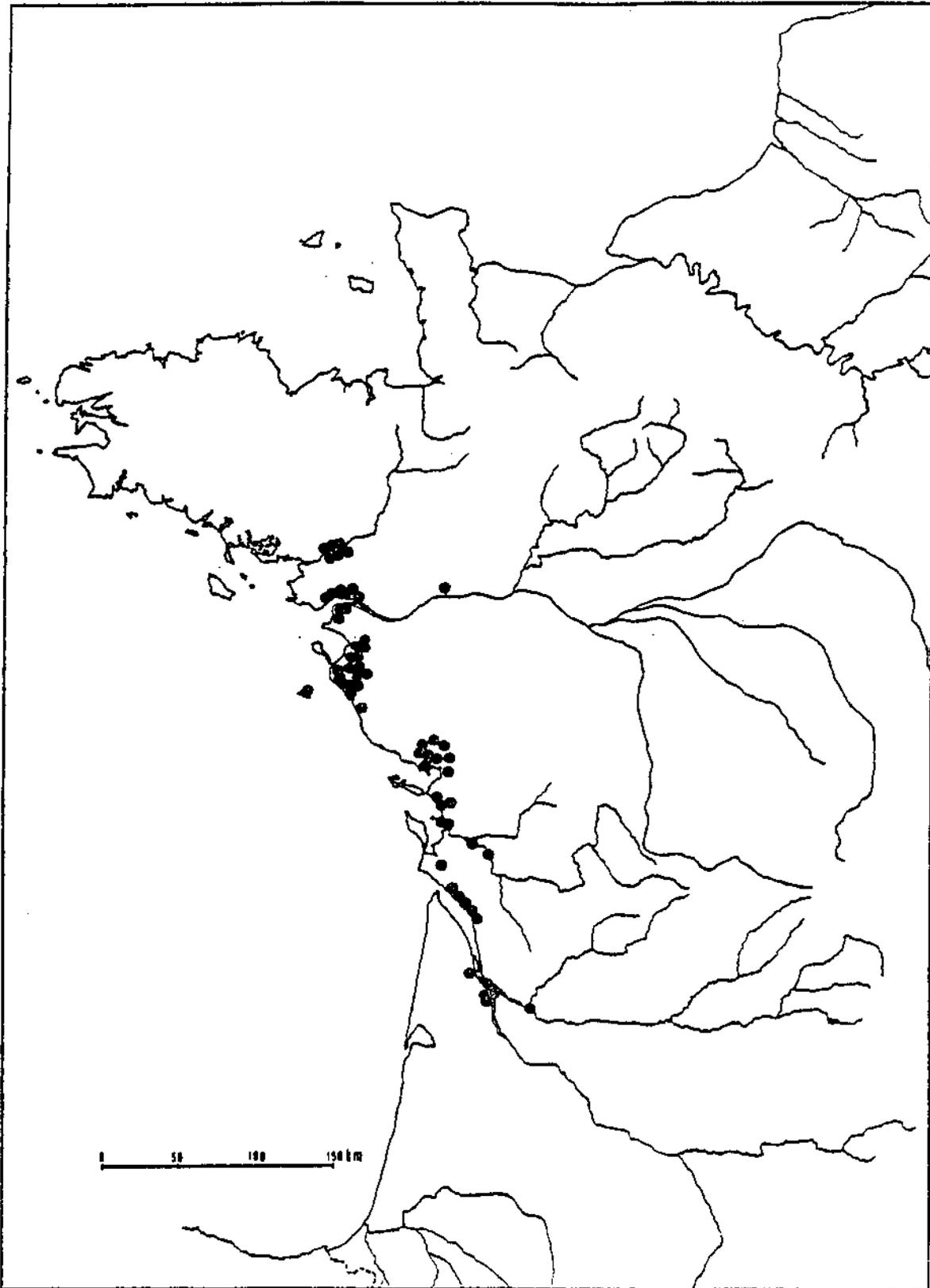
La présence sporadique de *Scorzonera humilis*, *Cirsium dissectum* et, plus rarement, d'*Agrostis canina*, *Carex flacca*, *C. tomentosa*, dans quelques variations du *Trifolio-Oenanthetum* incite à penser que cette association pourrait, à l'image de ce qu'il se passe pour d'autres systèmes prairiaux hygrophiles, localement évoluer vers un groupement hygrophile oligotrophe ; je n'ai cependant pas pu observer cette évolution. L'hypothèse est posée. Je ne peux que rapporter le fait suivant pour l'appuyer : dans la moyenne vallée de la Vire (Neuilley-la-Forêt, 14), en dehors donc du système subhalophile thermo-atlantique, j'ai pu observer un groupement à *Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*, *Senecio aquaticus*, apparaissant plus ou moins comme appauvrissement du *Trifolio-Oenanthetum*, envahi d'espèces des bas-marais :

sur 30 m², 100% (21-06-1982)

Carex divisa 32, *Alopecurus bulbosus* +, *Bromus racemosus* 22, *Gaudinia fragilis* 11, *Senecio aquaticus* +, *Ranunculus repens* 23, *Potentilla anserina* 12, *Cirsium dissectum* 22, *Scorzonera humilis* 23, *Agrostis canina* 32, *Ranunculus flammula* 22, *Juncus effusus* 23, *Anthoxanthum odoratum* 22, *Cardamine pratensis* +, *Prunella vulgaris* 12, *Festuca rubra* 12, *Trifolium dubium* +, *T. repens* +, *Phragmites australis* +, *Cynosurus cristatus* 22, *Galium palustre* +, *Lotus uliginosus* +, *Iris pseudacorus* +, *Lolium perenne* +.

On reconnaîtra dans cette liste les espèces qui apparaissent comme pionnières de l'évolution possible : *Cirsium dissectum*, *Scorzonera humilis*, *Agrostis canina*.

CARTE 46



TRIFOLIO SQUAMOSI-OENANTHETUM SILAIFOLIAE

8.5.7. Synchronologie

La carte chorologique 46 résume toutes les stations connues du *Trifolio-Oenanthetum silaifoliae*. Elle montre que l'association admet manifestement une répartition littorale thermo-atlantique ; je l'ai étudiée de la Gironde (elle est à rechercher dans les prairies du Médoc septentrional, aux environs du Verdun), à la basse Vilaine ; en dehors du littoral, elle peut apparaître dans certains sites particuliers mais très localisés. J'ai en outre reporté un pointage de l'île d'Yeu, que je n'ai pas visitée personnellement, d'après les données de DURAND et CHARRIER (1911).

8.6. Le pré pâturé subhalophile : *Carici divisae-Lolietum perennis* ass. nov.

Le pâturage intensif et précoce du pré de fauche à *Trifolium squamosum* fait régresser ou disparaître un certain nombre d'espèces sensibles du *Trifolio-Oenanthetum silaifoliae* : *Orchis laxiflora*, *Lychnis flos-oculi*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium michelianum*, *T. dubium*, *Oenanthe media* et *Senecio aquaticus* peuvent dans certains cas se maintenir, mais toujours en vitalité réduite. A l'inverse, beaucoup d'espèces annuelles résistent mieux, de par leur statut thérophytique : *Ranunculus sardous*, *Gaudinia fragilis*, *Trifolium squamosum*, *T. resupinatum*. Par ailleurs, on trouve encore très fréquemment *Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*. Par tous ces caractères, le pré pâturé se distingue donc du *Trifolio-Oenanthetum*, mais il se rapproche, floristiquement et écologiquement, de l'*Hordeo-Lolietum perennis* décrit du système alcalin et résultant de la dégradation du *Senecio-Oenanthetum mediae occidentale* sous l'action du pâturage. De nombreuses différences floristiques le distinguent de l'*Hordeo-Lolietum* : présence d'espèces thermophiles subhalophiles et absence ou rareté de *Phleum pratense*, *Plantago lanceolata*, *Cerastium holosteoides*... Je propose de l'interpréter comme association originale sous le nom de *Carici divisae-Lolietum perennis* ass. nov. (tableau 92, rel.-type : 12/92).

Les phénophases de ce groupement suivent celles du *Trifolio-Oenanthetum* : l'optimum phénologique est vernal à tardi-veral ; en été, les thérophytes ont bouclé leur cycle et le pré prend l'aspect d'un gazon ras, souffrant de la sécheresse, dominé par quelques chaumes de graminées.

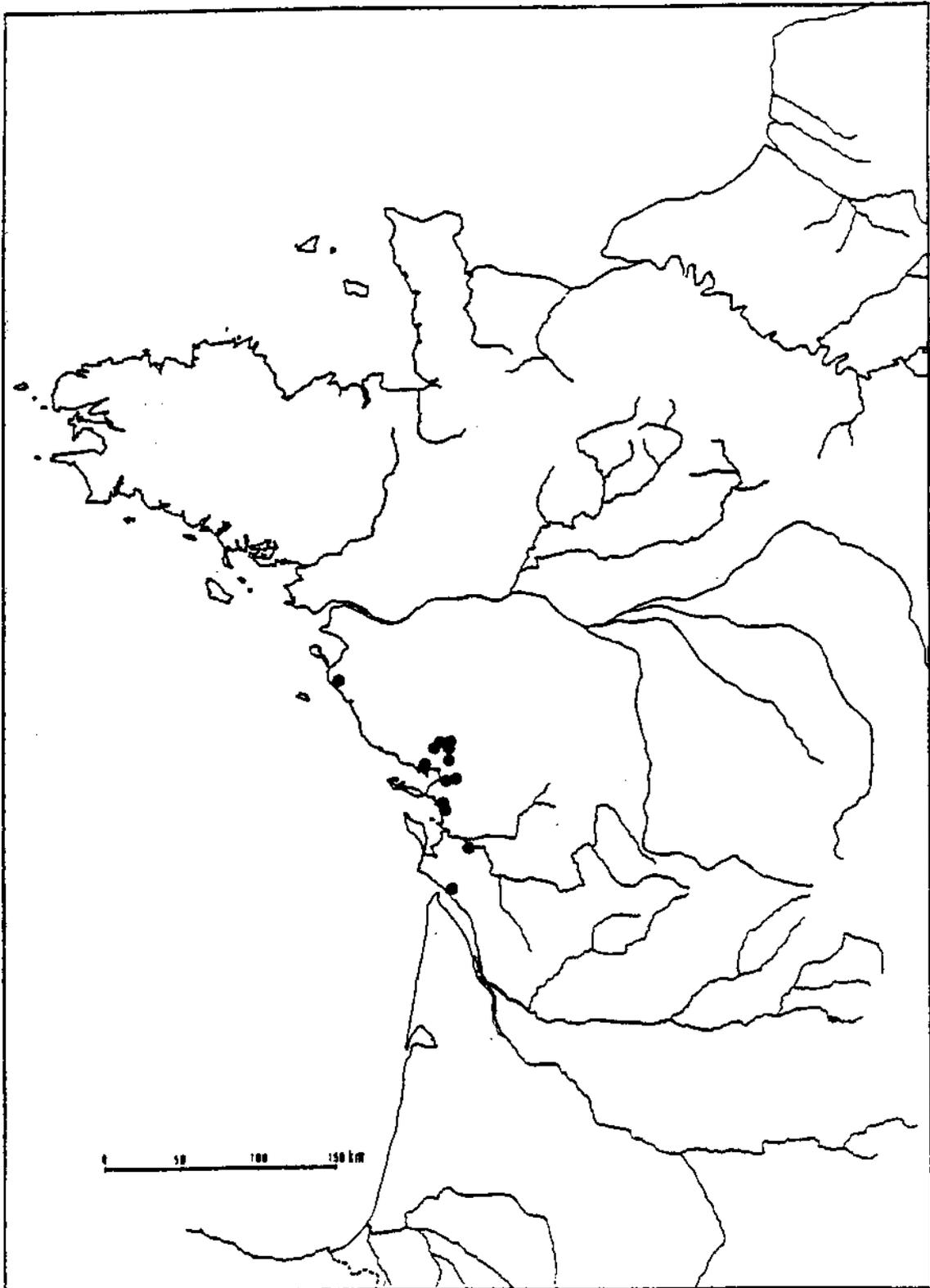
Les relevés du tableau 92 permettent de mettre en évidence deux sous-associations, au moins à titre provisoire : l'une encore halophile à *Ranunculus sardous*, *Trifolium squamosum*, *Althaea officinalis*, avec une variante à *Trifolium resupinatum*, *Lotus tenuis*, *Juncus gerardi* dérivant des variations les plus halophiles du *Trifolio-Oenanthetum silaifoliae*, et une variante remarquable à *Iris spuria*, sur substrats tassés. On observe aussi une sous-association moins halophile, à *Dactylis glomerata*, *Ranunculus acris*, *R. repens* qui annonce l'*Hordeo-Lolietum perennis*.

Le *Carici-Lolietum perennis* admet une aire géographique thermo-atlantique, suivant en cela l'aire du *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae* dont il dérive. La carte chorologique 47 résume l'ensemble des stations connues de cette association.

8.7. Les entrées de prés subhalophiles : *Plantagini majoris-Trifolietum resupinati* ass. nov. prov.

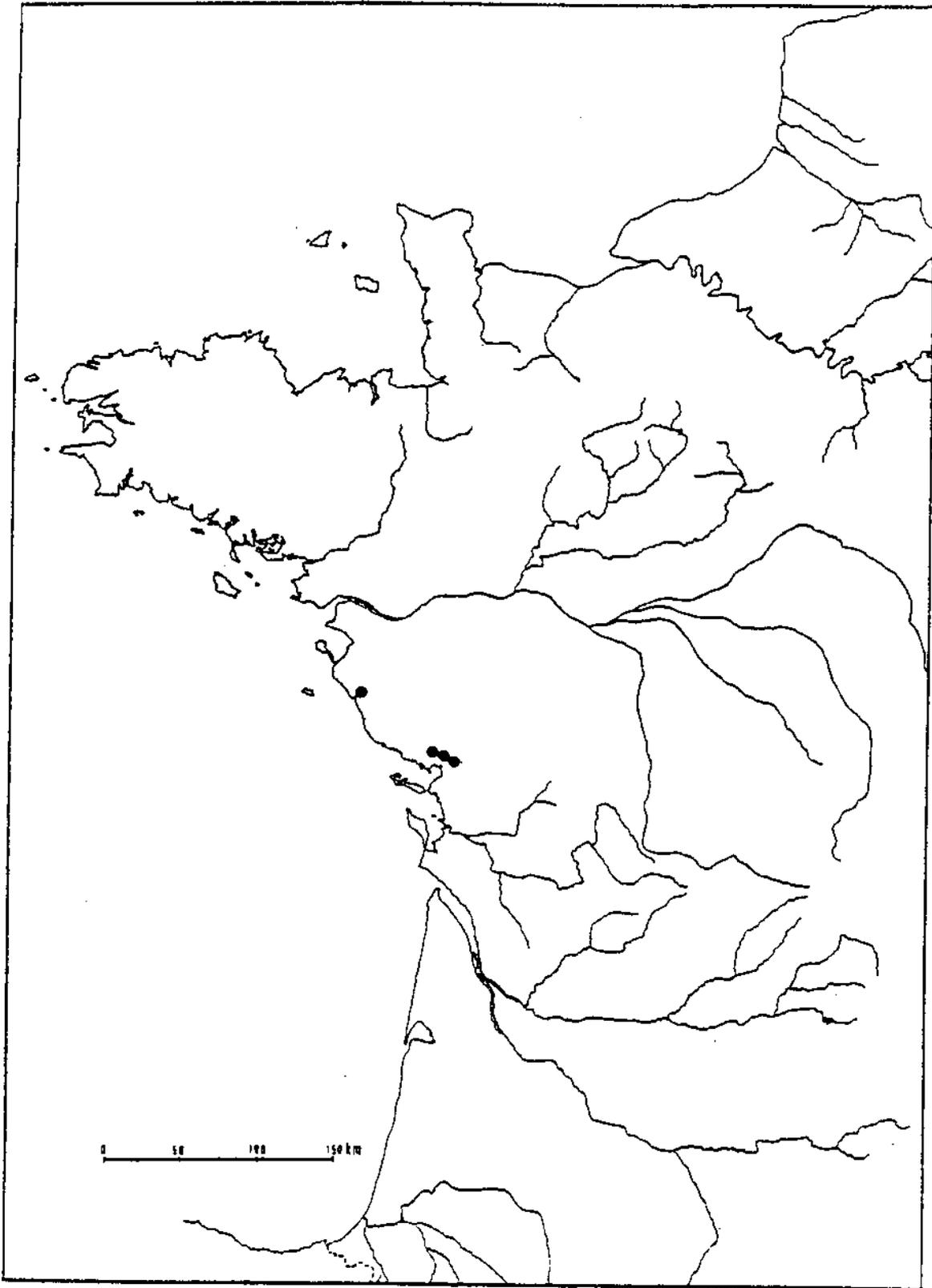
Un excès d'influence biotique, surtout de piétinement par les bovins, déstructure complètement le *Carici-Lolietum perennis* et, a fortiori, le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae*. Ce fait se rencontre surtout dans les entrées de prairies ou, parfois, au bord de quelques chemins littoraux traversant des salines. Beaucoup d'espèces prairiales ne supportent pas cette action, alors qu'apparaissent des plantes indicatrices de sols tassés : *Plantago major*,

CARTE 47



CARICI DIVISAE-LOLIETUM PERENNIS

CARTE 48



PLANTAGINI-TRIFOLIETUM RESUPINATI

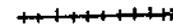
Poa annua, plus rarement *Polygonum aviculare*. Toutefois, les espèces annuelles se maintiennent encore bien ; il est, en effet, remarquable d'y retrouver encore *Trifolium squamosum*, *T. resupinatum*, *T. ornithopodioides*. C'est donc un groupement fort original que nous étudions ici ; il prend la place, dans le système subhalophile thermo-atlantique, du *Lolio-Plantaginietum majoris*. Bien qu'en possédant seulement 6 relevés, je pense pouvoir proposer, au moins provisoirement, le rang d'association végétale sous le nom de *Plantagini majoris-Trifolietum resupinati* ass. nov. prov. ; des études ultérieures devraient confirmer son individualité (tableau 93).

La carte chorologique 48 rassemble les stations des relevés du tableau.

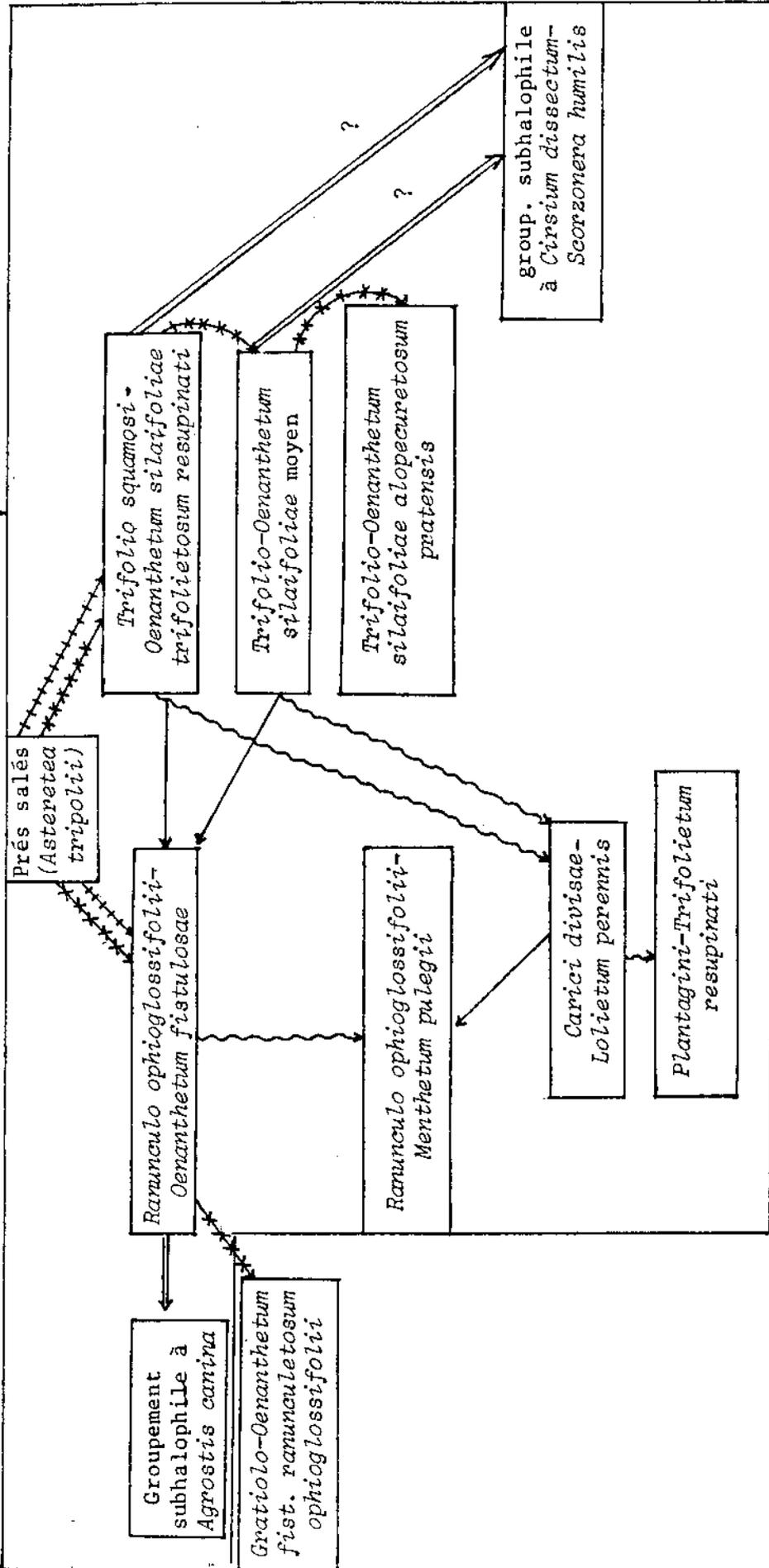
Un groupement fort proche (*Alopecurus bulbosus*, *Trifolium resupinatum*, *Plantago coronopus*, *Ranunculus sardous*), mais plus riche en thérophytes (*Coronopus squamatus*, *Polygonum aviculare*, *Myosurus minimus*) est connu de la Crau (MOLINIER et TALLON 1950). Il appartient probablement aux *Polygono-Poetea annuae*, alors que le *Plantagini-Trifolietum resupinati*, riche en hémicryptophytes, est à rapprocher des groupements du *Lolio-Plantaginion majoris*. Ces observations tendent cependant à prouver la présence probable du *Plantagini-Trifolietum* sur le littoral franco-méditerranéen.

8.8. Conclusion : schéma du système subhalophile thermo-atlantique

On peut résumer graphiquement éléments et relations du système étudié, les relations étant schématisées selon différentes flèches dont la signification est celle-ci :

- 
 relation topographique : pointe tournée vers les niveaux inférieurs ;
- 
 déchloruration des substrats : pointe tournée vers les groupements dérivés ;
- 
 traitement en pâture ou piétinement, pointe vers le groupement dérivé ;
- 
 évolution d'un groupement méso-eutrophe vers un groupement oligotrophe, pointe tournée vers ce dernier ;
- 
 traitement en fauche.

SYSTEMES
MESOPHILES



9. -SYSTEME SUBHALOPHILE NORD-ATLANTIQUE

Les prairies hygrophiles des systèmes subhalophiles thermo-atlantiques dont on vient de voir toute l'originalité, sont relayées dans le domaine nord-atlantique par des prairies bien différentes ; cela est essentiellement dû à ce qu'un certain nombre d'espèces thermophiles n'atteignent pas ces régions. J'ai surtout étudié le système subhalophile nord-atlantique dans les basses vallées de quelques fleuves côtiers du nord-ouest et du nord de la France, juste en amont des systèmes halophiles proprement dit : Orne, Dives, Somme, Authie, Canche. Pour l'estuaire de la Seine, j'ai utilisé quelques données apportées par FRILEUX et GEHU (1976).

9.1. Introduction géographique

L'Orne (carte 49 : 1) débouche sur la Manche entre Ouistreham et Sallenelles ; quelques prairies subhalophiles sont comprises entre les halipèdes, surtout développés à Sallenelles, et les prairies continentales, sur alluvions alcalines de la basse vallée.

La Dives s'ouvre dans la Manche entre Cabourg, Dives-sur-Mer et Houlgate (2) ; pris dans les agglomérations, l'estuaire est extrêmement réduit ; quelques prairies subhalophiles intéressantes sont observables au Bas Cabourg (*Ranunculus ophioglossifolius*, revu en 1981 en collaboration avec P.-N. FRILEUX et M. PROVOST).

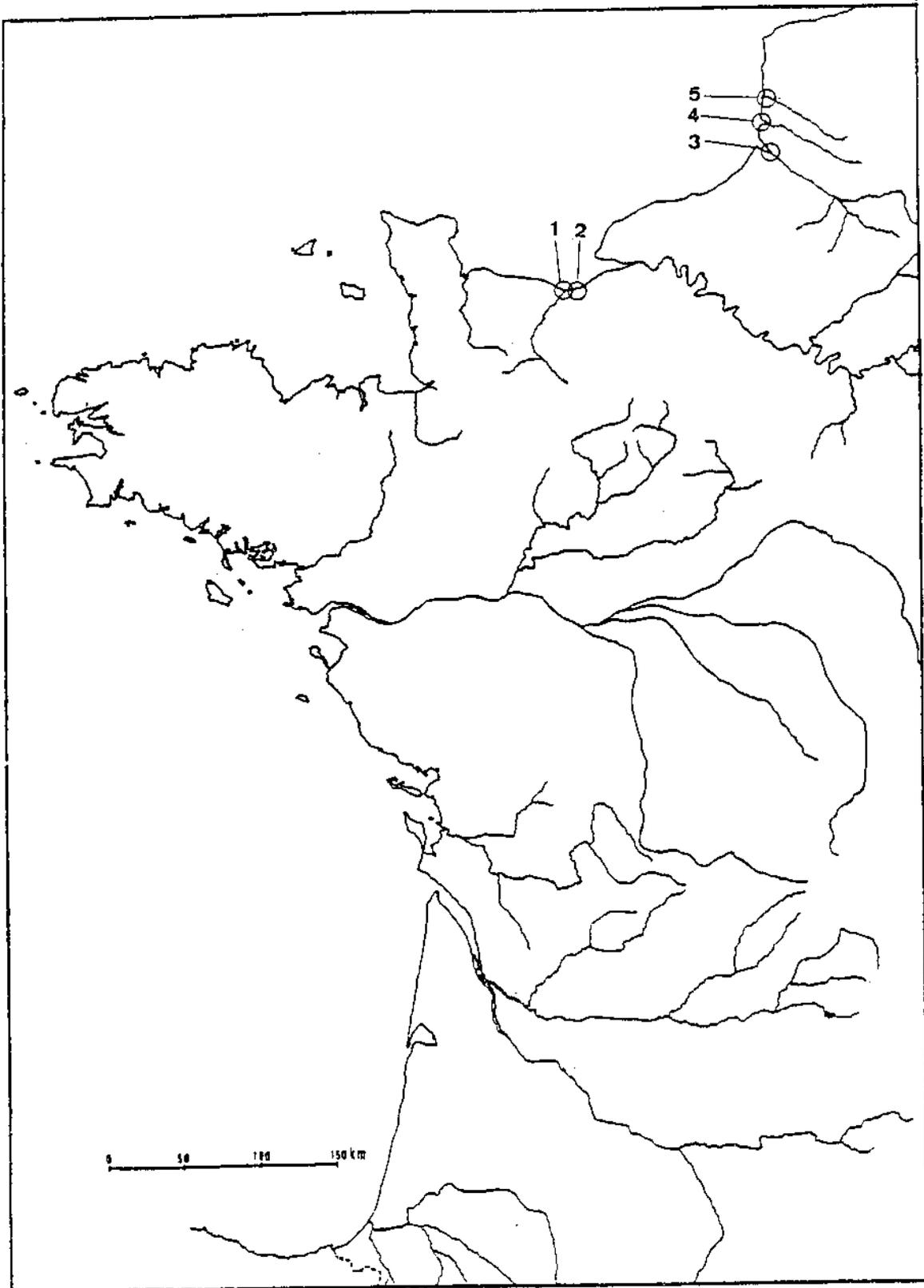
L'estuaire de la Somme (3) est plus vaste et plus complexe que les précédents. Il y a encore peu de temps, la mer remontait profondément dans les terres, jusqu'à Port-le-Grand. Peu à peu, l'estuaire s'est envasé et les alluvions marines se sont progressivement déchlorurées. La poldérisation a été favorisée par l'établissement de "renclôtures" isolant des parcelles des influences de la mer. Actuellement, entre St Valéry-sur-Somme et le Crotoy, s'étendent les "mollières", ou prés salés, colonisées par des végétations halophiles thérophytiques (*Salicornietea*, *Saginetea maritimae*), chamaephytiques (*Arthocnemetea*), hémicryptophytiques (*Asteretea tripolii*). En arrière des renclôtures, et jusqu'à Port-le-Grand, s'étendent les prairies subhalophiles, intensément pâturées, objet du présent chapitre ; elles ont, en général, conservé le niveau topographique et les caractéristiques texturales des sols des mollières.

L'Authie atteint la Manche entre Fort-Mahon et Berck (4) ; son estuaire est large et court ; des digues construites au cours des siècles derniers ont soustrait un ensemble de prairies des influences marines. Enfin, la Canche s'ouvre vers la mer entre le Touquet et Etaples (5) en un estuaire allongé et étroit qui rappelle, à une moindre échelle, celui de la Somme ; autrefois la mer baignait le pied de la citadelle de Montreuil-sur-Mer ; actuellement, les mollières se limitent à la partie de l'estuaire située en aval d'Etaples. Entre Montreuil et Etaples, s'étendent d'importantes prairies subhalophiles. J'y ai découvert une seconde station de *Ranunculus ophioglossifolius* pour le nord de la France, la première découverte étant due à VANDEN BERGHEM et LAWALREE (1975), au marais de Tardinghen.

9.2. Les paysages végétaux

Les paysages végétaux des basses vallées nord-atlantiques sont plutôt monotones ; les arbres y sont peu fréquents ; les prairies hygrophiles pâturées occupent la majeure partie de l'espace. Toutefois la monotonie peut être rompue par la présence de mares artificielles et de huttes de chasse ; ces mares, à niveau variable, induisent une diversité végétale locale : végétation aquatique (*Potametea*, *Charetea*), amphibie (*Samolo-Littorelletum*,

CARTE 49

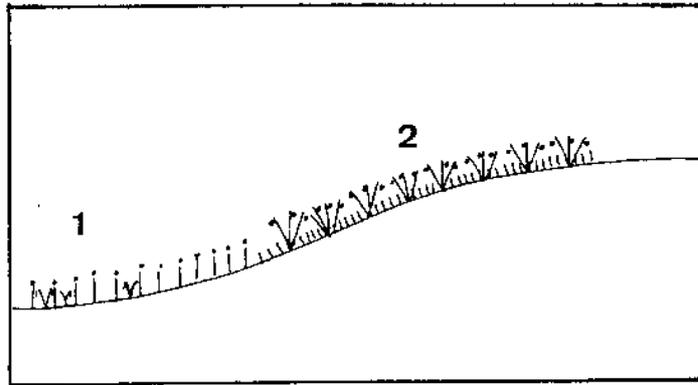


SYSTEME SUBHALOPHILE NORD-ATLANTIQUE

en particulier).

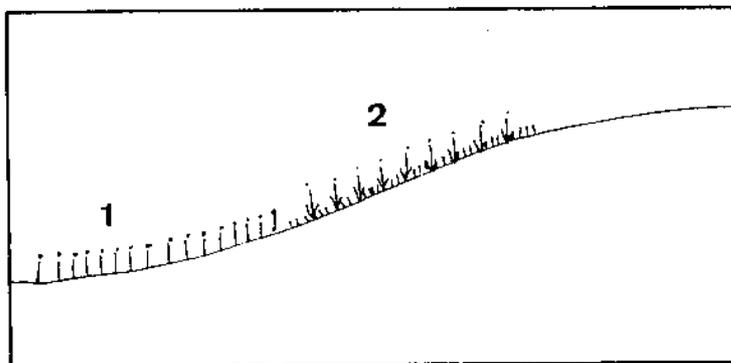
Pourtant, en y regardant de plus près, on constate que les prairies elles-mêmes présentent une certaine diversité, conséquence de variations de niveau topographique. Les transects suivants concrétisent quelques exemples, le long du littoral de la Manche :

Transect 55 : Bec d'Andaine (50)



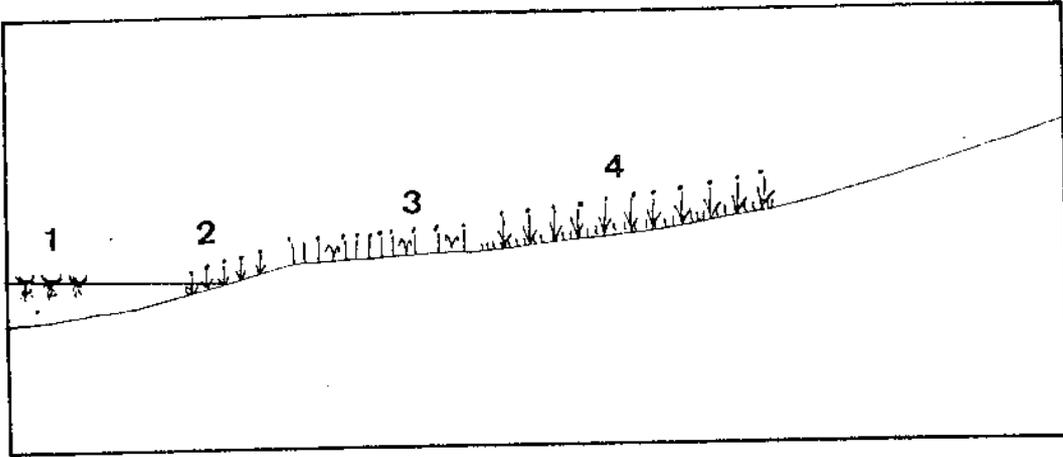
1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* à *Scirpus maritimus*
2. *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* var. subhalophile avec *Carex divisa*

Transect 56 : basse vallée de l'Orne, au Bas Cabourg (14)
substrats moins salés et moins tassés



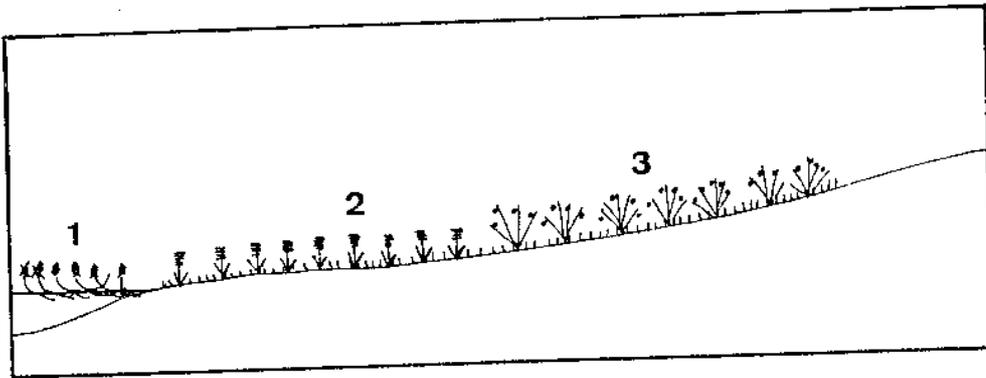
1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* à *Ranunculus ophioglossifolius*
2. *Junco gerardi-Agrostietum stolonifera typicum* avec *Alopecurus bulbosus*

Transect 57 : Hable d'Ault (80)
paysage naturel, non influencé par le bétail



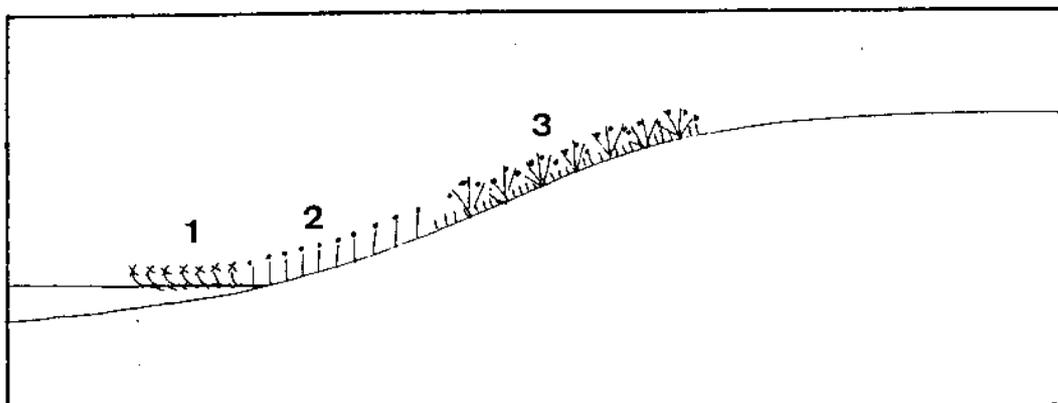
1. groupement flottant : *Ranunculetum baudotii*
2. groupement amphibie oligotrophe de bas-niveau : *Samolo-Littorelletum*
3. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* typicum à *Scirpus maritimus*
4. *Agrostio-Caricetum vikingensis*

Transect 58 : cas d'une prairie fortement pâturée par les bovins,
dans la vallée de la Somme, à Boismont, maison Beauvisage (80)



1. *Rumici-Alopecuretum geniculati* var. subhalophile, prenant la place de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*
2. *Junco-Blysmetum compressi juncetosum gerardi* à *Eleocharis quinqueflora*
3. *Pulicario-Juncetum inflexi* typicum subhalophile

Transect 59 : basse vallée de la Canche, à Visemarest (62)
à rapprocher du transect 56



1. prairie flottante à *Glyceria* sp.
2. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* à *Ranunculus ophioglossifolius*
3. *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* subhalophile

9.3. Les dépressions inondables subhalophiles nord-atlantiques :
Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum variante subhalophile

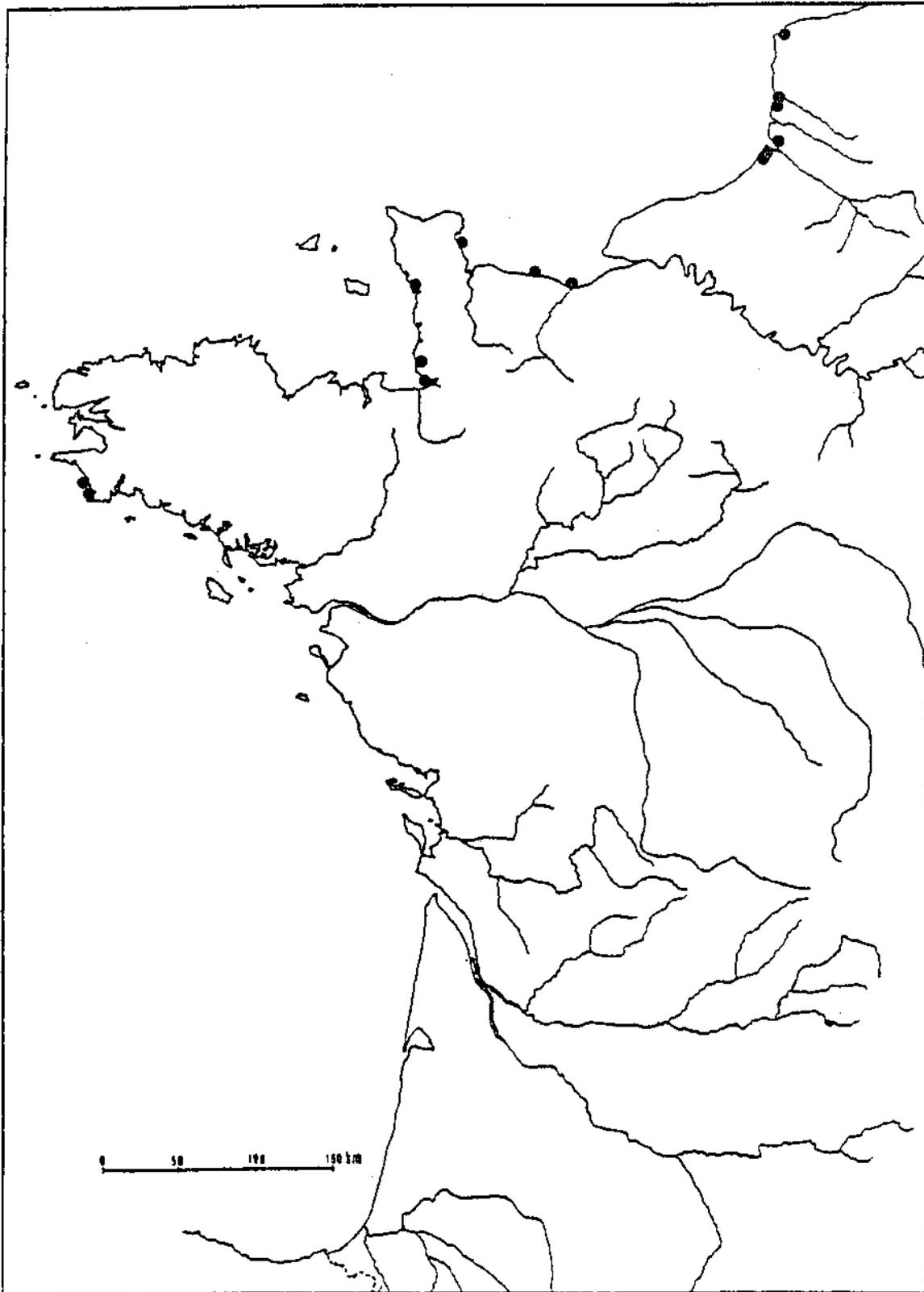
Le long du littoral de la Manche, le *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* thermo-atlantique est remplacé par un groupement à *Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis uniglumis* ou *E. palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus geniculatus*, auxquelles s'ajoutent quelques espèces halophiles : *Scirpus maritimus*, *Juncus gerardi*. Le tableau 94 rassemble 20 relevés inédits de ce groupement, synthétisés dans les colonnes A₁ (rel. 1 à 14) et A₂ (rel. 15 à 20) ; en outre la colonne B synthétise 6 relevés effectués à Tardinghen par VANDEN BERGHEN et LAWALREE (1975, rel. 2 à 7).

On remarquera que *Ranunculus ophioglossifolius* peut encore apparaître en Manche orientale ; mais l'espèce est localisée à 3 stations seulement : la Dives au Bas-Cabourg, la Canche à Visemarest et Tardinghen. Les autres espèces du *Ranunculo-Oenanthetum* sont très disséminées (*Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus*) ou absentes (*Galium debile*, *Trifolium michelianum*). Tel quel, le présent groupement est floristiquement à peine distinct de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* étudié dans les systèmes alcalins (systèmes 4). Le caractère subhalophile, marqué par *Juncus gerardi*, *Scirpus maritimus*... autorise à l'interpréter comme une variante subhalophile de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum*.

Deux variations importantes apparaissent au sein de ce groupement :

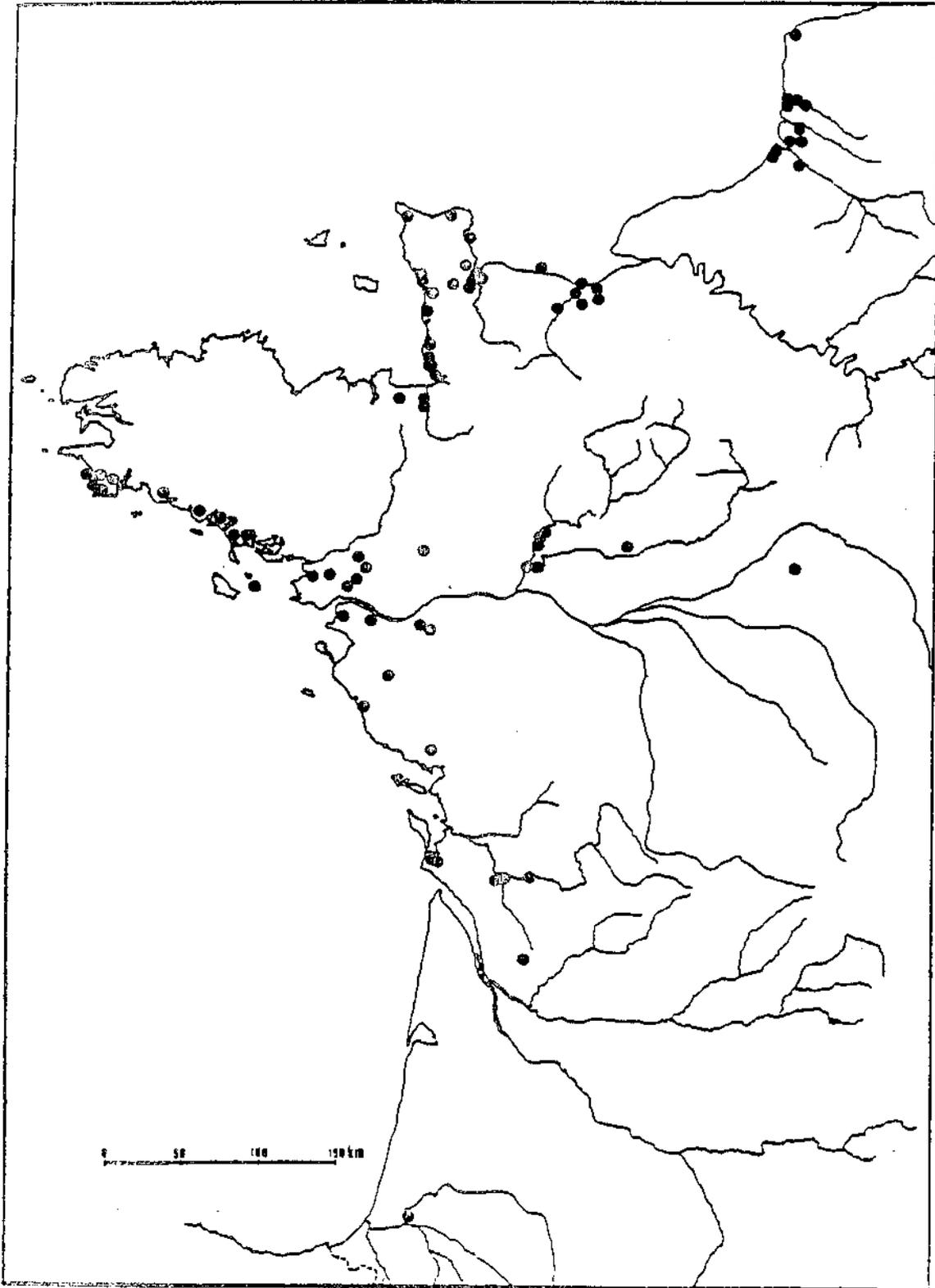
- l'une à *Scirpus maritimus*, *S. tabernaemontani*, *S. americanus* (ce dernier dans le Cotentin occidental), *Glaux maritima*, plus halophile (col. A₁) ; elle apparaît comme une charnière entre les roselières saumâtres (*Scirpetum maritimi*) et les prairies de niveau topographique plus élevé (transects 55, 57). Selon le niveau, qui joue sur la durée d'inondation, on observe soit *Eleocharis uniglumis* (niveaux supérieurs), soit *E. palustris* (niveaux inférieurs).

ÇARTE 50



ELEOCHARO-OENANTHETUM FISTULOSAE TYPICUM SUBHALOPHILE

CARTE 51



ELEOCHARO-OENANTHETUM FISTULOSAE (GLOBAL)

- l'autre à *Polygonum amphibium terrestre* et *Ranunculus ophioglossifolius*, moins halophile (col. A₂) ; c'est à cette variation que se rattachent les relevés notés à Tardinghen par VANDEN BERGHEN et LAVALREE (col. B).

Sous l'action du piétinement par les bovins, le groupement est structuré et remplacé par un groupement dominé par *Alopecurus geniculatus* (voir III-9-4). Dans de rares cas, enfin, ces dépressions inondables peuvent évoluer vers des bas-marais oligotrophes comme dans le cas de cette observation effectuée à Coudeville (la Rivière, 50, 30-06-1982) :

sur 4 m², 75%

Carex nigra 43, *Hydrocotyle vulgaris* 22, *Anagallis tenella* 13, *Ranunculus flammula* 22, *Oenanthe lachenali* +, *Samolus valerandi* 12, *Agrostis stolonifera* 22, *Epilobium parviflorum* +°, *Mentha aquatica* +, *Lythrum salicaria* +, *Scirpus americanus* 22, *Eleocharis uniglumis* 12, *Phragmites australis* +°, *Equisetum fluviatile* 22, *Juncus articulatus* 12.

La présence d'*Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula*, plus rarement *Carex nigra* (rel. 8) dans les relevés d'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* subhalophile sont des indices de cette évolution possible dont les espèces citées sont des pionnières.

Les stations de cette variante subhalophile sont reportées sur la carte chorologique 50. Elle montre une répartition essentiellement nord-atlantique, complémentaire de l'aire thermo-atlantique du *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae*. Puisque c'est la dernière fois que nous rencontrerons l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae* dans ce mémoire, il est intéressant de dresser une carte globale de sa répartition dans le nord, le nord-ouest et l'ouest de la France, toutes variations confondues. La carte chorologique 51 peut donc être considérée comme la superposition des cartes 4, 19, 50.

9.4. Les dépressions inondables piétinées : *Rumici-Alopecuretum geniculati* Tx 1950 var. subhalophile

Sous l'action mécanique et répétée des pas des animaux, l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*, fragile, est structuré. Il est alors remplacé par le *Rumici-Alopecuretum geniculati*. Le tableau 95 rassemble 10 relevés inédits de ce groupement, dans sa variante subhalophile différenciée par *Juncus gerardi*, *Ranunculus sardous*, *R. sceleratus*, *Scirpus tabernaemontani*.

Dans les formes les moins halophiles, *J. gerardi* disparaît ; le groupement se rapproche alors du *Rumici-Alopecuretum* type (voir III-4-9). On observe souvent, dans ce groupement, la présence de *Plantago major*, indicateur de sols tassés, différentielle positive du *Rumici-Alopecuretum* par rapport à l'*Eleocharo-Oenanthetum*.

9.5. Les prés hygrophiles subhalophiles : *Junco gerardi-Agrostietum albae* Tx (1937) 1950 *typicum*. *Agrostio-Caricetum vikingensis* Géhu 1979.

9.5.1. Données floristiques

Le tableau 96 rassemble 9 relevés inédits synthétisés dans la colonne A ; la colonne B synthétise 5 relevés effectués par GEHU et coll. (1979).

Le tableau 97 rassemble 11 relevés inédits synthétisés dans la colonne A.

la colonne B synthétise 91 relevés provenant des sources suivantes :

- 6 rel. WATTEZ et DE FOUCAULT 1982 (tb. I : rel. 7 à 12)
- 60 rel. GILLNER 1960 (p. 50 ; p. 73 : rel. 19 à 42)
- 10 rel. RAABE 1960 (col. 1)
- 15 rel. KRISCH 1974b (p. 128 : col. C,D) ;

la colonne C synthétise 4 relevés de FRILEUX et GEHU 1976 (p. 289). Enfin, la colonne D synthétise 10 relevés de VANDEN BERGHEN (1965b, p. 368).

9.5.2. Position physiographique

Les prés hygrophiles à *Agrostis stolonifera* et *Juncus gerardi* se rencontrent de préférence en arrière des prés salés, le long du littoral de la Manche ; ils occupent des niveaux topographiques supérieurs à ceux occupés par l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* subhalophile (transects 56, 57). Mais, on peut encore les rencontrer dans quelques dunes soumises à des influences subhalophiles comme il en existe le long du littoral méridional breton ; ce cas sera plus précisément étudié dans un système particulier (III-16).

9.5.3. Synfloristique et position phytosociologique

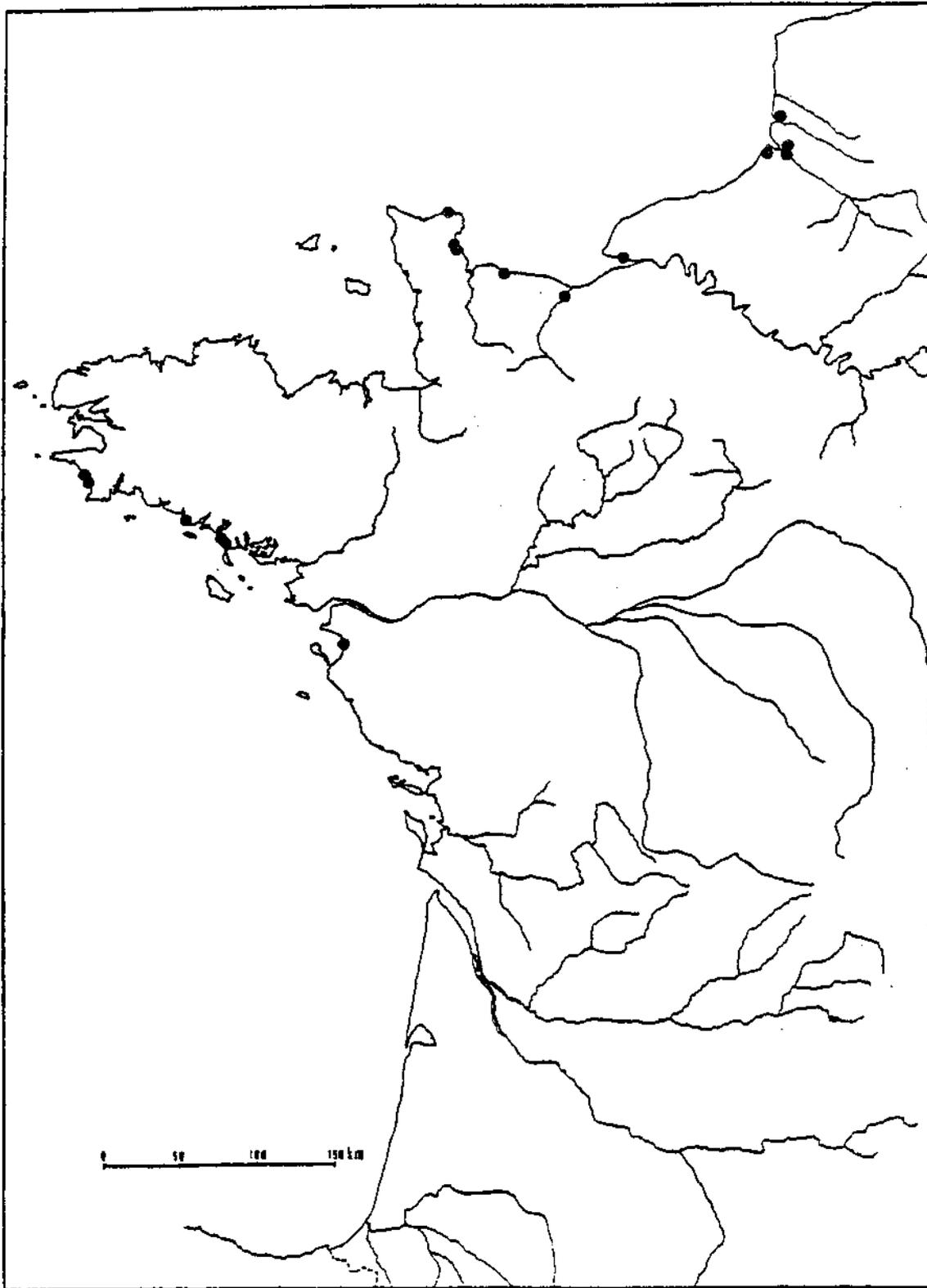
On peut répartir les prés subhalophiles dans deux associations déjà connues : l'*Agrostio-Caricetum vikingensis* et le *Junco gerardi-Agrostietum albae*. Toutes deux possèdent en commun *Juncus gerardi*, *Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *Trifolium fragiferum*. Malgré la présence du jonc de Gérard, ces groupements sont bien distincts du *Juncetum gerardi*, pré halophile des hauts de schorre, encore riche en espèces de la classe des *Asteretea tripolii* à laquelle il appartient : *Aster tripolium*, *Limonium vulgare*, *Puccinellia maritima*, *Spergularia media* (GEHU 1976) qui manquent dans les deux associations étudiées ici. D'autre part, l'absence des espèces méditerranéo-atlantiques thermophiles telles que *Trifolium squamosum*, *T. resupinatum*, *T. michelianum*, *Carex divisa*, *Alopecurus bulbosus* (sauf, pour ces deux dernières, en limite sud de l'aire des groupements), *Oenanthe silaifolia* les distingue bien de la sous-association *trifolietosum resupinati* du *Trifolio squamosi-Oenanthetum*, dans laquelle *J. gerardi* et *A. stolonifera* jouent un rôle important.

L'*Agrostio-Caricetum vikingensis* et le *Junco-Agrostietum* sont cependant fort peu distincts l'un de l'autre ; simplement le premier se distingue du second par la présence de quelques halophytes comme *Glaux maritima* et *Festuca rubra litoralis* ; il est caractérisé par la petite forme *vikingensis* de *C. distans* (GEHU et coll. 1979, DE LANGHE et al. 1978). Il est probable que l'*Agrostio-Caricetum* n'est qu'une sous-association du *Junco-Agrostietum* décrit antérieurement par TÜXEN (1950) des côtes de la mer du Nord.

9.5.4. Physionomie

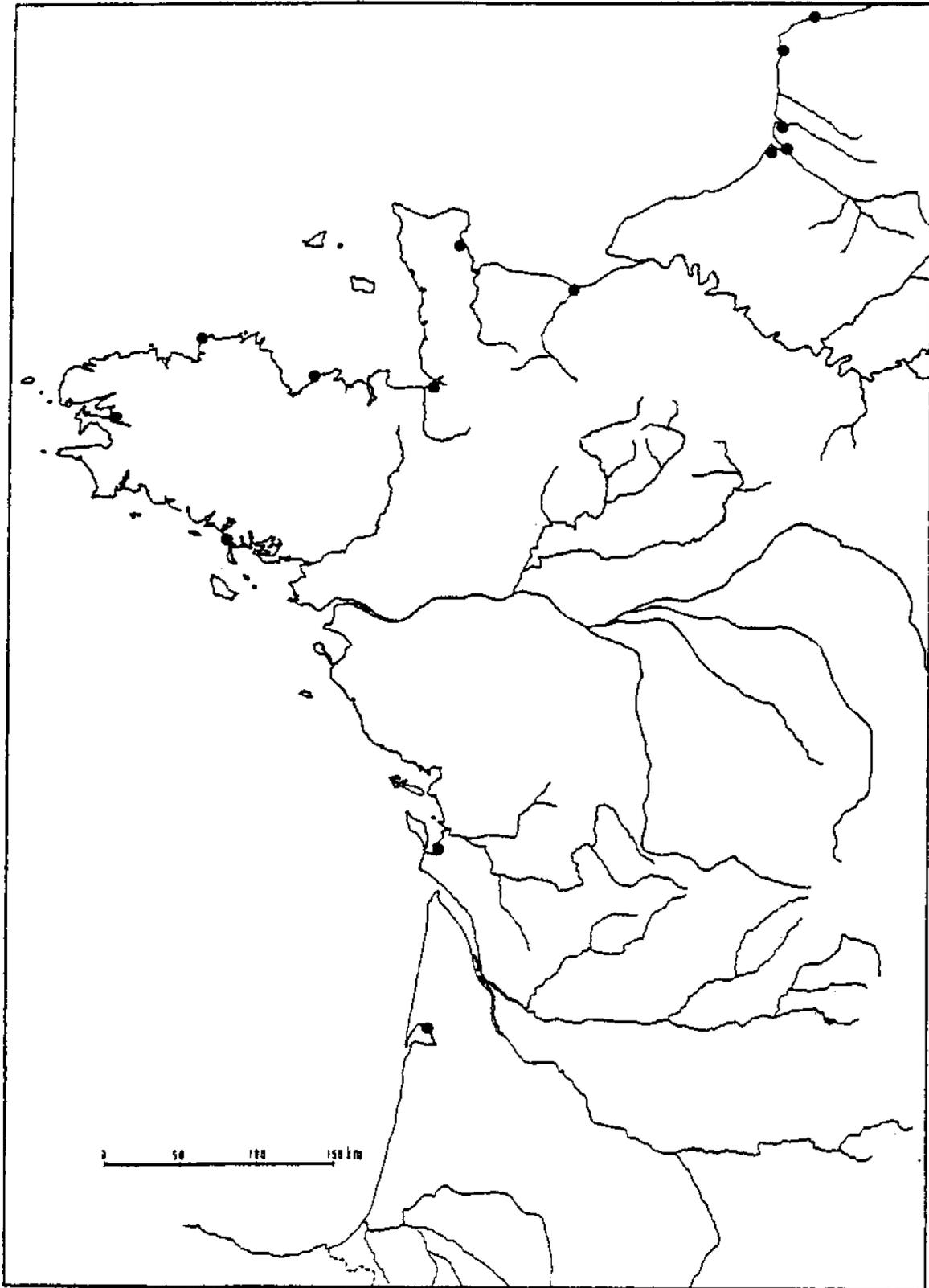
Les individus d'*Agrostio-Caricetum* et de *Junco-Agrostietum* se présentent comme des prairies basses car les espèces rampantes (*Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *Trifolium fragiferum*) y occupent une place importante et couvrent une grande partie de sol. Seuls *J. gerardi* et quelques *Carex* participent à la structuration d'une strate supérieure de plantes dressées.

CARTE 52



JUNCO GERARDI-AGROSTIETUM ALBAE

CARTE 52 BIS



AGROSTIO-CARICETUM VIKINGENSIS

De par l'abondance des monocotylédones (*Poaceae*, *Juncaceae*, *Cyperaceae*) les floraisons des individus d'association sont peu spectaculaires ; seules quelques dicotylédones tentent d'éclairer le tapis bas : *Trifolium fragiferum*, *Potentilla anserina*, *Glaux maritima* ; mais la plupart des fleurs sont bien petites pour y parvenir efficacement.

9.5.6. Synécologie et variations

L'*Agrostio-Caricetum* et le *Junco-Agrostietum* correspondent à des prairies soumises à des alternances de submersion hivernale et d'exondation vernale et estivale, en des sites encore faiblement chlorurés, l'*Agrostio-Caricetum* étant un peu plus halophile que le *Junco-Agrostietum*. Ils succèdent donc aux associations des hauts de schorre, en particulier au *Juncetum gerardi* et constituent des charnières entre végétation halophile et végétation continentale.

La texture du substrat ne joue qu'à un niveau hiérarchique inférieur à l'association. Je décrirai plus loin (III-16-3) une sous-association du *Junco-Agrostietum* liée à certains milieux dunaires. Tous les relevés rassemblés dans le tableau 97 correspondent à la sous-association *typicum* du *Junco-Agrostietum*, caractéristique des textures plus ou moins limono-argileuses ou vaseuses et différenciée par *Carex otrubae*, *Ranunculus repens*, *Juncus articulatus*, *Mentha aquatica*, *Plantago major*...

9.5.7. Synchorologie et variations géographiques

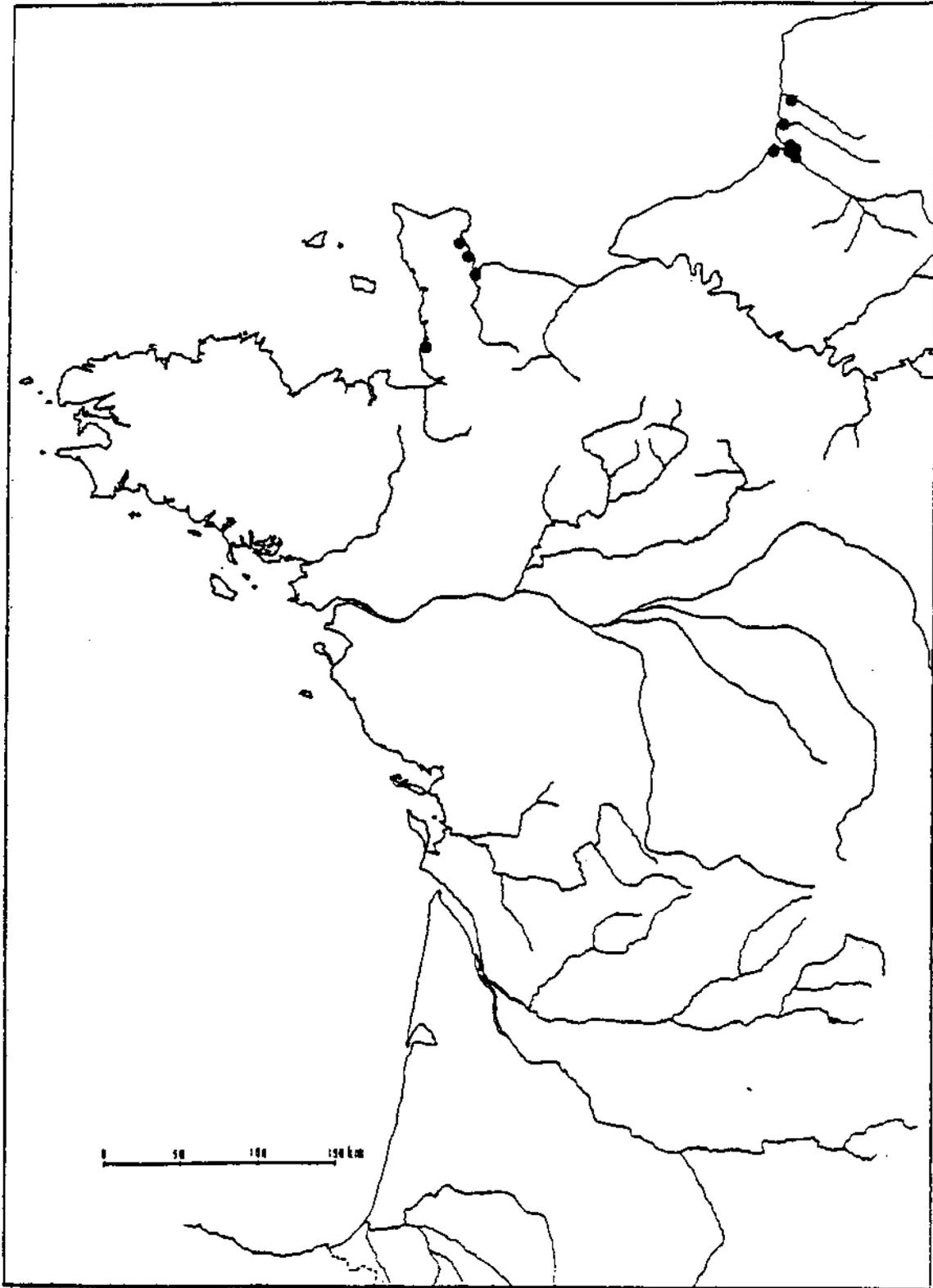
Le *Junco-Agrostietum stoloniferae* admet une aire typiquement nord-atlantique ; il ne pénètre dans les régions thermo-atlantiques qu'au niveau de situations particulières, comme des dépressions dunaires (voir III-16-3). Il relaie le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae* sur les côtes de l'Europe atlantique septentrionale, à partir du Cotentin surtout (carte chorologique 52). Ainsi, je l'ai essentiellement étudié sur les côtes du nord-ouest et du nord de la France. TÜXEN (1950), RAABE (1960), KRISCH (1974b) l'ont étudié sur les côtes allemandes de la mer du Nord. GILLNER (1960) en rapporte des variations encore riches en halophytes, tel *Plantago maritima*, des côtes suédoises. A la limite sud-occidentale de son aire, le *Junco-Agrostietum* est représenté par une variante géographique à *Carex divisa* et *Alopecurus bulbosus*, qui rappelle légèrement le *Trifolio squamosi-Oenanthetum silaifoliae*. Elle existe en Bretagne (VANDEN BERGHEN 1965b, p. 368), dans l'estuaire de l'Orne et atteint l'estuaire de la Seine (FRILEUX et GEHU 1976, p. 289) où, jusque récemment, *Carex divisa* a été observé (DEBRAY 1969).

L'*Agrostio-Caricetum vikingensis* suit approximativement le *Junco-Agrostietum* (carte chorologique 52 bis) et atteint le bassin d'Arcachon (GEHU et coll. 1979). Aucune mention n'en est donnée des côtes non françaises.

9.6. Le pré hygrophile subhalophile pâturé : *Pulicario dysentericae-Juncetum inflexi typicum* var. à *J. gerardi*

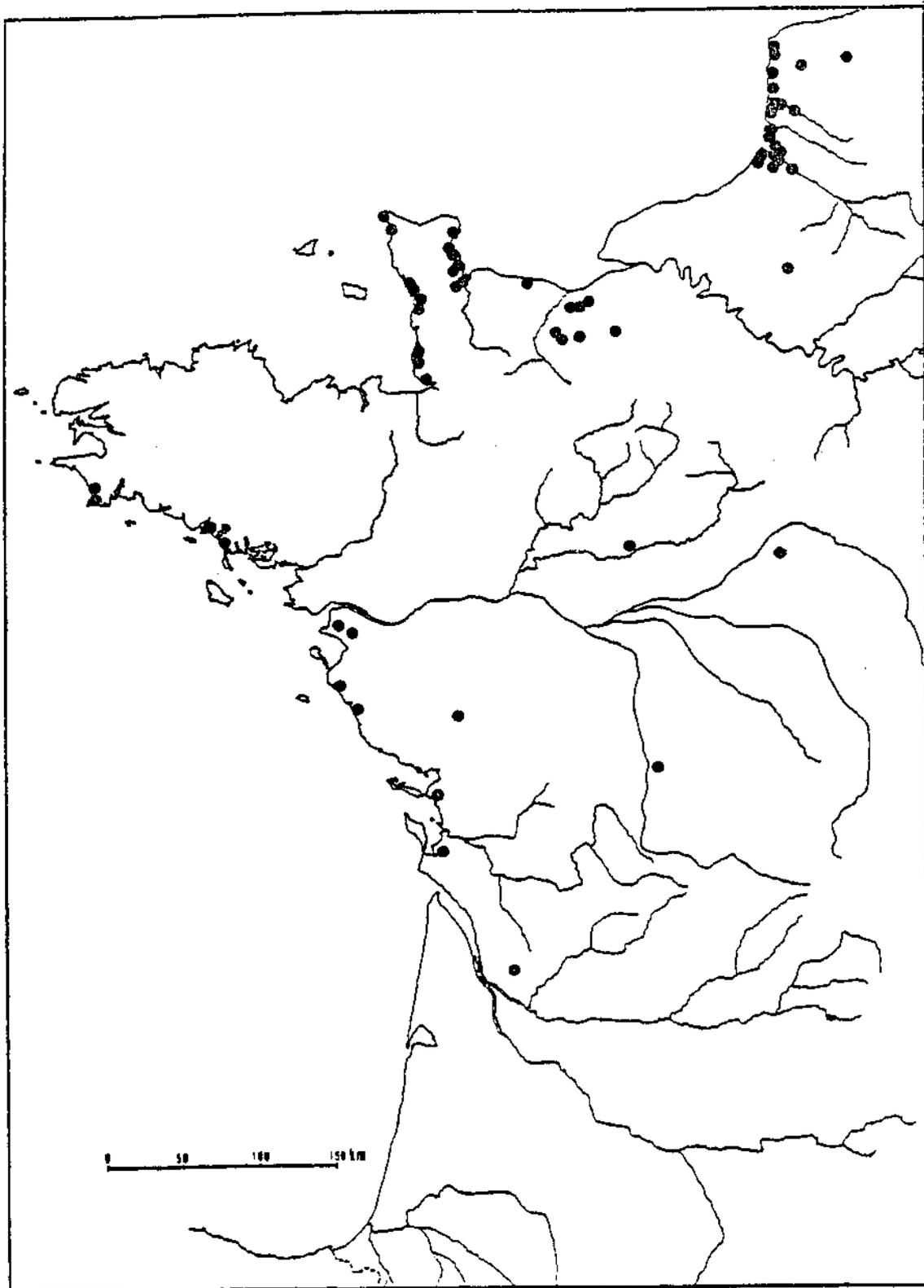
J'ai déjà étudié en détail le *Pulicario-Juncetum inflexi typicum* nord-atlantique lors de la présentation des systèmes alcalins (III-4-14). Je n'insisterai donc ici que sur la variante subhalophile de cette sous-association qui peut dériver du *Junco gerardi-Agrostietum stoloniferae* sous l'action du pâturage, du piétinement et d'une légère déchloruration. Par rapport aux variantes alcalines, on retrouve bien la combinaison *Pulicaria dysenterica-Juncus inflexus-Dactylorhiza praetermissa-Carex otrubae*... ; la variante subhalophile s'en distingue par une plus grande fréquence de *Juncus gerardi*, *J. articulatus*, *Lotus tenuis*, *Carex distans* ; par ailleurs, il

CARTE 53



PULICARIO-JUNCETUM INFLEXI TYPICUM A JUNCUS GERARDI

CARTE 54



PULICARIO-JUNCETUM INFLEXI (GLOBAL)

manque *Lotus uliginosus*, *Lysimachia nummularia*, *Hypericum tetrapterum* et *Rumex acetosa* y est peu fréquent. Il est possible que, dans certains cas, cette variante dérive, non du *Junco-Agrostietum*, mais de l'*Oenanthe lachenali-Junco-Agrostietum maritimi*. Le tableau 98 montre enfin une fine variation à *Trifolium dubium*, *Vicia cracca*, *Bromus racemosus*, correspondant à des stations moins fortement pâturées, où peuvent se maintenir des espèces assez sensibles au piétinement.

La présence épisodique d'espèces comme *Hydrocotyle vulgaris* et (dans le relevé 19/98) *Schoenus nigricans*, *Carex nigra*, *Ranunculus flammula* prouve une évolution possible de ce groupement prairial vers un bas-marais oligotrophe que l'on peut rapporter à une variante subhalophile de l'*Hydrocotylo-Junco-Agrostietum subnodulosi* (voir ci-après).

Les stations du *Pulicario-Junco-Agrostietum* subhalophile sont reportées sur la carte chorologique 53. La carte 54 synthétise l'aire du *Pulicario-Junco-Agrostietum* considéré globalement (superposition des cartes 25, 33 et 53).

9.7. Le pré pâturé à *Scirpus cariciformis* : *Junco-Blysmetum compressi* (Egler 1933) Tx 1950

9.7.1. Données floristiques

Le tableau 99 rassemble 26 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A (rel. 1 à 19) et C (rel. 20 à 22). Les colonnes B et D synthétisent 181 relevés provenant des sources suivantes :

col. B. 7 rel. WATTEZ et DE FOUCAULT 1982 (tb. 12)

col. D. 32 rel. PASSARGE 1964 (p. 144)

10 rel. DENISIUK 1978

8 rel. WATTEZ 1968 (tb. 6)

6 rel. WATTEZ 1962-67 (tb. 13)

5 rel. HODISAN 1966 (p. 52)

14 rel. GUTTE 1972 (p. 116)

9 rel. PASSARGE 1959 (p. 27, col. e)

1 rel. MATHE et KOVACS 1960 (p. 373)

11 rel. TÜXEN 1970 (p. 24)

3 rel. SOUGNEZ 1957 (p. 86)

2 rel. FIJALKOVSKI 1966 (p. 292)

7 rel. GUTTE 1966 (p. 998)

15 rel. MOOR 1958 (tb. 9)

8 rel. FALINSKI 1966 (p. 94)

3 rel. MULLER 1974 (p. 299 : rel. 8 à 10)

18 rel. KEPCZYNSKI 1965 (tb. 118)

8 rel. LANG 1973 (p. 287)

7 rel. HOFMEISTER 1970 (tb. B15)

7 rel. OBERDORFER 1957 (p. 96)

9.7.2. Position physiographique

J'ai surtout rencontré le groupement à *Scirpus cariciformis* (= *Blysmus compressus*) dans les paysages pastoraux subhalophiles du nord de la France ; il y apparaît essentiellement au niveau de "clairières" situées au milieu du *Pulicario-Junco-Agrostietum inflexi typicum*, comme le montre le transect 58 ; mais d'après WATTEZ (1968), on peut le rencontrer aussi dans certains paysages de tourbières pâturées par le bétail.

9.7.3. Physionomie

Le pré hygrophile à *Blysmus compressus* a souvent l'aspect d'un gazon bas et dense ; par cette structure, il se distingue bien des hautes jonçaises glauques qui l'environnent ; c'est pour cette raison, que, plus haut, j'ai introduit le terme très évocateur de "clairière" dans les jonçaises. La stratification est bien différenciée en une strate inférieure d'herbes rampantes ou à rosettes et une strate supérieure, qui reste cependant peu élevée, d'herbes dressées (les *Juncus*, quelques *Cyperaceae* et *Poaceae* dont *Scirpus cariciformis*).

La phénologie est surtout vernale à tardi-vernale, dans nos régions ; de rapides observations dans le Jura m'ont montré que cette phénologie peut être retardée en montagne.

9.7.4. Synfloristique et statut phytosociologique

Le groupement est défini par la combinaison des espèces suivantes : *Scirpus cariciformis*, qui peut être considérée comme caractéristique locale, *Juncus gerardi* ou *J. compressus*, *J. articulatus*, *Trifolium fragiferum*, *Carex otrubae*, *C. distans*, *Plantago major*. On y remarque aussi, parfois, une forme particulière de *Poa pratensis*, de petite taille, à tige comprimée et à feuilles courtes, relativement larges, à sommet cucullé ; je rapporte cette forme à la variété *anceps* Gaud. décrite dans certaines flores (FOURNIER 1961). D'autres espèces apparaissent moins fréquemment : *Eleocharis palustris*, *E. uniglumis*, des *Glyceria*. Ainsi, le groupement se distingue bien du *Pulicario-Juncetum inflexi* qui lui est souvent contigu ; d'ailleurs, et cela est inattendu, le jonc glauque y transgresse très peu alors qu'il est abondant autour des clairières à *Scirpus cariciformis*.

Ce groupement est, en fait, à peine distinct du *Blysmo-Juncetum compressi*, association continentale bien connue maintenant ; cependant, en situation subhalophile, *Juncus gerardi* y remplace fréquemment *J. compressus*, plutôt continental ; pour cette raison, je propose d'inverser le nom de l'association en *Junco-Blysmetum compressi*.

9.7.5. Synécologie et variations

Dans le nord de la France, le déterminisme du *Junco-Blysmetum* ne m'est pas clairement apparu, relativement à celui du *Pulicario-Juncetum inflexi*. Dans son ensemble, cette association est caractéristique de certains sites à substrats plus ou moins organiques baignés, au moins temporairement, par des eaux richement minéralisées, et fortement piétinés, caractère écologique déterminant des structures tassées. Toutefois WATTEZ (1962-67, tb. 32) a rencontré un groupement à *Scirpus cariciformis* dans des prairies acides ; mais il ne semble pas correspondre exactement au *Junco-Blysmetum*.

Des eaux richement minéralisées et des substrats organiques peuvent apparaître dans deux situations différentes :

a - au sein de tourbières et bas-marais alcalins continentaux (par opposition à "littoraux") ; dans ce cas, le jonc est *J. compressus* (sous-association ou groupe de sous-associations à *J. compressus*). C'est ce que l'on observe dans des individus de *Caricetum davallianae* soumis à des influences biotiques (gros bétail : observation personnelle dans le haut-Jura ; RICHARD 1975). De Roumanie, COLDEA (1977) décrit une association riche en espèces du *Caricion davallianae*, le *Carici-Blysmetum compressi* Egger 1933, dont une sous-association est différenciée par *J. compressus* ; des observations

analogues ont été rapportées par DENISIUK (1978). WATTEZ (1968) a étudié un *Junco-Blysmetum* à *J. compressus* dans certaines parties de tourbières sub-atlantiques alcalines du Marquenterre (Pas-de-Calais), pâturées par des chevaux ; on y note d'ailleurs la présence d'espèces caractérisant les *Caricetea fuscae* : *Carex panicea*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Eleocharis quinqueflora*. Enfin, cette variation du *Junco-Blysmetum* peut aussi apparaître dans des chemins traversant les tourbières alcalines continentales (BOURNERIAS 1949, planche II, du Laonnois). La colonne D du tableau 99 synthétise l'ensemble des données sur cette variation à *J. compressus* du *Junco-Blysmetum* recueillies dans la bibliographie.

b - en second lieu, au sein de groupements hygrophiles sublittoraux, baignés par des eaux encore riches en chlorures ; dans ce cas, *J. compressus* est plutôt remplacé par *J. gerardi* (sous-association *juncetosum gerardi*). A mesure que la déminéralisation se poursuit, *J. gerardi* tend à régresser au profit de *J. compressus*, comme on peut l'observer dans la basse vallée de la Somme (tb. 99, col. C). Dans les sites où je l'ai étudié, ce groupement semble dériver de végétations hygrophiles de bas niveau topographique résistant mal au piétinement, tel l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae typicum* subhalophile ; parfois les *Eleocharis* sont encore présents ; cependant les relations avec le *Rumici-Alopecuretum geniculati* subhalophile restent à préciser. Plusieurs variantes, dans cette sous-association à *J. gerardi*, témoignent de conditions écologiques particulières :

- . variante plus halophile à *Glaux maritima*, *Samolus valerandi*, *Triglochin maritimum* ;
- . variante moins halophile, dépourvue de *Glaux maritima*.

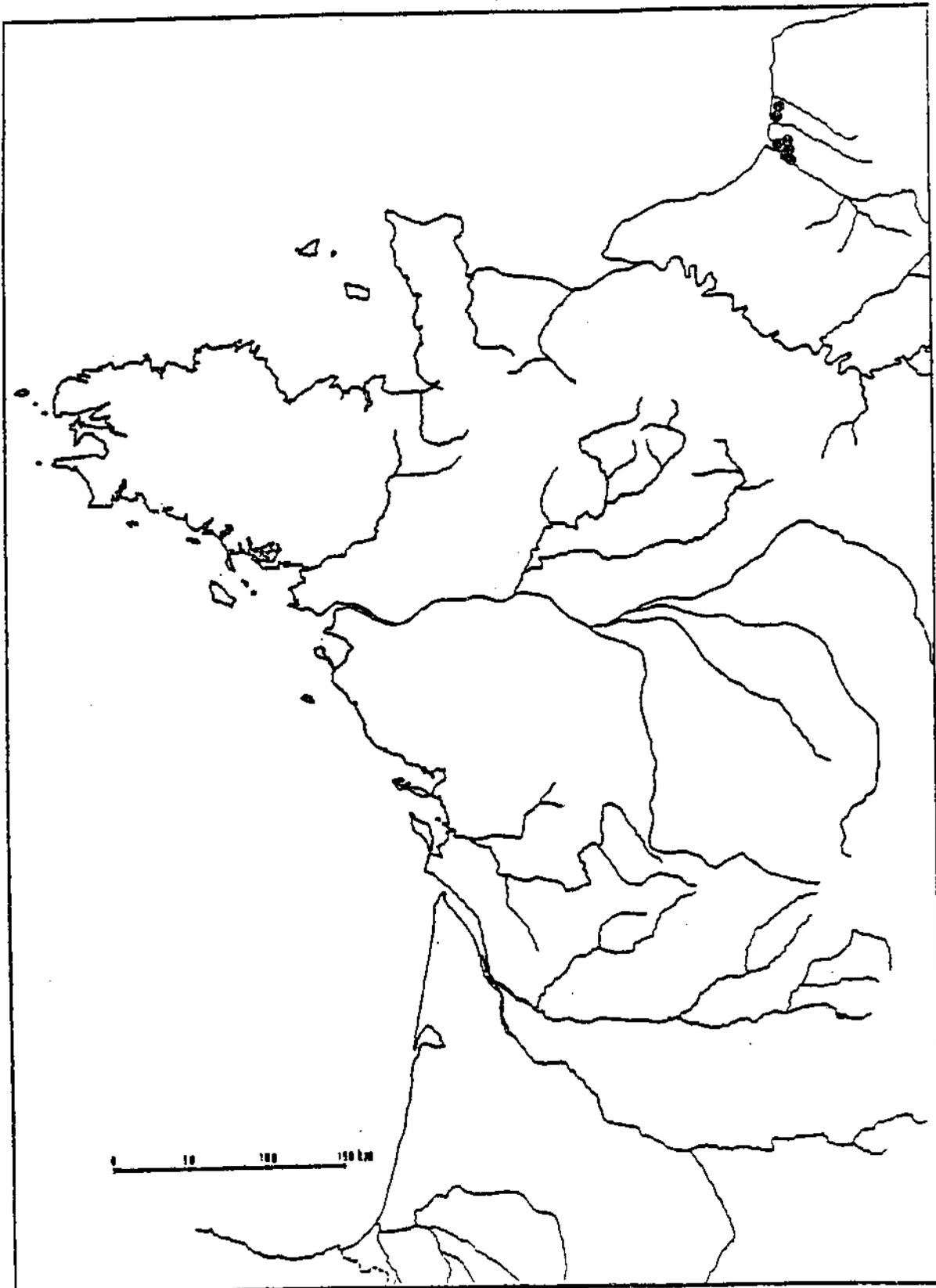
Chacune de ces deux variantes présente une fine variation à *Eleocharis quinqueflora* et autres turficoles ; ces espèces sont en général peu résistantes à la concurrence des grandes plantes ; on note donc ici une convergence vers l'*Anagallido-Eleocharietum quinqueflorae* des paysages de tourbières alcalines occidentales (voir III-4-17). La présence d'*E. quinqueflora* dans le *Junco-Blysmetum* a aussi été observée par WATTEZ (1968, tb. 6) et DENISIUK (1978).

9.7.6. Synchorologie

Le *Junco-Blysmetum compressi* est surtout une association continentale (Allemagne, Tchécoslovaquie, Pologne) qui se raréfie au voisinage du domaine atlantique. Cette association semble manquer dans les régions thermo-atlantiques. ROSE (1950) l'a observée au voisinage du *Pulicario-Juncetum inflexi* nord-atlantique dans des prairies hygrophiles du Kent. La carte 55 synthétise la situation des stations connues pour le nord de la France.

A titre de comparaison instructive, signalons que BRAUN-BLANQUET (1928) a rencontré un groupement à *Carex divisa*, *Scirpus cariciformis*, *Eleocharis uniglumis*, *E. quinqueflora*, *Juncus inflexus*, *J. alpinus* dans quelques marais du grand Atlas (Maroc) ; ce groupement paraît homologue du *Junco-Blysmetum* et la présence d'*Eleocharis quinqueflora* renforce le parallélisme que l'on peut faire avec les variantes à *Eleocharis quinqueflora* du *Junco-Blysmetum*.

CARTE 55



JUNCO-BLYSMETUM COMPRESSI

9.8. Le pré hygrophile oligotrophe subhalophile : *Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi typicum* var. à *Lotus tenuis*

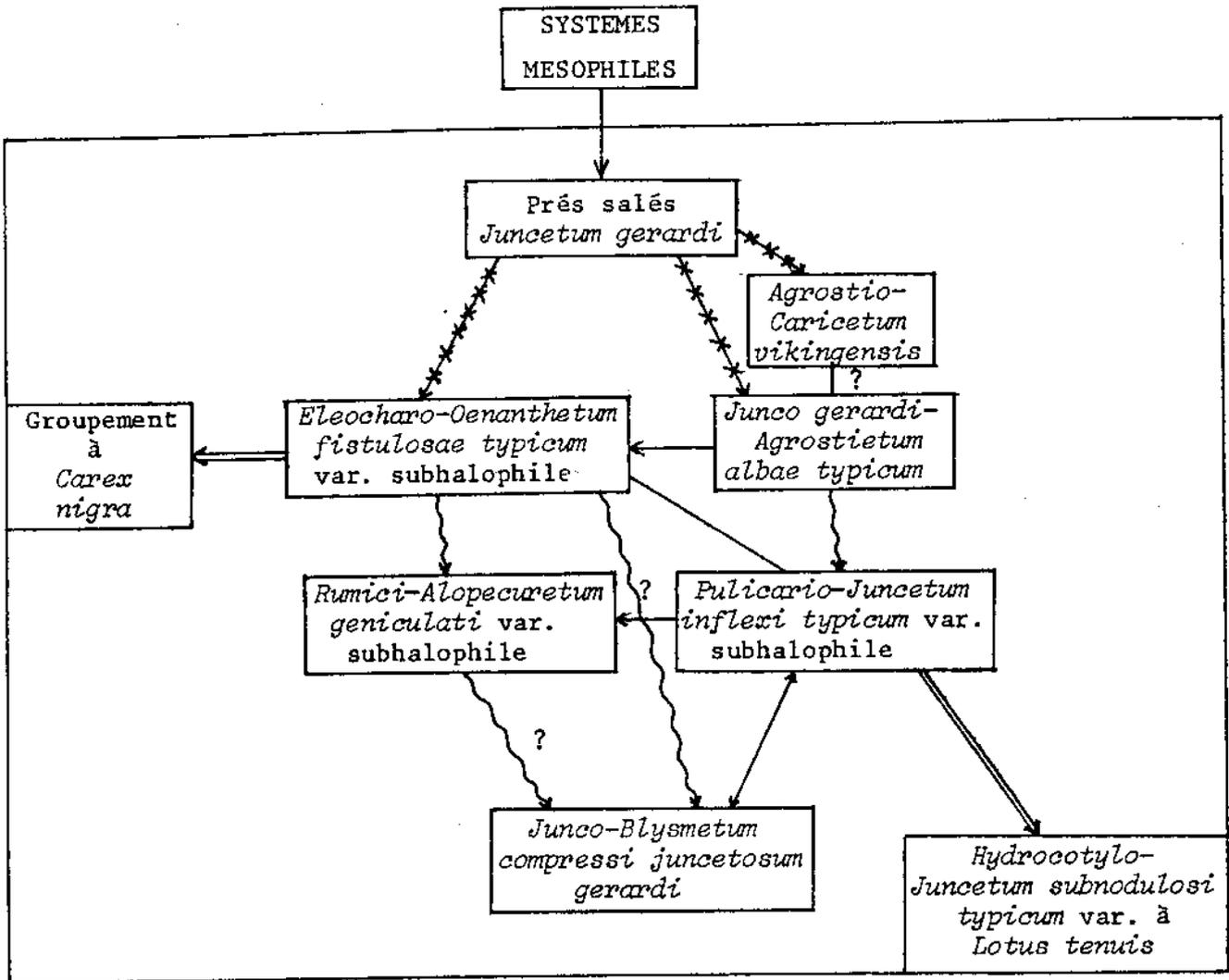
J'ai précisé lors de l'étude du *Pulicario-Juncetum inflexi* subhalophile que celui-ci pouvait évoluer vers l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. Cette association hygrophile oligotrophe, affine aux bas-marais alcalins, a surtout été étudiée comme élément des systèmes alcalins (III-4-15) ; les formes présentes dans le système subhalophile ne diffèrent que fort peu (présence de *Lotus tenuis* et, dans le nord de la France, de *Scirpus cariciformis*) de la sous-association *typicum* de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*, à laquelle je rattacherai donc en tant que variante les 5 relevés du tableau 100. On remarquera, même sur ce petit nombre de relevés, la différenciation de races particulières entre le nord de la France (rel. 1 à 3, avec *Valeriana dioica*) et le Cotentin, au climat un peu plus chaud (rel. 4-5, avec *Cirsium dissectum*) : ces variations chorologiques sont comparables à celles que l'on a observées dans l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* des systèmes alcalins, sur un plus grand nombre de relevés. On notera aussi l'absence d'espèces prairiales banales dans le dernier relevé : en dehors de toute influence biotique, ces espèces régressent face à la concurrence des espèces de bas-marais.

Les stations de ces relevés sont reportées sur la carte chorologique 26 laquelle résume l'aire globale de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*.

9.9. Conclusion : schéma du système subhalophile nord-atlantique

L'ensemble des éléments et des interactions qui constituent le système subhalophile nord-atlantique peut être synthétisé selon le schéma suivant, en attribuant aux flèches la valeur relationnelle suivante :

- : relation topographique, flèche tournée vers les niveaux inférieurs ;
- * * * * *→ : relation édaphique : lixiviation des chlorures ; flèche tournée vers le groupement dérivé ;
- ~~~~~→ : traitement en pâture et piétinement ; flèche tournée vers le groupement dérivé ;
- =====> : passage vers un groupement hygrophile oligotrophe ;
- ←———— : relation de voisinage.



Nous allons aborder maintenant l'étude plus spécifique de quelques systèmes localisés sur le littoral occidental français. Il peut paraître surprenant, au premier abord, de présenter l'étude de tels milieux dans le cadre d'un travail sur les prairies humides. On verra pourtant qu'en ces milieux, on peut observer certaines végétations hygrophiles très originales qui rappellent, par leur structure biologique et leur composition floristique, d'autres végétations prairiales plus "classiques". Par ailleurs, ces milieux sont souvent constitués de communautés primaires et même primitives (c'est-à-dire influencées en rien par l'agriculteur ou le bétail). Il est donc d'un grand intérêt d'étudier ces systèmes particuliers et de comparer leur fonctionnement à celui des systèmes soumis à des influences anthropozoogènes marquées.

De la frontière belge à la frontière espagnole, le littoral atlantique français développe diverses structures géomorphologiques, "domaine de lutte et de vie" (R. TÜXEN), propices à la diversification de systèmes spécialisés. Ceux-ci se différencient aussi significativement en fonction des climats dont j'ai analysé antérieurement les modifications selon la latitude. Ces structures géomorphologiques peuvent se répartir en trois catégories essentielles :

- les côtes d'érosion, formées de falaises de nature géologique très diverse; certaines de ces falaises présentent des phénomènes de suintements qui induisent l'installation des groupements végétaux étudiés ici ;
- les côtes d'accumulation grossière, formées essentiellement par des dunes de sables (les cordons de galets ne présentent guère de végétations hygrophiles). En fonction de la topographie, les dunes peuvent présenter des végétations à tendance xérophile ("xérosère") et des végétations hygrophiles ("hygrosère");
- les côtes d'accumulation fine, formées par les estuaires et les vases. Bien plus que dans les deux cas précédents, la végétation est conditionnée par le chlorure de sodium et l'amplitude des mouvements de la mer. Ces groupements, dits halophiles, ne seront absolument pas étudiés ici ; ils ont fait et font encore l'objet de nombreux travaux de la part de plusieurs chercheurs (J.-M. et J. GEHU, M. PROVOST, en France ; W.-G. BEEFTINK en Hollande...) et je renvoie en particulier au compte-rendu du colloque de Lille (1975) consacré à ce thème (GEHU éd. 1976).

Les falaises sont des formations géomorphologiques situées au contact du continent et de la mer (sauf cas des falaises mortes). Elles subissent de la part de celle-ci une érosion plus ou moins forte. La mer intervient surtout par voie mécanique (action des vagues), mais aussi par voie physico-chimique (dissolution des minéraux). Les matériaux otés à la falaise sont emportés par la mer; les éléments les plus grossiers s'accumulent au niveau des plages, les plus fins se déposant dans les estuaires. On peut donner une classification simplifiée des types de falaises d'après la nature géologique des matériaux constitutants :

- falaises armoricaines : roches cristallines précambriennes et primaires. J'ai surtout étudié les falaises de Vendée, particulièrement originales ; quelques brèves observations ont été faites sur les falaises suintantes de la Hague (Manche) ;
- falaises de la Manche, de la côte du Calvados au Boulonnais ; roches secondaires : craie sénéonienne ou turonienne (cap Blanc-Nez, Etretat), marnes bathoniennes, kimméridgiennes ou oxfordiennes (Besin, Boulonnais). Seules les falaises marneuses présentent des groupements hygrophiles entrant dans le cadre de cette étude;
- falaises basques; roches secondaires : flysch, schistes, marnes ; je n'ai pu les étudier, malgré leur réel intérêt phytosociologique, si l'on en juge par les observations d'ALLORGE (1941).

Toutefois, la végétation des falaises atlantiques n'est pas fonction seulement de la nature des roches, mais aussi des climats locaux. Elle peut donc être diversifiée. On peut ainsi observer les formations suivantes :

- végétation chasmophytique exposée (*Brassicetum oleraceae*, *Asplenietum marini*, *Crithmo-Spergularietum rupicolae*) ou protégée (*Umbilico-Asplenietum billotii*);
- pelouses aérohalines : plusieurs associations dont le *Sileno-Festucetum pruinosae* ;
- végétations thérophytiques aérohalines ponctuelles (*Saginetum maritimae*) ;
- manteaux, ourlets et landes marqués par le vent, sur les flancs ou le sommet des falaises.

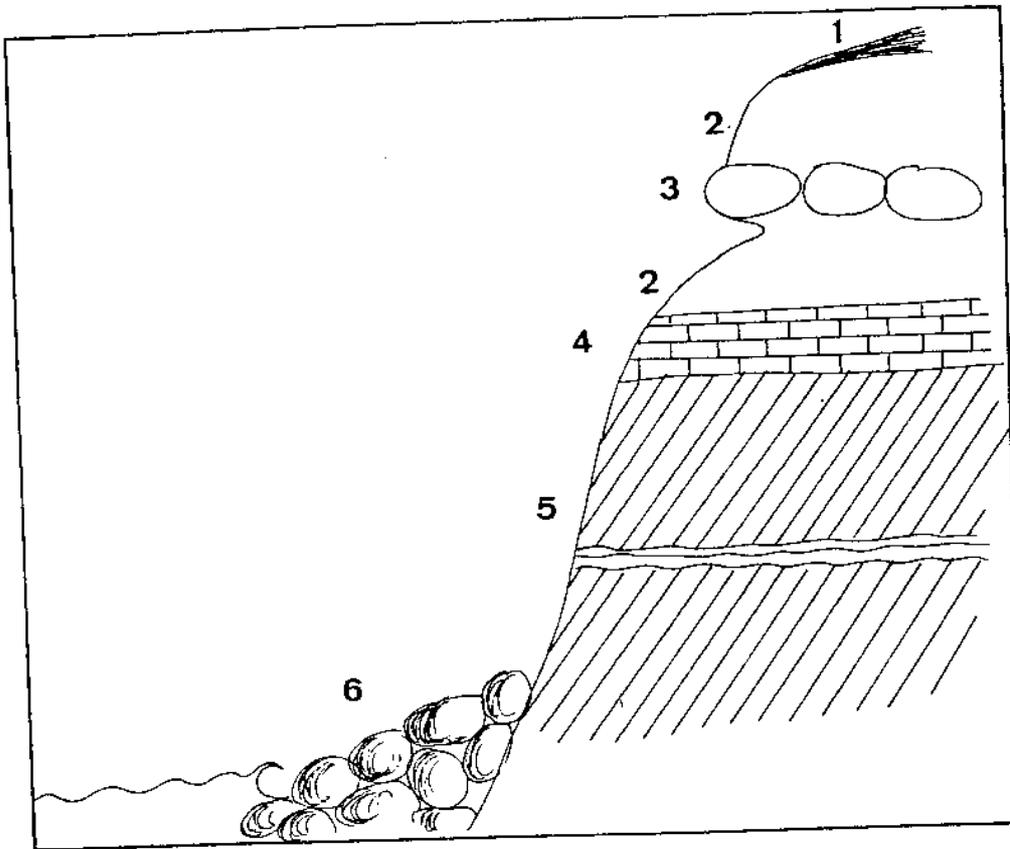
La plupart de ces milieux ont fait depuis plusieurs années l'objet d'études phytosociologiques précises de la part de J.-M. GEHU, lequel a pu, récemment (1977b), en dresser un schéma symphytosociologique.

De la frontière belge à la Vendée, l'auteur a séparé 4 paysages à valeur de sigmassociation : deux paysages thermo-atlantiques (falaises de Groix et Belle-Ile ; falaises de Bretagne péninsulaire) et deux paysages nord-atlantiques (falaises crétaciques ; falaises jurassiques grés-marneuses). On retrouve l'influence déterminante des climats dans la synvicariance.

10. SYSTEME DES FALAISES MARNEUSES DE LA MANCHE

Des assises géologiques marneuses apparaissent en trois points privilégiés le long de la côte de falaises, dans le nord et le nord-ouest de la France : cap Gris-Nez (carte 56, 1), au nord de Boulogne-sur-mer, Equihen (2), un peu au sud de ce port, Houlgate et Villiers-sur-Mer (3), Longues (4) et St Laurent-sur-mer (5), dans le Calvados. Dans tous ces cas, ce sont des marnes d'âge secondaire (Jurassique supérieur : Kimméridgien dans le nord, Oxfordien dans le Calvados). Le climat est nord-atlantique (type 24). La figure suivante rend compte de la structure géomorphologique de la falaise du Gris-Nez (d'après GEHU 1964).

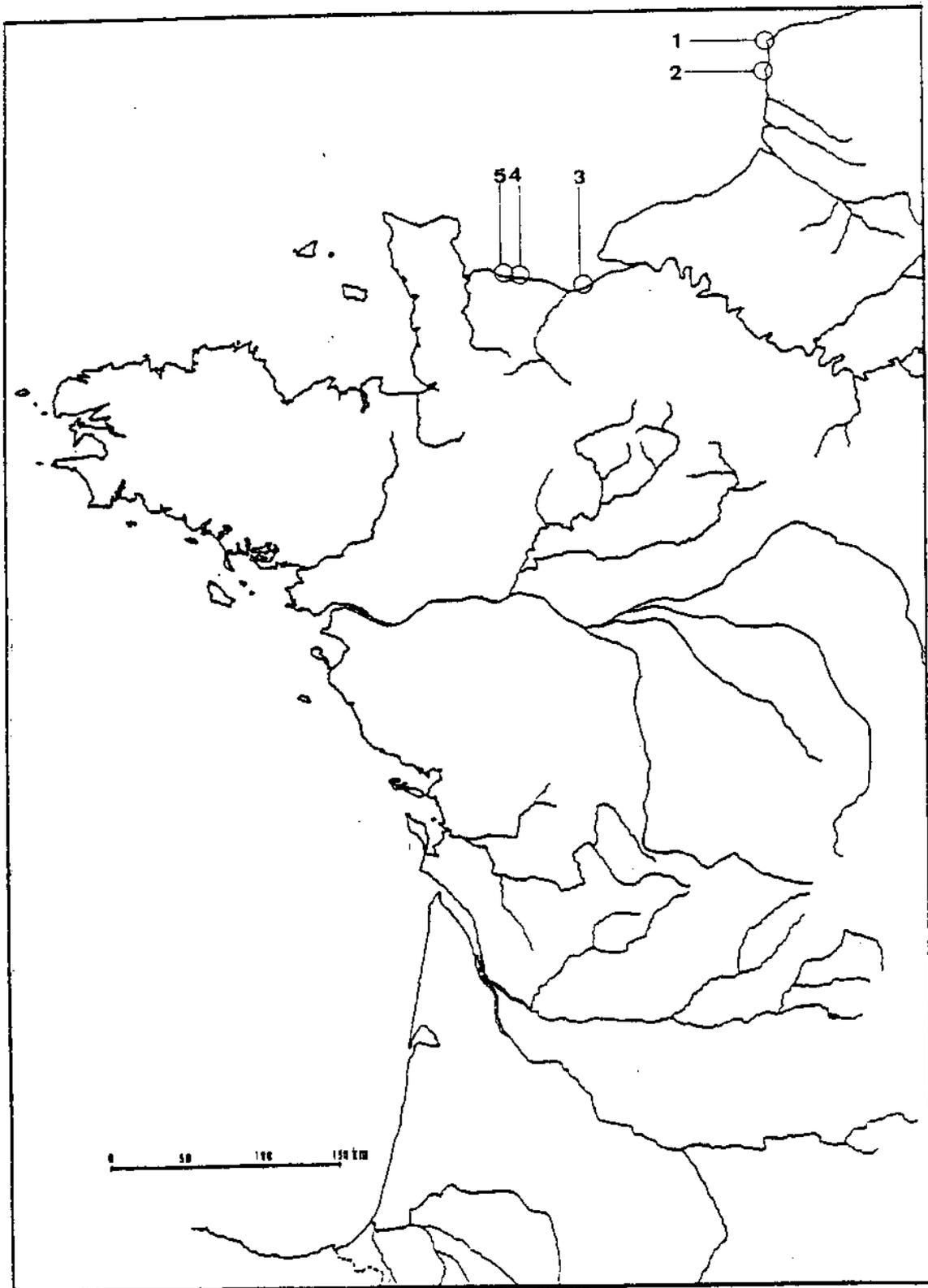
Figure 19



1. limons de plateau
2. sables portlandiens
3. grès portlandien
4. calcaire marneux
5. marnes et argiles kimméridgiennes
6. chaos de grès, au bas de la falaise

Les végétations hygrophiles s'installent de manière optimale au niveau des suintements d'eau douce qui apparaissent à la limite des marnes. L'environnement végétal général est celui d'une falaise nord-atlantique, mais les substrats sont peu propices à l'installation de végétations chasmophytiques à *Crithmum maritimum*, si fréquentes sur les falaises cristallines. Par contre, la pelouse aérohaline est bien structurée ; il s'agit d'un groupement à *Festuca pruinosa* se rattachant au *Sileno maritimae-Festucetum pruinosa* (J.-M. et J. GEHU 1982). Ponctuellement, de petits groupements participent

CARTE 56



SYSTEME DES FALAISES MARNEUSES

aussi à ce paysage : *Trifolium scabrum*-*Catapodium marini*, sur les blocs de grès portlandiens saupoudrés d'arènes sablo-limoneuses ; *Catapodium Parapholisetum incurvae*, pionnière sur les marnes recevant des embruns. Les suintements peuvent être signalés par des tufs riches en *Cratoneuron filicinum* et *Pellia fabbroniana*.

10.1. Les suintements de falaises : *Samolo-Caricetum vikingensis* Géhu 1979, race nord-atlantique

Le tableau 101 rapporte 10 relevés inédits de ce groupement, synthétisés dans la colonne A ; la colonne B résume 20 relevés publiés antérieurement par J.-M. et J. GEHU (1982).

L'association est définie par la combinaison originale des espèces suivantes : *Samolus valerandi*, *Apium graveolens*, *Agrostis stolonifera*, *Plantago coronopus* et *Carex distans* y apparaissent en outre sous des morphoses particulières. Dans le cas de *Carex distans*, il s'agit de la variété *vikingensis* qui se distingue du type par une taille plus petite (DE LANGHE et al. 1978) ; sa valeur systématique paraît cependant faible. Plusieurs espèces des pelouses aérohalines y transgressent fréquemment : *Festuca pruinosa*, *Armeria maritima*, surtout.

Elle est liée aux contacts entre l'eau douce continentale et les embruns chargés de chlorures apportés par les vents du large. Ces contacts privilégiés apparaissent au niveau des suintements, sur les falaises. L'association possède un caractère primaire évident. Les relevés rassemblés dans le tableau 101 correspondent à la race nord-atlantique du *Samolo-Caricetum vikingensis*, par opposition à la race occidentale, liée aux falaises vendéennes (voir ci-après III-11-1). La première se distingue de celle-ci par l'absence de quelques espèces thermophiles et la présence de *Tussilago farfara* et *Cochlearia danica*. J.-M. et J. GEHU (1982) ont mis en évidence un certain nombre de sous-associations au sein du *Samolo-Caricetum vikingensis* nord-atlantique (*daucetosum*, *triglochinetosum palustre*, *pulicarietosum dysentericae*, *juncetosum subnodulosi*). Elles sont encore bien mal connues, notamment sur le plan statistique, car plusieurs ne sont définies que sur un ou deux relevés (il faut dire que c'est un groupement peu fréquent) ; la documentation originale que j'apporte ici ne permet d'ailleurs pas de mieux les préciser. La sous-association *juncetosum subnodulosi* semble indiquer des relations possibles avec un bas-marais à *Juncus subnodulosus*, fragmentaire sur les falaises marneuses d'Equihen. Par ailleurs, une variante à *Glaux maritima* correspond à des situations plus exposées à la mer, et qui peuvent recevoir des paquets d'eau salée au cours des tempêtes d'hiver.

La race nord-atlantique du *Samolo-Caricetum vikingensis* est un rare groupement, seulement connu des falaises marneuses du nord de la France (du cap Gris-Nez à Equihen), pour l'instant. Je ne l'ai pas rencontré sur les falaises normandes (les Vaches Noires, à Villers-sur-mer, Port-en-Bessin, Saint-Laurent-sur-mer). Ces relevés sont replacés sur la carte chorologique 58, avec ceux de la race occidentale.

10.2. La mégaphorbiaie marnicole : *Epilobio hirsuti-Equisetetum telmateiae* ass. nov.

10.2.1. Données floristiques

Le tableau 102 réunit 19 relevés inédits de cette mégaphorbiaie originale, synthétisés dans la colonne A ; la colonne B synthétise un relevé provenant des Causses, rapporté par VANDEN BERGHEM (1963, p. 201).

10.2.2. Synfloristique et statut phytosociologique

La mégaphorbiaie marnicole constitue un groupement végétal fort original localement caractérisé par *Equisetum telmateia*, prêle géante, quoique fragile. Il constitue pourtant plus qu'un faciès car, à cette espèce, sont assez souvent associées d'autres grandes herbes telles *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Heraclium sphondylium*... Un lot important d'espèces est constitué par des nitrophytes d'ourlets eutrophes : *Calystegia sepium*, *Urtica dioica*, *Galium aparine*, *Bromus ramosus* ; des transgressives d'ourlets mésophiles non particulièrement eutrophes peuvent aussi être assez fidèles, telles *Arrhenatherum elatius* et *Dactylis glomerata*.

La comparaison synfloristique avec d'autres mégaphorbiaies calcicoles montre que ce groupement ne se rattache vraiment à aucune d'entre elles ; en particulier *Thalictrum flavum* et *Cirsium oleraceum* y sont rares ou absentes ; *Filipendula ulmaria* et *Angelica sylvestris* n'y pénètrent que dans une variante. Il semble donc que je décrive ici une association originale, fort bien définie ; je propose de la dénommer *Epilobio hirsuti-Equisetetum telmateiae* ass. nov., en donnant la plus grande importance à la Prêle géante, caractéristique locale (rel.-type : 16/102).

10.2.3. Physionomie

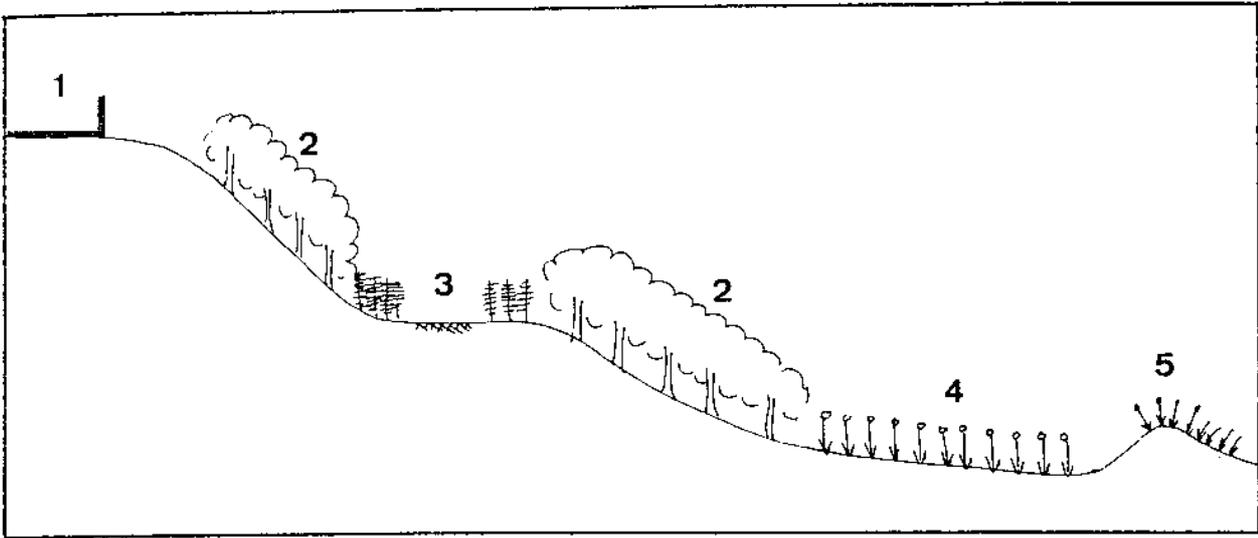
Les individus d'*Epilobio-Equisetetum* constituent de véritables mégaphorbiaies dominées, ce qui est plutôt inhabituel, par une cryptogame vasculaire *Equisetum telmateia*. Difficilement pénétrables par suite de la densité végétale, ils évoquent remarquablement les mégaphorbiaies subalpines peuplant les couloirs d'avalanche en montagne ; ils les évoquent d'autant plus que l'environnement géomorphologique lui-même rappelle les pentes montagnardes, car l'*Epilobio-Equisetetum* peuple les couloirs protégés des falaises accidentées.

Si la physiographie et la physionomie de l'*Epilobio-Equisetetum* évoquent les mégaphorbiaies subalpines, il n'en est plus de même au niveau des floraisons, car l'espèce dominante est une cryptogame dépourvue de fleurs ; les autres espèces, telles *Epilobium hirsutum* et *Eupatorium cannabinum* peuvent cependant éclairer la formation végétale par leurs inflorescences vives.

10.2.4. Synécologie et variations écologiques, syndynamique

L'*Epilobio-Equisetetum telmateiae* est une mégaphorbiaie liée à des substrats alcalins à texture très fine, surtout de type marneux, frais à humides ou même suintants ; en cela, il se distingue bien des autres mégaphorbiaies calcicoles, tel le *Cirsio oleracei-Filipenduletum ulmariae*, liées surtout à des alluvions ou des argiles calcaires. Sa position sur les falaises marneuses est le plus souvent primaire. Seulement dans de rares cas, la géomorphologie de la falaise autorise la différenciation d'une association forestière marnicole, une frênaie à *Carex pendula*, dont les relations avec le *Carici remotae-Fraxinetum* restent à préciser ; la mégaphorbiaie à Prêle géante apparaît alors au contact de cette forêt. Cette situation originale s'observe, par exemple, à Saint-Laurent-sur-mer (14), au pied du cimetière militaire ; le transect suivant représente schématiquement ce cas :

Transect 60



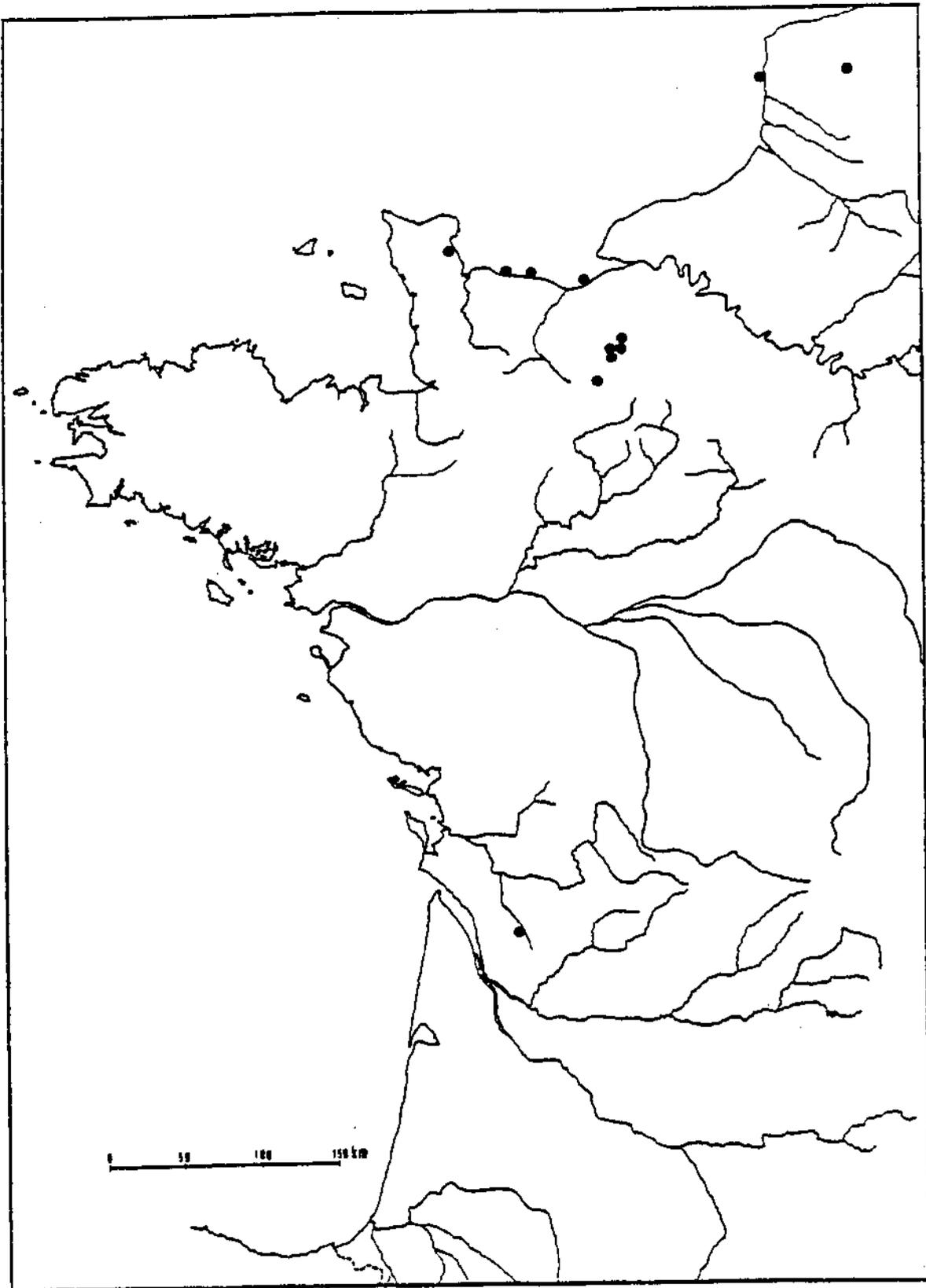
1. cimetière militaire de Saint-Laurent
2. Frênaie marnicole à *Carex pendula*
3. chemin dans la frênaie, avec développement de l'*Epilobio-Equisetetum* sur ses bords
4. complexe hygrophile arrière-dunaire : roselières, groupements hygrophiles subhalophiles
5. dunes vives de la plage

Il faut préciser que l'*Epilobio-Equisetetum* ne se rencontre pas uniquement sur les falaises marnicoles, mais aussi à l'intérieur des terres, sur des substrats appropriés ; ces différentes origines induisent d'ailleurs des variations synfloristiques ; le tableau 102 montre l'individualisation de deux variantes :

- la première, à *Tussilago farfara* et *Pulicaria dysenterica*, est liée aux falaises littorales (Equihen, Houlgate, Longues-sur-mer, Saint-Laurent-sur-mer) ;
- la seconde est plus continentale ; elle est différenciée par *Filipendula ulmaria* et *Angelica sylvestris* et montre les relations qui existent entre l'*Epilobio-Equisetetum* et les autres mégaphorbiaies planitiaires ; elle peuple des talus marneux, tels qu'il en existe dans le pays d'Auge, le Bessin ; le rajeunissement des bords de route par les agents des Ponts et Chaussées est favorable à l'association car il remet à nu l'assise marneuse. Elle apparaît aussi sur les terrains marneux du Boulonnais ; elle semble enfin exister dans le Laonnais, au niveau des clairières de l'aulnaie-frênaie sur argile plastique, avec *Aconitum napellus* (BOURNERIAS 1949, planche III), ce qui prouve des relations synfloristiques avec les mégaphorbiaies montagnardes et subalpines.

Les individus d'*Epilobio-Equisetetum telmateiae* sont fragiles ; les tiges des grandes espèces sont sensibles aux facteurs biotiques ; l'association ne reste bien caractérisée que dans les sites protégés, ce qui est, cependant, assez fréquent sur les falaises littorales. Le piétinement la détruit complètement ; elle est alors remplacée par un groupement de prairie hygrophile

CARTE 57



ÉPILOBIO-EQUISETETUM TELMATEIAE

calcicole, le *Pulicario-Juncetum inflexi*, dans une variante particulière.

10.2.5. Synchronologie

La carte chorologique 57 rassemble les stations connues d'*Epilobio-Equisetum telmateiae* ; il s'agit probablement d'une association plus méconnue que rare ; comme on l'a vu, elle peut apparaître aussi bien sur le littoral (FRILEUX l'a observée sur les éboulis marneux du cap d'Ailly, 76 ; in litt.) que sur le continent ; elle est à rechercher dans tous les sites qui lui sont potentiellement favorables, dans les plaines françaises ; VANDEN BERGHEN l'a observée au niveau de zones marneuses suintantes, dans les Causses. Il est probable qu'elle existe sur les pentes fraîches de quelques falaises du pays basque (ALLORGE 1941).

10.3. Les pentes marneuses à Jonc glauque : *Pulicario-Juncetum inflexi tussilaginetosum farfarae* sub. ass. nov.

La dégradation de la mégaphorbiaie à *Equisetum telmateia* aboutit à un groupement à *Juncus inflexus*, *Pulicaria dysenterica* et *Festuca arundinacea* ; c'est toutefois un rare groupement dont le tableau 103 rassemble 5 relevés inédits. On peut le rapporter à une variation du *Pulicario-Juncetum inflexi*, association que l'on connaît bien maintenant pour l'avoir rencontrée à diverses reprises dans plusieurs systèmes hygrophiles. Le *Pulicario-Juncetum* des falaises marneuses se distingue des autres formes de l'association par la présence de *Tussilago farfara*, *Picris echioides* et des relictés de la mégaphorbiaie marnicole : *Equisetum telmateia*, *Epilobium hirsutum*. On peut donc l'interpréter comme une sous-association originale *tussilaginetosum farfarae* nov. (rel. type : 2/103) du *Pulicario-Juncetum*.

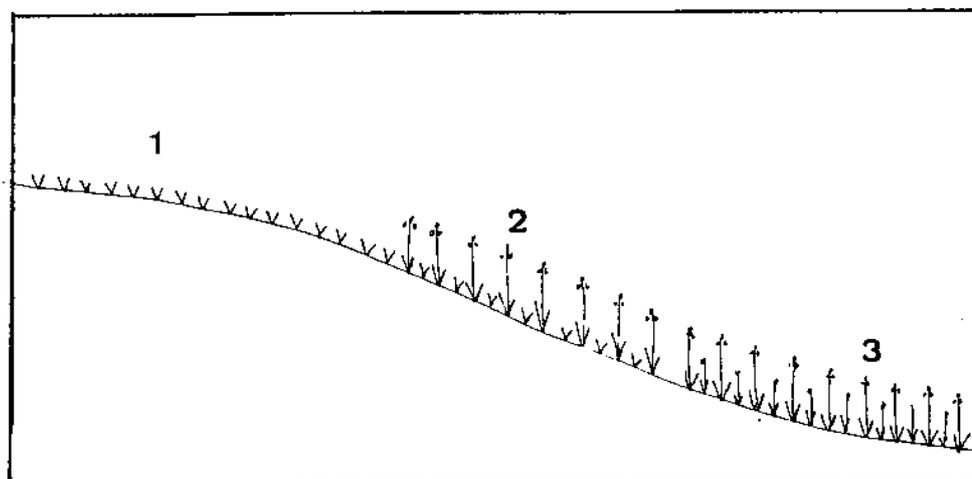
Les stations de ces 5 relevés sont reportées sur la carte chorologique 54.

10.4. Le groupement marnicole à Jonc à fleurs obtuses : groupement à *Blackstonia perfoliata-Juncus subnodulosus*

Sur les côteaux marneux de la falaise de Saint-Laurent-sur-mer, on peut observer un groupement à *Juncus subnodulosus* à caractères floristiques originaux. On se rappelle que dans les clairières des bois des plateaux secondaires de Charente-Maritime, on observe une prairie forestière sur pélosol, le *Blackstonio-Silaetum silai* (III-4-11) ; par ailleurs, sur les alluvions de quelques vallées du nord de la France, on observe une prairie oligotrophe hygrophile, l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* (III-4-15). Le groupement étudié ici (tableau 104) possède des caractères floristiques intermédiaires entre l'*Hydrocotylo-Juncetum* et le *Blackstonio-Silaetum* : du premier, il possède *Juncus subnodulosus*, *Epipactis palustris* ; du second, il possède *Blackstonia perfoliata*, *Senecio erucifolius*, *Linum catharticum* ; *Silaum silaus* apparaît dans un relevé. Ce groupement est original aussi par quelques espèces transgressant des ourlets calcicoles mésophiles contigus (*Trifolium medium*, *Brachypodium pinnatum*) et par des espèces relictuelles de l'*Epilobio-Equisetum telmateiae* (*Eupatorium cannabinum*, *Equisetum telmateia*...). Il paraît difficile de prendre une position définitive sur ce groupement, d'autant qu'il ne m'est connu que du seul site de Saint-Laurent-sur-mer.

Des variations topographiques induisent des variations floristiques ; elles peuvent être résumées par le transect suivant :

Transect 61



Le niveau 1 de ce transect correspond à une pelouse marneuse à caractère mésophile (*Mesobromion marnicole*) ; le niveau 3 correspond à une variante à *Anagallis tenella*, *Samolus valerandi* et *Ranunculus flammula* du groupement ; c'est la variante la plus hygrophile, sur marnes extrêmement humides ; c'est aussi la plus proche, floristiquement, de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi*. Le niveau 2 occupe une situation intermédiaire, charnière entre la pelouse mésophile (1) ou l'ourlet à *Trifolium medium* et le bas-marais (3) ; les relevés de ce niveau 2 sont différenciés par *Senecio erucifolius*, *Brachypodium pinnatum*, *Centaurea thuillieri*... et ce sont les plus proches du *Blackstonio-Silaetum silai*. Finalement, une position sur le statut de ce groupement pourrait être de le scinder en deux parties, l'une se rattachant comme variation originale à l'*Hydrocotylo-Juncetum*, l'autre correspondant à une irradiation extrême du *Blackstonio-Silaetum* subméditerranéen sur les côtes marneuses de la Manche centrale. Des recherches ultérieures apporteront peut-être des éléments de réponse pour une interprétation définitive.

10.5. Conclusion sur le système des falaises marneuses nord-atlantiques

Le système des falaises marneuses qui bordent la Manche est constitué des éléments suivants : *Samolo-Caricetum vikingensis* dans sa race nord-atlantique, *Epilobio-Equisetetum telmateiae*, *Pulicario-Juncetum inflexi tussilaginetosum*, groupement à *Blackstonia perfoliata-Juncus subnodulosus*. Par leur juxtaposition, ils façonnent des paysages originaux. Toutefois, certaines relations existant entre eux sont peu claires. Le *Samolo-Caricetum* est primaire et n'est donc pas lié vraiment aux autres par des relations systémiques. Le *Pulicario-Juncetum inflexi tussilaginetosum* dérive de l'*Epilobio-Equisetetum*, ce qui s'écrit :



Quant au groupement à *Blackstonia perfoliata-Juncus subnodulosus*, il n'est connu que d'un site unique ; il est clairement en relation avec l'*Epilobio-Equisetetum*, mais la nature de cette relation est encore mal précisée, autant que celle qui pourrait exister entre ce groupement à *J. subnodulosus*

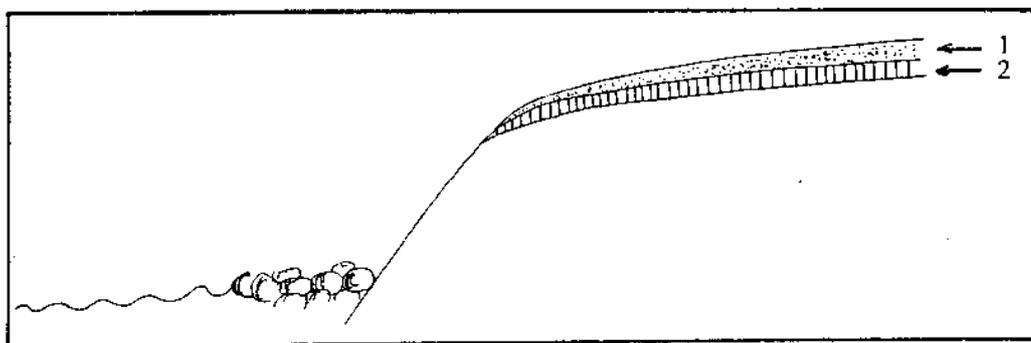
et le *Pulicario-Juncetum tussilaginetosum*. Toutefois, une relation topographique et floristique existe avec les ourlets à *Trifolium medium* et *Centaurea thuillieri* :



Je me limiterai à ces simples relations pour ce système, en reconnaissant qu'il reste encore bien des précisions à apporter ; mais les milieux correspondants ne sont guère fréquents sur notre côte, ce qui, par ailleurs, ne fait qu'en renforcer la valeur synécossystémique.

11. SYSTEME DES FALAISES CRISTALLINES VENDEENNES

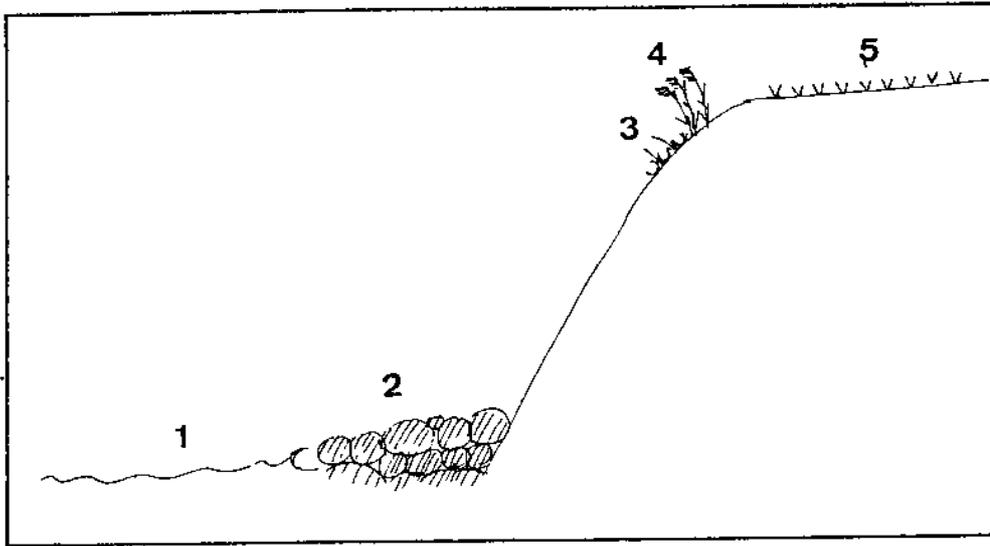
Probablement à cause de leur taille modeste, les falaises vendéennes n'ont pas beaucoup attiré l'attention des phytosociologues, comparativement à ce qu'il en est des falaises bretonnes dans leur ensemble (divers travaux de J.-M. et J. GEHU), des falaises de Saintonge (LAHONDERE s.d.) ou du pays basque (PAVILLARD 1941, J.-M. et J. GEHU 1980). Elles sont de toute façon assez localisées de Jard-sur-mer à la corniche vendéenne (au nord de Saint Gilles-Croix de Vie) et au pays de Retz ; elles alternent avec les systèmes dunaires et les marais subhalophiles. Le matériau de base consiste soit en des schistes soit en des gneiss, roches métamorphiques riches en bases. La roche se décompose à sa partie supérieure sous l'influence de l'eau douce plus ou moins chargée de chlorures ; le matériau résiduel possède les caractères minéralogiques d'une argile fine ; de plus, il a tendance à se mêler de sables coquilliers (1) provenant des dunes plaquées sur la falaise, comme le montre la figure 20 (falaise de la Sauzaie, près de Brétignolles):



Il se crée ainsi une couche intermédiaire (2) de texture argilo-sableuse au niveau de laquelle apparaissent des suintements d'eau douce.

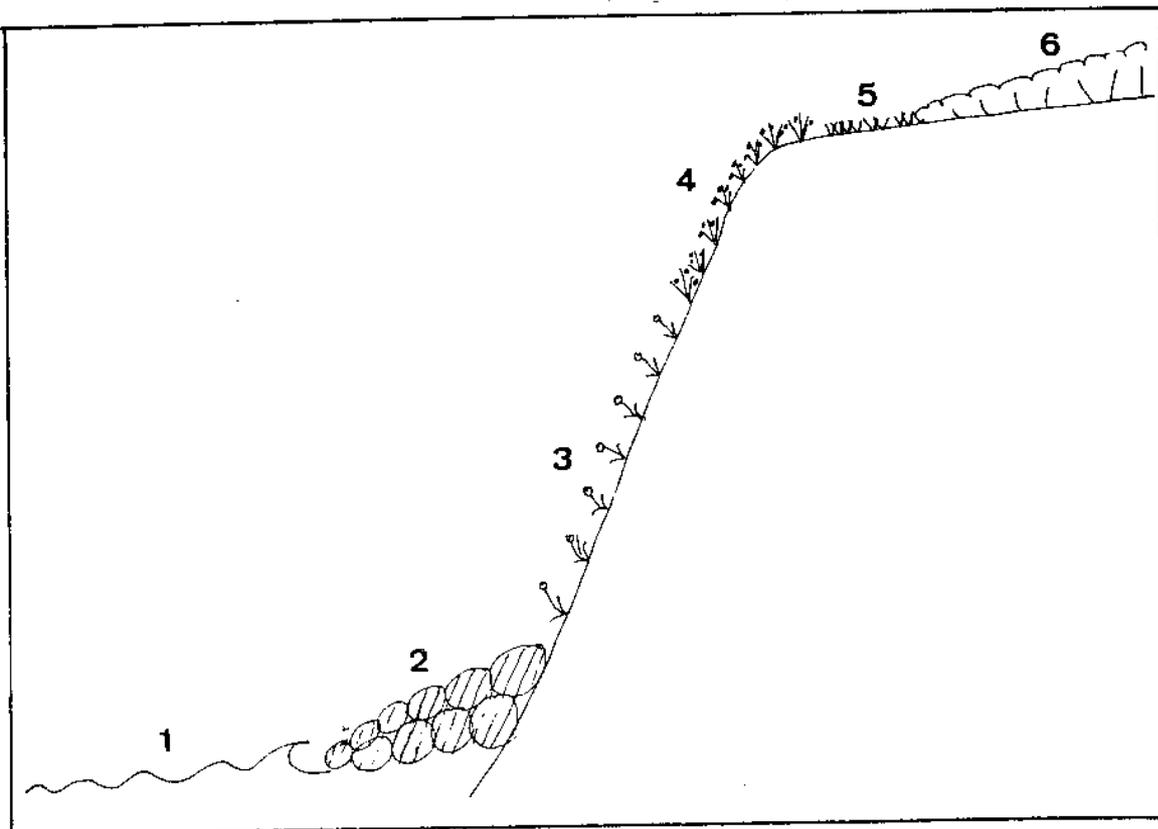
Soumises à un climat thermo-atlantique à déficit hydrique (types 9 et 10), ces falaises portent une végétation peu originale par rapport à ce que l'on observe sur les falaises bretonnes : associations chasmophytiques (*Asplenietum marini*, *Crithmo-Spergularietum rupicolae*), pelouse aérohaline (*Sileno-Festucetum pruinosa*). L'originalité de ces milieux apparaît essentiellement au niveau des suintements d'eau douce naissant dans les fentes de la falaise ; ces conditions écologiques induisent l'installation de quelques groupements de grand intérêt tels l'*Eucladio-Adiantetum capillus-veneris*, association thermo-hygrochasmophytique ou le *Rumicetum rupestris*, association héliophile se localisant à la base des suintements. Sur les flancs de la falaise, au milieu de végétations mésophiles, s'installent les groupements hygrophiles qui seront étudiés ici. Au sommet, peuvent apparaître çà et là les premiers manteaux préforestiers façonnés par le vent, riches en *Quercus ilex*, ourlés à leur pied d'une lisière herbacée thermophile. L'analyse de quelques transects permet de situer ces unités les unes par rapport aux autres :

Transect 62 : la Sauzaie, entre Saint Gilles-Croix de Vie et Brétignolles-sur-mer (85)



1. la mer
2. chaos de base de la falaise
3. suintement : *Samolo-Caricetum vikingensis occidentale festucetosum pruinosa*
4. roselière subhalophile à *Phragmites australis* et *Scirpus maritimus*
5. végétation dunaire sur sables plaqués au sommet de la falaise

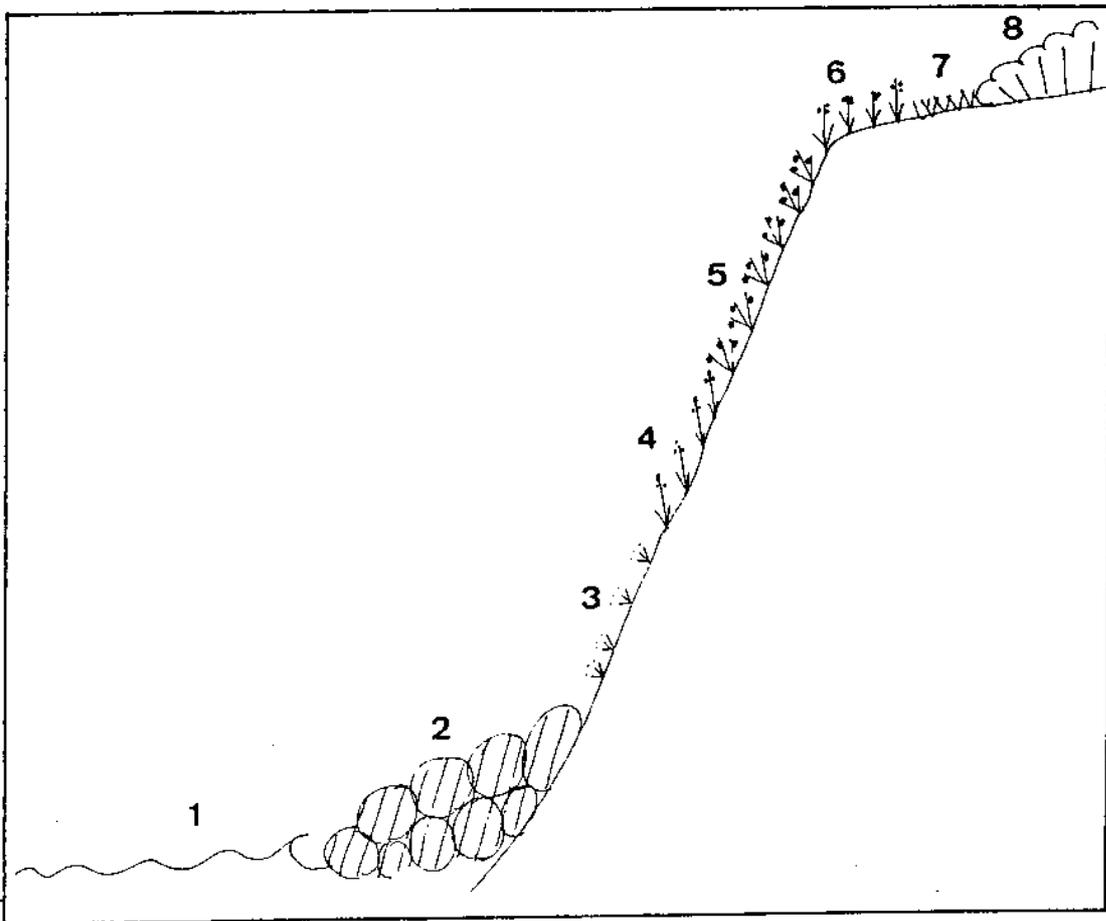
Transect 63 : village du bois de Saint-Jean, au sud des Sables d'Olonne
 (85)
 développement d'une lisière au sommet, et marais à *Schoenus nigricans*



1. la mer
2. chaos basal
3. groupement chasmophytique (*Crithmo-Limonietea*)
4. *Soncho maritimi-Schoenetum nigricantis festucetosum pruinosa*
5. ourlet thermophile à *Potentilla montana*, *Rubia peregrina*, *Centaurea thuillieri*, *Calluna vulgaris*, *Viola riviniana* (*Teucrium scorodoniae*?)
6. manteau anémomorphosé à *Quercus ilex*, *Erica scoparia*, *Lonicera periclymenum*

Transect 64 : même localisation

développement d'un groupement charnière entre le flanc et le sommet de la falaise



1. la mer
2. chaos basal
3. groupement thérophytique à *Scirpus cernuus*, à structure très ouverte
4. groupement de suintement à *Carex punctata* et *Juncus acutiflorus*
5. *Soncho maritimi-Schoenetum festucetosum pruinosa*
6. groupement charnière à *Euphorbia portlandica-Scirpus holoschoenus-Schoenus nigricans-Rubia peregrina*
7. ourlet thermophile
8. manteau anémomorphosé

Le groupement à *Carex punctata*-*Juncus acutiflorus* dont il est question au niveau 4 ne m'est connu que par trois relevés réunis dans le tableau 105; il combine des espèces acidiphiles du *Juncion acutiflori* (*J. acutiflorus*, *Eleocharis multicaulis*, *Scutellaria minor*) et des espèces à tendance neutro-calcicole (*Schoenus nigricans*, *Carex punctata*) ; par là et aussi par les conditions écologiques (suintements), il rappelle légèrement la variante à *Anagallis tenella*, *Eleocharis multicaulis* du *Caro verticillati*-*Juncetum acutiflori typicum* observée dans les marais du Massif armoricain (voir III-2-9) ; ce groupement ne correspond pas au *Carici punctatae*-*Juncetum acutiflori* décrit par DE BOLOS (1979) du Montseny, une montagne est-ibérique. Il m'est difficile d'en dire plus sur ce groupement, à maints égards très original.

La végétation hygrophile de ces falaises est donc caractérisée, sur le plan écologique, par le fait que l'eau douce continentale qui vient sourdre rencontre les embruns chargés de chlorures apportés par les vents du large. Il s'agit d'un contact privilégié entre eau douce et eau salée. Il est évident, cependant, qu'un tel contact peut se produire en d'autres sites que des falaises ; de fait, dans certaines dunes, des phénomènes voisins peuvent se passer ; l'étude des falaises se fera d'ailleurs en comparaison avec de telles dunes, lesquelles seront plus spécifiquement étudiées dans un paragraphe ultérieur (III-16).

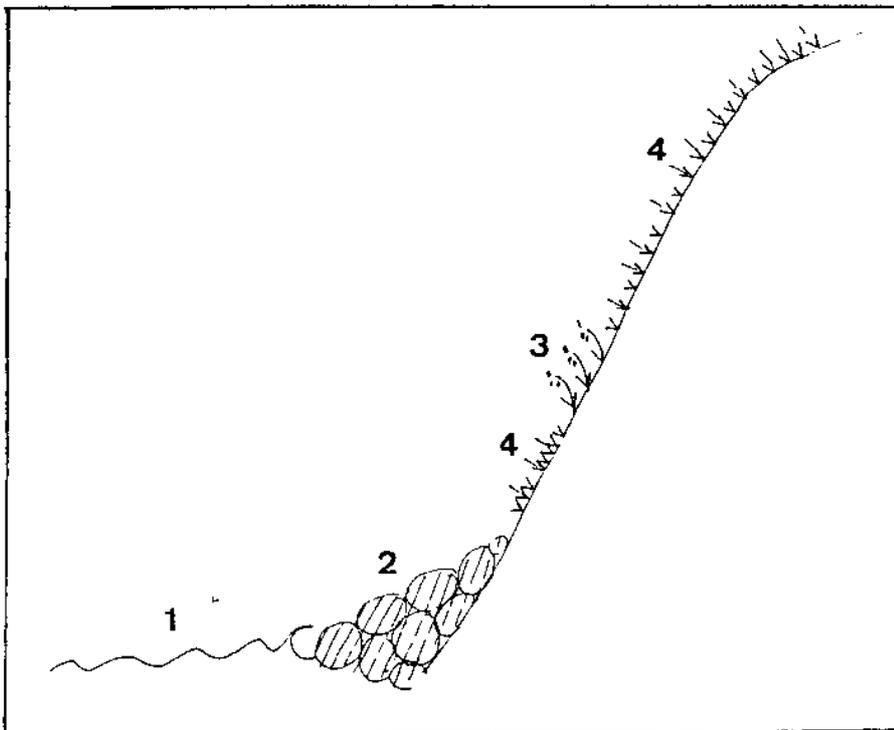
11.1. Les suintements à *Carex distans vikingensis* :

Samolo-Caricetum vikingensis occidentale
festucetosum pruinosae

Le tableau 106 réunit 20 relevés inédits de ce groupement.

Le groupement à *Carex distans vikingensis* se développe essentiellement au niveau des suintements de la falaise naissant au milieu de la pelouse aérohaline, le plus souvent à sa base ; le transect suivant situe les deux groupements l'un par rapport à l'autre.

Transect 65 : Sion-sur-l'Océan (85)



1. la mer
2. plage graveleuse
3. *Samolo-Caricetum vikingensis*
4. pelouse aérohaline (*Sileno-Festucetum pruinosae*) alternant avec le *Crithmo-Spergularietum rupicolae* et le *Rumicetum rupestris*

Par sa combinaison floristique (*Apium graveolens*, *Samolus valerandi*, *Carex distans vikingensis*, *Plantago coronopus*...), le présent groupement rappelle fortement le *Samolo-Caricetum vikingensis* étudié antérieurement sur les falaises marneuses du nord de la France ; toutefois, la population vendéenne se différencie de la population nord-atlantique par la présence de plusieurs espèces thermophiles : *Lotus tenuis*, *Scirpus cernuus*, *Juncus maritimus*, *Crithmum maritimum*, *Limonium occidentale*, ce qui autorise la définition d'une race occidentale du *Samolo-Caricetum* pour cette population.

Ce groupement n'existe pas seulement sur les falaises suintantes mais s'observe aussi dans quelques dunes aux caractéristiques particulières ; les individus observés sur falaise se distinguent des autres par des transgressives de la pelouse aérohaline qui n'existent pas dans la dune : *Festuca pruinosae*, *Crithmum maritimum*, *Limonium occidentale*, *Armeria maritima* ; on peut les interpréter comme se rattachant à une sous-association originale *festucetosum pruinosae* nov. (rel. type : 7/106) du *Samolo-Caricetum vikingensis occidentale*. Quelques variantes peuvent apparaître au sein de cette sous-association, en fonction de la distance à la mer :

- variante plus halophile à *Glaux maritima*, qui peut recevoir des paquets de mer pendant les tempêtes d'hiver ;
- variante plus protégée à *Rumex crispus*, *Holcus lanatus* ;
- variante de sommet de falaise à *Scirpus holoschoenus*

Par ailleurs, la présence de fines variations à *Anagallis tenella* et *Hydrocotyle vulgaris* précise des relations entre le *Samolo-Caricetum* et le *Soncho-Schoenetum nigriscantis*.

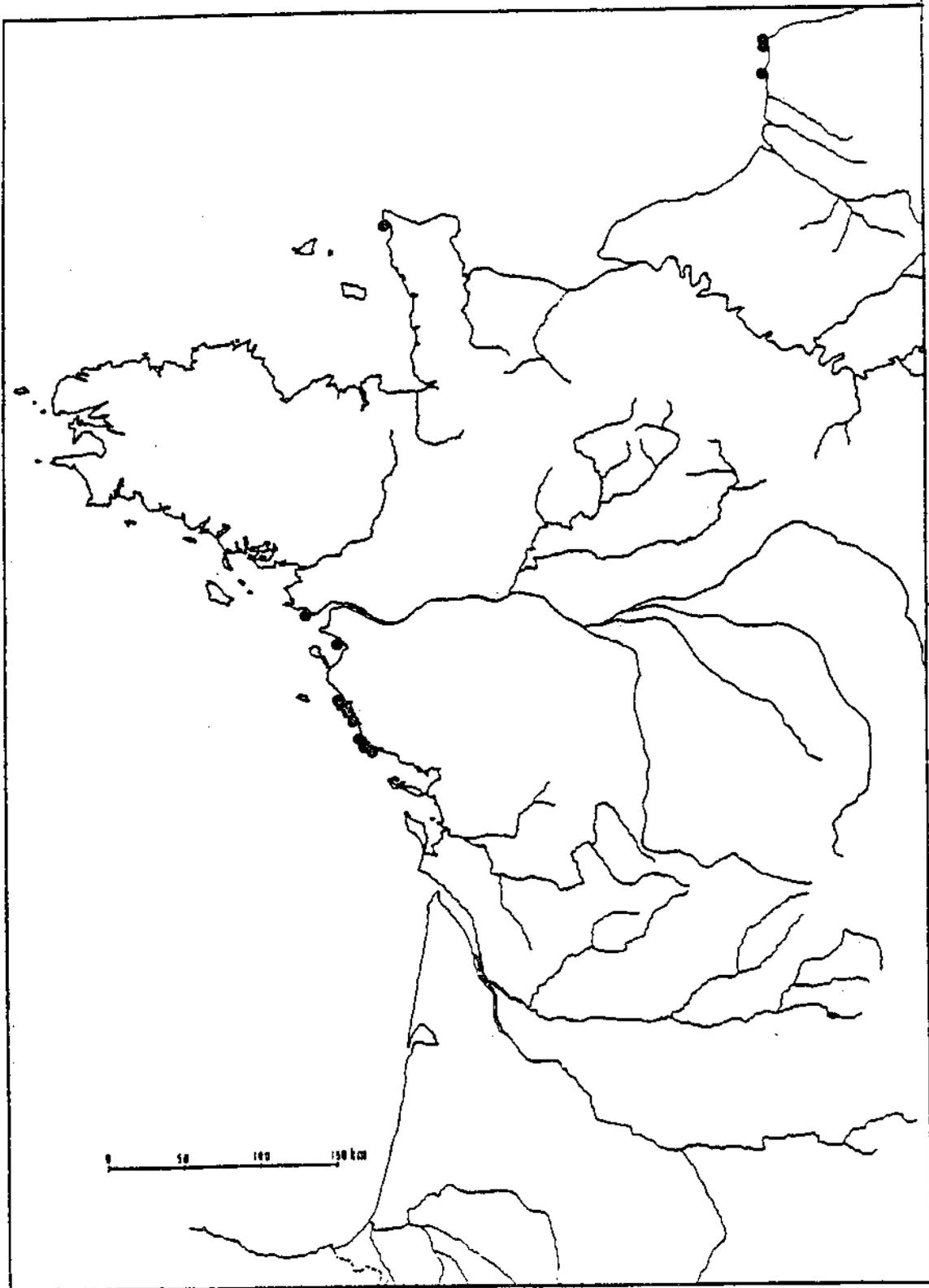
Le *Samolo-Caricetum vikingensis occidentale festucetosum pruinosae* trouve son centre de gravité sur les falaises vendéennes (carte chorologique 58) ; il se raréfie en se fragmentant sur les falaises du pays de Retz (exemple rel. 19/106). Il est à rechercher sur les falaises du Cotentin, en particulier dans la Hague où j'en ai observé des fragments se réduisant essentiellement à *Samolus valerandi* et *Agrostis stolonifera*, voire *Apium graveolens* ; le relevé suivant en montre un exemple, noté sur les falaises de Herquemoulin, entre Beaumont-Hague et Herqueville (50):

surface : 2 m² ; recouvrement : 95%

Agrostis stolonifera 43, *Apium graveolens* 13, *Samolus valerandi* +2, *Festuca pruinosae* 23, *Armeria maritima* 13, *Beta maritima* +, *Daucus carota intermedia* +, *Sonchus asper* +, *Phragmites australis* 22, *Eupatorium cannabinum* +2.

Sa présence, probable, sur les falaises des îles atlantiques reste à préciser ; il en est de même pour les falaises du pays basque ; il semble, en effet, apparaître en filigrane dans les listes rapportées par CHERMEZON (1920), où l'on note *Apium graveolens*, *Samolus valerandi*, *Juncus maritimus*, *Scirpus cernuus*.

CARTE 58



SAMOLO-CARICETUM VIKINGENSIS

- 11.2. Le marais sur falaise : *Soncho maritimi-Schoenetum nigricantis* (Lahondère 1979) ass. nov.
festucetosum pruinosae sub.ass.nov.

11.2.1. Données floristiques

Le tableau 107 rassemble 10 relevés originaux de ce groupement.

11.2.2. Position physiographique

Les transects 63 et 64 précédemment analysés montrent la position optimale de ce groupement sur les falaises de la côte vendéenne ; il s'y trouve essentiellement sous la rupture de la falaise et descend légèrement vers la plage de galets. Nous verrons, toutefois, qu'il réapparaît sous une autre forme dans quelques dunes soumises à des influences subhalophiles, en climat thermo-atlantique littoral.

11.2.3. Synfloristique et statut phytosociologique

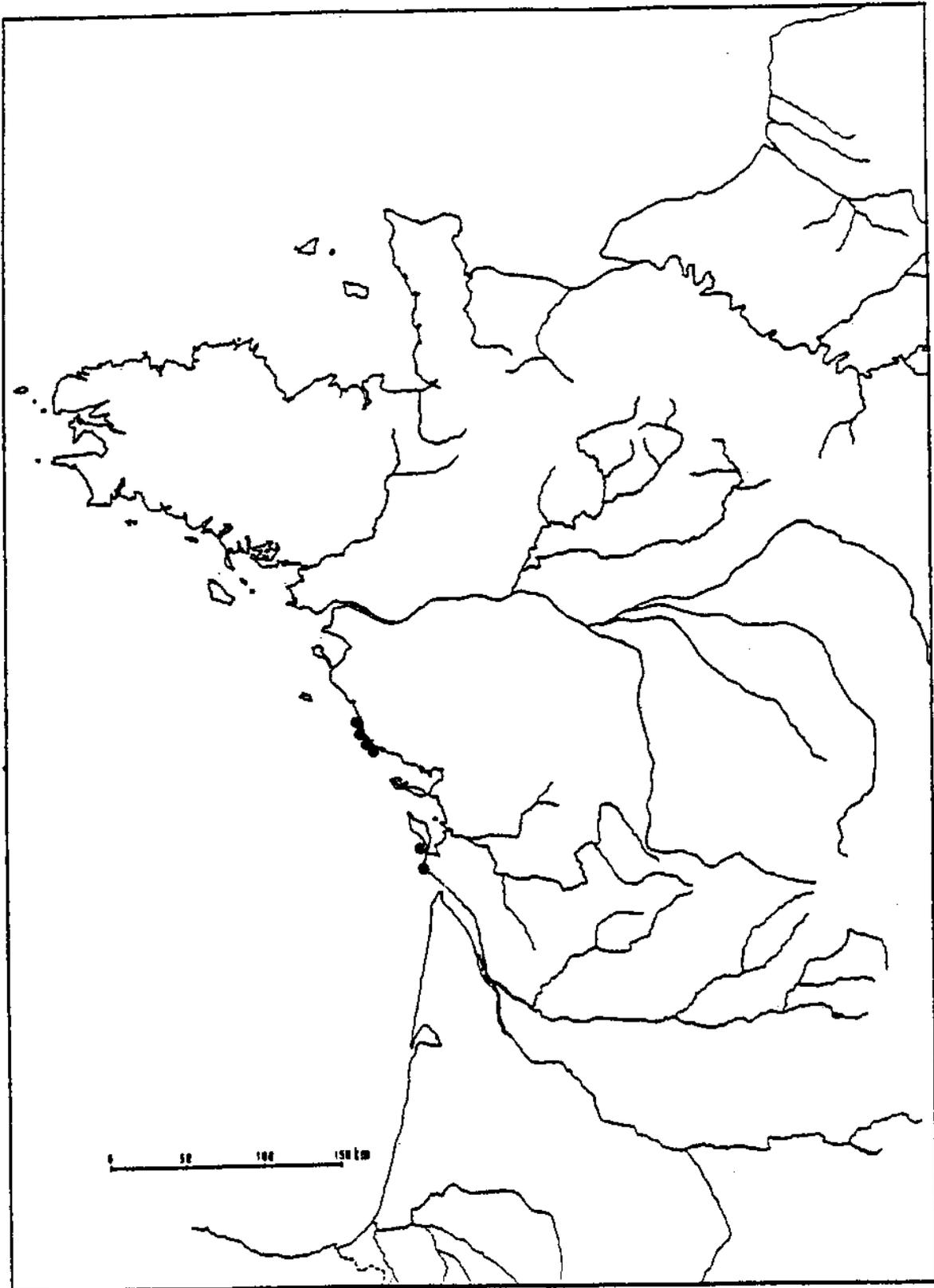
L'association à *Schoenus nigricans* de ces milieux se reconnaît à la combinaison des espèces suivantes : *Schoenus nigricans*, *Samolus valerandi*, *Glaux maritima*, *Carex extensa*, *Sonchus maritimus*, *Phragmites australis* ; par son caractère subhalophile, il se distingue bien des *Schoenetum* dunaires armoricain (*Juncus maritimi-Schoenetum*) ou thermo-atlantique (*Holoschoeno-Schoenetum*) ; d'ailleurs, par rapport à ce dernier, il manque *Scirpus holoschoenus*, qui se localise seulement au sommet de la falaise, en charnière avec les végétations de lisières sommitales (voir transect 64) ; il manque aussi *Juncus anceps*, *Potentilla reptans*, *Carex flacca*. Des *Schoenetum* subhalophiles thermophiles sont déjà connus dans le domaine méditerranéen, notamment le *Schoeno-Plantaginetum crassifoliae* ; il est d'ailleurs remarquable de retrouver dans celui-ci des éléments floristiques de notre groupement, surtout considéré sous sa variation dunaire : *Schoenus nigricans*, *Scirpus cernuus*, *Juncus acutus*, *J. maritimus*, *Sonchus maritimus*, *Carex extensa*, *Tetragonolobus maritimus*, *Orchis palustris*, *Oenanthe lachenali*... Mais d'autres espèces méditerranéennes l'en distinguent : *Plantago crassifolia*, *Dorycnium gracile*, *Linum maritimum*...

Je crois en définitive que l'on doit interpréter ce groupement comme association originale, à affinités thermo-atlantiques, vicariante du *Schoeno-Plantaginetum crassifoliae* plutôt thermo-méditerranéen ; je propose de la dénommer *Soncho maritimi-Schoenetum nigricantis* (Lahondère 1979) ass. nov., faisant ainsi référence aux observations de LAHONDERE (1979) sur les dunes subhalophiles de Bonne Anse.

11.2.4. Physionomie

Les individus de *Soncho-Schoenetum* de falaises constituent de très belles communautés qui semblent s'accrocher aux parois subverticales ; ils sont structurés par plusieurs espèces dressées telles *Schoenus nigricans*, *Juncus maritimus*, *Phragmites australis* ; une strate inférieure est tout aussi bien développée grâce à *Anagallis tenella*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Glaux maritima*. Le recouvrement est souvent suffisamment ouvert pour permettre le développement de quelques thérophytes, surtout *Scirpus cernuus*. La phénologie est essentiellement tardi-vernale et pré-estivale ; elle est marquée par la floraison de *Sonchus maritimus*, *Anagallis tenella*, *Samolus valerandi* ; mais quelques espèces possèdent des inflorescences ou des infrutescentes persistantes (les *Juncus*, *Schoenus*) qui peuvent marquer la physionomie pendant une grande partie de la saison végétative.

CARTE 59



SONCHO MARITIMI-SCHOENETUM NIGRICANTIS

11.2.5. Synécologie et variations

Le *Soncho-Schoenetum* constitue un bas-marais subhalophile lié aux falaises suintantes et à quelques dunes ; il caractérise des contacts privilégiés entre eau douce et eau salée sous climat thermo-atlantique. La diversité dans l'origine des relevés se reflète dans la composition floristique : les relevés de falaises se rattachent à la sous-association *festucetosum pruinosa* nov. (rel. type : 4/107) différenciée de la sous-association dunaire par des transgressives de la pelouse aérohaline (*Festuca pruinosa*, *Crithmum maritimum*, *Armeria maritima*, *Limonium dodartii*) et quelques autres espèces comme *Scorzonera humilis*. Ce syntaxon est en relation avec le *Samolo-Caricetum vikingensis occidentale* dont il peut dériver ; des variantes à *Anagallis tenella* et *Hydrocotyle vulgaris* dans le *Samolo-Caricetum* témoignent de cette tendance évolutive ; en outre *Apium graveolens* est significativement présente dans le *Soncho-Schoenetum festucetosum*.

11.2.6. Synchronologie (carte 59)

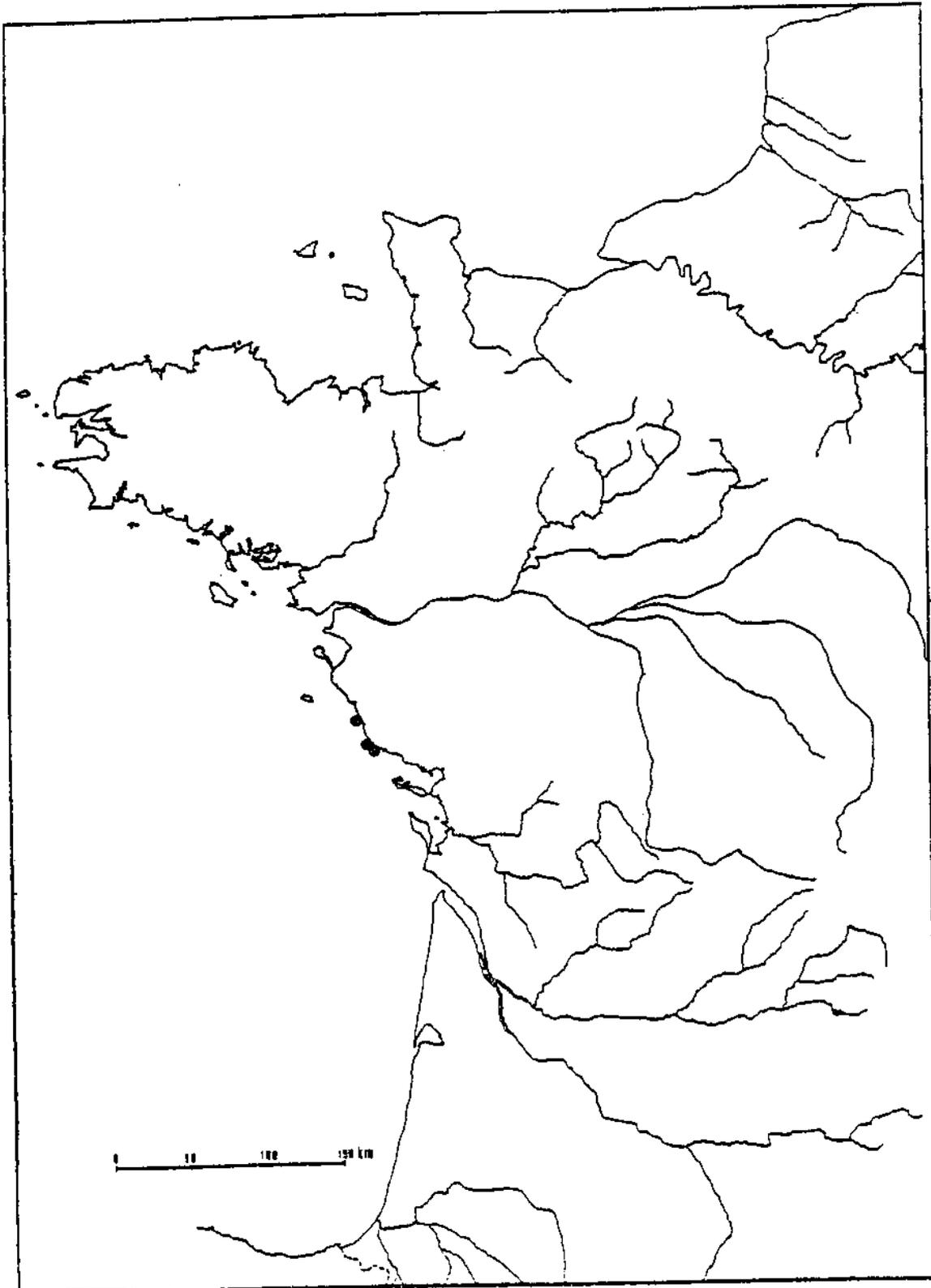
Le *Soncho-Schoenetum* n'a été observé que dans une aire réduite, essentiellement sur les falaises vendéennes, de Brétignolles à Salle-Roy (entre les Sables d'Olonne et Talmond) ; la sous-association dunaire est connue des environs de Royan et d'Oléron (voir III-16-4). Il est à rechercher dans des sites analogues, subhalophiles, sur sables dans les baies de la côte française (bassin d'Arcachon, par exemple). D'autres associations de falaises suintantes sont connues par ailleurs : RIVAS-GODAY (1945) parle d'un *Schoenetum* subrupicole à *Samolus valerandi* et *Anagallis tenella*, non loin de fissures à *Adiantum capillus-veneris* ; on pourra en rapprocher les moliniaies-schoenaies des tufs de plaine (P. DUVIGNEAUD 1948, p. 83) ou de montagne (VANDEN BERGHEN 1963, p. 193) méditerranéennes, qui possèdent le même contact. Sur les falaises suintantes du pays basque, il existe peut-être une association vicariante originale à *Schoenus nigricans*, *Molinia coerulea*, *Carex punctata*, *Scirpus cernuus*, *Anagallis tenella*, *Samolus valerandi*... (ALLORGE 1941).

11.3. Le groupement charnière à *Euphorbia portlandica* et *Scirpus holoschoenus*

Localement, le passage de la falaise suintante (paysage à *Samolo-Caricetum vikingensis* et *Soncho-Schoenetum*) à la falaise sèche se réalise par un groupement charnière dominé par *Scirpus holoschoenus* ; le transect 64, précédemment analysé, illustre ce phénomène.

En lui-même, ce groupement est peu diversifié ; le tableau 108 en rassemble 6 relevés. Les espèces hygrophiles sont représentées par *Scirpus holoschoenus*, *Juncus maritimus*, *Sonchus maritimus*, *Phragmites australis* ; les espèces mésoxérophiles sont surtout *Euphorbia portlandica*, *Ononis repens*, *Carex arenaria*, *Sanguisorba minor* ; c'est en cette combinaison particulière que réside l'originalité de ce groupement-charnière. D'ailleurs, il diffère profondément des *Holoschoenetum* thermo-atlantiques propres aux systèmes dunaire vendéen, charentais et landais (*Holoschoeno-Schoenetum*, *Samolo-Holoschoenetum*, *Holoschoeno-Caricetum trinervis*) ; il y manque, par exemple, plusieurs espèces hygrophiles : *Juncus subnodulosus*, *Samolus valerandi*, *Agrostis stolonifera*, *Epipactis palustris*, *Oenanthe lachenali*, *Lythrum salicaria*, *Blackstonia perfoliata*, *Pulicaria dysenterica*, *Juncus anceps*, ainsi que *Salix repens argentea* et *Calamagrostis epigeios*, fréquents dans l'hygrosère dunaire. Les conditions écologiques qui règnent sur les sommets de ces falaises sont trop extrêmes pour ces espèces.

CARTE 60



GROUPEMENT A EUPHORBIA PORTLANDICA-SCIRPUS HOLOSCHOENUS

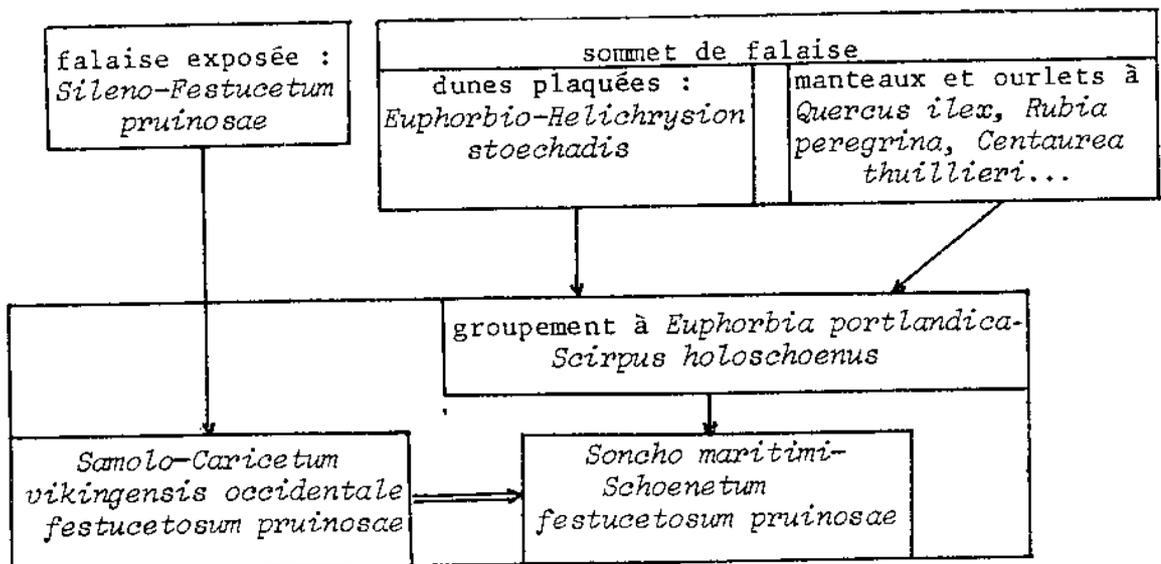
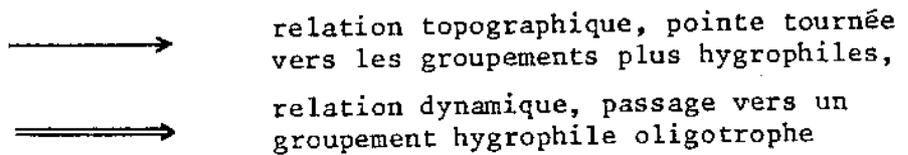
Diverses variations apparaissent dans ce groupement :

- variation plus hygrophile en limite du *Soncho-Schoenetum*, différenciée par *Schoenus nigricans*, *Festuca pruinosa*, *Anagallis tenella*, *Juncus articulatus*, *Scorzonera humilis*; une variante particulière à *Quercus ilex*, *Rubia peregrina*, *Lonicera periclymenum* précise un contact avec les ourlets thermophiles et les manteaux anémomorphosés du haut de falaise ;
- variation plus xérophile différenciée par *Festuca arenaria*, *Artemisia lloydii*, *Lagurus ovatus*, qui précise un contact avec la xérosère dunaire.

Ce groupement charnière, très original à maints égards, est cependant rare, ne m'étant connu que de quelques points de la côte rocheuse vendéenne (carte chorologique 60).

11.4. Conclusion sur le système des falaises vendéennes

Le système des falaises cristallines vendéennes suintantes peut se résumer selon le schéma relationnel suivant, avec les flèches :



12 à 16. Les systèmes hygrophiles dunaires

Sur le littoral atlantique français, les systèmes dunaires alternent avec les falaises, les estuaires et les grands marais dérivant de ceux-ci. Les dunes sont surtout développées de la frontière belge à la Somme, de l'estuaire de l'Orne à la baie du Mont-Saint-Michel, de la Pointe du Raz à la presqu'île de Quiberon, de la Barre de Monts aux Sables d'Olonne et de Ronces-les-Bains à l'Adour.

Ces formations géomorphologiques résultent de l'action morphogénétique du vent qui accumule le sable. Celui-ci provient en faible partie des matériaux issus des falaises et dispersés par l'érosion marine, en grande partie de la plateforme continentale, c'est-à-dire du fond de la mer proche des continents. Le vent transporte les grains de la mer vers la terre par déflation. Ils progressent essentiellement par saltation (déplacement par bonds successifs) et reptation (pour les plus gros, qui se déplacent surtout à la suite de chocs provenant de ceux qui progressent par saltation). Le rôle de la végétation est déterminant pour la fixation du sable et son accumulation en dunes. Sur le plan morphologique, de la mer vers la terre, on observe donc successivement l'estran (limité par le niveau des plus hautes marées et celui des plus basses), le haut de plage, la dune embryonnaire, la dune vive, la dune fixée (ou arrière-dune).

Les dunes sont des systèmes fragiles et le moindre déséquilibre peut provoquer des remaniements éoliens par déflation. Des coupures perpendiculaires au rivage ("siffle-vents") atteignent l'intérieur des dunes fixées et favorisent ces reprises éoliennes. Celles-ci aboutissent à la formation de dépressions dunaires qui peuvent atteindre la nappe phréatique alimentée par les eaux d'infiltration. Ainsi se forment ces zones dunaires inondées, localement appelées "pannes" (Belgique, nord de la France), "lèdes" ou "lettes" (au sud de la Loire).

En fonction des oscillations climatiques et marines au cours des dix mille dernières années (voir III-4-1), des dunes ont pu se constituer à des niveaux plus élevés que ceux des dunes actuelles. C'est ainsi que l'on peut observer des dunes, actuellement fixées, plaquées sur des falaises mortes. D'autres, décalcifiées au cours du temps, présentent actuellement des paysages forts différents des dunes calcaires (voir III-3-6).

Au moyen d'analyses édaphiques fines, GEHU-FRANCK (1977) a montré que le déterminisme des festucaies des dunes blanches atlantiques françaises est surtout climatique. On peut généraliser cette observation aux autres groupements de la xérosère, en précisant que leur différenciation sociologique longitudinale est surtout liée au climat autochtone alors que la différenciation transversale est liée plutôt à la distance à la mer et à la dynamique éolienne. Dans l'hygrosère dunaire, la situation est analogue : on peut y mettre en évidence cinq grands systèmes hygrophiles corrélés avec les climats locaux :

12. système dunaire nord-atlantique
13. système dunaire armoricain
14. système dunaire calcicole centre et sud-atlantique
15. système dunaire des sables landais
16. système dunaire subhalophile thermo-atlantique

Les facteurs édaphiques interviennent à un degré moindre dans la différenciation. D'ailleurs, ils varient peu et sont assez simples ; aussi seront-ils étudiés ici, en introduction à la présentation détaillée des systèmes d'hygrosère.

Les groupements dunaires hygrophiles s'établissent sur des substrats sableux, de texture fine à grossière, calcaires (sauf les sables du littoral landais, dans leur grande majorité), chimiquement déséquilibrés en faveur du

calcium et donc peu nutritifs. Les embruns peuvent les enrichir en chlorures. Le pourcentage de matière organique est variable et la végétation y réagit de façon notable. Au début des séries évolutives, le substrat est essentiellement minéral. L'analyse du profil pendant la période d'inondation ne montre guère qu'un horizon sableux ponctué çà et là de taches rouilles, surtout au passage des racines. Par contre, en période de submersion, on observe la présence de niveaux horizontaux de couleur noire. Un test à l'acide chlorhydrique montre que cette couleur est due notamment à des sulfures (soufre réduit): l'action de l'acide sur ces ions provoque le dégagement d'hydrogène sulfuré H_2S reconnaissable à son odeur ($2H^+ + S^{2-} \rightarrow H_2S$). La formation de ces sulfures est une conséquence de conditions réductrices régnant pendant la submersion (on observe des phénomènes analogues dans les vases salées inondables, RIEDEL, 1959). L'exondation rétablit une bonne aération et les sulfures disparaissent par oxydation. Parallèlement, les ions ferreux Fe^{++} , invisibles lors de la submersion, s'oxydent en ions ferriques Fe^{+++} observables sous forme de taches rouilles dans le profil. D'autre part, au cours du temps, la partie supérieure du profil s'enrichit en matières organiques. Ce taux tend à s'élever en fonction d'une mauvaise décomposition des résidus organiques. Là encore, le phénomène est favorisé par l'engorgement par l'eau lors des submersions. Au niveau de la végétation, on observe l'installation d'espèces plus ou moins turficoles, caractérisant les bas-marais. Le terme de l'évolution peut être la tourbière alcaline basse. Ce stade est cependant rarement atteint dans l'hygrosère durable, mais on note un certain degré de convergence floristique vers de tels groupements de tourbière.

12. SYSTEME DUNAIRE HYGROPHILE NORD-ATLANTIQUE

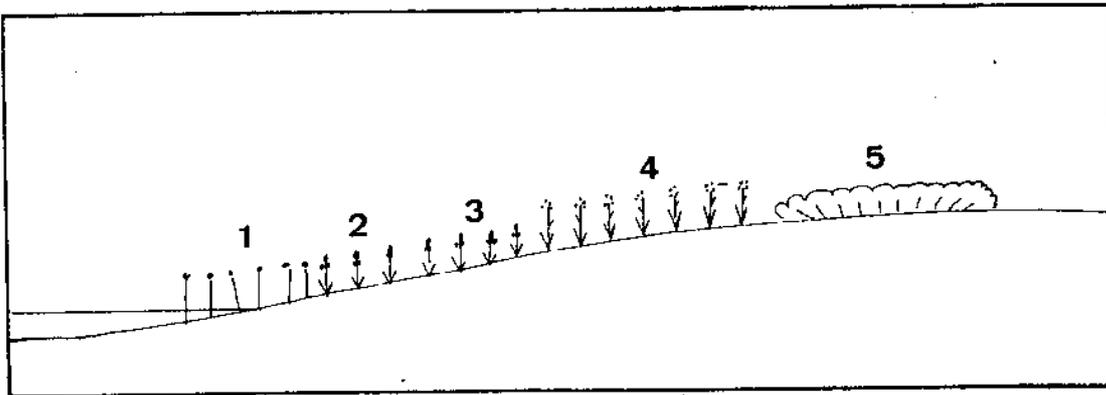
L'hygrosère des dunes calcaires nord-atlantiques (quelques groupements de dunes décalcifiées ont été présentés lors de l'étude du système 3) a surtout été étudiée en Belgique et en Hollande. A cette connaissance, s'attachent les travaux de BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1936), WEEVERS (1940), P. DUVIGNEAUD (1947), WESTHOFF (1947), LAMBINON (1956). Du côté français, il faut rappeler les observations de HOCQUETTE (1927) et, plus récemment, de WATTEZ (1968), BRUNEEL (1978), GEHU et DE FOUCAULT (1982).

Le climat qui règne sur ces côtes relève du groupe nord-atlantique et plus précisément du type 24 que j'ai analysé précédemment.

Le paysage de ces dunes est bien connu, d'autant plus qu'il a récemment été analysé par des méthodes symphytosociologiques (GEHU 1978). La dune vive est occupée par l'*Euphorbio-Agropyretum junceiformis* et l'*Euphorbio-Amphiletum arenariae*, encore plus ou moins teintés d'affinités boréales par la présence ponctuelle d'*Elymus arenarius* ; le revers est occupé par l'*Euphorbio-Festucetum dunetorum*. La dune grise est le domaine du *Phleo arenarii-Tortuletum ruraliformis*, pelouse souvent secondaire, dérivant d'associations de manteaux dunaires à *Hippophae rhamnoides* (*Sambuco-Hippophaetum*, *Ligustro-Hippophaetum* ; DELELIS et GEHU 1974b) ; quelques groupements linéaires ourlent ces formations arbustives (ourlet nitrophile thérophytique : *Claytonio-Anthriscetum caucalidis* ; ourlet vivace mal connu à *Silene nutans* fo.). Lorsque le développement géomorphologique de la dune est suffisant, le fond du paysage est occupé par une forêt dunaire riche en troëne et bouleau, le *Ligustro-Betuletum pubescentis*.

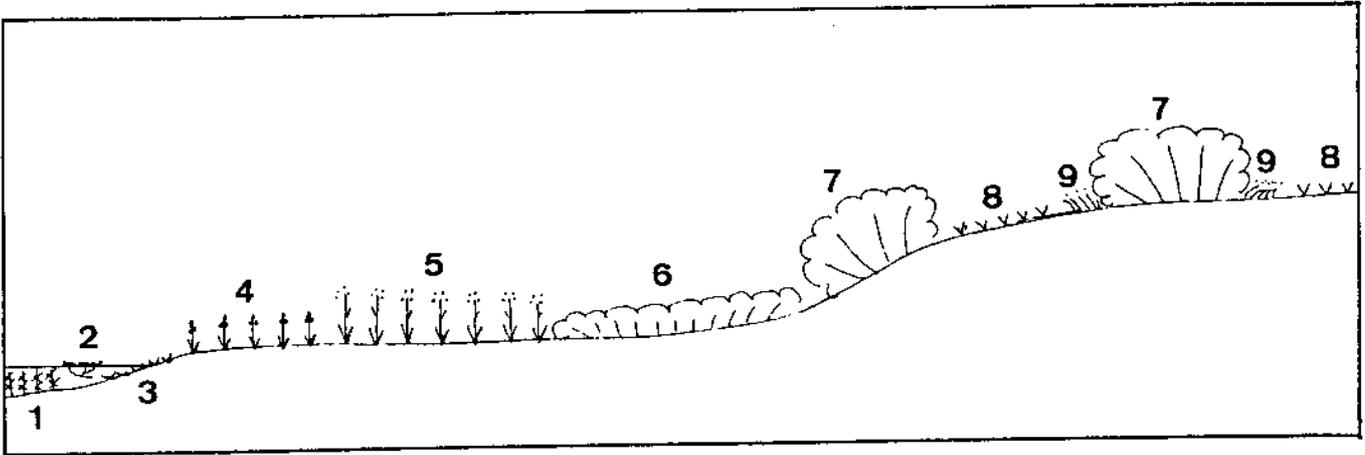
L'hygrosère dunaire se développe au niveau de dépressions inondables plus ou moins vastes ; les groupements se différencient en ceintures successives selon les exemples de transects suivants :

Transect 66 : Etaples (62)



1. groupement amphibie à *Eleocharis palustris*
2. *Drepanoclado-Caricetum trinervis* à *Eleocharis palustris*
3. *Drepanoclado-Caricetum trinervis* plus élevé
4. *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori*
5. *Acrocladio-Salicetum arenariae*

Transect 67 : Dunes de Quend (62)



1. groupement immergé pionnier à *Characeae*
2. groupement immergé des *Potamogeton*
3. *Samolo-Littorelletum uniflorae* : groupement d'herbes rases, amphibies à *Samolus valerandi*, *Littorella uniflora*, *Baldellia ranunculoides*, *Hydrocotyle vulgaris*
4. *Drepanoclado-Caricetum trinervis*
5. *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori*
6. *Acrocladio-Salicetum arenariae*
7. manteaux à *Hippophae rhamnoides*
8. *Phleo-Tortuletum ruraliformis*
9. *Claytonio-Anthriscetum caucalidis*

12.1. Le groupement amphibie à *Eleocharis palustris*

Le groupement amphibie de bas-niveau à *Eleocharis palustris* a paru extrêmement rare dans l'hygrosère dunaire nord-atlantique ; un seul relevé peut y être rapporté :

Wimereux, près de l'estuaire de la Slack (13-09-81)
Surface : 2 m² ; recouvrement : 70%

Eleocharis palustris 33, *Agrostis stolonifera* 12, *Mentha aquatica* 22, *Phragmites australis* 32, *Hydrocotyle vulgaris* 32, *Galium palustre* 23, *Salix repens argentea* 11, *Lythrum salicaria* +, *Juncus articulatus* +2, *Rumex hydrolapathum* +2.

Ce relevé isolé ne peut être compris qu'en comparaison avec ceux qui ont été effectués dans l'hygrosère dunaire armoricaine (Cotentin et Bretagne) ; je renvoie donc au paragraphe III-13-1 pour une étude plus complète.

12.2. Le bas-marais de niveau inférieur : *Drepanoclado adunci-Caricetum trinervis* Duv. 1947

Le tableau 109 rassemble 5 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 44 relevés publiés, synthétisés en B et provenant des sources suivantes :

- 8 rel. P. DUVIGNEAUD 1947 (tb I)
6 rel. WATTEZ 1968 (tb 54 : rel. 1 à 4, 13, 14)

- 4 rel. LAMBINON 1956 (p. 120)
 8 rel. HERBAUTS 1971 (tb. h.t.)
 18 rel. J.-M. et J. GEHU 1982 (p. 166).

Le *Drepanoclado-Caricetum trinervis* est floristiquement défini, selon P. DUVIGNEAUD (1947), par la combinaison d'une mousse pléurocarpe *Drepanocladus aduncus* (dans le nord de la France, j'ai plutôt trouvé *D. revolvens*) et d'un certain nombre d'espèces hygrophiles ayant une large amplitude écologique dans l'hygrosère dunaire : *Carex trinervis* (qui n'est donc absolument pas caractéristique, même localement, comme le remarquait LAMBINON 1956, en dépit du nom de l'association), *Parnassia palustris*, *Juncus subnodulosus*... P. DUVIGNEAUD accorde en outre une valeur caractéristique à *Gentianella uliginosa*, espèce rare sur le littoral nord-atlantique.

L'association se présente comme une prairie plutôt basse, dont le substrat est largement tapissé d'un gazon moussu de pleurocarpes; celui-ci semble piqueté çà et là de tiges de *Carex trinervis*, à souche longuement traçante; dans les relevés types, on peut encore trouver *Salix argentea*, disséminé ou dominant; dans les relevés de conditions plus sèches, d'autres plantes plus élevées donnent au groupement un caractère prairial plus prononcé.

Le *Drepanoclado-Caricetum* occupe une position charnière entre le *Samolo-Littorelletum* et le *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori*; il supporte les variations horizontales du niveau de l'eau, à un degré moindre, cependant, que le *Littorelletum*; le substrat est superficiellement enrichi en matières organiques. L'association présente deux sous-associations :

- l'une, inférieure, au contact du *Samolo-Littorelletum*, correspond à la variation type ;
- l'autre, de niveau supérieur, moins longuement inondée, plus sèche, annonce le *Calamagrostio-Juncetum* (subass. *juncetosum subnodulosi* Duv. 1947).

Sur le plan dynamique, l'association pourrait dériver du groupement charnière à *Eleocharis palustris*; en effet, quoique rarement, en arrière du *Samolo-Littorelletum*, on peut observer une parvo-roselière à *E. palustris*, adaptée elle aussi à des conditions amphibies, comme le montre le transect 66.

J'ai pu observer une situation transitoire dans le pré communal de la Bassée, au Crotoy (80), correspondant à la liste floristique suivante :

Surface : 2 m² ; recouvrement : 70%

Oenanthe fistulosa +, *Eleocharis palustris* 32, *E. uniglumis* 11, *Juncus articulatus* 12, *Agrostis stolonifera* +, *Galium palustre* 22, *Mentha aquatica* 12, *Carex hirta* 11, *Carex trinervis* 11, *Hydrocotyle vulgaris* 22, *Ranunculus flammula* 11, *Baldellia ranunculoides* 22, *Scirpus cariciformis* 22, *Potamogeton* sp. 12.

D'autres arguments viennent aussi renforcer cette opinion : en premier lieu la présence d'*E. palustris* apparaissant comme relictuel dans le *Drepanoclado-Caricetum*; en second lieu et surtout, la généralité du phénomène de passage de groupements à *Oenanthe fistulosa* vers des groupements amphibies oligotrophes (voir systèmes armoricain, de la Loire); le relevé transitoire présenté ici évoque ce passage.

12.3. Le pré hygrophile à *Calamagrostis epigeios* : *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori* Duv. 1947

Le tableau 110 rassemble 10 relevés inédits provenant des côtes du nord de la France, synthétisés dans la colonne A et 14 relevés déjà publiés, synthétisés dans la colonne B, et provenant des sources suivantes :

- 6 r. P. DUVIGNEAUD 1947 (tb. II)
- 5 r. WATTEZ 1968 (tb. 62 : rel. 6 à 9, 12)
- 3 r. LAMBINON 1956 (p. 123)

Au contraire du *Drepanoclado-Caricetum*, cette association se présente comme une prairie élevée ; elle est, en effet, bien plus riche en hautes herbes tellés que *Calamagrostis epigeios* et *Juncus subnodulosus* ; *Salix repens argentea* joue un rôle physionomique non négligeable. Les strates inférieures sont structurées par des espèces rampantes telles *Hydrocotyle vulgaris* et *Anagallis tenella*.

Une autre association dunaire est dominée par le *Calamagrostis* ; il s'agit de l'*Ophioglosso vulgati-Calamagrostietum epigei* surtout connu des côtes néerlandaises (WESTHOFF et DEN HELD 1969) et une comparaison taxonomique s'impose. Malheureusement, de l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* néerlandais, on ne possède guère de relevés précis pour s'en faire une idée suffisante ; dans mes recherches, je n'ai pu trouver que deux relevés rapportés par WESTHOFF et KETNER (1967) ; pour représentatifs qu'ils soient, ils montrent que dans l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* hollandais, on peut relever *Ophioglossum vulgatum*, *Epipactis palustris*, *Schoenus nigricans*, *Pedicularis palustris*, *Juncus balticus*, *J. atricapillus*, *Molinia coerulea*... On y remarque notamment l'absence de *Juncus subnodulosus*. Sous une forme particulière, l'*Ophioglosso-Calamagrostietum epigei* existe dans le nord de la France et son étude fera l'objet du paragraphe suivant. Il faut donc bien séparer en deux associations autonomes, *Calamagrostio-Juncetum* et *Ophioglosso-Calamagrostietum*.

Ecologiquement, le *Calamagrostio-Juncetum* est lié à des niveaux topographiquement plus élevés que ceux occupés par le *Drepanoclado-Caricetum triner-vis* ; le substrat est peu organique et c'est là probablement une différence avec l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* qui semble occuper des substrats plus organiques. Le *Calamagrostio-Juncetum* n'offre guère de variations significatives à déterminisme écologique. Faisons observer, pour finir, que cette association n'est peut-être qu'un stade pionnier de l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* vers lequel elle pourrait évoluer par modification des conditions édaphiques.

12.4. L'*Ophioglosso-Calamagrostietum epigei* Westh. et Segal 1961

Le tableau 111 rassemble 8 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 34 relevés inédits provenant des sources suivantes :

- col. B : 2 r. WESTHOFF et KETNER 1967 (p. 123)
- col. C : 13 r. BRUNEEL 1978
 - 4 r. WATTEZ 1968 (tb. 53, rel. 9 à 12)
 - 4 r. WATTEZ 1982 (p. 149)
- 11 r. J.-M. et J. GEHU 1982 (p. 174)

Comme je l'ai précisé dans le paragraphe précédent, il semble bien qu'au cours du temps, le *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori* puisse s'enrichir en espèces plus ou moins turficoles et évoluer vers une autre association, l'*Ophioglosso-Calamagrostietum epigei*, par évolution parallèle des substrats sableux qui s'enrichissent en matières organiques ; on observe notamment ce phénomène dans le pré communal de la Bassée, au Crotoy, et à Fort-Mahon.

L'*Ophioglosso-Calamagrostietum* se distingue du *Calamagrostio-Juncetum* par l'absence de *Juncus subnodulosus* et, surtout, par la présence d'espèces

des bas-marais telles que *Schoenus nigricans*, *Ophioglossum vulgatum*, *Carex nigra*, *Valeriana dioica*, *Ranunculus flammula* ; en fait, les individus du nord de la France correspondent à une race géographique légèrement différente de la race néerlandaise décrite initialement et différenciée par *Juncus balticus*, *J. atricapillus* et *Carex hartmanii* qui manquent dans notre région (WESTHOFF et KETNER 1967, WESTHOFF et DEN HELD 1969).

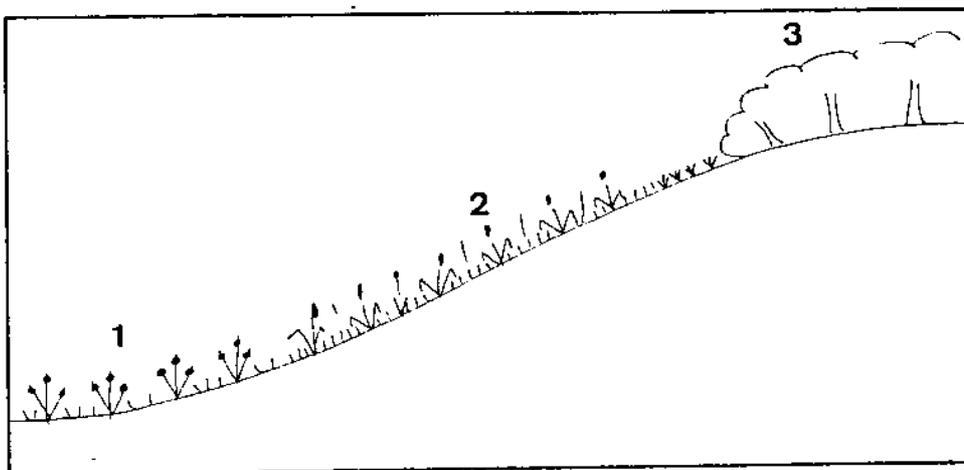
Il semble que, localement, l'évolution pédologique puisse encore se poursuivre ; l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* peut alors évoluer vers un bas-marais sur sables tourbeux que je décrirai sous le nom provisoire de groupement à *Carex trinervis* et *Schoenus nigricans*.

12.5. Groupement à *Carex trinervis*-*Schoenus nigricans* (tableau 112)

Ce bas-marais à *Schoenus nigricans* se rapproche de l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* par un certain nombre d'hygrophytes : *Schoenus nigricans*, *Anagallis tenella*, *Valeriana dioica*, *Carex nigra*, *Potentilla anserina*... ; il s'en écarte légèrement, toutefois, par la rareté de *Calamagrostis epigeios*, *Salix repens argentea* et la présence d'espèces turficoles basiphiles : *Oenanthe lachenali* (fréquence faible dans l'*Ophioglosso-Calamagrostietum*), *Dactylorhiza incarnata*, *Taraxacum palustre*, *Carex pulicaris*, *Triglochin palustre* ; *Cirsium dissectum* y a été trouvé une fois (au Crotoy). L'appartenance de ce groupement au système dunaire est marquée par la présence de *Carex trinervis* et d'espèces transgressives des manteaux dunaires, *Hippophae rhamnoides*, *Ligustrum vulgare*. D'autre part, par la présence de *Pulicaria dysenterica*, *Juncus inflexus*, *Dactylorhiza praetermissa*, *Centaurea thuillieri*, *Galium uliginosum*, ce bas-marais se rapproche de la race nord-atlantique de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* ; mais ici il manque *Juncus subnodulosus* et d'autres espèces l'en distinguent. En somme, ce groupement est à la charnière de l'*Ophioglosso-Calamagrostietum*, du *Cirsio dissecti-Schoenetum* nord-atlantique, de l'*Hydrocotylo-Juncetum subnodulosi* nord-atlantique, sans cependant s'identifier totalement à l'un d'entre eux. En attendant des recherches plus complètes, j'en resterai au niveau de groupement provisoire ; toutefois la convergence entre la série hygrophile dunaire et la série des prairies hygrophiles du Marquenterre est intéressante à noter.

Les relations édapho-topographiques entre ce groupement et l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* sont indiquées par le transect suivant réalisé à Fort-Mahon :

Transect 68 :



L'*Ophioglosso-Calamagrostietum* (2) relaie le bas-marais à *Schoenus nigricans* (1) dans les niveaux supérieurs, mieux drainés ; en contact supérieur (3), on

peut observer des saulaies à *Salix cinerea*. La relation entre l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* du nord de la France et ce groupement à *Schoenus nigricans-Carex trinervis* est peut être la même qui existe entre l'*Ophioglosso-Calamagrostietum* néerlandais et le *Junco baltici-Schoenetum* ; ce point est cependant à confirmer.

Ce bas-marais est surtout bien développé dans le pré communal de la Bassée, au Crotoy (80) ; dans plusieurs relevés de cette localité, on observe la présence d'espèces prairiales banales que l'on peut expliquer par un pâturage extensif, actuellement supprimé ; mais ces espèces y persistent longtemps.

12.6. Le groupement hygrophile à Saule des sables : *Acrocladio-Salicetum arenariae* Br.-Bl. et de Leeuw 1936

Le tableau 113 rassemble 9 relevés inédits synthétisés dans la colonne A et 26 relevés antérieurement publiés synthétisés dans la colonne B, provenant de :

- 8 rel. WATTEZ 1968 (tb. 55)
- 1 rel. BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW 1936 (p. 387)
- 4 rel. WEEVERS 1940 (p. 300)
- 13 rel. VAN DER MAAREL et WESTHOFF 1964

Ainsi que l'avaient remarqué très tôt BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1936), puis P. DUVIGNEAUD (1947), le groupement topographiquement le plus élevé de la panne nord-atlantique est un groupement massivement dominé par *Salix repens argentea*, l'*Acrocladio-Salicetum arenariae*. Cette association est floristiquement peu définie. Biologiquement parlant, elle est riche en espèces ligneuses : *Salix repens argentea*, mais aussi des transgressives de manteaux dunaires contigus, *Ligustrum vulgare* et *Hippophae rhamnoides* ; cependant les espèces des bas-marais sont encore bien représentées et, pour cette raison, l'association sera encore considérée comme appartenant au système de l'hygrosère. La strate inférieure est massivement occupée par la mousse *Acrocladium cuspidatum*.

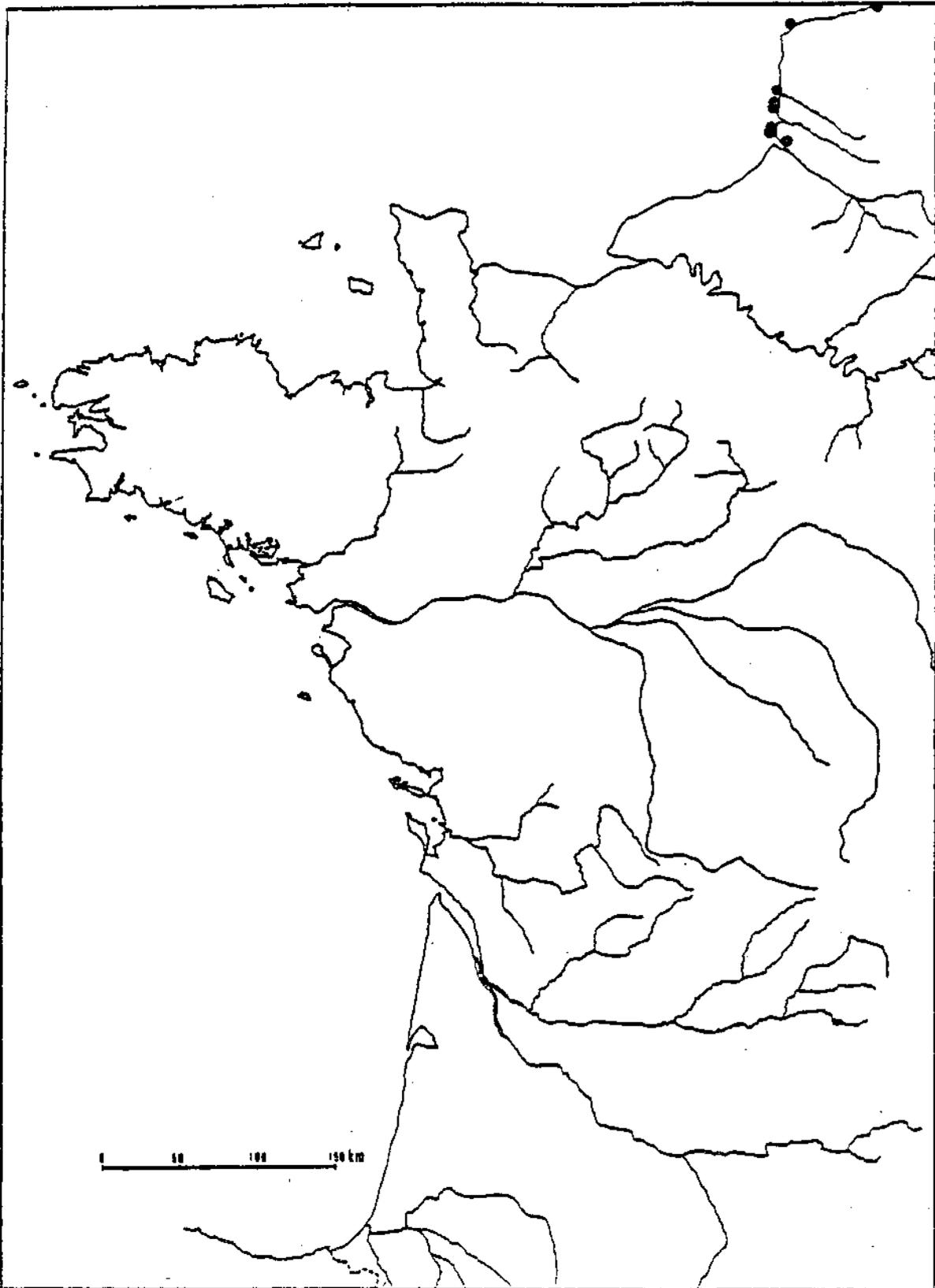
Malgré la présence épisodique de *Pyrola rotundifolia arenaria*, je rattache le présent groupement à l'*Acrocladio-Salicetum* plutôt qu'au *Pyrolo-Salicetum arenariae* qui, autant qu'on puisse en déduire des données de WESTHOFF et DEN HELD (1969), paraît floristiquement plus proche des groupements de lades dunaires que des bas-marais ; cependant, ce dernier syntaxon est bien mal connu et je n'ai pu trouver de relevés précis permettant de s'en faire une idée définitive ; pour toutes ces raisons, dans l'attente de meilleurs renseignements, je m'abstiendrai de synonymiser ces deux noms.

L'*Acrocladio-Salicetum* est souvent une association peu hygrophile, liée simplement à des substrats sablonneux humides, temporairement inondés. Lorsque la transition vers la xérosère est assez courte, l'association entre en contact avec les manteaux dunaires à *Hippophae rhamnoides* par l'intermédiaire d'une variante supérieure à *Pyrola rotundifolia arenaria*, à moins qu'il ne s'agisse déjà du *Pyrolo-Hippophaetum* (J.-M. et J. GEHU 1983). Rarement, la transition est longue et progressive. Des observations réalisées dans les dunes de Quend (80) montrent que l'*Acrocladio-Salicetum* peut être localement suivi d'un manteau hygrophile à *Salix cinerea*, avec sous-bois d'*Hydrocotyle vulgaris* et d'hygrophytes.

12.7. Chorologie des associations du système dunaire nord-atlantique

Je n'ai pas jugé nécessaire de préciser l'aire géographique des précédentes associations considérées isolément (sauf pour le *Carici-Agrostietum maritima* étudié ci-après), car c'est à peu près la même dans tous les cas : le paysage de l'hygrosère des dunes nord-atlantiques forgé par le *Drepanoclado-Caricetum trinervis*, le *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori*, l'*Ophioglosso-*

CARTE 61



SYSTEME DUNAIRE NORD-ATLANTIQUE

Calamagrostietum epigei, l'*Acrocladio-Salicetum arenariae* est caractéristique des côtes du nord de la France, de l'estuaire de la Somme à la frontière belge (carte chorologique 61). On sait, toutefois, par d'autres travaux précédemment cités, que ces associations s'étendent sur les côtes belges (où elles ont probablement beaucoup régressé) et néerlandaises ; il faut préciser que sur les côtes de la Hollande, il se développe en outre une association qui n'existe pas sur notre littoral, le *Juncus baltici-Schoenetum nigricantis* (WESTHOFF et DEN HELD 1969) ; mais cette association est très peu connue sur le plan synfloristique.

L'hygrosère des côtes anglaises de climat nord-atlantique est trop imparfaitement étudiée pour que l'on puisse y étendre l'aire de ces associations ; sans doute, certaines d'entre elles s'y retrouveront, peut-être sous des races géographiques originales.

12.8. Le groupement amphibie de haut niveau sur sol minéral : *Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae* (Wattez 1975) ass. nov. race nord-atlantique

Je vais décrire ici un groupement très particulier qui, s'il appartient bien au système dunaire, n'offre guère d'autres relations qu'une relation de voisinage avec les précédents.

12.8.1. Données floristiques

Le tableau 114 réunit 12 relevés inédits de ce groupement original.

12.8.2. Synfloristique et statut phytosociologique

On reconnaîtra cette association, non seulement à ses caractères écologiques très particuliers, mais surtout aux espèces suivantes qui en définissent la combinaison floristique originale : *Carex scandinavica*, petite cypéracée appartenant au groupe de *C. flava*, proche en particulier de *C. serotina*, mais bien distincte par sa taille réduite, *Agrostis stolonifera maritima*, graminée méconnue bien reconnaissable à son port couché et ses feuilles étroitement enroulées, caractéristique locale (je remercie le Dr. L. DELVOSALLE, de Bruxelles, d'avoir confirmé ma détermination). En outre, *Anagallis tenella* est fréquent et souvent abondant ainsi que *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus articulatus*, *Carex trinervis*, *Parnassia palustris*. Beaucoup d'espèces hygrophiles banales manquent ou y sont représentées par des individus disséminés, ou à vitalité réduite en raison des conditions écologiques très particulières qui règnent en ces sites. *Mentha aquatica*, fidèle au groupement, y est représenté par une forme rampante.

Il faut rapprocher ces relevés du groupement à *Anagallis tenella* et *Parnassia palustris* décrit par WATTEZ (1975) des dunes de Merlimont (62) ; les analyses de terrain montrent la grande généralité de ce groupement, le long du littoral du nord de la France, du Cotentin et de Bretagne méridionale (dans ces deux régions, sans *Parnassia palustris*). On doit le décrire comme association nouvelle sous le nom, créé à partir des deux espèces les plus significatives, de *Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae* (Wattez 1975) ass. nov. (rel.-type : 4/114).

12.8.3. Physionomie et phénophases

La physionomie de cette association est aussi caractéristique que sa composition floristique car la plupart de ses espèces sont de petite taille (*Carex scandinavica*, *Juncus articulatus*, *Parnassia palustris*, *Samolus valerandi*) ou ont un port rampant (*Agrostis maritima*, *Mentha aquatica*, *Anagallis*

tenella, *Hydrocotyle vulgaris*) ; j'ai déjà mentionné que beaucoup d'autres espèces ont une vitalité réduite. Le recouvrement n'est presque jamais total et l'individu peut être très ouvert.

La phénologie du groupement s'étale sur une grande partie de la saison de végétation, du printemps au début de l'automne ; mais c'est surtout en été que les floraisons sont optimales, telles celles de *Parnassia palustris* et d'*Anagallis tenella* qui frappèrent tant J.-R. WATTEZ.

12.8.4. Synécologie et contacts, syndynamique

Les caractères floristiques et physiologiques originaux du *Carici-Agrostietum* sont à relier à une synécologie très contraignante : l'association est liée à des substrats sableux inondés aux hautes eaux d'hiver et exondés pendant la saison de végétation. On connaît d'autres associations présentant de tels caractères amphibies (*Samolo-Littorelletum*, *Drepanoclado-Caricetum trinervis*) ; mais dans le cas présent, la submersion est bien plus courte et la hauteur d'eau plus faible. En outre, le substrat est minéral. Les espèces doivent donc être adaptées à ces conditions amphibies ; pendant l'exondation, le déficit hydrique est important, d'autant que les substrats sableux ont des réserves en eau réduites. De telles conditions de vie contraignantes expliquent les particularités floristiques de l'association ; elles seraient plus favorables à des espèces annuelles bouclant leur cycle vital sur une courte période qu'à des espèces vivaces. De fait, au voisinage du *Carici-Agrostietum maritimae* des côtes du nord de la France, parfois en superposition, on observe souvent des espèces annuelles ; celles-ci forment quelquefois des associations végétales bien structurées relevant de la classe thérophytique des *Isoeto-Nanojuncetea* ; dans le cas présent, il s'agit du *Centaurio-Saginetum moniliformis*, association surtout nord-atlantique (DIEMONT et al. 1940). Mais il s'agit de contact ou de superposition entre les deux associations : on ne peut mélanger ensemble végétation thérophytique et hémicryptophytique qui ont des caractéristiques biologiques trop différentes ; simplement, les annuelles profitent des vides du tapis de vivaces pour se développer (on a déjà précisé que le recouvrement des individus de *Carici-Agrostietum* n'est presque jamais total). Pour cette raison, je ne crois pas que *Carex scandinavica* (appelé *C. oederi* dans P. DUVIGNEAUD 1947, LAMBINON 1956, DIEMONT et al. 1940) soit à rattacher aux associations thérophytiques comme le préconisent ces auteurs.

Le *Carici-Agrostietum maritimae* se place de préférence dans les niveaux les plus hauts atteints par la nappe d'eau en hiver, donc non loin de l'*Acrocladio-Salicetum crenariae*. D'ailleurs, à Quend, on peut observer que des chemins inondables ouverts dans l'*Acrocladio-Salicetum* se peuplent de *Carici-Agrostietum maritimae* et de *Centaurio-Saginetum moniliformis* ; l'abandon du chemin favoriserait la progression du Saule des sables et, progressivement, le retour de l'*Acrocladio-Salicetum* en même temps que la disparition du *Carici-Agrostietum* et du *Centaurio-Saginetum* qui ne peuvent résister à une telle concurrence.

12.8.5. Synchorologie et variations géographiques

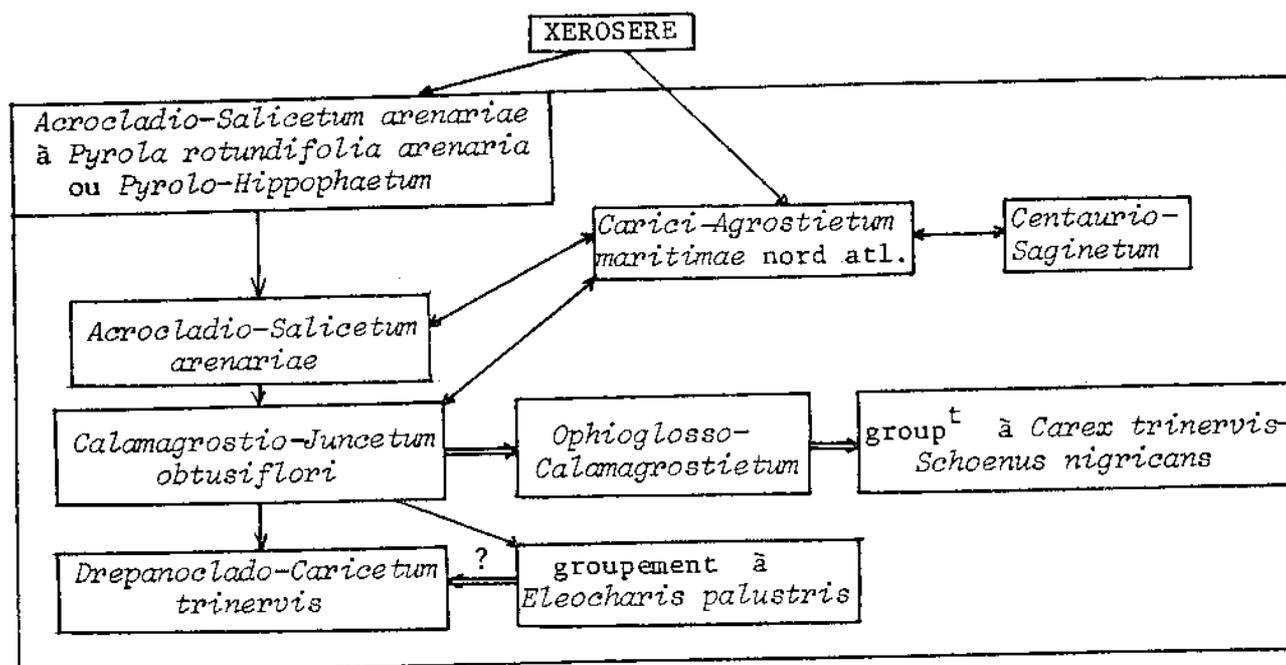
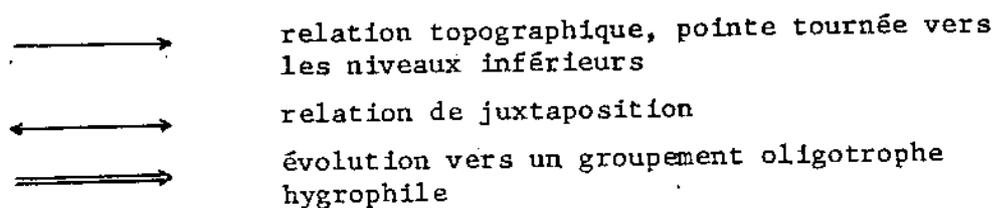
L'étude de l'hygrosère armoricaine montrera que le *Carici-Agrostietum maritimae* existe aussi sur les côtes du Cotentin et de Bretagne ; toutefois, l'association se différencie en races locales. Le présent groupement correspond à la race nord-atlantique qui se distingue de la race eu- et thermo-atlantique par *Carex trinervis*, *Galium palustre*, *Parnassia palustris*, *Liparis loeseli* et des transgressives des contacts (*Calamagrostis epigeios*, *Hippophae rhamnoides*) ; à la tonalité atlantique du groupement s'ajoute donc une tonalité phytogéographique sub-boréale (*Parnassia palustris* et *Liparis loeseli*).

Sous cette race originale, le *Carici-Agrostietum* existe (ou existait ?) aussi en Belgique (MASSART 1908, HERBAUTS 1971) ; il atteint sans doute les côtes néerlandaises et britanniques (moins *Carex trinervis* qui est absent de Grande Bretagne), du Lancashire notamment, où l'on retrouve un climat un peu voisin de celui des côtes du nord de la France (type 26), comme le rapportent HOCQUETTE (1927) et TANSLEY (1911, 1953). Les relevés du tableau 114 sont re-placés sur la carte chorologique 66.

Plus au nord, par exemple sur les côtes baltes (TYLER 1969), existe un groupement à "*Carex pulchella* et *Agrostis stolonifera*" (*C. pulchella* = *C. scandinavica*) qui voisine avec un groupement thérophytique à *Centaureum littorale*, *C. pulchellum*, *Sagina nodosa*, *Odontites littoralis*, affine au *Centaureo-Saginetum moniliformis* ; il faudrait savoir s'il s'agit de *Agrostis stolonifera* type ou de *A. s. maritima* pour préciser jusqu'à quel point on peut rapprocher le groupement balte et le *Carici-Agrostietum maritimae*.

12.9. Schéma relationnel du système dunaire hygrophile nord-atlantique

Le schéma relationnel suivant résume l'ensemble des éléments de l'hygro-sère dunaire nord-atlantique ; la nature des interrelations est donnée par le symbolisme des flèches :



13. SYSTEME DUNAIRE HYGROPHILE ARMORICAIN

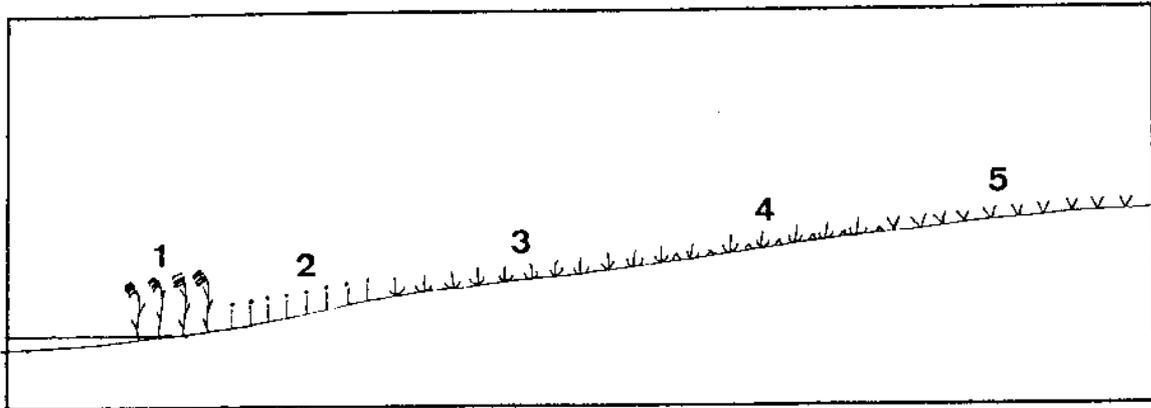
Je vais décrire ici un système hygrophile dunaire particulier aux côtes du Cotentin et de Bretagne méridionale. En fait, si les nombreux points communs qui existent entre les groupements de ces ditions autorisent leur rattachement à un même système, il existe une certaine différenciation régionale qui justifiera l'individualisation de races distinctes pour une des associations de ce système. D'ailleurs, le paysage dunaire est assez différent dans les deux cas, en fonction des climats locaux :

- sur les côtes occidentales du Cotentin, le climat est de type atlantique moyen (type n° 13 ?) ; la dune vive est occupée par l'*Euphorbio-Agrophyretum junceiformis* et l'*Euphorbio-Ammophiletum arenariae* ; la dune grise est occupée par une association vicariante du *Phleo-Tortuletum ruraliformis* nord-atlantique, l'*Hornungio petraeae-Tortuletum ruraliformis*, plus thermophile et n'appartenant probablement plus au *Galio-Koelerion albescentis* mais relevant déjà de l'*Euphorbio-Helichryson stoechadis* (GEHU et DE FOUCAULT 1978) ; les manteaux dunaires sont mal connus mais ils ne relèvent plus de l'alliance nord-atlantique de l'*Hippophaeion rhamnoidis*. En arrière de la dune grise, sur les pentes dunaires plus anciennes, se développe une formation de pelouse originale, la "mielle", souvent pâturée (pratique actuellement en recul) qui, floristiquement, s'apparente aux pelouses calcicoles des *Festuco-Brometea*.
- sur les côtes méridionales de la Bretagne, le climat est thermo-atlantique (type n° 10) et le paysage est façonné par des associations plus thermophiles ; la dune vive débute encore par l'*Euphorbio-Agrophyretum* ; celui-ci est suivi de la race à *Galium arenarium* de l'*Euphorbio-Ammophiletum*, puis du *Festuco-Galietum arenarii*. La dune grise s'enrichit en espèces chamaephytiques (*Helichrysum stoechas*, *Ephedra*, *Artemisia lloydii*...) ; elles constituent diverses associations non encore complètement définies sur le plan phytosociologique (*Thymo drucei-Helichrysetum*, *Roso-Ephedretum*...) ; ces groupements relèvent, au même titre que l'*Hornungio-Tortuletum*, de l'*Euphorbio-Helichryson*. Les manteaux dunaires appartiennent à l'association du *Rubio-Ulicetum europaei*.

L'étude des dépressions humides des dunes du Cotentin et de Bretagne est relativement récente : dans le compte-rendu de l'excursion de la Société Internationale de Phytosociologie dans le nord et l'ouest de la France, GEHU (1964) rapporte quelques relevés des dunes de Vauville (Manche) ; LEVASSEUR (1969) a, de son côté, étudié la palud de Tréguennec (Finistère) ; mais des données strictement phytosociologiques manquent. Un apport plus décisif est dû à PROVOST (1975, 1977), à propos des dunes de Beaubigny, dans le Cotentin, notamment. Très récemment, en collaboration avec GEHU, j'ai (1982) confirmé les associations créées par PROVOST sur une aire beaucoup plus vaste ; dans les paragraphes qui vont suivre, je vais reprendre cette étude en ajoutant des relevés inédits.

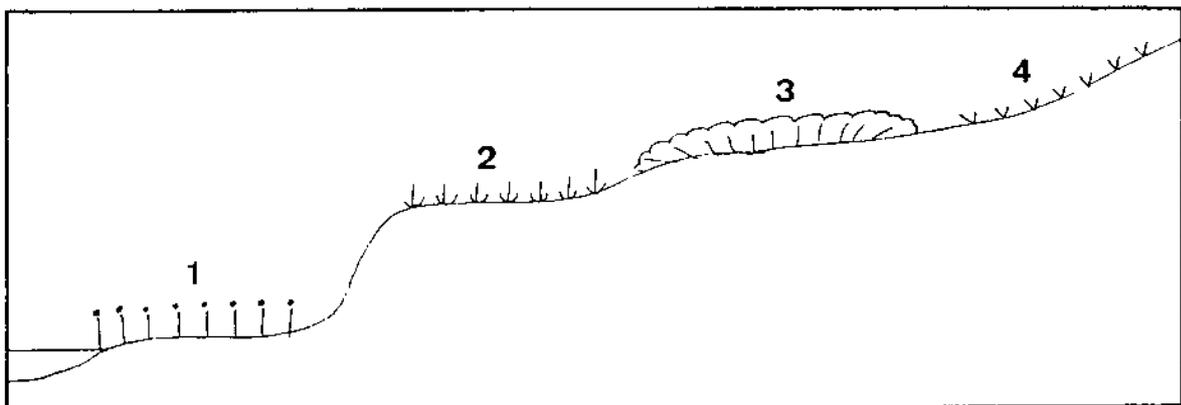
On peut replacer les divers éléments du système dans le paysage dunaire à l'aide de transects et distinguer d'abord des cas de dépressions humides non tourbeuses.

Transect 69 : dunes de Vauville (50), cas de gradients topographiques très faibles



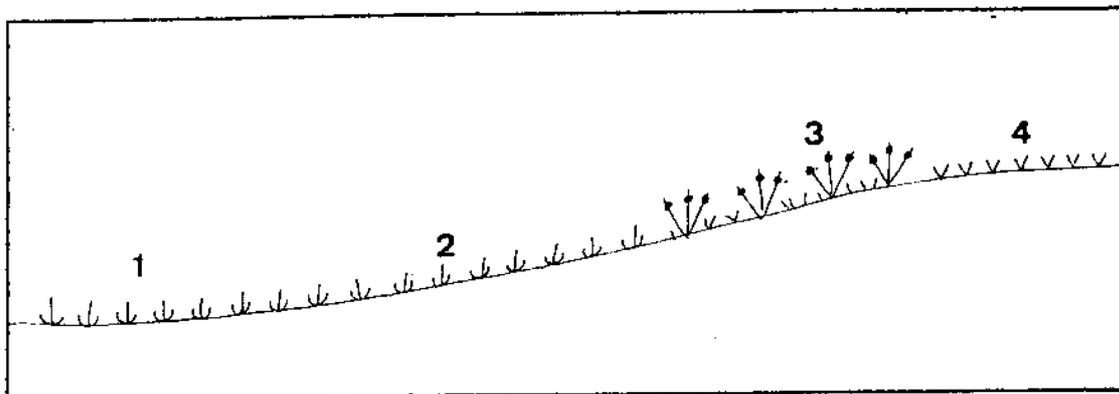
1. phragmitaie dense, d'atterrissement d'une grande mare
2. groupement amphibie charnière à *Eleocharis palustris* et *Oenanthe fistulosa*
3. *Teucrio-Agrostietum stoloniferae hydrocotyletosum vulgaris*
4. *Teucrio-Agrostietum stoloniferae anthemidetosum nobilis*, charnière entre hygrosère et xérosère
5. pelouses dunaires mésoxérophiles

Transect 70 : Lindbergh-Plage, sud du havre de Portbail (50), cas de gradients topographiques plus forts



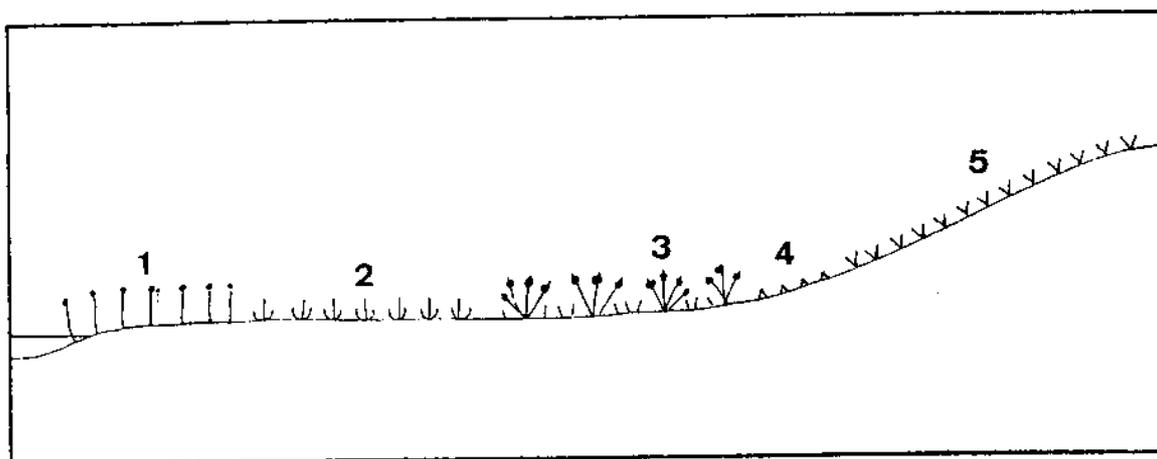
1. groupement amphibie à *Eleocharis palustris*
2. *Teucrio-Agrostietum stoloniferae hydrocotyletosum vulgaris*, avec *Carex trinervis*
3. groupement suffrutescent à *Salix repens argentea*, correspondant à un simple faciès du précédent
4. groupement dunaire mésoxérophile

Transect 71 : étang de Trunvel, Tréguennec (29), cas de passage au bas-marais à *Schoenus nigricans*



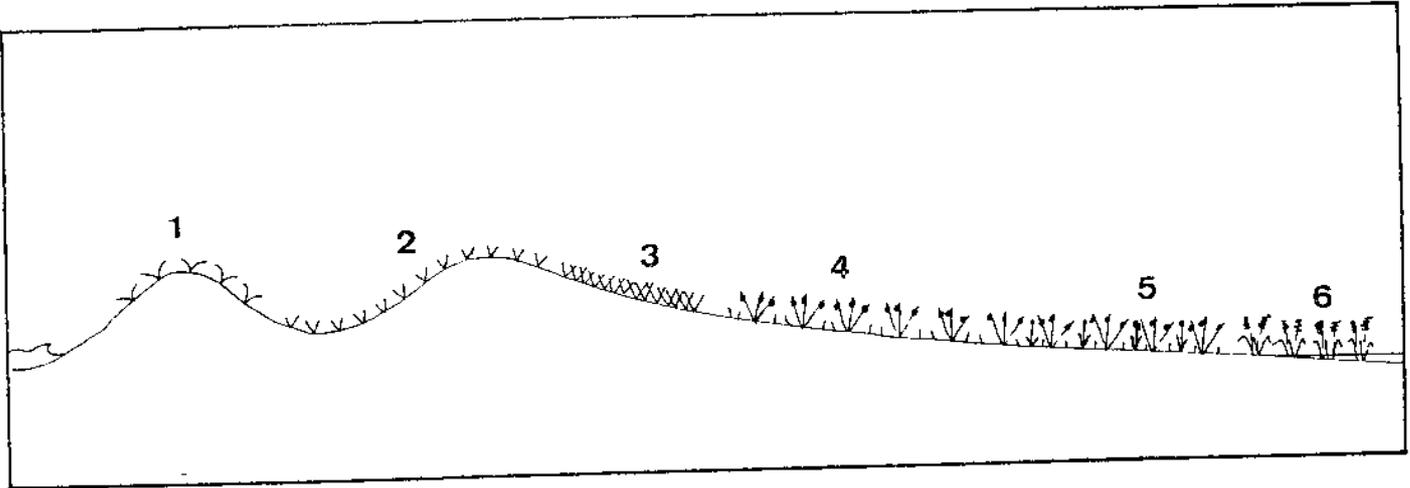
1. *Teucrio-Agrostietum stoloniferae typicum*
2. *Teucrio-Agrostietum stoloniferae hydrocotyletosum*
3. *Junco-Schoenetum nigricantis* race bretonne, *typicum*
4. groupement dunaire mésoxérophile

Transect 72 : Saint Georges-la-Rivière (50) ; développement d'un groupement à *Carex nigra* en arrière de la ceinture à *Eleocharis palustris* et d'une ligne à *Anthemis nobilis* comme charnière entre hygrosère et xérosère



1. ceinture à *Eleocharis palustris* à l'extérieur d'une petite mare
2. *Potentillo-Caricetum fuscae*
3. *Junco-Schoenetum nigricantis* race du Cotentin *molinietosum*
4. lisière charnière à *Anthemis nobilis*
5. groupements dunaires mésoxérophiles

Un dernier exemple correspond à la dépression dunaire tourbeuse, qui est d'ailleurs rarement réalisée ; je l'ai observée ponctuellement dans les dunes du Cotentin (Denneville) ; elle est particulièrement bien développée au Loch ar Stang, près de Notre Dame de Tronoen (Finistère-Sud) ; le transect 73 correspond à ce site :



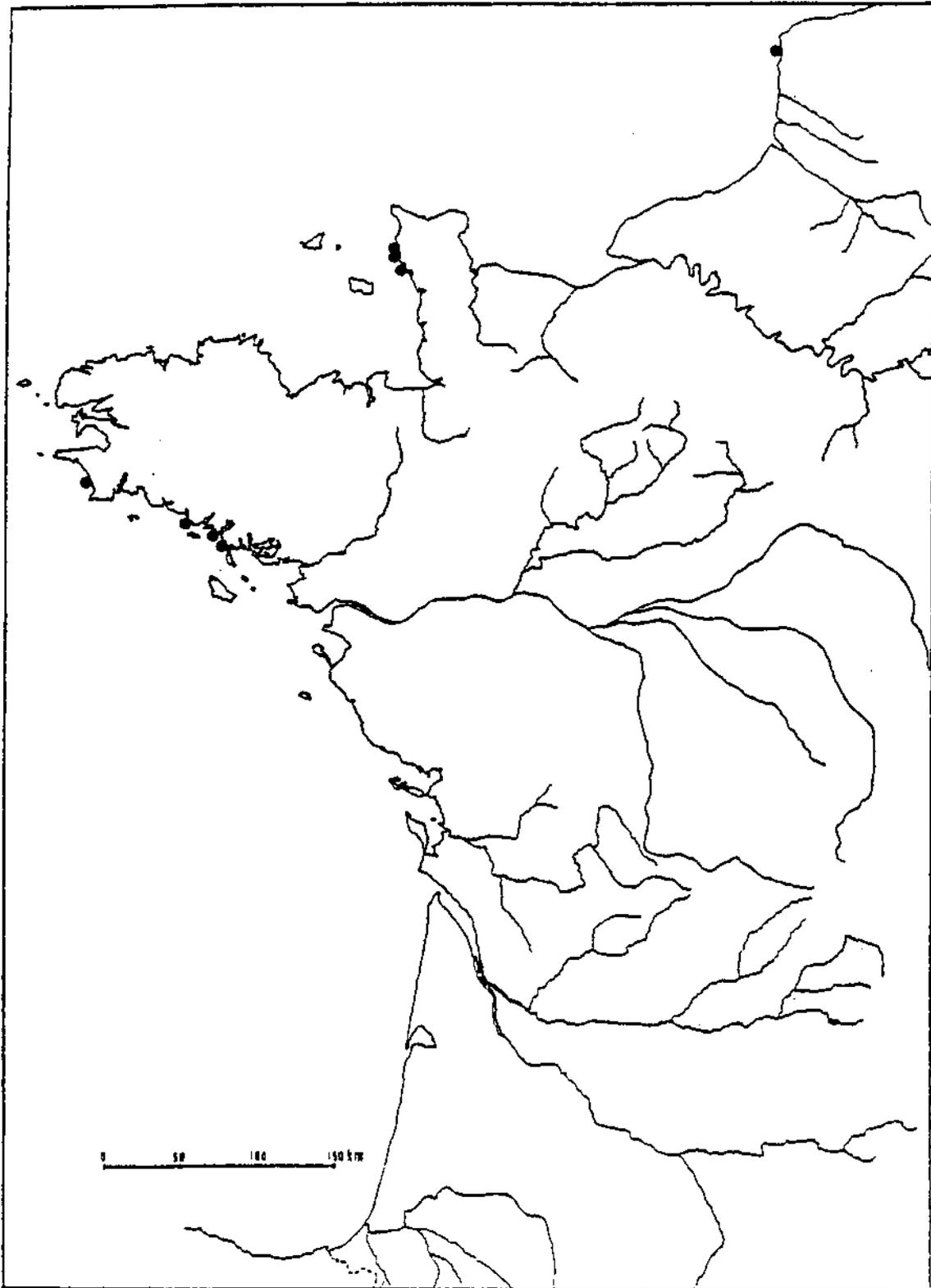
1. dune vive (*Ammophiletea arenariae*)
2. dune grise (*Euphorbio-Helichryson stoechadis*)
3. "mielle"
4. *Junco-Schoenetum* race bretonne, *molinietosum*
5. *Junco-Schoenetum* race bretonne, *molinietosum* var. à *Cirsium dissectum*
6. *Cladietum marisci*

13.1. Le groupement amphibie à *Eleocharis palustris* et *Agrostis stolonifera*

Dans les ceintures d'atterrissement des dépressions inondables dunaires, on observe çà et là un groupement de parvo-hélophytes dominé par de petites scirpes, *Eleocharis palustris* ou *E. uniglumis* ; d'autres espèces plus discrètes peuvent apparaître dans les strates inférieures : *Agrostis stolonifera*, *Galium palustre*, *Mentha aquatica* ; *Juncus articulatus* et *Oenanthe fistulosa* y sont moins fréquentes. Ce groupement est en fait homologue, pour les systèmes dunaires, du *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* ligérien (systèmes 4), du *Ranunculo-Oenanthetum fistulosae* thermo-subhalophile (système 8) ou encore de l'*Eleocharo-Oenanthetum fistulosae*. Il se distingue en fait de tous ces groupements par l'absence d'un grand nombre d'espèces venant mal sur les sables susceptibles de se dessécher fortement en été : *Ranunculus repens*, *Polygonum amphibium*, *Alopecurus geniculatus*, *Trifolium fragiferum*, *Carex disticha*, *C. otrubae*, *C. hirta*, *Cardamine pratensis*, *Poa trivialis*... Bien adapté à des conditions amphibies, il caractérise la zone de balancement horizontal du niveau de l'eau.

Le tableau 115 montre l'existence de deux variations majeures en fonction du niveau topographique : *Eleocharis uniglumis* apparaît dans les niveaux supérieurs moins longuement inondés, alors que *E. palustris* caractérise les niveaux inférieurs. Par ailleurs, typiquement, le groupement est dépourvu d'espèces caractérisant les bas-marais oligotrophes (*Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula*) ; dans certains cas, toutefois, ces espèces peuvent y apparaître et différencier de fines variations précisant cette évolution écologique. Ce passage semble d'ailleurs se faire vers un groupement à *Carex nigra* étudié ci-après.

CARTE 62



GROUPEMENT A ELEOCHARIS PALUSTRIS-AGROSTIS STOLONIFERA

Ce groupement amphibie à *Eleocharis palustris* n'apparaît que dans les systèmes dunaires nord-atlantique et armoricain (carte chorologique 62) ; il manque absolument dans les systèmes vendéen, charentais et landais soumis au climat thermo-atlantique à déficit hydrique prononcé.

13.2. Le groupement oligotrophe amphibie : *Potentillo anserinae-Caricetum fuscae* Br.-Bl. et Tx 1952
(incl. *Glaucio-Caricetum fuscae* Prov. 1975)

Dans certains cas, le groupement mésotrophe amphibie à *Eleocharis palustris* évolue vers un groupement oligotrophe à *Carex nigra*, dont 5 relevés inédits sont réunis dans le tableau 116 et synthétisés dans la colonne A. La colonne B synthétise :

- 8 rel. BRAUN-BLANQUET et TÜXEN 1952 (tb. 35, sauf premier rel. ;
rel. p. 308)
- 6 rel. SCHAMINEE 1982 (p. 96, sauf dernier rel.)
- 18 rel. BIRSE 1980b (p. 102)

La colonne C synthétise les 5 relevés du *Glaucio-Caricetum fuscae* étudié par PROVOST (1975) en certains sites du littoral du Cotentin.

On voit que tous ces relevés décrivent un groupement unique, qui a valeur d'association végétale. On peut élever le groupement à *Potentilla anserina* et *Carex fusca* de BRAUN-BLANQUET et TÜXEN au rang d'association sous le nom de *Potentillo-Caricetum fuscae* Br.-Bl. et Tx 1952, et y inclure le *Glaucio-Caricetum fuscae* Prov. 1975.

Cette association ne semble connue que des côtes irlandaises et normandes ; dans le Cotentin, il y apparaît *Teucrium scordioides* qui pourrait différencier une race un peu plus méridionale ; la carte chorologique 63 résume l'ensemble des stations connues de cette association sur les côtes normandes. Elle admet donc une aire essentiellement eu-atlantique. Je ne l'ai pas rencontrée sur la côte méridionale de Bretagne, sous climat thermo-atlantique à déficit hydrique ; elle y est peut-être remplacée par un groupement vicariant, comme le montre ce relevé où se mêlent espèces de la ceinture à *Eleocharis palustris*, *E. uniglumis* et espèces de bas-marais alcalins :

Dépression dupaire à Fort-Bloqué, entre Lorient et la Laïta

Surface : 4 m² ; recouvrement : 90% (21-07-81)

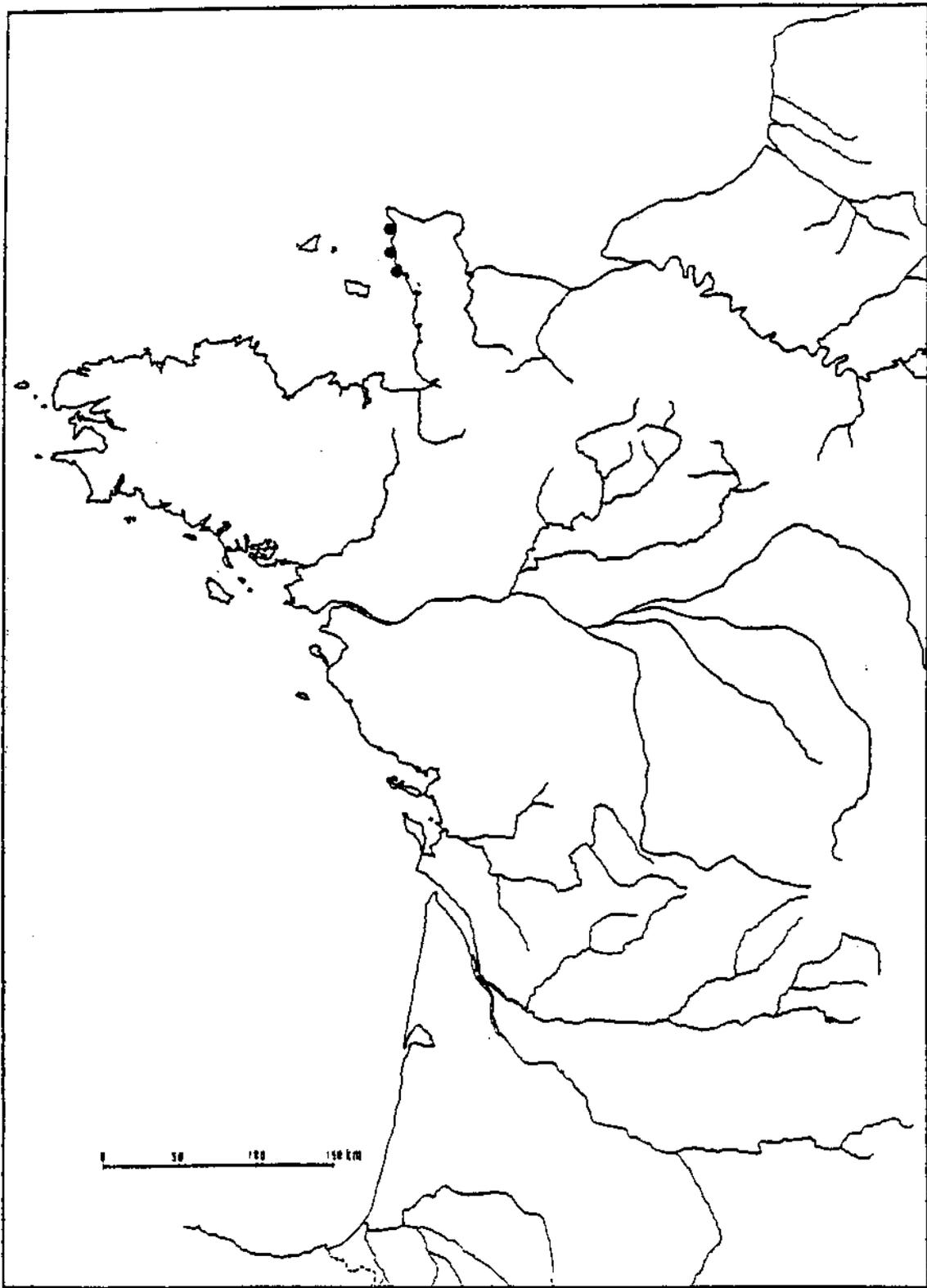
Eleocharis uniglumis 43, *Juncus articulatus* 11, *Mentha aquatica* +, *Oenanthe fistulosa* r, *Phragmites australis* +, *Epilobium parviflorum* +, *Pedicularis palustris* 22, *Hydrocotyle vulgaris* 43, *Samolus valerandi* 11, *Ranunculus flammula* +, *Triglochin palustre* +, *Epilobium palustre* 12, *Dactylorhiza incarnata* +, *Oenanthe lachenali* r, *Epipactis palustris* +, *Baldellia ranunculoides* 12, *Lycium salicaria* +, *Lycopus europaeus* +, *Cynodon dactylon* +, *Leontodon taraxacoides* +.

13.3. Le groupement amphibie de haut niveau : *Teucrio scordioidis-Agrostietum stoloniferae* Provost 1975

13.3.1. Données floristiques

La plupart des relevés du tableau 117 sont inédits ; je reprends ici l'étude de l'association précédemment réalisée (GEHU et DE FOUCAULT 1982), y compris les relevés déjà publiés.

CARTE 63



POTENTILLO-CARICETUM FUSCAE

13.3.2. Physiographie

Les transects 69 et 70 montrent la position de ce groupement dans des niveaux topographiquement supérieurs à ceux occupés par le groupement à *Eleocharis palustris* ; il forme, effectivement, une ceinture externe des dépansions dunaïres.

13.3.3. Synfloristique et statut phytosociologique

L'analyse des relevés du tableau 117 montre que ce groupement est défini par la combinaison des espèces suivantes : *Agrostis stolonifera*, *Potentilla reptans*, *Mentha aquatica*, *Galium palustre*, *Teucrium scordioides* ; moins fréquemment, on peut encore trouver *Oenanthe lachenali*, *Salix repens argentea*, *Carex arenaria*, *Juncus articulatus*. Dans l'ensemble, la tonalité phytogéographique est eurosibérienne ; toutefois un certain nombre d'espèces apporte une note méditerranéo-atlantique à subatlantique : *Oenanthe lachenali*, *Salix repens argentea*... ; la plus remarquable de ces espèces est naturellement *Teucrium scordioides*, dont l'individualité taxonomique vis-à-vis de *T. scordium* n'est pas toujours clairement établie.

Cette combinaison floristique confère donc à ce groupement une certaine originalité phytosociologique ; il avait déjà été entrevu par PROVOST (1975) des dunes de Beaubigny (Manche) ; sa répétitivité le long des côtes occidentales du Cotentin et des côtes méridionales de Bretagne confirme son statut d'association végétale qu'il faut dénommer *Teucrio scordioidis-Agrostietum stoloniferae* Provost 1975.

13.3.4. Physionomie

La physionomie des individus de cette association est assez particulière ; ils correspondent à des pelouses rases riches en espèces stolonifères (*Agrostis stolonifera*, *Potentilla reptans*...), à souche rampante (*Ranunculus flammula*, *Carex arenaria*, *Juncus articulatus*...) ou simplement couchées (*Salix repens argentea*, *Mentha aquatica*, sous une forme particulière, *Galium palustre*...). Quelques espèces dressées structurent une strate supérieure très ouverte : *Oenanthe lachenali*, *Eleocharis palustris* transgressant de la ceinture amphibie de niveau inférieur.

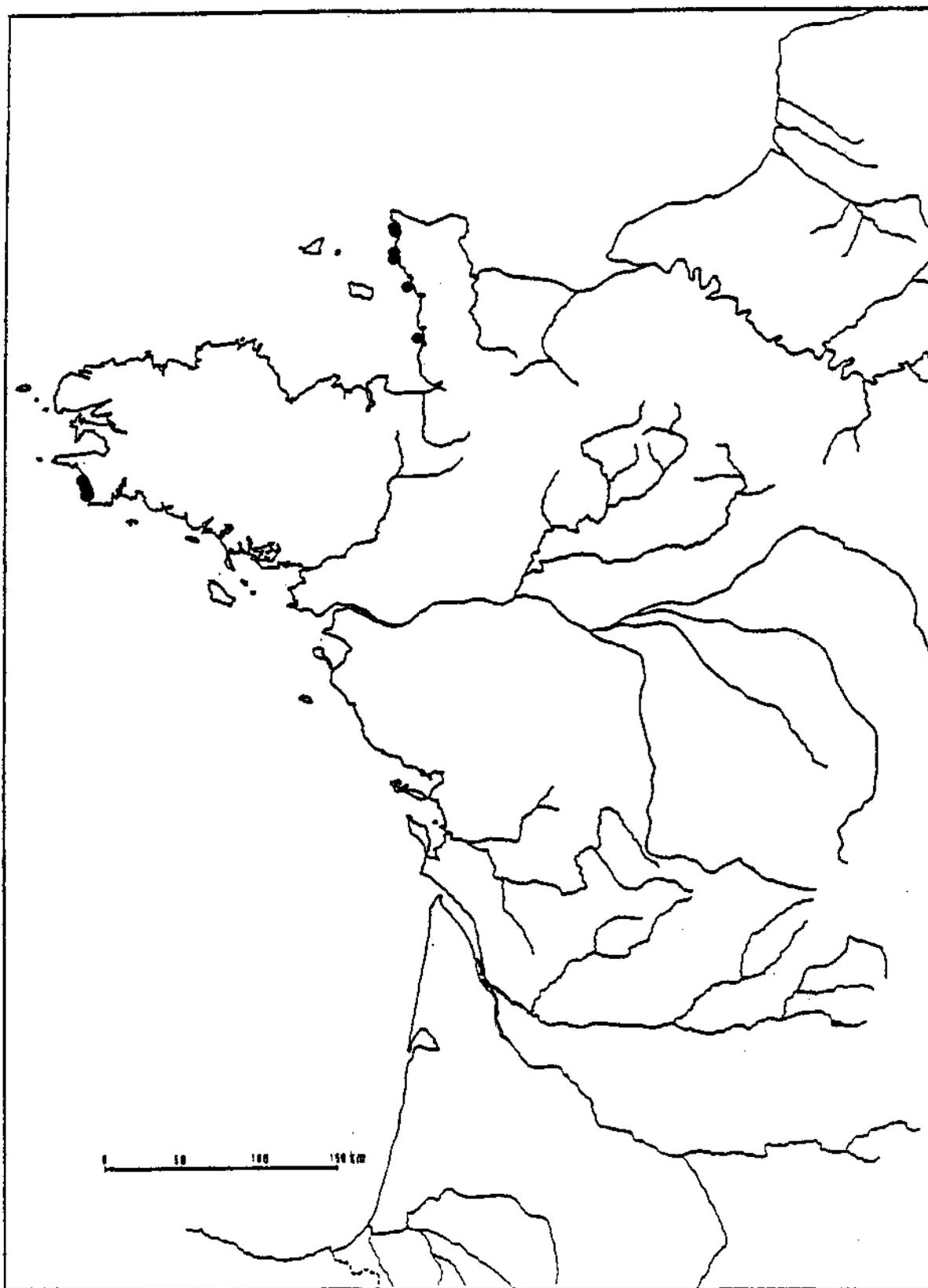
13.3.5. Synécologie et variations écologiques, syndynamique

Le *Teucrio-Agrostietum* est une association supportant de grandes variations du niveau de l'eau ; le temps d'immersion est cependant plus court que pour le groupement à *Eleocharis palustris* qui occupe les niveaux inférieurs ; pour le *Teucrio-Agrostietum*, l'exondation commence le plus souvent au mois de mai.

Certains phénomènes écologiques particuliers induisent quelques variations floristiques : on peut distinguer

- un groupe de sous-associations de niveaux inférieurs et moyens plus longuement inondés, à *Galium palustre*, *Potentilla anserina*, *Lotus tenuis*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus repens*, avec :
 - . une sous-association à *Littorella uniflora*, *Juncus bulbosus* mise en évidence par PROVOST (1975), absente du tableau 117 ;
 - . une sous-association *typicum* dépourvue d'espèces de bas-marais alcalins ;
 - . une sous-association *hydrocotyletosum vulgaris* Géhu et de Foucault 1982 différenciée par des espèces de bas-marais : *Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula*, *Orchis palustris* (celle-ci en Bretagne sud), *Molinia coerulea*, *Carex trinervis* (ces deux dernières dans le

CARTE 64



TEUCRID SCORDIROIDIS-AGROSTIETUM STOLONIFERAE

dont l'horizon supérieur s'enrichit en matières organiques ; par cette sous-association, le *Teucrio-Agrostietum* tend à évoluer vers le *Junco maritimi-Schoenetum nigricantis* étudié ci-après.

- une sous-association de haut niveau, bien moins inondée, qui se rencontre surtout dans les paysages dunaires présentant des gradients topographiques très faibles, comme à Vauville (Manche) : elle est différenciée par *Anthemis nobilis*, *Leontodon taraxacoides*, *Mentha pulegium*, *Plantago coronopus* et correspond à la sous-association *anthemidetosum nobilis* Géhu et de Foucault 1982; elle indique une transition très progressive vers la xérosère (transect 69).

13.3.6. Synchorologie

Comme le montre la carte chorologique 64, le *Teucrio-Agrostietum stoloniferae* est essentiellement centré sur les côtes occidentales du Cotentin et les côtes méridionales de la Bretagne ; il est à rechercher en Bretagne-nord et apparaît peut-être plus au sud, sur les côtes vendéennes ou charentaises. Il n'offre quasiment pas de variations géographiques entre les deux parties actuellement connues de son aire.

Plus au nord, sur les côtes britanniques, il semble remplacé par un groupement moins thermophile, à *Agrostis stolonifera* et *Potentilla anserina*, sans *Teucrium scordioides*. C'est ce que donnent du moins à penser les observations de BLOM et al. (1979) ; leurs relevés sont toutefois enrichis en espèces des bas-marais telles *Carex nigra*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula*, *Parnassia palustris*... ; ils apparaissent ainsi vicariants des relevés de la sous-association *hydrocotyletosum* du *Teucrio-Agrostietum*. Dans le travail de IVIMEY-COOK et PROCTOR (1966, p. 292), on relève un groupement à *Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *Galium palustre* et *Teucrium scordium* ; s'agit-il du véritable *T. scordium* ou de *T. scordioides* ? Il est difficile de le savoir, d'autant qu'on relève aussi la présence de *Viola stagnina*, compagne habituelle de *T. scordium* dans les groupements inondables d'Europe centrale (alliance du *Cnidion venosi*) ; là encore, on note l'introggression d'éléments des bas-marais dans ce groupement (*Carex hostiana*, *panicosa*, *Cirsium dissectum*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Molinia coerulea*...).

Par contre, plus au sud, dans quelques dépressions humides de l'Espagne méditerranéenne, CIRUJANO (1981) a décrit le *Mentho-Teucrietum scordioidis*, association à *T. scordioides*, *Mentha aquatica*, *Agrostis stolonifera*, *Galium palustre*, *Cynodon dactylon*, *Oenanthe lachenali*, bien proche du *Teucrio-Agrostietum* ; il en constituerait une association vicariante, ou peut-être même une simple race géographique méridionale.

13.4. Le *Junco maritimi-Schoenetum nigricantis* Provost 1975

13.4.1. Données floristiques

Tous les relevés concernant cette association sont regroupés dans les tableaux 118 et 119, le premier correspond à la race du Cotentin, le second à la race de Bretagne.

13.4.2. Physiographie

Le bas-marais à *Schoenus nigricans* occupe de façon préférentielle les fonds humides des dépressions, enrichis en matières organiques ; plus rarement, comme le montre le transect 71, il apparaît en ceinture externe des dépressions, au-dessus du *Teucrio-Agrostietum stoloniferae*.

13.4.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Ce groupement est floristiquement défini par les ensembles de plantes suivants : un ensemble d'espèces caractéristiques des bas-marais alcalins eurosibériens (*Schoenus nigricans*, *Epipactis palustris*) ou plus spécifiquement atlantiques (*Oenanthe lachenali*, *Teucrium scordioides*, *Salix repens argentea*), un ensemble d'espèces des bas-marais en général (*Molinia coerulea*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Anagallis tenella*, *Carex flacca*, *Succisa pratensis*, *Scorzonera humilis...*), un ensemble d'espèces hygrophiles de vaste amplitude écologique (*Mentha aquatica...*). Il se distingue surtout des autres groupements ouest-européens à *Schoenus nigricans* (*Cirsio dissecti-Schoenetum* franco-atlantique, *Junco baltici-Schoenetum* nord-atlantique des côtes néerlandaises) par un ensemble important d'espèces des prairies hygrophiles mésotrophes à tendance subhalophile : *Agrostis stolonifera*, *Juncus maritimus*, *Festuca arundinacea*, *Potentilla reptans*, *P. anserina*, *Lotus tenuis*, *Pulicaria dysenterica*, *Agropyron repens*. Toutes ces espèces, surtout le dernier ensemble, confèrent à ce groupement une grande originalité, qui lui vaut le rang d'association végétale, comme l'a reconnu PROVOST (1975), sous le nom de *Junco maritimi-Schoenetum nigricantis*.

La tonalité phytogéographique de cette association est essentiellement eurosibérienne ; l'élément continental est très réduit (*Orchis palustris* en Bretagne méridionale) alors que l'élément atlantique ou méditerranéo-atlantique est relativement bien représenté : *Oenanthe lachenali*, *Anagallis tenella*, *Teucrium scordioides*, *Salix repens argentea*, *Blackstonia perfoliata*, *Centaurea thuillieri*, très rarement *Carex trinervis* (PROVOST 1977).

13.4.4. Synphysionomie et phénologie

Les individus de *Junco-Schoenetum* apparaissent massivement dominés par le choin noircissant ; très rarement, celui-ci est absent (mais la combinaison floristique totale reste celle de l'association) ou disséminé. Cette espèce contribue à la structuration d'une strate supérieure bien développée en compagnie de *Festuca arundinacea*, *Oenanthe lachenali*, *Juncus maritimus*, *Mentha aquatica*, *Centaurea thuillieri*, *Succisa pratensis...* Les strates inférieures sont elles-mêmes aussi bien structurées car les espèces rampantes ou stolonifères sont bien représentées : *Agrostis stolonifera*, *Potentilla reptans*, *Anagallis tenella*, *Hydrocotyle vulgaris*.

L'optimum phénologique de l'association est estival ; c'est en effet à partir du mois de juillet que fleurissent abondamment les Orchidées (*Orchis palustris*, *Spiranthes aestivalis* en Bretagne, *Epipactis palustris*), *Schoenus nigricans*, *Blackstonia perfoliata...*

13.4.5. Synécologie et variations, origine et dynamique

Le *Junco-Schoenetum* est indicateur de substrats sableux dont les horizons supérieurs sont enrichis en matières organiques mal décomposées, ce qui explique l'importance des espèces turficoles à des degrés divers. On peut distinguer plusieurs variations en relation avec l'importance de l'horizon organique :

- sous-association *typicum*, différenciée par des espèces mésophiles, très peu turficoles : *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Carex arenaria*, *Epilobium parviflorum*, *Trifolium fragiferum...* ; elle se rapproche du *Teucrio-Agrostietum* dont elle dérive par l'intermédiaire de la sous-association *hydrocotyletosum vulgaris* de celui-ci ; des contacts entre ces deux sous-associations peuvent être observés (transect 71). Cette variation du *Junco-Schoenetum* est surtout bien développée dans les dunes de Bretagne méridionale ; dans les dunes du

Cotentin, on observe essentiellement la suivante ;

- sous-association *molinietosum coeruleae* Géhu et de Foucault 1982, différenciée par des espèces venant sur des substrats sableux plus organiques : *Molinia coerulea* surtout, mais aussi *Carex nigra* et, dans une variante extrême assez rarement observée (transect 73), *Cirsium dissectum* ; par cette dernière espèce, le *Junco-Schoenetum* tend à converger vers le *Cirsio dissecti-Schoenetum* des plaines calcaires, mais quelques espèces différentielles justifient encore le rattachement de cette variante au *Junco-Schoenetum* ; cette sous-association est particulièrement bien représentée dans les dunes du Cotentin occidental.

Dans son travail de 1975, PROVOST décrit aussi une sous-association de transition entre hygrosère et xérosère, à *Juncus acutus*, *Polygala vulgaris*, *Galium verum littorale*, *Carlina vulgaris*, *Euphrasia nemorosa*, *Pyrola rotundifolia* ; je ne l'ai pas mise en évidence ; elle est à étudier plus intensément, car elle n'est actuellement définie que sur 3 relevés.

Des observations menées dans les dunes d'Erdeven (56) montrent par ailleurs l'influence de la fréquentation touristique sur le *Schoenetum* : des cheminement dans le groupement ou l'installation répétée de tentes dégradent le groupement et favorisent l'apparition d'*Anthemis nobilis* dont on connaît par ailleurs (systèmes 17) la bonne adaptation aux sols tassés à texture plus ou moins sableuse, inondables ou humides ; le relevé suivant concrétise cette observation :

Surface : 1 m² ; recouvrement : 100%

Anthemis nobilis 33, *Schoenus nigricans* 32, *Potentilla reptans* 22, *P. anserina* 22, *Hydrocotyle vulgaris* 12, *Agrostis stolonifera* 22, *Oenanthe lachenali* 11, *Odontites verna serotina* 11, *Anagallis tenella* 22, *Mentha aquatica* +, *Samolus valerandi* +.

13.4.6. Synchorologie et variations géographiques

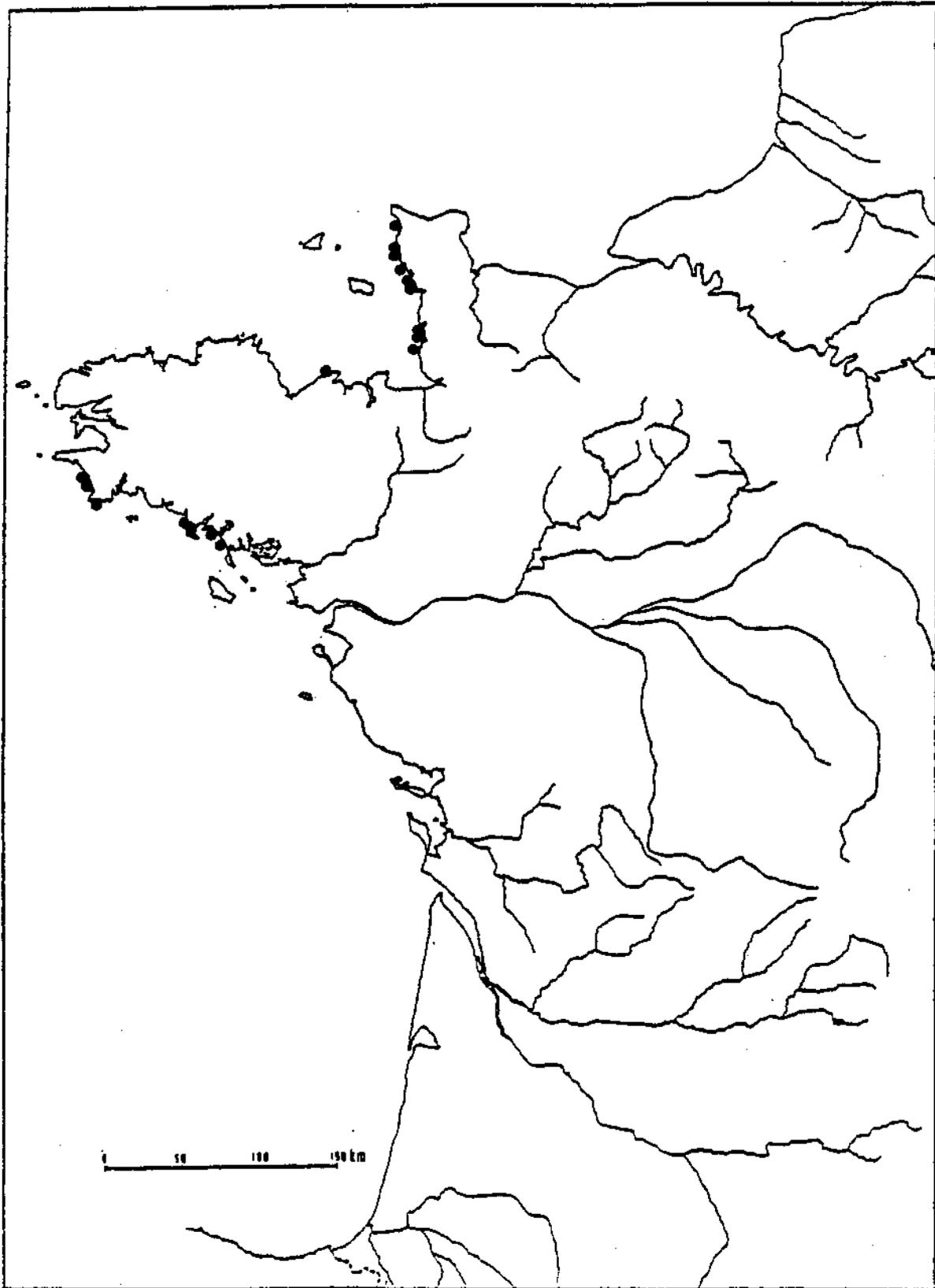
Le *Junco-Schoenetum nigricantis* est essentiellement lié aux paysages dunaires de la côte occidentale du Cotentin et de la côte méridionale de la Bretagne (carte 65). Les côtes septentrionales bretonnes, particulièrement rocheuses, ne présentent que ponctuellement des systèmes dunaires ; l'association y est pourtant à rechercher. On la reconnaît par exemple dans le relevé publié par CORILLION et GEHU (1959, p. 33) ; cette station des Côtes-du-Nord constitue un relais intéressant entre les deux composantes de l'aire.

Une certaine différenciation sociologique apparaît au sein du *Junco-Schoenetum* et justifie l'individualisation de deux races géographiques :

- dans la race du Cotentin (de Granville à Vauville), *Juncus maritimus*, *Blackstonia perfoliata* et *Linum catharticum* sont particulièrement fréquentes ; c'est de cette région que l'association a été définie pour la première fois (tb. 118) ;
- dans la race sud-bretonne (tb. 119), *Blackstonia perfoliata* et *Linum catharticum* manquent et *Juncus maritimus* est rare (le nom de *Junco-Schoenetum* ne reflète donc pas bien la combinaison floristique de l'association dans toute son aire) ; on y observe, en revanche, des espèces d'un grand intérêt par leur rareté en France occidentale : *Orchis palustris* (de Tréguennec, dans la baie d'Audierne, au Guilvinec), *Spiranthes aestivalis* (de Fort-Bloqué, près de Lorient, à Quiberon). De cette race, VANDEN BERGHEM a antérieurement (1972) rapporté 5 relevés provenant de Saint-Jean-Trolimon et Plouharnel.

Le *Junco maritimi-Schoenetum* semble s'éteindre à la presqu'île de Quiberon ; au-delà, vers la Vendée, il est remplacé par des groupements à *Scirpus holocchaenus* qui seront étudiés plus loin.

CARTE 65



JUNCO MARITIMI-SCHOENETUM NIGRICANTIS

13.5. Le groupement amphibie de haut niveau sur substrat minéral :
Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae races thermo-atlantiques

J'ai étudié en détail, dans un paragraphe antérieur, le *Carici-Agrostietum maritimae* nord-atlantique. C'est une association hémicryptophytique liée aux sables inondables en hiver, exondés en été ; elle entre en contact avec des végétations thérophytiques de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea*. Cette association existe encore sur les côtes occidentales du Cotentin et sur le littoral occidental et méridional de Bretagne ; elle y est représentée par des races thermo-atlantiques distinctes de la race nord-atlantique à *Carex trinervis*, *Parnassia palustris*... Le tableau 120 rassemble 28 relevés de ces groupements. Tous possèdent en commun *Leontodon taraxacoides* ; on peut distinguer :

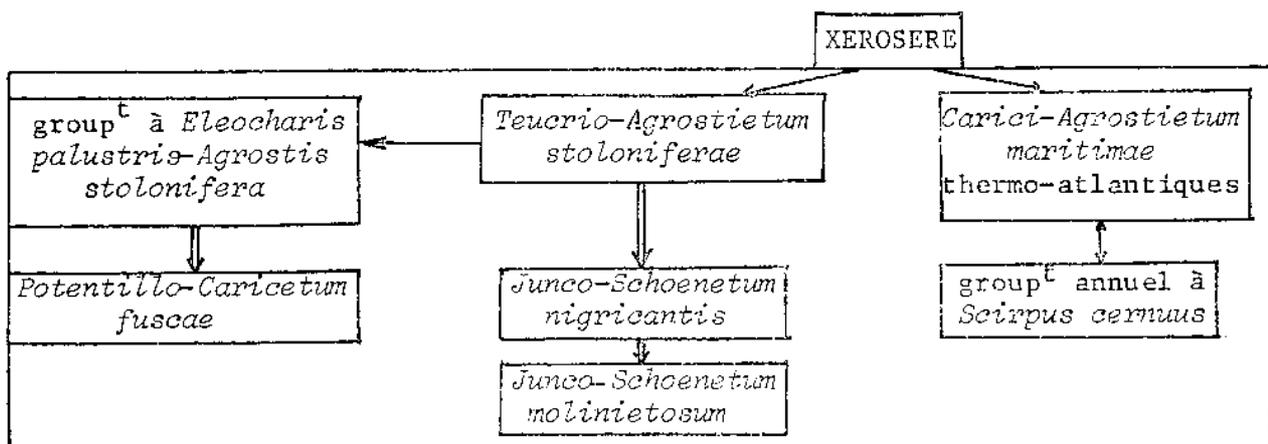
- une race du Cotentin différenciée par des transgressives du *Junco maritimi-Schoenetum* local : *Salix repens argentea*, *Schoenus nigricans*, *Blackstonia perfoliata*, *Linum catharticum* (rel. 2 à 14) ;
- une race sud-bretonne différenciée par des transgressives du *Junco maritimi-Schoenetum* breton : *Spiranthes aestivalis*, *Schoenus nigricans*, surtout (rel. 15 à 26) ;
- une race, encore mal connue, représentée par deux relevés provenant des dunes de la Turballe (44), dépourvus de *Schoenus nigricans*, différenciés par *Carex punctata* (rel. 27, 28).

Dans cette partie du littoral, le contact thérophytique n'est plus le *Centaurio-Saginetum moniliformis*, nord-atlantique ; il s'agit d'associations encore peu connues riches en Gentianacées annuelles (*Blackstonia perfoliata*, *Centaurium* sp. pl.) et en petites cypéracées (*Scirpus cernuus*, *S. setaceus*).

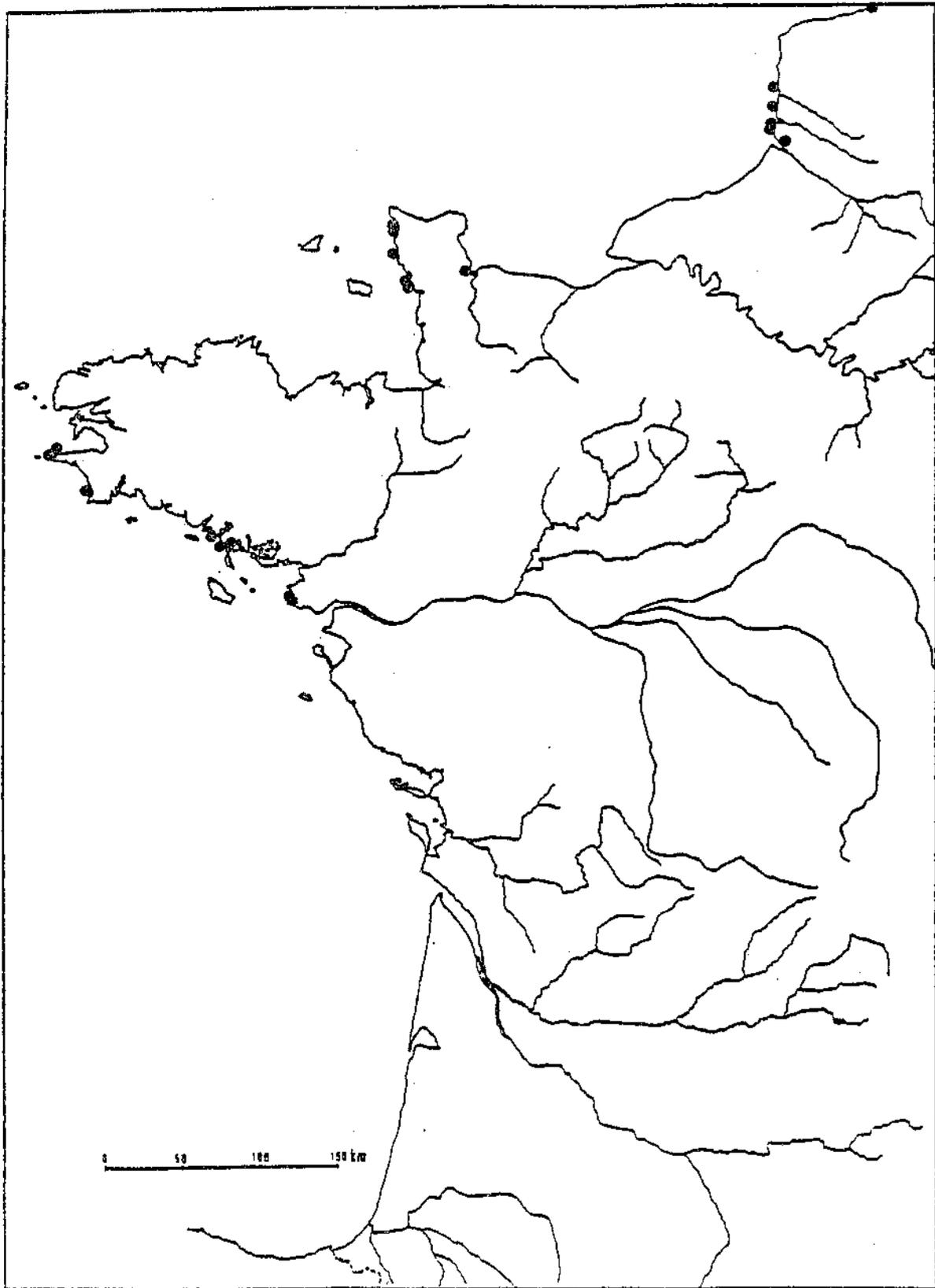
La carte chorologique 66 résume l'ensemble des stations connues du *Carici-Agrostietum maritimae* ; l'association s'étend sur tout le littoral dunaire de la France septentrionale, de la frontière belge à l'estuaire de la Loire (la Turballe, limite sud). Elle est rarissime en dehors du littoral : le relevé 1 du tableau 120 a été effectué dans un chemin du marais de Carentan à une dizaine de kilomètres de la mer. Au sud de la Loire (côtes vendéennes, charentaises et landaises), le *Carici-Agrostietum* est remplacé par des associations riches en *Scirpus holoschoenus*.

13.6. Schéma relationnel du système dunaire hygrophile armoricain

Le schéma relationnel suivant résume l'ensemble du système de l'hygro-sère dunaire armoricaine (Cotentin et Bretagne), les flèches ayant la même signification que dans le système dunaire nord-atlantique (III-12)



CARTE 66



CARICI SCANDINAVICAE-AGROSTIETUM MARITIMAE

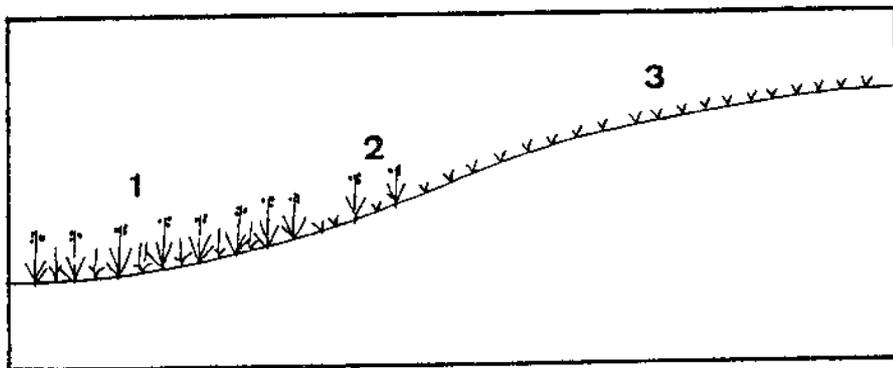
14. SYSTEME DUNAIRE HYGROPHILE CALCICOLE CENTRE - ET SUD - ATLANTIQUE

Les associations décrites dans ce paragraphe sont spécifiques des dunes calcaires s'étendant au sud de la Loire, surtout en Vendée et en Charente-Maritime ; les dunes landaises sont surtout constituées de sables quartzeux, pauvres en calcium ; seules, localement, quelques dunes calcaires apparaissent, par exemple au cap Ferret, près d'Arcachon. Les climats qui règnent sur ces dunes appartiennent à la catégorie thermo-atlantique à déficit hydrique ; ils correspondent plus particulièrement au type 9.

Le paysage végétal environnant est proche de celui des dunes de Bretagne méridionale : la dune vive est occupée par l'*Euphorbio-Agropyretum junceiformis* et l'*Euphorbio-Ammophiletum* dans sa race thermo-atlantique à *Galium arenarium* ; sur le revers de la dune vive, se développe le *Festuco-Galietum arenarii*, en position protégée. La dune grise porte des groupements bas de pelouses dunaires stabilisées riches en thérophytes et en chamaephytes ; ce sont surtout des groupements de l'alliance de l'*Euphorbio-Helichryson stoechadis*, analogues à ceux que SISSINGH a étudiés en 1974 (*Artemisia lloydii-Ephedretum*, par exemple). Les manteaux dunaires ne sont pas bien connus : ils correspondent soit au *Rubio-Ulicetum europaei*, soit déjà à des irradiations vers le nord du *Daphno gnidii-Ligustretum* ou du *Rubio-Salicetum arenariae* (J.-M. et J. GEHU 1975).

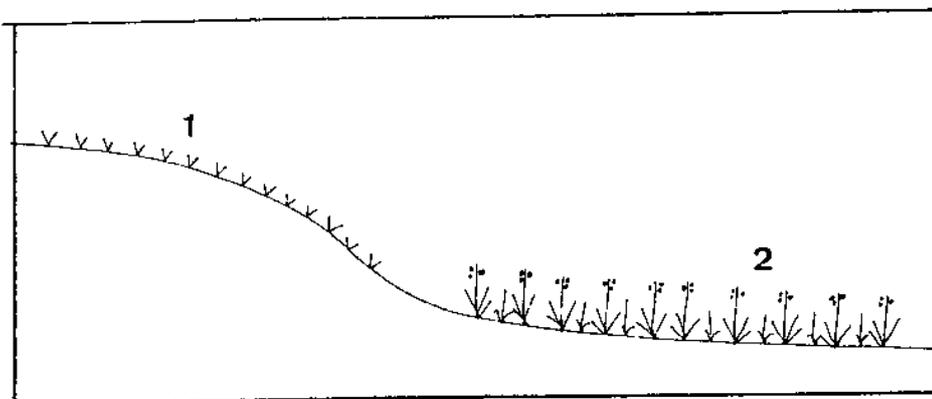
Les dépressions humides de la dune sont assez réduites ; il faut mettre cela en relation avec le climat thermo-atlantique à forte évaporation estivale ; les conditions de vie y sont très contraignantes et les espèces doivent y être particulièrement adaptées. D'une manière générale, la présence, au moins temporaire, d'eau est signalée par les grosses touffes de *Scirpus holoschoenus*. Mais, dans plusieurs cas, cette espèce s'associe simplement aux nombreuses espèces de la dune grise, de sorte qu'elle apparaît devant définir des variations de bas-niveau au sein des associations à *Helichrysum stoechas*. Les transects suivants concrétisent de telles situations, ainsi que la disposition des véritables groupements de l'hygrosère par rapport à ceux de la xérosère.

Transect 74 : dunes entre la Sauzaie et Notre-Dame-des-Dunes, Brétignolles-sur-mer (85)



1. groupement de l'hygrosère : *Samolo-Holoschoenetum*
2. variation à *Scirpus holoschoenus* d'un groupement de la dune grise
3. groupements xérophiles de la dune grise

Transect 75 : la Grenouillère en forêt d'Olonne (85)



1. groupements xérophiles de la dune grise
2. fond de dune hygrophile : *Samolo-Holoschoenetum*

Le transect 74, en particulier, montre bien la transgression de *Scirpus holoschoenus* dans la dune grise, lorsque les gradients topographiques sont faibles.

Comme nous l'avons montré antérieurement (GEHU et DE FOUCAULT 1982), le *Samolo-Holoschoenetum* est surtout une association secondaire ; en situation primaire, on observe un *Schoenetum*, vicariant du *Juncus maritimi-Schoenetum* breton, qu'il prolonge vers le sud.

14.1. L'*Holoschoeno-Schoenetum nigricantis* Géhu et de Foucault 1982

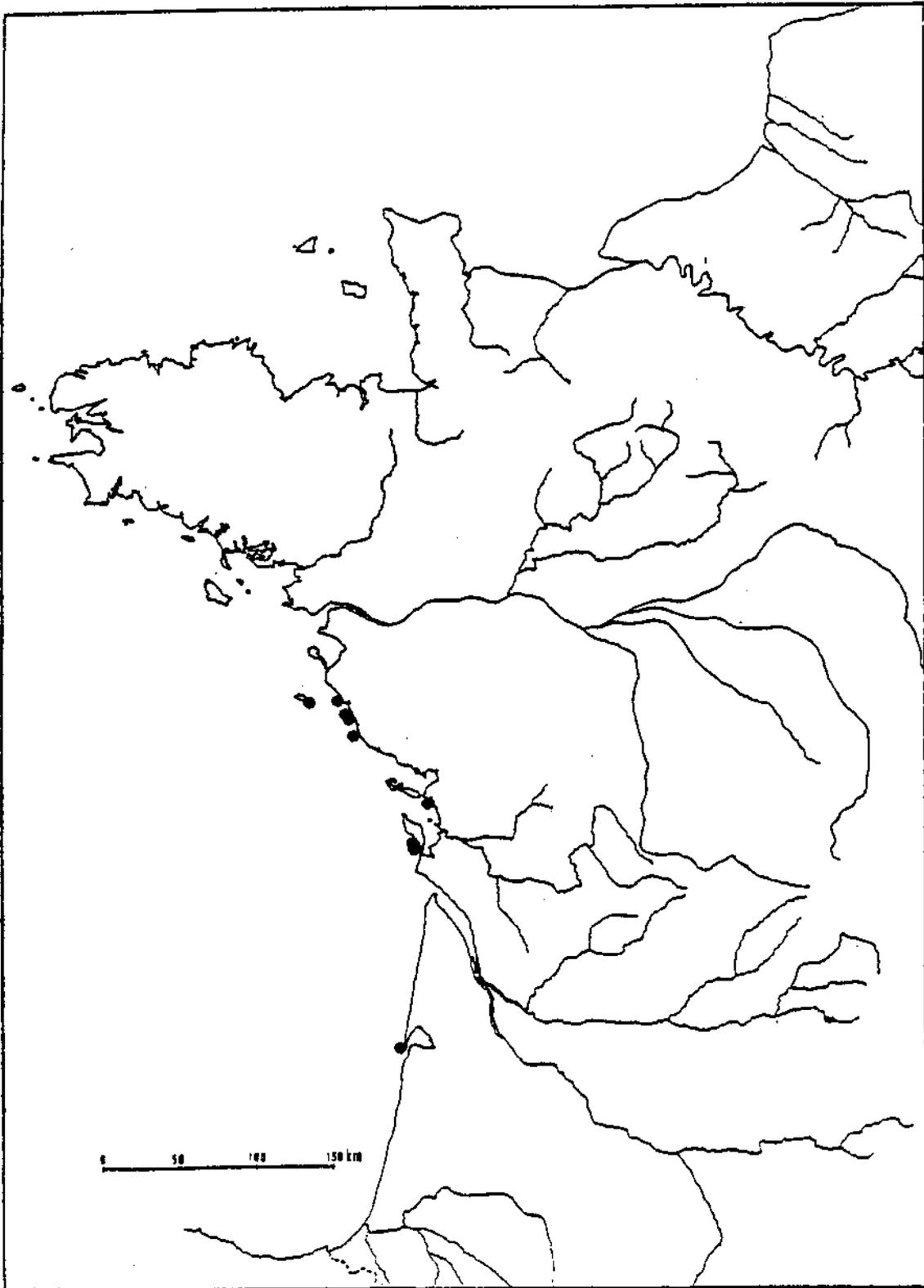
Les données floristiques concernant cette association sont réunies dans le tableau 121 ; elles concernent non seulement des relevés inédits mais reprennent aussi les relevés antérieurement publiés (GEHU et DE FOUCAULT 1982, tb. III).

L'*Holoschoeno-Schoenetum* est floristiquement défini par la combinaison des espèces suivantes : *Schoenus nigricans*, *Scirpus holoschoenus*, *Salix repens argentea*, *Calamagrostis epigeios*, *Eupatorium cannabinum*, *Juncus maritimus*, et, plus rarement *J. anceps*, *Blackstonia perfoliata*. Il se distingue du *Schoenetum* armoricain par sa tonalité nettement subméditerranéenne alors qu'il se distingue bien des groupements méditerranéens à *Scirpus holoschoenus* par l'absence d'un certain nombre d'espèces méridionales.

L'association se développe préférentiellement dans les dépressions dunaires, sur sables calcarifères humides, plus ou moins assombris par des accumulations organiques, inondés en hiver. Elle offre diverses variations à déterminisme écologique, notamment :

- une sous-association *hydrocotyletosum vulgaris* Géhu et de Foucault 1982 prov., plus hygrophile, différenciée par *Hydrocotyle vulgaris*, *Sonchus maritimus*, *Pulicaria dysenterica*... (rel. 1 à 6) ;
- une sous-association *rosetosum pimpinellifoliae* Géhu et de Foucault 1982 prov., plus xérophile, différenciée par des transgressives sous-ligneuses des manteaux dunaires (*Rosa pimpinellifolia*, *Rubus ulmifolius*, *Lonicera periclymenum*, *Ligustrum vulgare*, *Quercus ilex*) ou herbacées des ourlets psammophiles (*Agrimonia eupatoria*, *Centaurea thuillieri*, *Iris foetidissima*, *Inula conyza*) ; elle constitue une charnière topographique entre la xérosère et l'*Holoschoeno-Schoenetum hydrocotyletosum* (rel. 10 à 15).

CARTE 67



HOLOSCHOENO-SCHOENETUM NIGRICANTIS

Par ailleurs, l'*Holoschoeno-Schoenetum* est sensible à la dégradation par le tourisme. Lorsque l'action est modérée, l'effet est modeste et se marque par quelques espèces indicatrices telles *Cynoglossum officinale*, *Senecio jacobea* (exemple relevé 14/121) ; des influences plus fortes peuvent aboutir à la destruction complète de l'association (carrières de sable, surtout) ; la recolonisation des sables humides dénudés se fait par une association secondaire étudiée ci-après, le *Samolo-Holoschoenetum*.

Chorologiquement, l'*Holoschoeno-Schoenetum* est présent dans les dunes calcaires s'étendant de Saint-Jean-de-Monts, en Vendée, au cap Ferret, en Gironde, en passant par les îles d'Yeu et d'Oléron ; la carte chorologique 67 en rassemble les stations connues. L'association relaie donc le *Juncus-Schoenetum* armoricain au sud de la Loire ; elle ne pénètre pas sur les sables siliceux de la côte landaise, où l'on observe plutôt l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis*.

14.2. Le *Samolo-Holoschoenetum* Géhu et de Foucault 1982

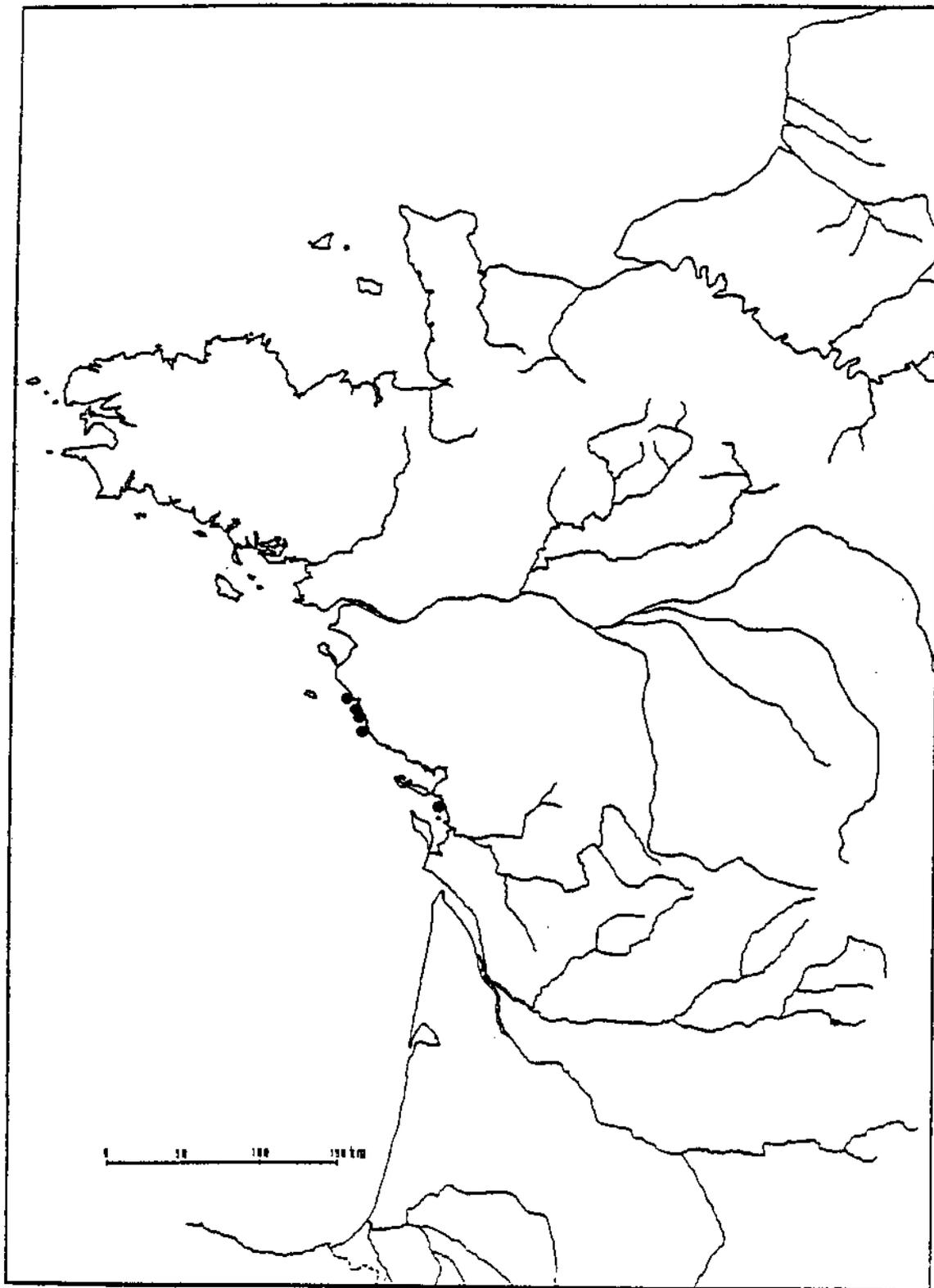
En situation secondaire, plus artificielle, l'*Holoschoeno-Schoenetum* est remplacé par un groupement plus ouvert, dépourvu de *Schoenus nigricans*, à caractère pionnier par *Samolus valerandi*, *Epilobium parviflorum*, *Carex distans*, *Lotus tenuis* ; ce *Samolo-Holoschoenetum* est optimal au niveau de carrières de sables ouvertes dans la dune pour les besoins des lotissements côtiers (par exemple, le site de la Grenouillère, en forêt d'Olonne).

Lié à des sables calcarifères très pauvres en matières organiques et inondables, le *Samolo-Holoschoenetum* présente diverses variations qu'on rapprochera de celles de l'*Holoschoeno-Schoenetum* (tableau 122) :

- variations de bas-niveau à *Epilobium parviflorum*, *Carex distans*, *Phragmites australis*, *Juncus articulatus*, *Hydrocotyle vulgaris*..., avec notamment une fine variation hygrophile à *Juncus subnodulosus*, *Epilobium hirsutum*, *Scrophularia auriculata* et une fine variation à *Gnaphalium luteo-album*, *Scirpus cernuus*, *Blackstonia perfoliata* ; cette variation à thérophytes correspond à des sites sablonneux longuement exondés, s'asséchant notablement et à structure végétale ouverte ; ces thérophytes, transgressant d'associations des *Isoeto-Nanojuncetea*, sont favorisés par ces conditions écologiques ; à cet égard, ce petit groupement rappelle le *Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae* des côtes plus septentrionales (littoral du nord de la France et du Massif armoricain) qui offre aussi des relations avec les *Isoeto-Nanojuncetea*.
- variation de haut niveau à *Rubus ulmifolius*, *Rosa pimpinellifolia*, *Ligustrum vulgare* (espèces des manteaux dunaires) ou *Agrimonia eupatoria*, *Iris foetidissima* (espèces des ourlets dunaires) ; elle constitue une charnière topographique entre la xérosère et les variations de bas-niveau du *Samolo-Holoschoenetum*.

Le *Samolo-Holoschoenetum* ne paraît exister que sur les côtes vendéennes et, plus rarement, charentaises ; la carte chorologique 68 rassemble les stations connues de cette association.

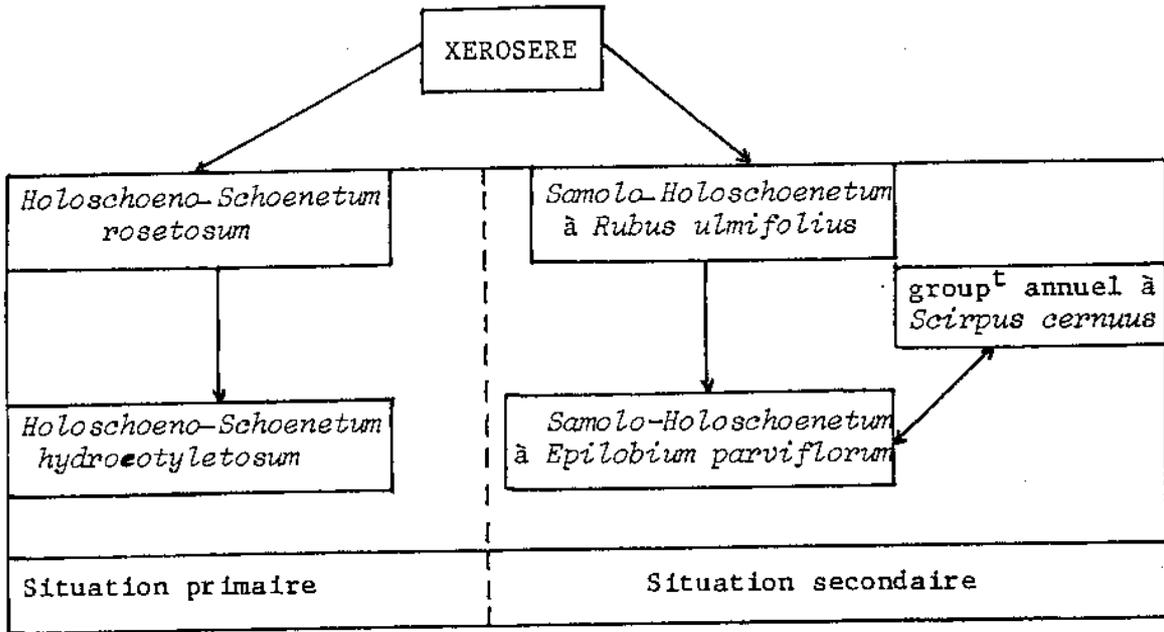
CARTE 68



SAMOLO-HOLOSCHOENETUM

14.3. Schéma relationnel du système dunaire hygrophile calcicole

Le schéma relationnel suivant résume l'ensemble du système de l'hygro-sère dunaire calcicole centre et sud-atlantique :



la flèche \longrightarrow ayant la valeur de relation topographique (pointe tournée vers les niveaux inférieurs) et la double flèche \longleftrightarrow ayant la valeur de contact, voire superposition.

15. SYSTEME DUNAIRE HYGROPHILE DES SABLES LANDAIS

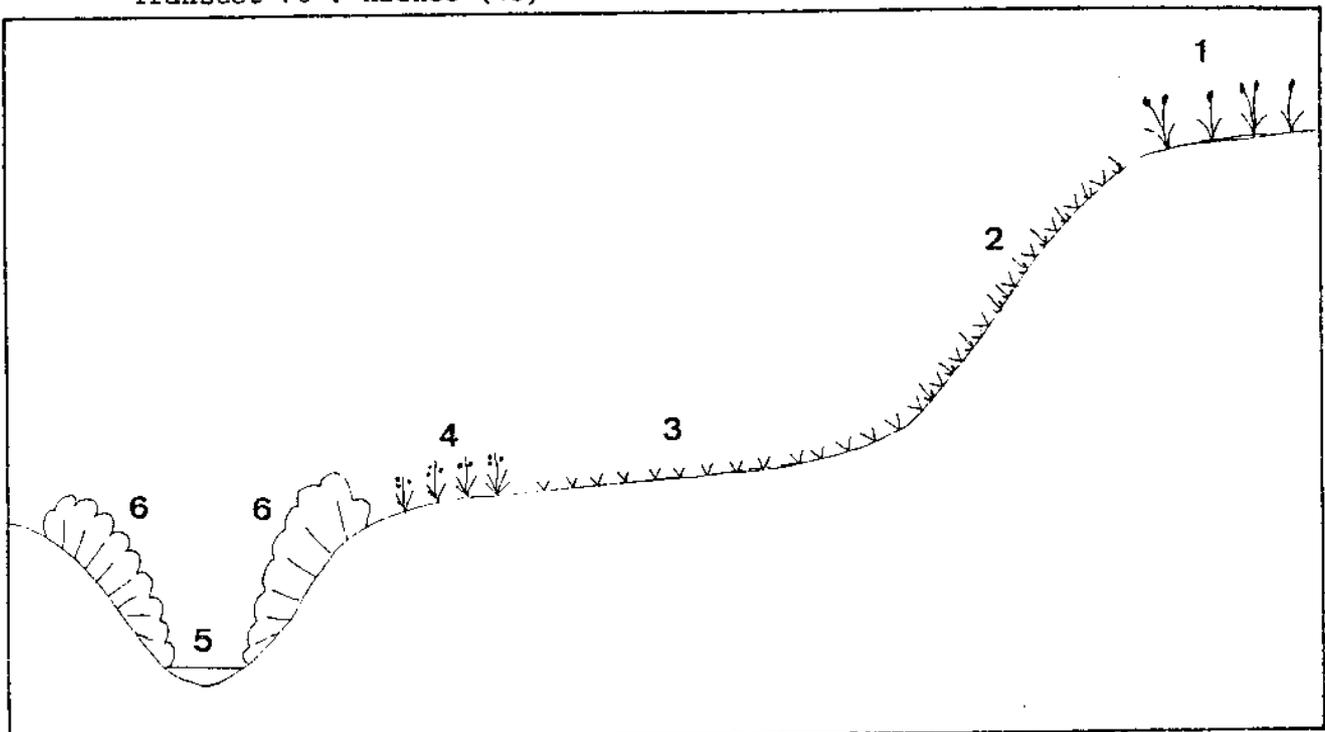
A partir de la Gironde, le long de la côte sud-occidentale de la France, s'étire le système géomorphologique dunaire le plus important de notre pays ; seul le bassin d'Arcachon interrompt localement la monotonie rectiligne du rivage landais. Les sables de la dune ne sont plus coquilliers comme sur les autres côtes françaises, mais sont formés de grains de quartz quasiment purs. Le substrat est légèrement acide, les embruns venant l'enrichir en chlorures ; on peut observer par endroits le début d'une évolution pédologique vers la podzolisation. Le climat oscille entre les types thermo-ombro-atlantiques au sud (type 7) et les types thermo-atlantiques à déficit hydrique au nord (9).

Le paysage général de la dune landaise peut être brièvement décrit ainsi : la dune blanche est d'abord occupée par un *Ammophiletum arenariae* thermo-atlantique (*Euphorbio-Ammophiletum* dans sa race à *Silene thorei* et *Linaria thymifolia*), puis le *Festuco dumetorum-Galietum arenarii* (au nord d'Arcachon) ou le *Galio arenarii-Hieracietum eriophori* (au sud d'Arcachon). La dune grise est très diversifiée et riche en espèces ; sociologiquement, elle correspond au *Sileno portensis-Helichrysetum stoechadis* (GEHU 1975a).

Dans les trouées de la dune grise, on observe aussi une association psammophile très ouverte, le *Tuberario guttatae-Corynephorretum canescentis* ; les groupements suffrutescents et arbustifs ne sont pas absents : on peut, par exemple, observer une lande dunaire originale, le *Festuco juncofoliae-Ericetum cinereae* (J.-M. et J. GEHU 1975b) ou des manteaux thermophiles à *Erica scoparia* et *Sarothamnus scoparius*.

Les dépressions humides sont extrêmement réduites, car elles sont limitées par le climat chaud. Elles apparaissent ponctuellement au sein des pelouses de la dune grise ou au voisinage de quelques cours d'eau tels ceux que constituent les "courants" faisant communiquer les étangs landais avec la mer, à travers le vaste massif dunaire. Le plus important est le courant d'Huchet, exutoire de l'étang de Léon, qui s'infléchit brusquement vers le sud en arrivant au niveau de la dune grise et qui débouche finalement dans l'océan, à trois kilomètres au sud d'Huchet. Le paysage local peut être analysé au moyen du transect suivant :

Transect 76 : Huchet (40)

1. *Euphorbio-Ammophiletum arenariae*, race à *Silene thorei*

2. *Galio-Hieracietum eriophori*
3. groupements mésoxérophiles de l'arrière-dune : *Sileno-Helichrysetum*, *Tuberario-Corynephorietum*
4. *Holoschoeno-Caricetum trinervis*
5. courant d'Huchet
6. Complexe ripuaire du courant : roselière à *Phragmites australis*, fourré-galerie hygrophile à *Baccharis halimifolia* et *Hibiscus roseus*

L'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* a été étudié antérieurement (GEHU et DE FOUCAULT 1982) et je n'en reprendrai ici qu'une étude synthétique, à l'aide du tableau 123. Cette association est floristiquement définie par la combinaison des espèces suivantes : *Carex trinervis*, *Scirpus holoschoenus*, *Agrostis stolonifera* (cf. *maritima*), *Carex arenaria*, *Salix repens argentea* et, espèce inattendue dans un tel paysage, *Lobelia urens* (à Hourtin et à Biscarosse; je ne l'ai pas rencontrée dans les sites plus méridionaux). C'est une association à affinités thermo-atlantiques, bien distincte des groupements dunaires nord-atlantiques, riches, eux aussi, en *Carex trinervis*.

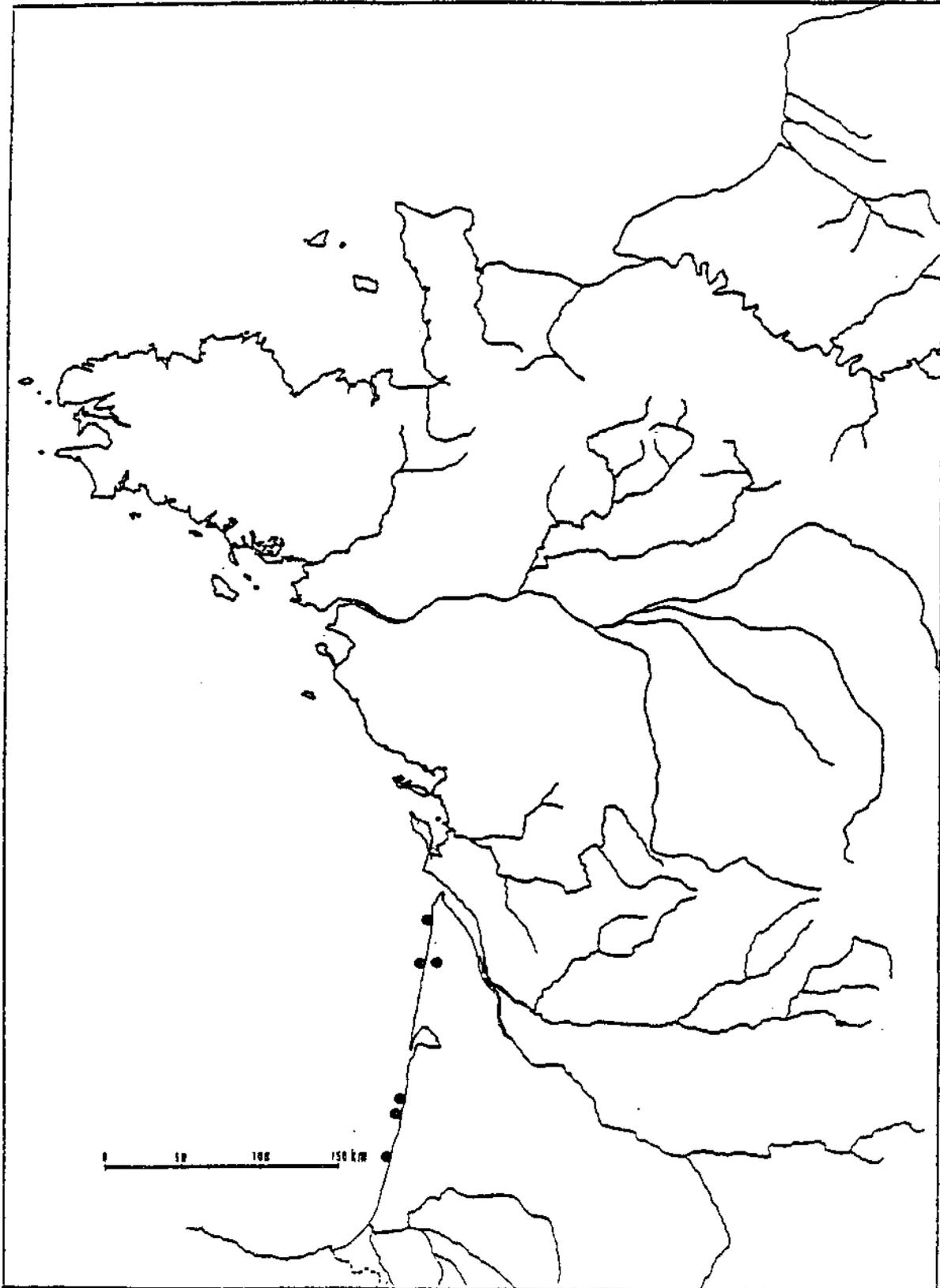
Ecologiquement, cette association est liée à des sables quartzeux temporairement et courtement inondés ; en relation avec la dynamique de l'eau, elle présente des variations floristiques importantes :

- sous-association *molinietosum coeruleae* différenciée par *Molinia coerulea*, *Juncus anceps*, *Ranunculus flammula*..., la plus hygrophile, étudiée par VANDEN BERGHEN (1964) sur les rives du lac de Hourtin;
- sous-association *juncetosum acuti* Géhu et de Foucault 1982, à *Juncus acutus* et, en commun avec la précédente, *J. articulatus*, *Salix repens argentea*, liée aux dépressions dunaires humides ;
- sous-association *corynephoretosum canescentis* Géhu et de Foucault 1982, des dépressions dunaires plus sèches, différenciée par des transgressives des végétations en contact.

Souvent très ouvert, ce groupement peut laisser s'installer entre ses individus diverses espèces annuelles ; ainsi VANDEN BERGHEN observe que la sous-association *molinietosum coeruleae* peut entrer en contact avec des groupements thérophytiques relevant de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea* ; de ce point de vue, la structure de l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* rappelle celle du *Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae* (avec lequel il possède en commun *Carex scandinavica*, *Agrostis maritima*, *Carex trinervis* ; mais le reste de la composition floristique est assez différent pour qu'on n'identifie pas ces deux groupements) et du *Lobelia urentis-Agrostietum caninae* (avec lequel il possède en commun *Lobelia urens*).

L'aire de l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* coïncide avec la distribution de *Carex trinervis* dans le sud-ouest de la France. On sait que cette espèce, pas rare sur les côtes du nord de la France, de la Belgique et de la Hollande, devient rarissime du Cotentin (une station trouvée par CORBIERE à la fin du XIX^{ème} siècle, PROVOST plus récemment -1977-, et moi-même, voir relevés 31-32/117) à la Charente-Maritime. Elle réapparaît de façon significative à partir de l'île d'Oléron ; malheureusement, plusieurs de ses stations ont disparues. La carte 69 montre l'extension de l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* sur les côtes landaises ; peut-être existait-il dans quelques dunes de Charente-Maritime (Oléron, environs de Ronces-les-Bains et la Tremblade) d'après les rapports des botanistes anciens (LLOYD 1898, FOUCAUD 1890) et contemporains (RALLET 1960, DAUNAS et LAHONDERE, comm. verbales) ; surtout littoral, il est cependant à rechercher le long de quelques rivières des landes proprement dites (Douze et Eyre). Plus au sud, des côtes portugaises, il semble qu'il ait été décrit un "*Caricetum trinervis*" par BRAUN-BLANQUET et ROZEIRA (in DE BOLOS 1979) mais je n'ai rien trouvé de plus à ce sujet. Enfin, au sud de

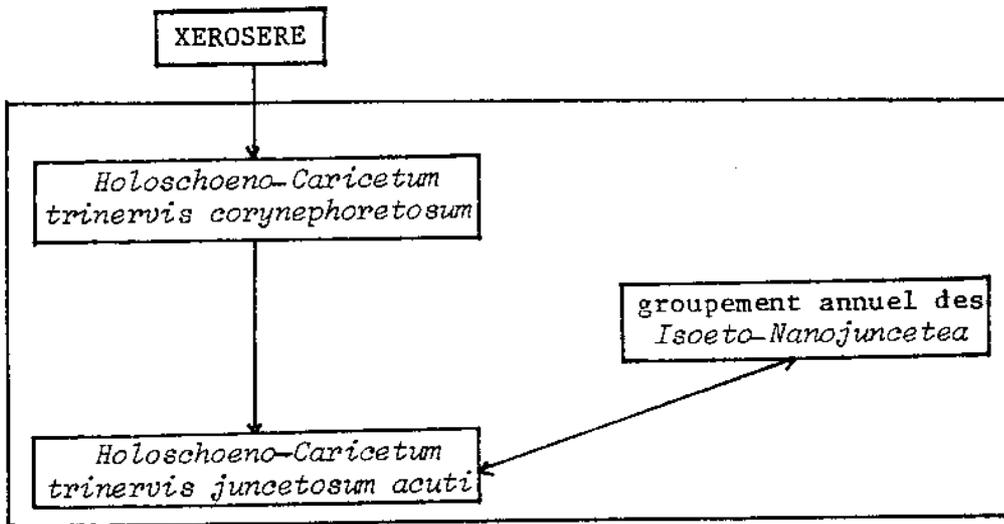
CARTE 69



HOLOSCHOENO-CARICETUM TRINERVIS

l'Espagne, à Doñana, ALLIER (s.d., tb. 3 : rel. 9 à 35) a observé un groupement dunaire qui paraît vicariant de l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* : il s'agit d'une communauté à *Scirpus holoschoenus*, *Lobelia urens*, *Juncus anceps*, *Agrostis stolonifera* (est-ce la forme *maritima* ?), *Schoenus nigricans*, *Hydrocotyle vulgaris* ; il manque *Carex trinervis*, des thérophytes des *Isoeto-Nanojuncetea* apparaissent en contact ou en superposition : *Centaurium maritimum*, *Gnaphalium luteo-album*, *Lotus angustissimus*, *Juncus bufonius*, *Scirpus setaceus*.

Le schéma relationnel de ce système particulier est très simple puisqu'il s'écrit :



les flèches ayant la même signification que dans le cas précédent (système 14).

En conclusion à cette étude de l'hygrosère dunaire des côtes atlantiques françaises, on ne peut s'empêcher de remarquer combien les systèmes se simplifient du nord vers le sud, en diversité phytocoenologique comme en diversité floristique. Cela se voit particulièrement bien sur les schémas relationnels :

- système nord-atlantique : *Drepanoclado-Caricetum trinervis*, *Calamagrostio-Juncetum obtusiflori*, *Ophioglossa-Calamagrostietum*, groupement à *Carex trinervis-Schoenus nigricans*, *Acrocladio-Salicetum arenariae* ;
- système armoricain : *Potentillo-Caricetum fuscae*, *Teucratio-Agrostietum stoloniferae*, *Junco-Schoenetum nigricantis*
et en commun aux deux : groupement à *Eleocharis palustris*, *Carici-Agrostietum maritimae* ;
- système calcicole thermo-atlantique : *Holoschoeno-Schoenetum* ou *Samolo-Holoschoenetum* ;
- système des sables landais : *Holoschoeno-Caricetum trinervis*
avec absence du groupement à *E. palustris* et du *Carici-Agrostietum* dans ces deux derniers.

On a l'impression que les groupements se fondent les uns dans les autres en conditions thermo-atlantiques : c'est le cas notamment du *Carici-Agrostietum maritimae* bien distinct des autres groupements dans les dunes situées au nord de la Loire, alors qu'il se fond dans le *Schoenetum* ou les *Holoschoenetum* au sud.

Pour l'hygrosère dunaire, une grande coupure apparaît donc entre la Bretagne et la Vendée : elle marque la disparition des communautés plus hygrophiles (à *E. palustris*) ou plus nordiques (*Carici-Agrostietum*); des influences subboréales (*Liparis loeseli*, *Parnassia palustris*, *Equisetum variegatum*) n'existent que dans l'hygrosère nord-atlantique. Elle marque aussi l'apparition des associations méditerranéo-thermo-atlantiques à *Scirpus holoschoenus*. Par divers travaux, GEHU a montré que dans la xérosère dunaire, la différenciation floristique et phytocoenotique varie en sens inverse, puisqu'elle augmente du nord vers le sud. D'autre part, la coupure majeure au niveau de la xérosère se situe, non pas entre Bretagne et Vendée, mais à l'est du Cotentin, puisque les pelouses dunaires de cette région se rattachent à l'*Helichryson stoechadis*. Les coupures sont donc légèrement décalées entre la xérosère et l'hygrosère. On peut comprendre ce phénomène synchorologique en considérant que l'hygrosère réagit avec un léger retard aux modifications des climats autochtones.

16. SYSTEME DUNAIRE SUBHALOPHILE THERMO-ATLANTIQUE

Dans leur ensemble, comme on l'a vu dans les paragraphes précédents, les dépressions dunaires sont essentiellement soumises aux influences de l'eau douce. Il existe pourtant des cas où des influences subhalophiles se font sentir dans l'hygrosère dunaire, par exemple par absence ou fragilité du cordon de dune. Il en résulte une végétation qui se rapproche bien plus d'autres systèmes subhalophiles (prairies maritimes, mais aussi falaises) que des dépressions dunaires d'eau douce.

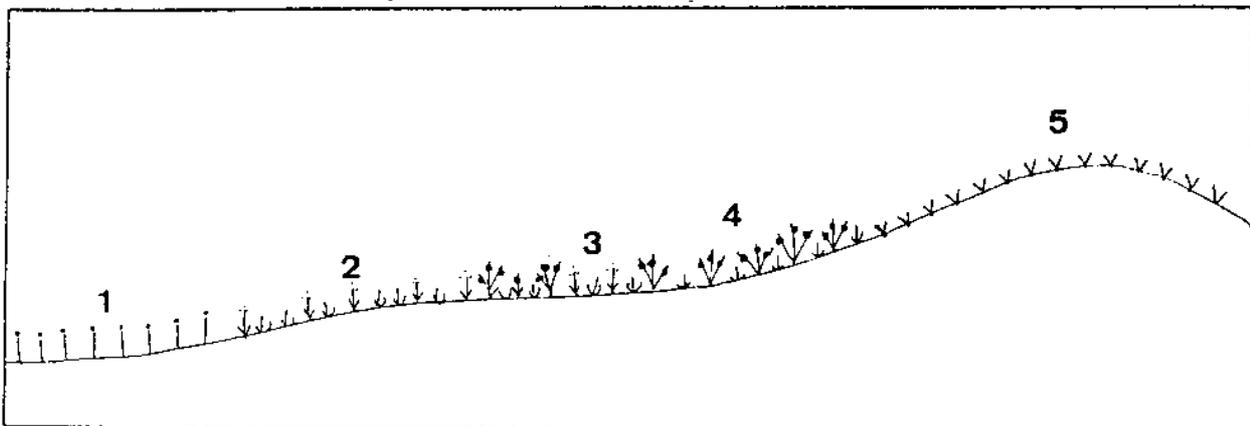
Des particularités géomorphologiques remarquables apparaissent çà et là dans le centre-ouest de la France. Le site de Bonne Anse (ouest de Royan -17-, près du phare de la Coubre) consiste en une baie qu'une flèche de sable a récemment presque refermée. La genèse de cette flèche a débuté à la fin du XIX^{ème} siècle ou au début du XX^{ème} (ESTEVE 1979). L'influence de la mer y reste déterminante puisque les études de LAHONDERE (1979) rendent compte d'un grand nombre de groupements halophiles (*Spartinetea*, *Salicornietea*, *Arthrocnemetea*, *Asteretea*) du côté interne de la flèche. Toutefois, dans les sites plus rarement atteints par cette influence marine, on observe des végétations différentes à caractère subhalophile. Un autre site dunaire présente des particularités analogues : au sud de l'île d'Oléron (17), sur plus de trois kilomètres, s'étend une longue dépression coincée entre les dunes vives de la "Grande Plage" et la forêt domaniale de St Trojan-les-Pins. A son extrémité sud, cette dépression entre en communication avec la baie de Gatseau, en partie fermée, elle aussi, par une flèche de sable formant la pointe de Gatseau. Des influences subhalophiles, même minimes, peuvent ainsi remonter dans la dépression dunaire.

Tous ces groupements dunaires soumis à des influences subhalophiles sont bien différents de ceux que l'on observe sur le bri des marais atlantiques (système 8) ; ils ont en fait beaucoup de points communs avec la végétation des falaises suintantes vendéennes.

16.1. Les paysages

Autour des étangs de la palud de Tréguennec (29), on observe deux types de paysages : l'un très peu déterminé par des influences subhalophiles a été étudié antérieurement (*Teucrio-Agrostietum stoloniferae* et *Junco maritimi-Schoenetum* en sont les éléments marquants, cf. III-13). Le second s'observe autour de quelques étangs plus ou moins en contact avec la mer. Le transect suivant montre pourtant des relations entre ces deux paysages, là où les influences subhalophiles sont les plus faibles, c'est-à-dire dans les niveaux topographiques les plus élevés.

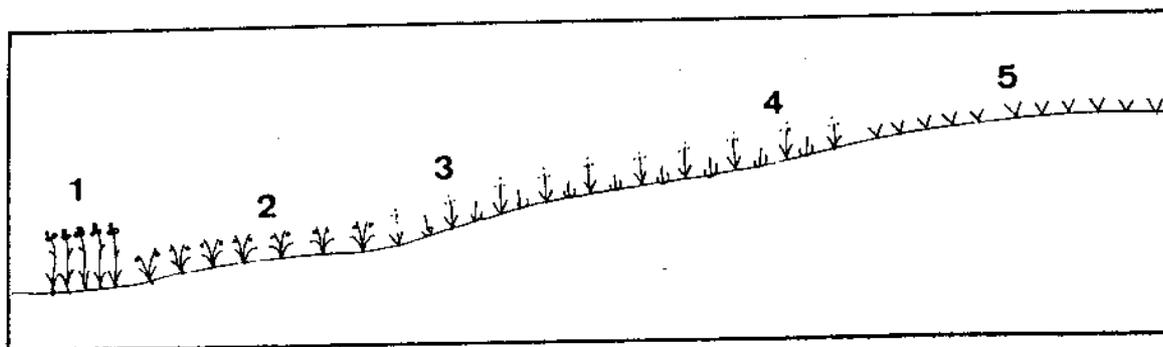
Transect 77 - étang de Kergalan, Plovan (29)

1. groupement amphibie à *Eleocharis uniglumis*

2. *Junco gerardi*-*Agrostietum albae* à *Cynodon dactylon*
3. *Junco gerardi*-*Agrostietum* à *Schoenus nigricans*-*Orchis palustris*
4. *Junco maritimi*-*Schoenetum*
5. groupements dunaires mésoxérophiles à *Helichrysum stoechas*, *Asparagus prostratus*, *Galium arenarium*, *Koeleria albescens* (*Euphorbio-Helichryson stoechadis*)

D'autres paysages ont été observés sur l'arrière-plage de Kerhillio, à Erdeven (56), au niveau de petits ruisseaux intermittents où coule une eau chargée de chlorures durant une partie de l'hiver :

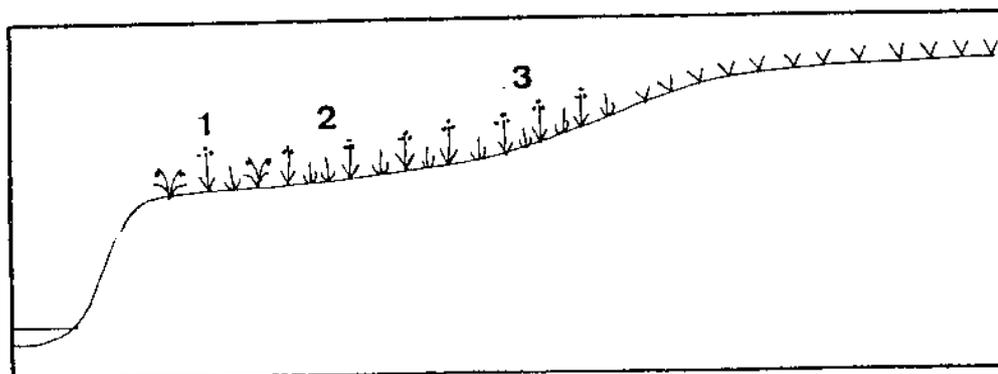
Transect 78



1. roselière saumâtre : *Scirpetum maritimi*
2. groupement à *Scirpus americanus*
3. *Junco gerardi*-*Agrostietum* psammophile à *Scirpus americanus*
4. *Junco gerardi*-*Agrostietum* psammophile à *Cynodon dactylon*
5. végétation dunaire mésoxérophile

Selon des gradients topographiques plus forts, les groupements de bas niveau peuvent manquer :

Transect 79

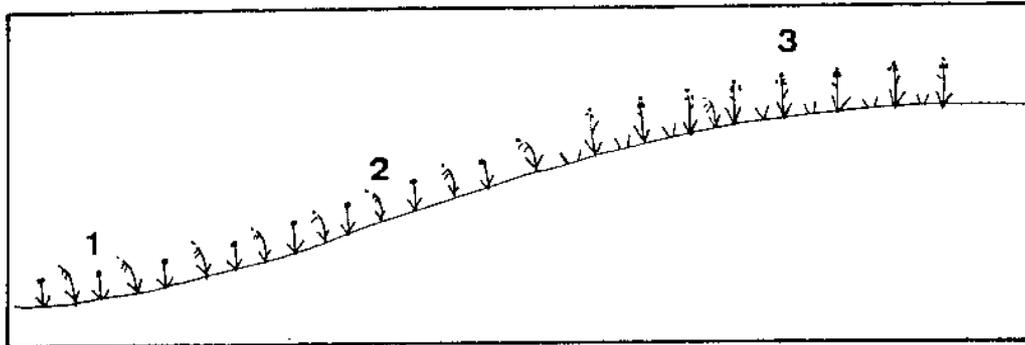


1. *Junco gerardi*-*Agrostietum* psammophile à *S. americanus*

2. *Junco gerardi*-*Agrostietum* psammophile à *S. americanus* et *Cynodon dactylon*
3. *Junco gerardi*-*Agrostietum* psammophile à *Cynodon dactylon*

En d'autres sites, à la place du *Junco*-*Agrostietum*, on observe un groupement à *Samolus valerandi* et *Apium graveolens* rappelant beaucoup le *Samolo-Caricetum vikingensis* des falaises suintantes :

Transect 80 Vrasville (50)

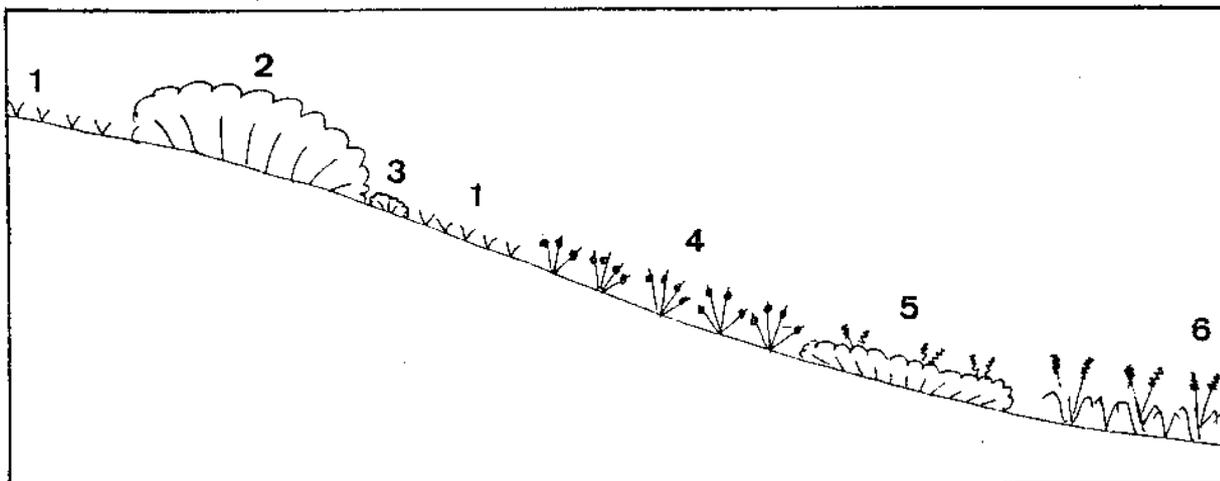


1. *Samolo-Caricetum vikingensis*
2. id. dans une variante de niveau plus élevé
3. groupement à *Juncus subnodulosus*, correspondant au relevé suivant, sur 6 m², recouvrement 100% :

Juncus subnodulosus 43, *Festuca litoralis* 23, *Potentilla anserina* 22, *Phragmites australis* 11, *Scirpus tabernaemontani* +, *Eupatorium cannabinum* +2, *Galium palustre* +, *Festuca arundinacea* +, *Apium graveolens* 12, *Plantago lanceolata* 12, *Leontodon taraxacoïdes* +, *Pulicaria dysenterica* 11, *Carex distans vikingensis*+. Il pourrait correspondre à une variation du *Samolo-Caricetum*.

Enfin dans les dépressions dunaires de St Trojan, en Oléron (17), on observe un tout autre paysage :

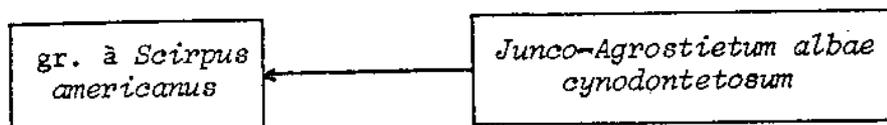
Transect 81



1. groupement mésoxérophile de l'*Euphorbio-Helichryson stoechadis*
2. manteau dunaire thermo-atlantique se rapportant au *Daphno gnidii-Ligustratum*
3. ourlet dunaire suffrutescent à *Cistus salvifolius*
4. *Soncho maritimi-Schoenetum calamagrostietosum epigei*
5. groupement de bas niveau à *Salix repens argentea* et *Cladium mariscus* correspondant au relevé suivant :
Salix repens argentea 43, *Cladium mariscus* 23, *Hydrocotyle vulgaris* 23, *Lythrum salicaria* 11, *Sonchus asper* +, *Carex punctata* +, *Phragmites australis* 11, *Fulicaria dysenterica* 11, *Mentha aquatica* +, *Anagallis tenella* +, *Holcus lanatus* +, *Calamagrostis epigeios* 22, *Orchis palustris* +, *Calystegia sepium* +, *Cirsium palustre* +.
6. *Cladietum marisci*

16.2. Groupement à *Scirpus americanus*

Très rarement observé au cours des prospections, le groupement à *S. americanus* (tableau 124) apparaît comme une parvo-roselière charnière entre la roselière saumâtre à *Scirpus maritimus* et les végétations de niveau plus élevé. On peut y observer parfois la présence de *Eleocharis palustris*. Un groupement un peu voisin à *Eleocharis palustris-Scirpus americanus* a été observé dans la basse vallée de la Seine par FRILEUX et JOUVE (1973). On possède encore trop peu de relevés pour décider s'il s'agit ou non d'une nouvelle association, mais cela est probable. La relation topographique s'écrit donc simplement:



Ce groupement joue donc le même rôle que les associations à *Oenanthe fistulosa* rencontrées dans d'autres systèmes prairiaux. *O. fistulosa* n'apparaît pas dans le tableau 124. Mais j'ai observé, dans les lèdes d'Aytré (17), un groupement à *O. fistulosa* subhalophile qui paraît intermédiaire entre la communauté dunaire à *S. americanus* et le *Ranunculo ophioglossifolii-Oenanthetum fistulosae* des marais littoraux (cf. III -8-3) :

Surface : 1 m² ; recouvrement : 80% (16-05-82)

Oenanthe fistulosa 22, *Eleocharis uniglumis* 32, *Carex divisa* +, *Juncus gerardi* 22, *Agropyron repens* 22, *Agrostis stolonifera* 22, *Sonchus maritimus* 23, *Althaea officinalis* +, *Oenanthe lachenali* +, *Scirpus maritimus* 12.

16.3. Les groupements subhalophiles psammophiles :

Junco gerardi-Agrostietum albae Tx (1937) 1950 *cynodontetosum dactylonis* sub. ass. nov.
Samolo-Caricetum vikingensis J.-M. et J. Géhu 1982 fo.

Dans un paragraphe antérieur (III-9-5), j'ai étudié quelques prés subhalophiles, l'*Agrostio-Caricetum vikingensis* et le *Junco gerardi-Agrostietum albae*, floristiquement très proches l'un de l'autre. Dans quelques dunes, on rencontre des formes un peu appauvries de ces associations (tableau 125), définies négativement par l'absence ou la rareté d'espèces comme *Ranunculus repens*, *Plantago major*, *Juncus articulatus*, *Mentha aquatica*. La présence d'espèces psammophiles (*Carex arenaria*, *Festuca arenaria*) est bien trop faible pour qu'on puisse les retenir comme différentielles positives. Seul, *Cynodon dactylon* possède une présence notable, bien que cette espèce n'apparaisse que

dans les niveaux supérieurs ainsi que le montrent les transects 78 et 79. On peut la retenir comme différentielle d'une variation psammophile du groupement subhalophile. Le problème est de préciser à quelle association la rattacher : *Agrostio-Caricetum* ou *Junco-Agrostietum*. Fort proches en dehors des systèmes dunaires, ces deux groupements deviennent difficilement séparables ici. Je propose de rattacher le présent groupement à l'association la plus anciennement décrite (le *Junco-Agrostietum albae*) en tant que sous-association *cynodontetosum dactylonis* nov. (rel. type : 12/125). On peut y distinguer plusieurs variantes selon le niveau topographique :

- variante à *Scirpus americanus*, dans les niveaux inférieurs, au contact de la parvoroselière à *S. americanus* ;
- variante type à *Trifolium fragiferum* et *Cynodon dactylon*, dans les niveaux supérieurs, au contact de la duna sèche ; on y relève une fine variante à *Schoenus nigricans*, *Orchis palustris* qui précise une relation avec le *Junco maritimi-Schoenetum* dans sa race bretonne (voir III-13-4 et transect 77) ;
- variante moyenne où *Scirpus americanus*, *Trifolium fragiferum* et *Cynodon dactylon* apparaissent ensemble.

Les relevés du tableau 125 sont replacés sur la carte chorologique 52.

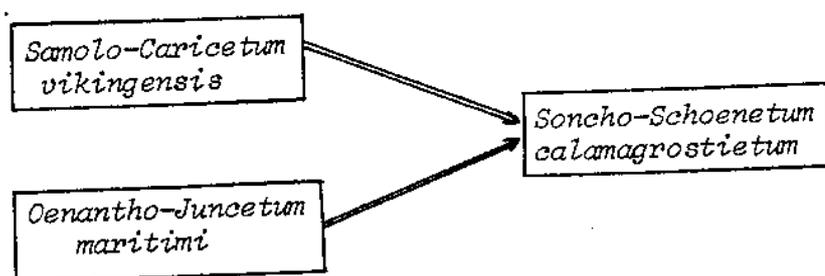
En d'autres sites de dunes, on observe à la place du *Junco-Agrostietum*, un groupement qui rappelle le *Samolo-Caricetum vikingensis occidentale* étudié sur les falaises suintantes (III-11-1). Alors que l'*Agrostio-Caricetum vikingensis* diffère très peu du *Junco-Agrostietum*, le *Samolo-Caricetum* s'en distingue bien par *Apium graveolens*, *Samolus valerandi*, *Scirpus cernuus* (tableau 126). Par rapport à la forme des falaises (*festucetosum pruinosae*), la forme dunaire est définie négativement par l'absence des espèces de pelouses aérohalines transgressant dans le groupement rupicole. Par contre, peu d'espèces apparaissent comme différentielles positives vis-à-vis de celui-ci sauf *Potentilla anserina* et *Juncus gerardi*, faiblement. Des variantes à *Glaux maritima*, d'une part, à *Holcus lanatus*, *Juncus articulatus* d'autre part précisent de fines variations liées au degré de salinité. Les relevés du tableau 126 sont replacés sur la carte chorologique 58.

16.4. Le bas-marais à choin : *Soncho maritimi-Schoenetum nigricantis* (Lahondère 1979) ass. nov. *calamagrostietosum epigei* sub. ass. nov.

Comme le *Samolo-Caricetum vikingensis*, le *Soncho-Schoenetum* est surtout un groupement lié aux falaises cristallines suintantes de la côte vendéenne (III-11-2). Pourtant, on l'observe aussi dans certaines dunes soumises à des influences subhalophiles, telles qu'il en existe en Charente-Maritime (transect 81). Le tableau 127 en rassemble 11 relevés synthétisés dans la colonne A. Il montre que la forme dunaire se distingue de la forme rupicole (*Soncho-Schoenetum festucetosum pruinosae*) par l'absence des espèces aérohalines (*F. pruinosa*, *Armeria maritima*, *Limonium dodartii*, *Crithmum maritimum*) et par la présence de *Calamagrostis epigeios*, *Limonium lychnidifolium*, *Blackstonia perfoliata*, *Tetragonolobus maritimus*, *Lotus corniculatus*, *Salix repens argentea*, *Epipactis palustris*. Dans trois relevés rapportés par LAHONDÈRE (1979, p.97: rel. 1,2,3) synthétisés dans la colonne B de notre tableau 127, on y observait aussi *Orchis palustris* à Bonne-Anse. Tous ces éléments floristiques justifient l'individualisation d'une sous-association nouvelle *calamagrostietosum epigei* (rel.-type : 3/127).

Ce syntaxon peut dériver du *Samolo-Caricetum vikingensis*, mais aussi de l'*Oenanthe lachenali-Juncetum maritimi*, association qui me paraît mal connue

ou mal comprise puisque, selon les auteurs, elle est placée dans les *Astere-
tea tripolii* ou les *Artemisietea vulgaris*. A l'appui de cette conclusion sur
l'origine du *Soncho-Schoenetum* dans la dune, on peut rapporter l'observation
de prairies subhalophiles plus ou moins abandonnées, dont la végétation cor-
respond à l'*Oenantho-Juncetum maritimi*, sous une forme à *Sonchus maritimus* et
Calamagrostis epigeios, qui tend à annoncer le *Soncho-Schoenetum calamagros-
tietosum* (tableau 128). Par ailleurs, VANDEN BERGHEN (1972) rapporte des rele-
vés d'un *Schoenetum* subhalophile à *J. maritimus*, *Carex extensa*, *Oenanthe la-
chenali* qui pourrait correspondre à un appauvrissement chorologique du *Soncho-
Schoenetum*. Cette relation dynamique s'écrit simplement :



Les relevés du tableau 127 sont reportés sur la carte chorologique 59.
Le *Soncho-Schoenetum calamagrostietosum* constitue un rare groupement connu
d'Oléron et de Bonne-Anse. Dans ce dernier site, il tend à régresser devant l'avan-
cée massive des buissons de *Baccharis halimifolia*, astéracée sous-ligneuse ve-
nue d'Amérique et menaçant la diversité des sites littoraux du sud-ouest de la
France.

17. LES PAYSAGES DE LANDES REGRESSIVES OCCIDENTALES

17.1. Introduction générale

Dans cette partie, je me propose d'étudier un certain nombre de groupements végétaux participant aux paysages des landes régressives occidentales. En effet, sauf en de rares cas, les paysages actuels de landes constituent des étapes de substitution de chênaies-hêtraies occidentales, ainsi que l'ont démontré les travaux de DUCHAUFOR (1948). On peut faire remonter le début des défrichements à l'âge du bronze dans les plaines atlantiques. En même temps que des modifications dans les paysages, ces actions ont induit des changements édaphiques, surtout lorsque les matériaux géologiques sont pauvres en éléments fins : les sols initiaux simplement lessivés ont rapidement évolué vers des sols podzoliques puis des podzols.

Il peut sembler étonnant d'aborder l'étude de tels paysages dans le cadre de ce mémoire. Pourtant, tous les botanistes savent qu'au voisinage des communautés chamaephytiques que forment les landes proprement dites, existent des communautés hémicryptophytiques de grand intérêt. Actuellement très peu influencées par l'homme, elles donnent l'image de végétations primitives dont la comparaison avec des communautés anthropisées sera riche d'enseignements.

Les éléments déterminants de ces milieux sont naturellement les landes elles-mêmes. Il n'est évidemment pas question de les étudier ici. Elles commencent d'ailleurs à être bien connues maintenant, grâce aux recherches de plusieurs phytosociologues qui seront citées à l'occasion. Il paraît plus utile de rappeler la synsystème des landes atlantiques, d'après la synthèse récente de RIVAS-MARTINEZ (1979). La classe des *Calluno-Ulicetea* se réduit à un ordre unique, les *Calluno-Ulicetalia*. A l'intérieur de celui-ci, un certain nombre d'alliances se différencient selon des gradients climatiques :

- . *Ericion umbellatae*, ibéro-méditerranéo-atlantique
- . *Ulicion minoris*, franco- et ibéro-atlantique
 - avec - *Daboecenion cantabricae* ibéro-atlantique
 - *Ulicenion minoris* franco-atlantique (des landes de Gascogne à la Normandie et au nord de la France)
 - *Ulicenion maritimo-humilis*, landes maritimes
- . *Calluno-Genistion pilosae*, subatlantique
- . *Empetrion nigri*, boréo-atlantique et continental

Seules les landes de l'*Ulicion minoris* participent aux paysages étudiés ici. Tout au long de la façade maritime de l'océan atlantique et de la Manche, ces paysages varient naturellement en fonction des climats locaux et des appauvrissements chorologiques. Des subdivisions s'imposent donc pour présenter au mieux les observations réalisées ; je propose de suivre le plan suivant :

- les paysages de landes armoricaines et ligériennes
- les paysages de landes au sud de la Charente (surtout Landes de Gascogne et pays basque-Chalosse)
- les paysages de landes nord-atlantiques

Je terminerai par quelques études de chemins traversant les landes méso- et hygrophiles. Ces coupures géographiques ne sont cependant pas toujours aussi tranchées.

Cette introduction sur les paysages de landes est aussi l'occasion de faire la part sur une association bien connue, dont les limites n'apparaissent pourtant pas clairement, le *Rhynchosporium albae*. On sait que les communautés à *Rhynchospora alba*, disséminées dans toute l'Europe, occupent

en pionnières des substrats organiques ou tourbeux dénudés, dans les tourbières oligotrophes et les landes tourbeuses. La comparaison d'un grand nombre de travaux portant sur cette "association" montre qu'en fait il faut séparer deux associations vicariantes. Le tableau 129 rapporte 11 relevés inédits synthétisés dans la colonne A. La colonne B synthétise 314 relevés provenant des sources suivantes :

- 10 rel. LEMEE 1937 (tb. 32 : rel. 1 à 10)
- 1 rel. ALLORGE et DENIS 1923 (p. 706)
- 10 rel. CHOUARD 1924 (p. 1152)
- 9 rel. DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEN 1945 (p. 85)
- 19 rel. VANDEN BERGHEN 1952 (p. 12)
- 19 rel. DIERSSEN 1972 (tb. 18)
- 6 rel. WATTEZ 1962-1967 (p. 85)
- 10 rel. DIERSCHKE 1969b (p. 382)
- 10 rel. SCHUMACKER 1980 (p. 466)
- 46 rel. WITTIG 1980 (p. 39)
- 34 rel. STRIJBOSCH 1976 (tb. 41, 51)
- 31 rel. JAHNS 1969 (p. 57)
- 6 rel. TÜXEN 1958 (p. 222)
- 1 rel. ASPERGES 1973
- 2 rel. DEPASSE et al. 1970 (p. 13)
- 7 rel. J. TÜXEN 1974 (p. 124)
- 30 rel. R. TÜXEN 1937 (p. 60, 61)
- 8 rel. LEMEE 1931 (p. 34)
- 7 rel. JOUANNE 1926 (p. 58)
- 6 rel. TRAETS 1955-56
- 5 rel. SCHWICKERATH 1944 (p. 17)
- 11 rel. STAMER 1967 (p. 39)
- 2 rel. DIERSCHKE 1979 (p. 129)
- 5 rel. KRAUSE et SCHROTER 1979 (p. 40)
- 3 rel. JACOBS 1957 (p. 147)
- 4 rel. BIRSE 1980b (p. 69)
- 12 rel. MELTZER et WESTHOFF 1942 (p. 127)

La colonne C synthétise 93 relevés :

- 17 rel. SPARLING 1968 (p. 887)
- 18 rel. BRAUN-BLANQUET et TUXEN 1952 (tb. 34)
sous le nom de "*Drosera intermedia-Schoenus nigricans-Assoziation*"
- 8 rel. LEMEE 1937 (tb. 32 : rel. 11 à 17 ; tb. 39 : rel. 5)
- 12 rel. VANDEN BERGHEN 1969 (tb. 1 : rel. 4 à 9, 11 à 16)
- 19 rel. VANDEN BERGHEN 1968 (tb. 4 : rel. 7 à 18 ; tb. 5)
- 1 rel. VANDEN BERGHEN 1958 (p. 206)
- 17 rel. VANDEN BERGHEN 1969b (p. 947)
- 1 rel. DIZERBO 1972 (p. 89)

La colonne D synthétise les 12 relevés du *Sphagno pylaei-Rhynchosporium* décrit de Bretagne par CLEMENT et TOUFFET 1979 (tb. 1).

La colonne E synthétise 217 relevés provenant des sources suivantes :

- 114 rel. OBERDORFER 1977 (tb. 65, col. 2)
- 18 rel. PASSARGE 1964 (tb. 69, col. d-g)
- 2 rel. ALLORGE et DENIS 1927 (p. 29, 30)
- 4 rel. PEDROTTI 1980 (p. 239)
- 5 rel. STEFFEN 1931 (p. 158 : rel. 1 à 5)
- 3 rel. KĘPCZYNSKI 1965 (p. 187)
- 4 rel. MÜLLER-STOLL et al. 1962 (p. 106)
- 7 rel. KRAUSCH 1968 (p. 339)

- 5 rel. T. et W. KRZACZEK 1974 (p. 388)
 1 rel. IZDEBSKA 1969 (tb. 10)
 11 rel. KRISAI 1975 (tb. 9)
 6 rel. BRAUN-BLANQUET et TUXEN 1952 (p. 302)
 19 rel. JESCHKE 1963 (p. 526)
 2 rel. KOCH 1926 (p. 94-95)
 1 rel. BRAUN-BLANQUET et DENIS 1926 (p. 56)
 2 rel. FISCHER 1960 (p. 99)
 10 rel. OLESINSKI et SENDEK 1981
 3 rel. GALLANDAT 1982 (tb. 17 : rel. 5, 6, 7)

Ce tableau montre clairement une coupure entre les colonnes A à D et la colonne E :

- les premières colonnes correspondent au *Rhynchosporium* atlantique, différencié par des espèces plutôt occidentales (*Erica tetralix*, *Eleocharis multicaulis*, *Juncus acutiflorus*, *Narthecium ossifragum*...). Il est lié aux paysages de landes tourbeuses ou de tourbières (*Ericion tetralicis*) d'Europe occidentale : plaines et basses montagnes françaises (il existe dans le massif des Monédières, BRUNERYE 1962, la forêt de Rambouillet, BOURNERIAS 1972, l'Ardenne, le Morvan...), Allemagne occidentale, Belgique, Hollande, Grande-Bretagne (BIRSE 1980b, IVIMEY et al. 1975). Sur le plan nomenclatural, il coïncide avec le *Rhynchosporium* au sens de TUXEN 1937 (non au sens de KOCH 1926), le *Rhynchosporium atlanticum* de VANDEN BERGHEM 1964 et doit être dénommé *Drosera intermediae-Rhynchosporium albae* (All. et Denis 1923) All. 1926. Il inclut en tant que sous-association *schoenetosum nigricantis* le groupement à *Drosera intermedia-Schoenus nigricans* (col. C) et en tant que race hyperatlantique (Bretagne, Galice - ALLORGE 1927 -) le *Sphagno pylaei-Rhynchosporium* (col. D). Les formes les plus mésotrophes tendent à converger vers l'*Anagallido-Pinguiculetum lusitanae*, étudié dans ce mémoire en III-2-10 (LEMEE 1931, p. 34 ; CHOUARD 1924, p. 1152);
- la colonne E correspond au *Rhynchosporium* boréo-continental qui se distingue du *Drosera intermediae-Rhynchosporium* par l'absence des espèces occidentales et la présence d'espèces à caractère boréal (*Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Drosera anglica*, *Scheuchzeria palustris*). C'est le *Rhynchosporium albae* au sens de KOCH 1926 (non de TUXEN 1937) et doit être dénommé *Drosera anglicae-Rhynchosporium albae* (Koch 1926) Klika 1935. Il est surtout répandu dans les montagnes occidentales (Irlande, Massif central français - JULVE 1983, tb. 37) et les plaines et montagnes continentales (Pologne, Allemagne de l'Est, Tchécoslovaquie...).

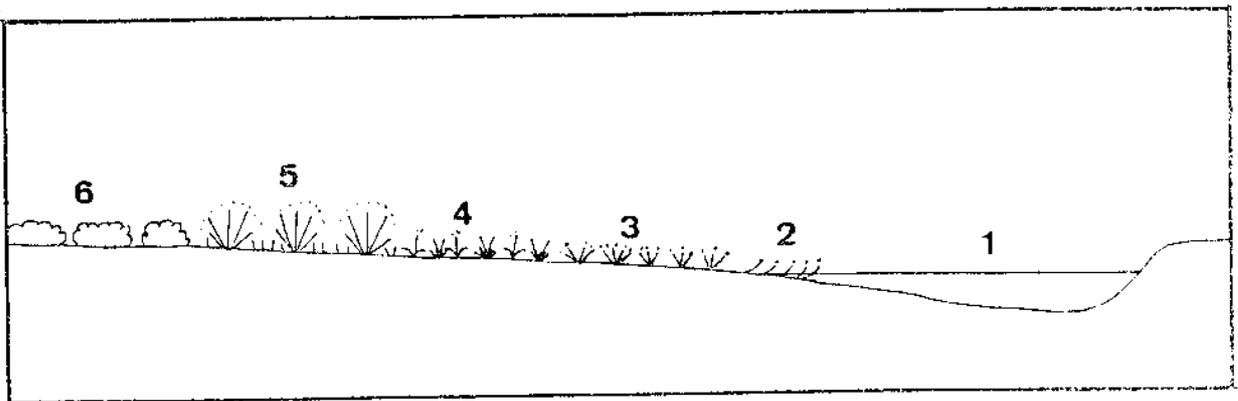
Diverses espèces communes à ces deux associations vicariantes justifient cependant leur rapprochement synsystématique : *Rhynchospora alba*, *R. fusca*, *Drosera rotundifolia*, *Lycopodiella inundata*, *Molinia coerulea*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex panicea*...

17.2. Les paysages de landes armoricaines et ligériennes

Les landes régressives de l'ouest, du nord-ouest et du centre de la France occupent des substrats très variés, puisqu'on peut les étudier aussi bien sur les terrains précambriens et primaires du Massif armoricain (Bretagne, basse-Normandie occidentale, Vendée) que sur des terrains tertiaires. Le caractère des premiers ayant été précisé dans un autre chapitre (III-2-1), on insistera plutôt sur les seconds. Les terrains tertiaires sont surtout répandus dans le centre de notre pays. De la forêt d'Orléans et la Sologne à la Brenne, le Montmorillonnais et la Double périgourdine (entre Dronne et Isle), ils longent tout le Massif central. D'ailleurs les matériaux proviennent de ce massif montagneux, dont ils constituent des dépôts de piémont complexes, ultérieurement remaniés. Leur nature est argilo-sableuse et ils déterminent des terres compactes, collantes à l'état humide, ingrates et difficiles à travailler par l'agriculteur. Le défrichement de la forêt primitive a favorisé la remontée des nappes phréatiques, si bien que plusieurs de ces petites régions furent des zones humides, insalubres, domaines des fièvres. Pour les assainir, on a tenté de maîtriser les nappes en creusant des étangs (Sologne, Brenne, Montmorillonnais, Double). Le défrichement a eu aussi des conséquences sur la dynamique pédologique puisqu'il a favorisé le passage des sols lessivés aux sols podzoliques puis aux podzols (DUCHAUFOR 1948).

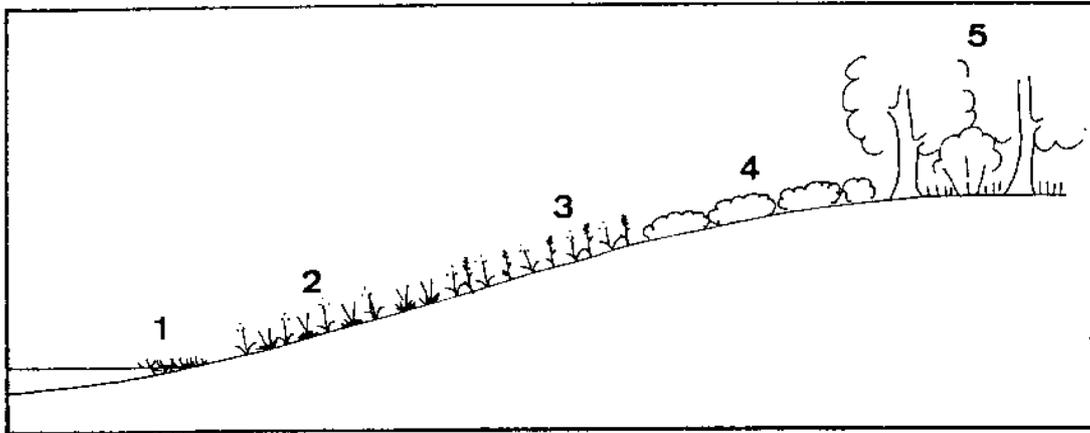
Les paysages actuels montrent la juxtaposition de forêts restées plus ou moins naturelles, de formations régressives (landes secondaires thermo- et eu-atlantiques, manteaux préforestiers, prairies) et d'étangs oligotrophes à niveau hydrique variable entre l'hiver et l'été. Autour de ces étangs, la végétation est influencée par la durée de submersion et s'organise en ceintures successives, comme le montrent les transects suivants :

Transect 82 : entre Sainte-Hélène et Nostang (56)



1. petite mare très atterrie, fermée par un talus
2. végétation oligotrophe subaquatique : *Hyperico-Potametum oblongi* ou *Scirpetum fluitantis*
3. groupement amphibie de bas-niveau : *Eleocharetum multicaulis*
4. groupement amphibie de niveau moyen : *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae*
5. moliniaie : *Caro verticillati-Molinietum*
6. lande mésophile : *Ulicii gallii-Ericetum ciliaris*

Transect 83: étang en forêt de Preuilley-sur-Claise (37)



1. groupement oligotrophe subaquatique : *Hyperico-Potametum oblongi*
2. groupement amphibie de niveau moyen ; *Deschampsio-Agrostietum caninae*
3. groupement amphibie de haut niveau, sur sol minéral ; *Lobelio urentis-Agrostietum caninae*
4. lande : *Ulici minoris-Ericetum cinereae*
5. forêt thermo-atlantique

17.2.1. Le groupement amphibie à Canche sétacée : *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae* (Lemée 1937) de Fouc. 1980

17.2.1.1. Données floristiques

Le tableau 130 rassemble 43 relevés inédits synthétisés dans la colonne A. La colonne B résume 13 relevés provenant des sources suivantes :

- 5 rel. GAUME 1924b
- 7 rel. LEMÉE 1937 (tb. 45)
- 1 rel. DE FOUCAULT 1980b (tb. 1 : rel. 9)

17.2.1.2. Synfloristique et statut phytosociologique

On reconnaîtra le *Deschampsio-Agrostietum caninae* à la juxtaposition d'espèces des bas-marais atlantiques (*Agrostis canina*, *Carum verticillatum*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Cirsium dissectum*, *Carex demissa*, *Galium debile*...) et d'espèces amphibies transgressives des *Littorelletea* (*Eleocharis multicaulis*, *Juncus bulbosus* et *Baldellia ranunculoides*, surtout). *Deschampsia setacea* peut être considérée comme caractéristique locale. Le premier groupe d'espèces distingue bien ce groupement du véritable *Eleocharietum multicaulis* des niveaux inférieurs, plus longuement submergés.

Cette association a été isolée très tôt puisque dès 1924, GAUME seul (1924a, 1924b, 1925), puis en collaboration avec ALLORGE (1931) a attiré l'attention des phytogéographes sur ce "pré acide à *Agrostis canina* et *Juncus acutiflorus*". Pourtant, seul LEMÉE (1937) l'étudie en phytosociologie, sans toutefois bien le distinguer d'autres groupements à *Agrostis canina*. C'est pourquoi, récemment (1980b), j'ai individualisé cette association sous le nom de *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae* (Lemée 1937) de Fouc. 1980.

17.2.1.3. Physionomie et phénophases

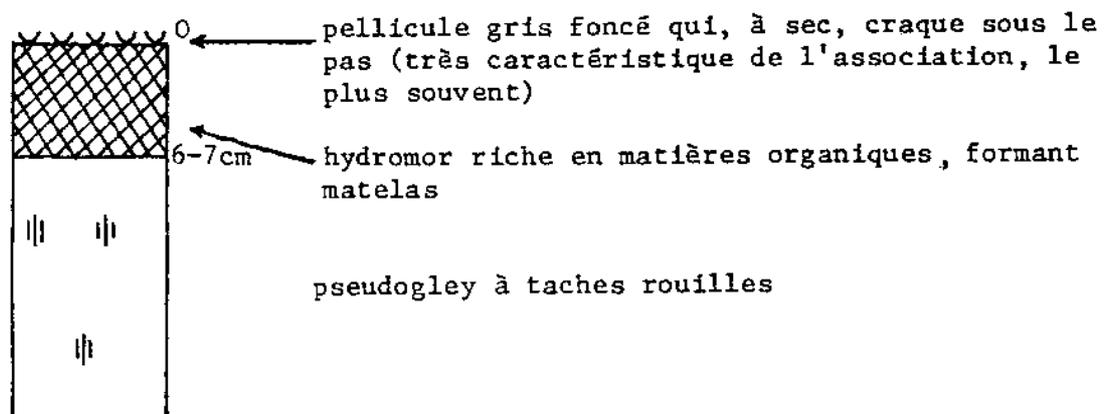
Les individus de *Deschampsio-Agrostietum* sont le plus souvent des communautés ouvertes. Les espèces rampantes y ont un rôle physionomique important : *Agrostis canina*, *Galium debile*, *Hydrocotyle vulgaris*. D'une manière générale, on doit aussi noter des convergences morphologiques remarquables entre l'appareil végétatif de diverses espèces, surtout au niveau de la finesse ou l'étroitesse des feuilles : *Agrostis canina*, *Galium debile*, *Deschampsia setacea* ; même des dicotylédones telles que *Scorzonera humilis* et *Cirsium dissectum* sont représentées par des morphoses à feuilles plus étroites que les morphoses classiques (fo. *angustifolia*).

La phénologie est essentiellement tardi-vernale et estivale, le développement commençant après la baisse des eaux.

17.2.1.4. Synécologie et variations

Le *Deschampsio-Agrostietum* est une association typiquement amphibie, caractérisant des sites de landes où le niveau de l'eau varie horizontalement. Toutefois, il ne supporte pas des submersions trop prolongées. Cette dernière observation explique les transects 82 et 83 précédemment présentés : dans les niveaux inférieurs, longuement inondés, se développent les groupements amphibies des *Littorelletea* (*Hyperico-Potametum oblongi*, *Scirpetum fluitantis* et, un peu au-dessus, *Eleocharetum multicaulis*) ; dans les niveaux supérieurs, moins longuement inondés, on observe le *Deschampsio-Agrostietum*. Cela explique aussi pourquoi des espèces des *Littorelletea* participent à la définition floristique de cette association. Celle-ci apparaît donc comme charnière entre les *Littorelletea* et les associations de niveau supérieur, moliniaïes ou landes à *Eriacacées*.

Le substrat doit être organique et ce caractère écologique différencie le *Deschampsio-Agrostietum* du *Lobelio-Agrostietum*, surtout lié aux chemins traversant les landes (voir III-17-6-2), à substrat minéral (argileux à sableux). Cette observation explique le transect 83 dans lequel le *Lobelio-Agrostietum* relaie le *Deschampsio-Agrostietum* sur substrat peu ou pas organique. L'examen d'un profil effectué sous *Deschampsio-Agrostietum* montre les caractères suivants :



L'horizon organique permet aussi de différencier le *Deschampsio-Agrostietum* de l'*Oenanthe fistulosae-Agrostietum* étudié dans quelques systèmes alluviaux (voir III-4-5, III-5-4) ; mais j'ai montré que ce dernier évolue vers le *Deschampsio-Agrostietum* par enrichissement du substrat en matières organiques. Ainsi peut-on relier les systèmes alluviaux et les systèmes régressifs.

Selon la nature du substrat, on peut observer les variations suivantes :

- la sous-association *typicum* nov. (rel. - type : 12/130) est différenciée par *Galium debile*, *Juncus acutiflorus*, *Baldellia ranunculoides*...; c'est le volet acidiphile de l'association, que l'on rencontre le plus souvent. Au sein de cette sous-association, on peut observer une variante plus mésotrophe à *Lythrum salicaria*, *Lotus uliginosus*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*... par opposition à une variante très oligotrophe et paucispécifique ;

- la sous-association *caricetosum hostianae* nov. (rel.-type : 38/130) est beaucoup plus rare puisqu'elle n'est connue que du marais de Saint-Hilaire-Petiville (50) ; elle est liée à des tourbes à tendance alcaline et entre en contact avec la variante à *Dactylorhiza maculata* du *Cirsio-Schoenetum nigricantis* (voir III-5-9). Des transgressives de cette tourbière de transition peuvent s'y observer (*Schoenus nigricans*, *Carex pulicaris*, *Dactylorhiza incarnata*), ainsi que *Juncus maritimus*, très inattendu ici. Il s'agit donc d'une remarquable variation qui pourrait avoir valeur d'association à part entière si on la retrouvait en d'autres sites.

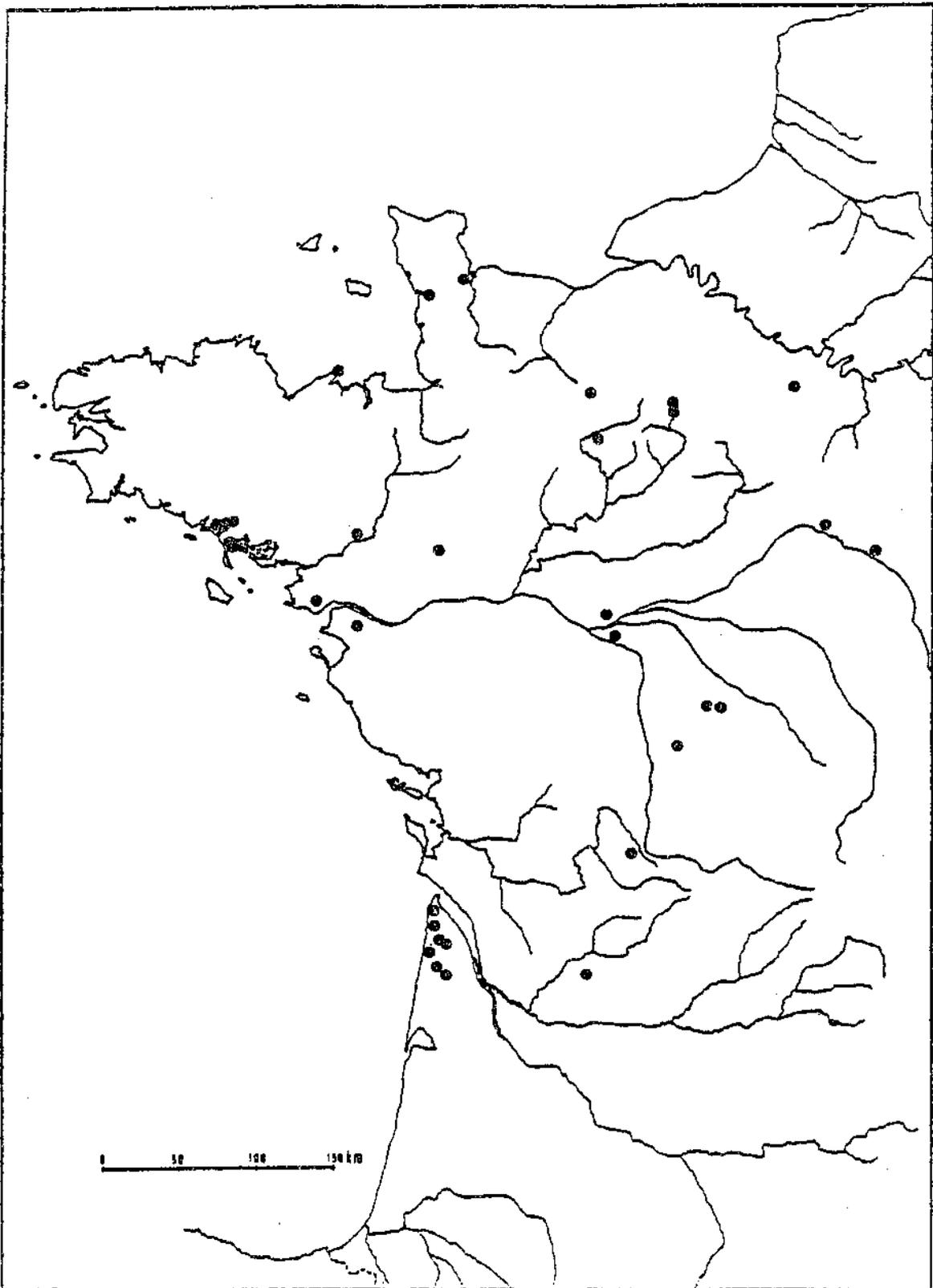
Le tableau 130 montre enfin 2 relevés particuliers (n^{os} 36 et 37) qui s'intègrent mal dans l'une ou l'autre de ces sous-associations ; ils proviennent des landes de Gascogne et sont différenciés par *Schoenus nigricans*. Ici, cette espèce a une signification différente que dans le cas du *Deschampsio-Agrostietum caricetosum hostianae* : elle doit être considérée comme transgressive de l'*Eri-co scopariae-Molinietum* (toujours très riche en *Schoenus nigricans*), qui constitue un contact privilégié pour ces 2 relevés.

17.2.1.5. Synchorologie

Comme le montre la carte chorologique 70, le *Deschampsio-Agrostietum caninae* possède son centre de gravité dans les régions thermo-atlantiques de l'ouest de la France. La première allusion en date semble être celle de GADECEAU (1909). Depuis, il a été étudié en Sologne (ALLORGE et GAUME 1931) et autres régions ligériennes (GAUME 1924a, 1924b). Il est encore fréquent dans le Morbihan, aux environs de Ploemel et Erdeven, où il s'enrichit d'une espèce rarissime pour la flore française, *Eryngium viviparum* (l'*Eleocharetum multicaulis cirsietosum dissecti* décrit par CLEMENT et TOUFFET (1983) doit se rattacher au *Deschampsio-Agrostietum* ; on y observe l'*Eryngium*) ; un bel exemple en existe à Saint-Laurent. L'association se raréfie vers les régions orientales et septentrionales ; elle a dû exister en forêt de Rambouillet (BOURNERIAS 1972) et sur quelques plateaux de Brie (GAUME 1925). Elle semble se terminer en Ardenne française (JOUANNE 1926), mais n'y a pas été étudiée récemment. Vers le nord-ouest de la France, elle est relayée par un groupement vicariant étudié plus loin (III-17-5-2). Dans le domaine continental européen, elle est remplacée par une association bien connue, le *Carici canescenti-Agrostietum caninae*, qui parvient en limite occidentale de son aire dans le nord de la France (MERIAUX 1980). Vers l'Espagne, le *Deschampsio-Agrostietum* ne semble pas exister ; il est remplacé par de petits groupements amphibies charnières, tels ceux décrits par RIVAS-GODAY (1964, p. 238-239).

Dans l'ensemble, c'est une association en très nette régression dans notre pays ; paradoxalement, je ne l'ai pas rencontrée au cœur des grandes landes de Gascogne, où, pourtant, des lagunes à niveau phréatique variable sont fréquentes. Elle y est remplacée par un remarquable groupement à *Agrostis canina* et *Thorella verticillatunundata* (voir III-17-3-3).

CARTE 70



DESCHAMPSIO SETACEAE-AGROSTIETUM CANINAE

17.2.2. La moliniaie acidiphile : *Caro verticillati-Molinietum coeruleae* (Lemée 1937) Géhu 1976 ap. Clément 1978.

17.2.2.1. Données floristiques

Le tableau 131 rassemble 17 relevés inédits synthétisés dans les colonnes A₁ (tous relevés, sauf rel. 10) et A₂ (rel. 10). Il résume aussi 96 relevés, synthétisés dans les colonnes B et C, et provenant des sources suivantes:

- col. B₁ : 7 rel. CLEMENT 1978 (tb. du *Caro-Molinietum*, race à *P. lancifolium* : rel. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8)
1 rel. GEHU 1964 (p. 85)
- col. B₂ : 1 rel. CLEMENT 1978 (tb. du *Caro-Molinietum*, race à *P. lancifolium* : rel. 4)
- col. C₁ : 5 rel. DUCHAUFOR 1948 (p. 98)
2 rel. VANDEN BERGHEN 1969 (p. 386 : rel. 1, 2)
4 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (tb. 6 : rel. 1, 2, 8, 9)
8 rel. GHESTEM et GEHU 1974. (p. 21, 23 - rel. 1 à 3-, 25 - rel. 4 -, 29 - rel. 1 à 4-)
11 rel. GHESTEM et VILKS 1978 (tb. IV : rel. 14 à 24)
2 rel. DELPECH et FRILEUX 1978 (rel. 4, 7)
20 rel. LEMEE 1937 (tb. 42 : rel. 2 à 7 ; tb. 43 : rel. 1 à 8, 10 ; tb. 44)
15 rel. GEHU (inédit, cap Fréhel)
2 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb. 1 : rel. 10, 14)
- col. C₂ : 9 rel. GHESTEM et WATTEZ 1978 (tb. 6 : rel. 3 à 7, 10, 11 ; tb. 7)
3 rel. DELPECH et FRILEUX 1978 (rel. 1, 2, 6)
5 rel. DELPECH 1978 (rel. 9, 12, 14, 15, 16)
1 rel. GHESTEM et GEHU 1974 (p. 29 rel. 5)

17.2.2.2. Synfloristique et statut phytosociologique

La moliniaie occidentale est caractérisée par la combinaison de deux groupes sociologiques d'espèces. Le premier réunit des espèces de bas-marais atlantiques : *Molinia coerulea*, *Carum verticillatum*, *Juncus acutiflorus*, *Cirsium dissectum*, *Scutellaria minor* ; le second réunit des chamaephytes transgressives de landes atlantiques : *Erica tetralix*, *Ulex minor*, *Calluna vulgaris*, *Erica ciliaris*, plus rarement *Gentista anglica*. C'est surtout par ce dernier que le groupement se distingue fondamentalement du *Caro-Juncetum acutiflori*, la tourbière acide atlantique étudiée antérieurement (III-2-9). D'ailleurs dans la moliniaie, il manque très souvent *Epilobium palustre*, *Ranunculus flammula*, *Wahlenbergia hederacea*, *Carex laevigata*, *C. echinata*, *C. nigra*, hôtes habituels du *Caro-Juncetum*. Enfin, on doit considérer *Gentiana pneumonanthe* comme caractéristique locale de la moliniaie, mais elle n'est pas très fréquente.

Cette association à *Molinia coerulea* est bien connue depuis les recherches de LEMEE (1937) sur le Perche, puisqu'elle a été décrite par cet auteur sous le nom de *Molinietum atlanticum*, modernisé en *Caro verticillati-Molinietum coeruleae* par CLEMENT (1978) à la suite des remarques de GEHU, au colloque sur les prairies humides (Lille 1976).

17.2.2.3. Physiologie et phénophases

Le *Caro-Molinietum* se distingue aisément du *Caro-Juncetum* par sa physiologie imposée par la dominance de *Molinia coerulea*. Mais, on vient de voir qu'il s'agit plus que d'un simple faciès et que des combinaisons floristiques

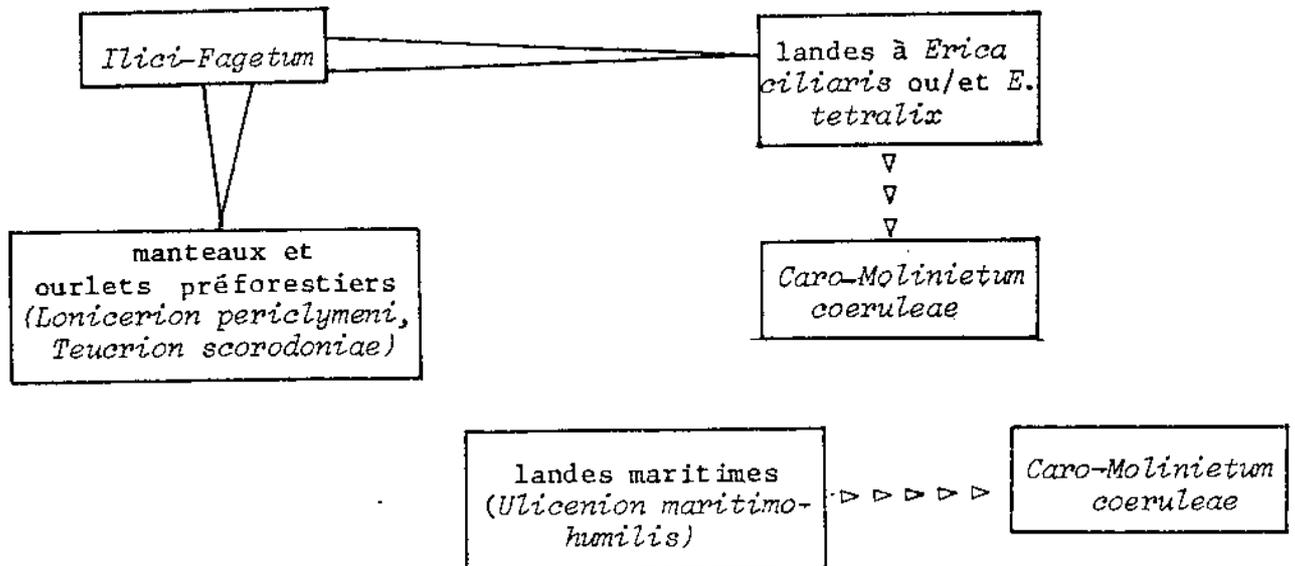
originales séparent les deux communautés. Malgré la présence des chamaephytes, il ne s'agit pas d'une lande, les hémicryptophytes imposant une structure biologique de prairie à la moliniaie occidentale.

Les floraisons y sont discrètes car la molinie tend à étouffer quelque peu les espèces associées, souvent peu abondantes. Elles peuvent se succéder de la fin du printemps au début de l'automne, une phénophasse tardive étant effectivement marquée par l'épanouissement de la gentiane pneumonanthe. Les strates basses peuvent être plus colorées car c'est à ce niveau que fleurissent les éricacées.

.17.2.2.4. Synécologie, syndynamique et variations

Le *Caro-Molinietum coeruleae* est caractéristique des sols hydromorphes à pseudo-gley, à pédogenèse influencée par une nappe d'eau à variation verticale. Il est en relation systémique avec des forêts acidiphiles occidentales et s'inscrit dans une série dynamique régressive à laquelle appartiennent aussi des landes à *Ericaceae* ; il peut dériver de celles-ci sous l'influence d'actions anthropogènes extensives, notamment les incendies, moins souvent le pâturage extensif. Ces actions favorisent les hémicryptophytes, plus souples que les chamaephytes, lesquels se maintiennent plus ou moins dans les communautés dérivées.

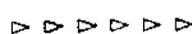
Dans le Massif armoricain, le Perche, le bas-Limousin, les forêts potentielles acidiphiles relèvent de l'*Ilici-Fagetum* et de ses formes dérivées ; les landes secondaires se rapportent surtout aux groupes mésophiles et hygrophiles sous-atlantiques (*Ulici minoris-Ericetum ciliaris*, *Ulici minoris-Ericetum tetralicis*) et hyper-atlantiques (*Ulici gallii-Ericetum ciliaris*, *Ulici gallii-Ericetum tetralicis*). Plus rarement, ce sont des landes maritimes de l'*Ulicenion maritimo-humilis*. On peut donc avoir les schémas relationnels suivants :



en attribuant aux flèches les significations suivantes :

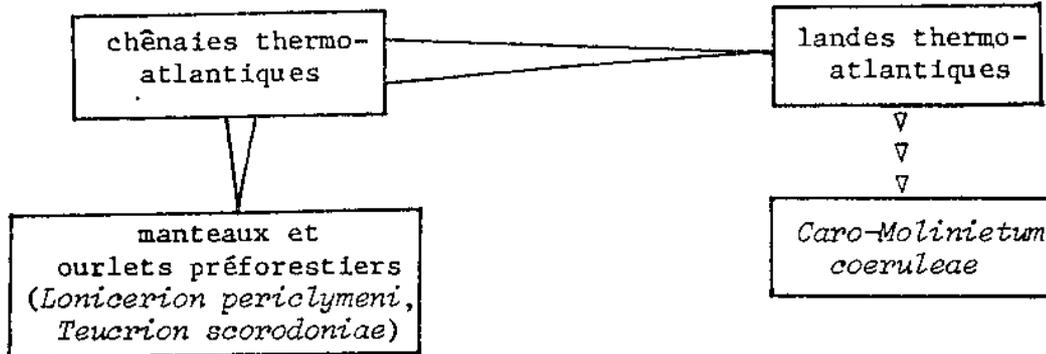


relation dynamique régressive (pointe tournée vers les groupements dérivés)



action anthropique extensive

Dans d'autres régions atlantiques françaises (Sologne, Brenne, Double périgourdine), le *Caro-Molinietum* s'inscrit dans une série régressive dérivant de chênaies thermo-atlantiques à *Quercus robur* ou *Quercus pyrenaica* (ce lui-ci, surtout au sud de la Charente). Les landes correspondantes sont à base d'*Erica ciliaris*, *E. scoparia*, *E. tetralix*, *Pseudarrhenatherum longifolium* (*Scopario-Ericetum tetralicis*, *Ulici minoris-Scoparietum*, *Arrhenathero thorei-Ericetum ciliaris*). On a alors le schéma relationnel suivant :



La diversité des origines du *Caro-Molinietum coeruleae* doit se refléter dans sa composition floristique au niveau de variations (à *Erica tetralix-Ulex minor*, *Erica tetralix-Ulex gallii*...). Il n'est pas possible de les mettre toutes en évidence actuellement. Il est cependant possible d'isoler une race thermo-atlantique à *Erica scoparia*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Quercus pyrenaica* du *Caro-Molinietum*, pour le schéma relationnel précédent. Dans l'avenir, il faudrait étudier la moliniaie atlantique dans ses rapports dynamiques avec les groupements dont elle dérive afin d'en mieux cerner les variations.

L'origine habituelle du *Caro-Molinietum* montre clairement que cette association n'a, a priori, rien à voir avec les systèmes prairiaux alluviaux et que, par conséquent, les espèces prairiales banales y sont très secondaires. L'analyse synfloristique démontre, effectivement, qu'un petit nombre seulement de relevés (tb. 131 : col. A₂, B₂, C₂) comportent quelques espèces prairiales. Ces relevés peuvent correspondre à des moliniaies parcourues extensivement par le bétail ou à des tourbières asséchées par le drainage. On peut, en effet, observer le passage du *Caro-Juncetum acutiflori* ou du *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis* au *Caro-Molinietum* en quelques années, par assèchement du milieu, lequel favorise l'apparition des éricacées. On se souvient avoir remarqué une origine semblable pour la moliniaie à *Myrica gale* de quelques systèmes hygrophiles (III-5-10). Ainsi peut-on relier les systèmes dynamiques régressifs et les systèmes hygrophiles alluviaux.

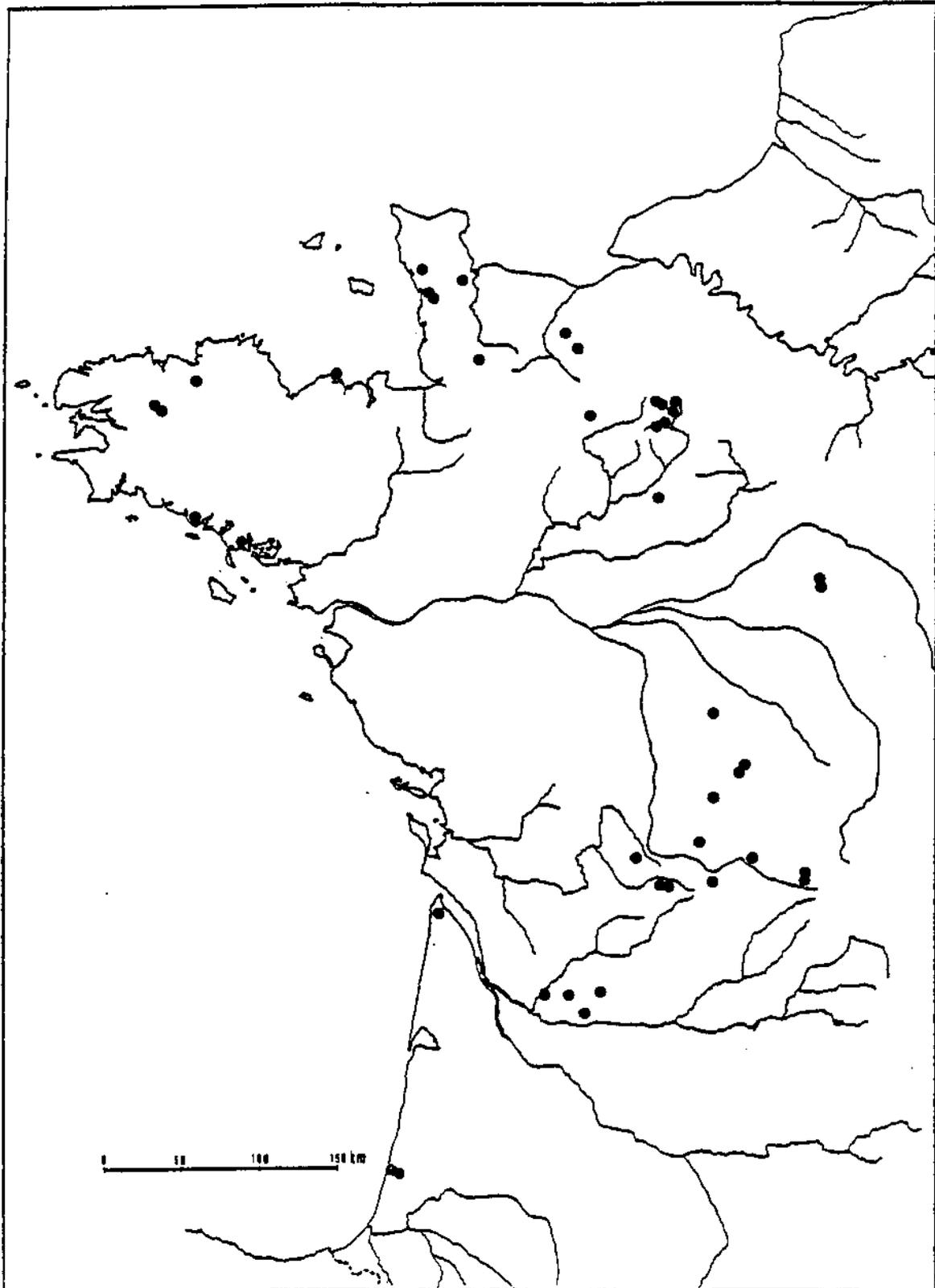
On doit enfin signaler une intéressante variation observée par LEMEE (1937, tb. 42) : une variante plus neutrophile du *Caro-Molinietum*, différenciée par *Genista tinctoria*, *Selinum carvifolia*, *Juncus subnodulosus*, *Epipactis palustris*, *Schoenus nigricans* ; elle dérive de formes de tourbières alcalines (*Cirsio-Schoenetum nigricantis*) par assèchement. J'ai observé un phénomène voisin pour le *Cirsio-Schoenetum* des marais de Carentan (Manche) ; le relevé suivant montre l'apparition d'espèces indicatrices d'assèchement (*Erica tetralix*, *Festuca tenuifolia*) dans cette tourbière de transition :

Saint Georges de Bôhon (50 ; 17-06-82)

Surface : 10 m² ; recouvrement : 100%

Molinia coerulea 32, *Carex pulicaris* 12, *Carum verticillatum* +, *Cirsium dissectum* +, *Carex demissa* 12, *Erica tetralix* 22, *Festuca tenuifolia* 23, *Carex*

CARTE 71



CARO VERTICILLATI-MOLINIETUM COERULEAE

hostiana 12, *Juncus subnodulosus* 22, *Anagallis tenella* 22, *Hydrocotyle vulgaris* 22, *Scorzonera humilis* 12, *Carex echinata* 13, *Carex lasiocarpa* 32, *Carex panicea* +, *Agrostis canina* 12, *Potentilla erecta* 22, *Dactylorhiza maculata* 11, *Sieglingia decumbens* 11, *Pedicularis sylvatica* 12, *Anthoxanthum odoratum* 22, *Phragmites australis* +°.

17.2.2.5. Synchorologie

La carte chorologique 71 résume l'ensemble des stations connues de *Caro-Molinietum* dans l'ouest de la France. L'association est manifestement centrée sur le bas-Limousin, le Perche et le Massif armoricain; en basse-Bretagne, elle est représentée par une race à *Peucedanum lancifolium* (tb. 131 : col. B₁-B₂) surtout étudiée par CLEMENT (1978). Elle pénètre dans l'aire d'autres moliniaies territoriales (*Peucedano-Molinietum*, *Erica scopariae-Molinietum*) à la faveur de substrats plus acides; dans ces régions, elle s'enrichit d'ailleurs en espèces thermophiles (race à *Erica scoparia*). Au nord de la Seine et vers le centre-est de la France, le *Caro-Molinietum* est relayé par des moliniaies sub-atlantiques, le *Junco-Molinietum* et le *Cirsio dissecti-Molinietum*.

17.2.3. La moliniaie ligérienne : *Peucedano gallici-Molinietum coeruleae* Del. et Géhu 1974

17.2.3.1. Données floristiques

Le tableau 132 rassemble 17 relevés inédits de ce groupement, synthétisés dans la colonne A. La colonne B résume 5 relevés de DELELIS et GEHU (1974, p. 146).

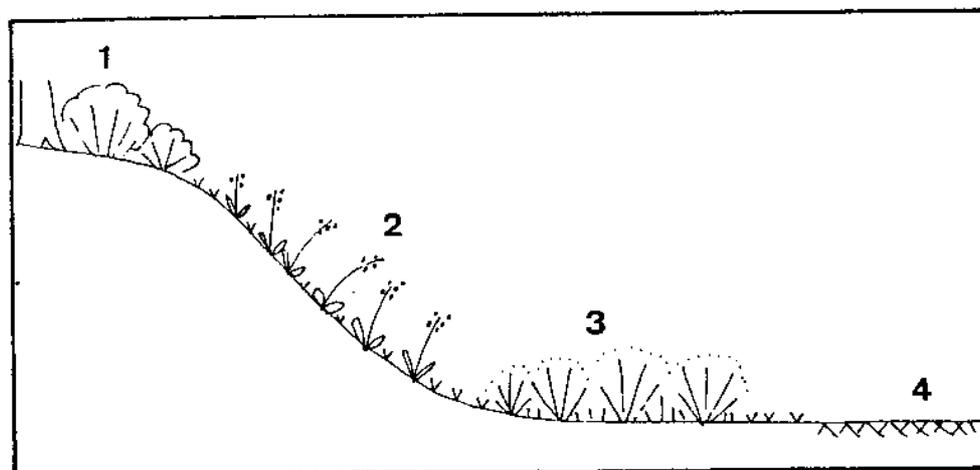
17.2.3.2. Synfloristique et statut phytosociologique

La moliniaie ligérienne est floristiquement définie par la combinaison de 3 groupes sociologiques : un groupe d'espèces de bas-marais (*Molinia coerulea*, *Scorzonera humilis*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, *Carex panicea*...), un groupe d'espèces des ourlets thermophiles neutro-acidiphiles entrant dans la composition floristique du *Peucedano gallici-Pulmonarietum longifoliae* (DE FOUCAULT, FRILEUX et DELPECH 1983 : *Peucedanum gallicum*, *Serratula tinctoria*, *Hypericum pulchrum*, *Melampyrum pratense*, *Pulmonaria longifolia*), enfin un groupe de chamaephytes des landes occidentales (*Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Genista anglica*). Il n'est pas nécessaire d'insister longuement sur la différenciation de cette association vis-à-vis du *Caro verticillati-Molinietum*, tant elle est claire. Il faut, en fait, rapprocher la moliniaie ligérienne du *Peucedano gallici-Molinietum coeruleae* décrit par DELELIS et GEHU (1974), bien que les relevés inédits rassemblés dans le tableau 132 soient beaucoup plus diversifiés que ceux plus fragmentaires présentés par ces auteurs.

17.2.3.3. Synécologie, syndynamique et variations

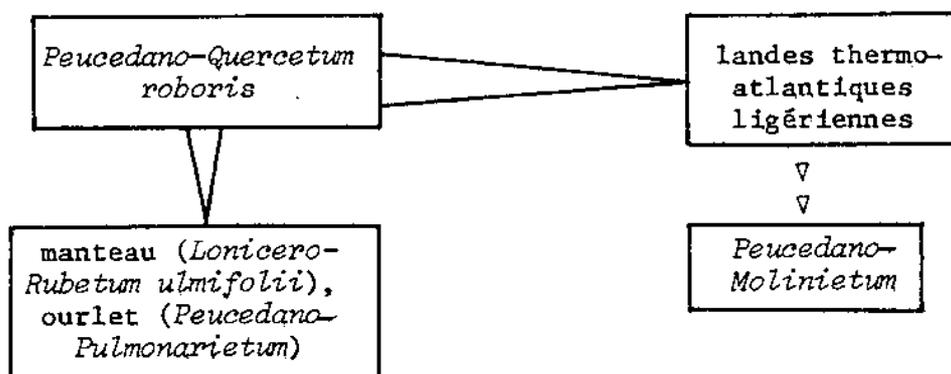
Le *Peucedano-Molinietum* est un groupement mésohygrophile oligotrophe apparaissant dans une série dynamique régressive dérivant de la chênaie thermo-atlantique ligérienne, le *Peucedano gallici-Quercetum roboris*. Il se localise dans les clairières et les laies forestières, sur sols argileux hydromorphes à pseudo-gley. L'origine du *Peucedano-Molinietum* explique la parenté floristique entre cette association et l'ourlet, le *Peucedano-Pulmonarietum longifoliae*. Les relations entre les deux peuvent être schématisées sur ce transect spatial :

Transect 84 : forêt d'Orléans, vers Ingrannes (45)



1. forêt thermophile, *Peucedano-Quercetum*
2. ourlet thermophile : *Peucedano-Pulmonarietum*
3. moliniaie régressive : *Peucedano-Molinietum*
4. route

On peut donc présenter le schéma relationnel suivant, les flèches ayant la même signification que pour le schéma relatif au *Caro-Molinietum* :



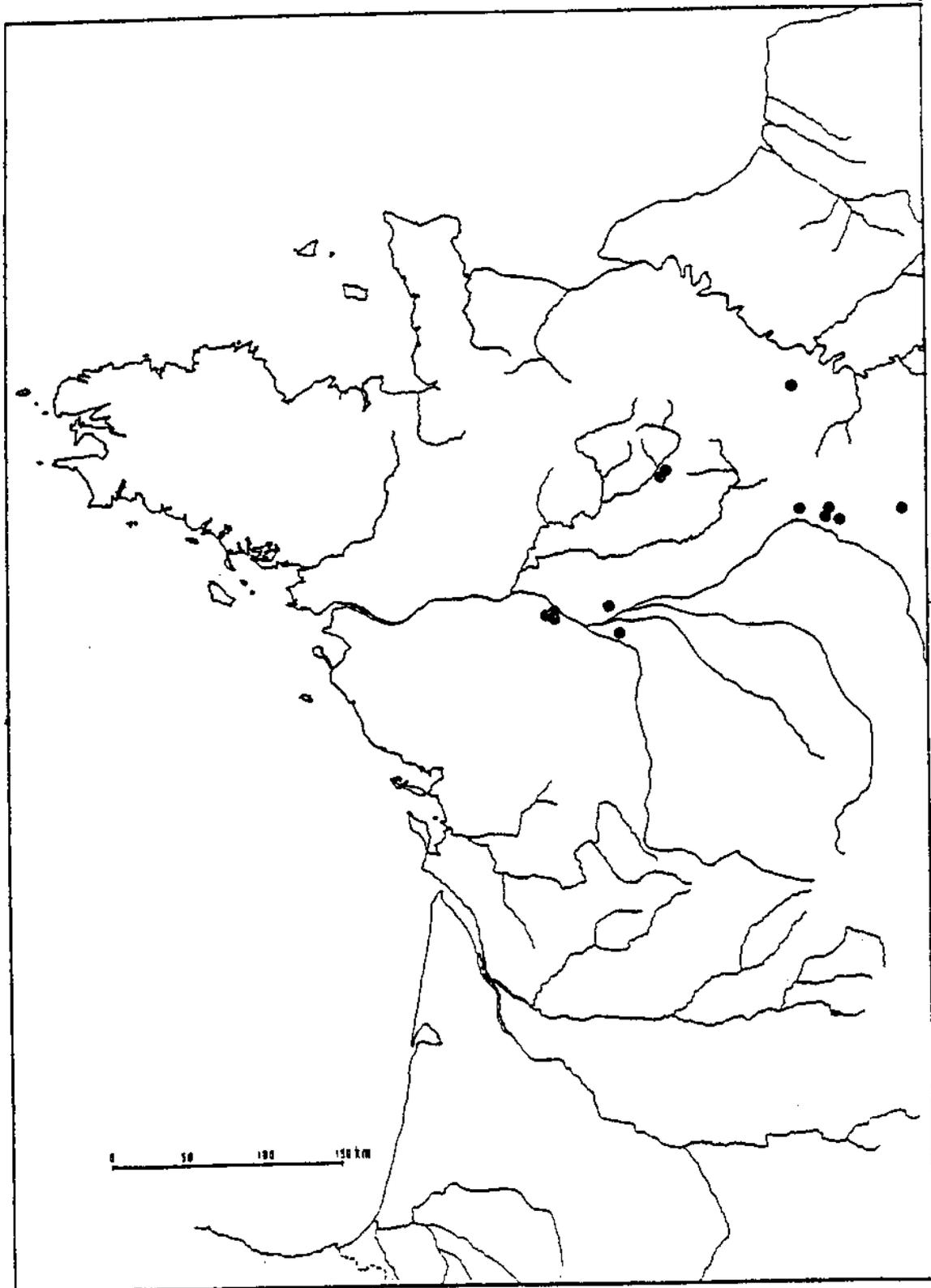
Ainsi le *Peucedano-Molinietum* apparaît comme une charnière entre les végétations régressives (manteaux, ourlets, landes) et les bas-marais.

L'association varie peu, sur l'ensemble des relevés rassemblés ici. On doit cependant signaler l'existence d'une variante à *Cirsium tuberosum*, *Erica scoparia*... observée surtout dans les bois situés entre Doué-la-Fontaine (49) et la Loire ; elle précise des relations synfloristiques possibles entre le *Peucedano-Molinietum* et le *Blackstonia-Silaetum silae ericetosum scopariae* (voir III-17-3-6) dont *Cirsium tuberosum* est localement caractéristique.

17.2.3.4. Synchorologie

La carte chorologique 72, qui réunit les stations connues de *Peucedano-Molinietum coeruleae*, montre que l'association est centrée sur les régions ligériennes, surtout Orléanais et Sologne (elle semble exister en forêt de

CARTE 72



PEUCEDANO GALLICI-MOLINIETUM COERULEAE

Montargis, DUCHAUFOR 1948, p. 67). Elle suit en fait l'aire du *Peucedano-Quercetum* et du *Peucedano-Pulmonarietum longifoliae* auxquels elle est liée. Elle atteint quelques-unes de ses limites orientales en forêt de Rambouillet (DELELIS et GEHU 1974) et en Brie (GAUME 1925). Vers l'ouest, elle atteint les limites de la Vendée et du Perche (dans son texte, LEMEE 1937 cite une "variété acide du *Molinietum*" à *Peucedanum gallicum*, *Pulmonaria longifolia* ; toutefois ces espèces manquent dans les relevés 8 et 9 du tableau 43, auxquels il renvoie).

17.3. Les paysages de landes entre Charente et Adour

17.3.1. Introduction géographique

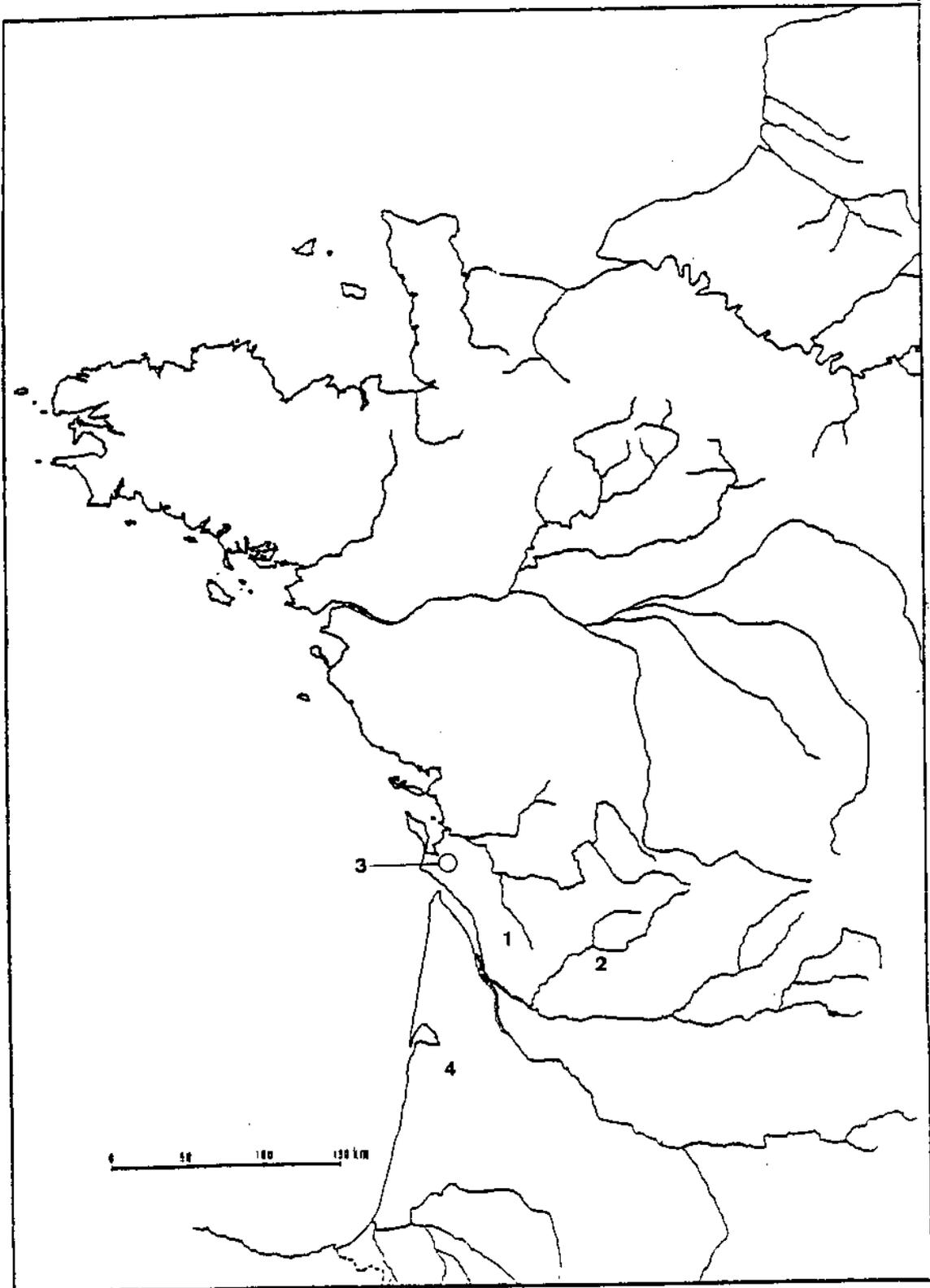
Au sud de la Charente, des substrats géologiques très particuliers influencent profondément la végétation, ce qui justifie une étude distincte de celle de paysages plus septentrionaux.

L'examen de la carte géologique des régions situées au sud de la Charente montre que les terrains secondaires jurassiques et crétacés cèdent la place à des assises tertiaires, sauf le long du Massif central (Périgord secondaire, ou "Périgord noir", Quercy). Historiquement différents, donc, ces terrains le sont aussi de par leur nature géologique : ce sont surtout des sables détritiques ferrugineux continentaux. Selon leur origine, ils déterminent deux grandes régions de landes (carte 73) :

- au nord de la Gironde, la région de Montendre-Montlieu (1) se prolonge vers l'est par le Périgord blanc (2) ou Double (entre Dronne et Isle) et se retrouve ponctuellement aux limites de la région maritime dans le célèbre site de Cadeuil (3). De l'étude de COLMONT (1974), on peut extraire les éléments suivants : ces sables peuvent d'abord correspondre au "Sidérolithique" yprésien et représenter ce qui reste des effets d'un paléoclimat tropical sur des dépôts quartzeux détritiques, complexes, enrichis en argiles ferrugineuses ; la roche-mère des sols actuels est donc un sol ferrallitique fossile reposant sur les calcaires secondaires. Les sables de base peuvent correspondre aussi aux sables lutétiens du Périgord, à minéraux lourds. Ces régions constituent des "pré-landes de Gascogne";
- au sud de la Gironde, la grande région des Landes de Gascogne (4) détermine un vaste triangle dont les trois sommets correspondent à la pointe de Grave au nord, à la confluence Basse-Garonne à l'est, et aux environs de Saint-Vincent-de-Tyrosse au sud. Le substrat est formé de sables quartzeux éolisés, riches en éléments grossiers. Ils auraient été déposés au niveau d'un vaste golfe par les torrents de l'ère tertiaire descendus des Pyrénées, puis auraient été remaniés par le vent (JAMBU et RIGHI 1973). Les reliefs sont minimes. Pourtant, çà et là, au milieu des pinèdes, on peut observer des "lagunes", mares rondes ou ovales, de 10 à 80 mètres de diamètre, peu profondes (2 mètres au maximum), au fond plus ou moins tourbeux. Le déterminisme de leur formation est encore hypothétique : elles pourraient correspondre à des lentilles de glace périglaciaires qui auraient donné ces mares par effondrement à la suite du réchauffement climatique. Ces lagunes sont en relation avec la nappe phréatique, si bien que le niveau hydrique y varie selon la saison. Par ailleurs, les vents d'ouest ont dressé un long cordon de dunes vives qui interdisent l'accès à l'océan aux eaux venues de l'intérieur. Ainsi se seraient formés les grands étangs d'eau douce landais, du nord au sud : étangs de Hourtin, Lacanau, Cazaux, Biscarosse, Aureilhan, Léon, Soustons. Certains parviennent à communiquer avec l'océan par l'intermédiaire de petits cours d'eau, les "courants", qui coupent les cordons dunaires.

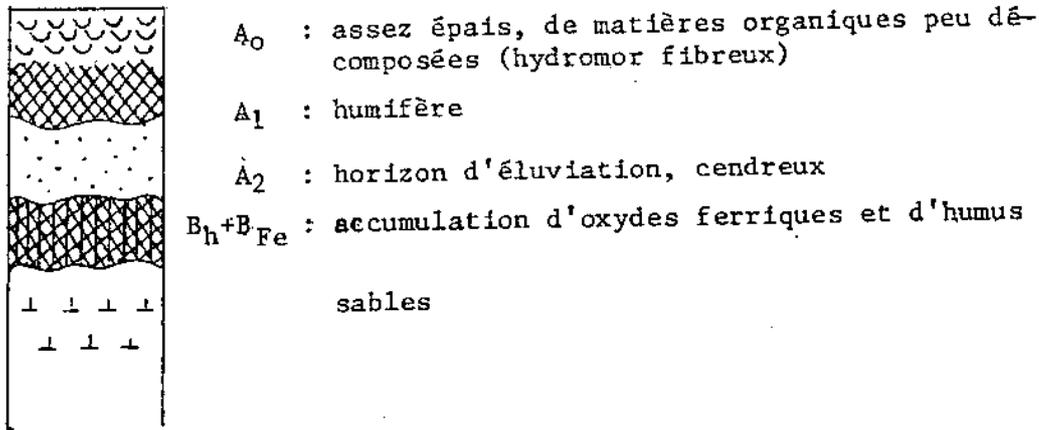
Sur les matériaux filtrants que sont ces sables tertiaires, la dégradation de la forêt initiale a induit l'évolution du sol primitif vers un podzol humo-ferrugineux. Par ailleurs, la présence de nappes phréatiques à oscillations saisonnières permet la différenciation de pseudo-gley. Elle entraîne aussi la formation d'un horizon durci, l'aliol, ciment ferrugineux agglutinant les grains de sable en une croûte difficilement pénétrable par les racines.

CARTE 73



SITES DES LANDES DE GASCOGNE

Cet horizon constitue ainsi un obstacle au drainage rapide des eaux en hiver, ce qui explique l'existence de nappes perchées. DUCHAUFOR (1948) a d'ailleurs montré que la présence d'un alios est fonction de l'âge du sol ; le podzol jeune ne montre pas d'alios, au contraire du podzol évolué. Le profil-type d'un tel sol peut être ainsi décrit :



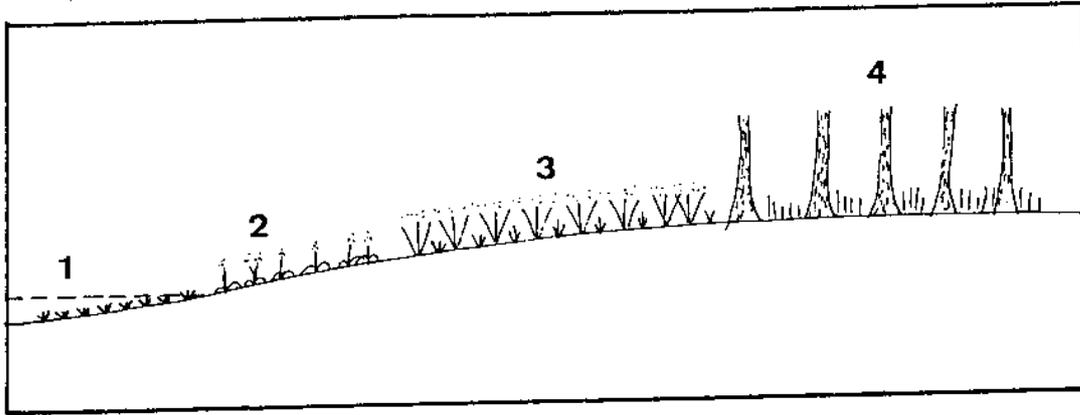
17.3.2. Les paysages végétaux

Même pressé, le voyageur qui traverse les landes de Gascogne ne peut manquer d'être frappé par les vastes plantations de pin maritime (*Pinus pinaster*). Effectivement, la forêt initiale a presque totalement disparu du grand triangle landais. Toutefois, l'observation des fragments forestiers qui persistent dans la région de Montendre-Montlieu et en Double périgourdine montre que la forêt primitive thermo-atlantique devait être dominée par des chênes (*Quercus robur*, *Q. pyrenaica*), à sous-bois de plantes acidiphiles dont certaines se retrouvent aussi dans l'ourlet (*Teucrium scorodonia*, *Euphorbia angulata*, *Potentilla montana*, *Melampyrum pratense*...). La dégradation de la forêt landaise a dû totalement changer la physionomie du paysage, favorisant l'évolution du sol et la remontée des nappes d'eau périodiques. Au XIX^{ème} siècle, on a systématiquement introduit le pin maritime pour tenter de valoriser ces régions déshéritées, après un certain assainissement des terrains.

Les activités rurales se concentrent surtout dans les clairières de la "pignada". Autour de la ferme landaise aux bâtiments éparpillés, à l'architecture originale, s'étendent quelques hectares de terres cultivées réservées aux productions de subsistance. Actuellement, toutefois, la culture du maïs-grain s'est sensiblement développée, grâce à la possibilité de l'irrigation à grande échelle lors des périodes critiques du développement de la céréale.

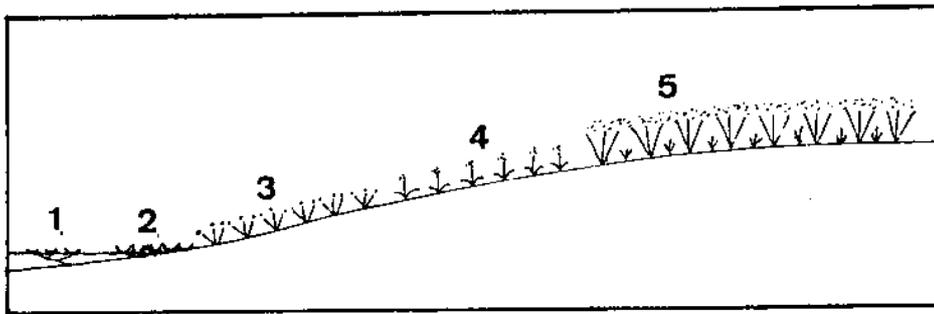
Si l'on excepte les strates herbacées des plantations de pin, la végétation semi-naturelle des landes se localise dans les nombreuses clairières et les coupe-feux de la pignada. La végétation hygrophile, qui nous retient plus particulièrement, est conditionnée par l'oscillation des nappes d'eau et par la topographie. Quelques transects le démontrent clairement :

Transect 85 : lande d'Arriouets, au nord de Sore (40), sur sables des landes :



1. lagune temporairement inondée, à fond tapissé de communautés des *Littorelletea*
2. groupement amphibie à *Thorella verticillatinundata*-*Agrostis canina*
3. moliniaie landaise : *Erico scopariae*-*Molinietum coeruleae typicum*
4. forêt de *Pinus pinaster*

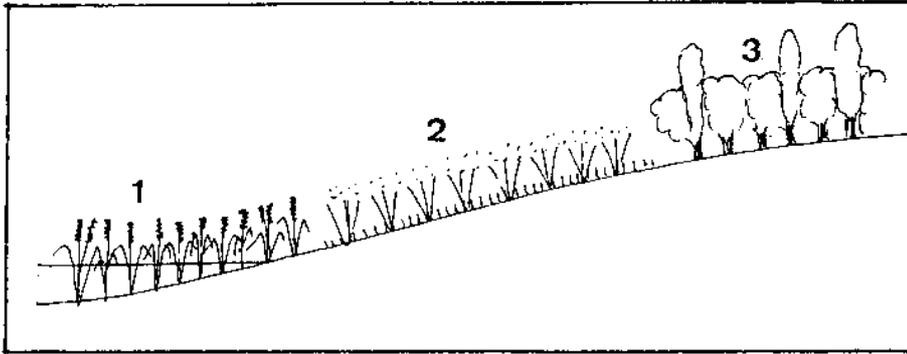
Transect 86 : Escallus (près de Léon, 40), Landes méridionales



1. végétation d'hydrophytes immergés (*Potametea*)
2. groupement amphibie inférieur : *Hyperico-Potametum oblongi*
3. groupement amphibie moyen : *Eleocharetum multicaulis*
4. groupement amphibie supérieur à *Thorella verticillatinundata*-*Agrostis canina*
5. *Erico scopariae*-*Molinietum typicum*

En dehors des grandes landes de Gascogne, on observe des paysages un peu différents au nord de la Gironde ; on y retrouve cependant quelques éléments communs :

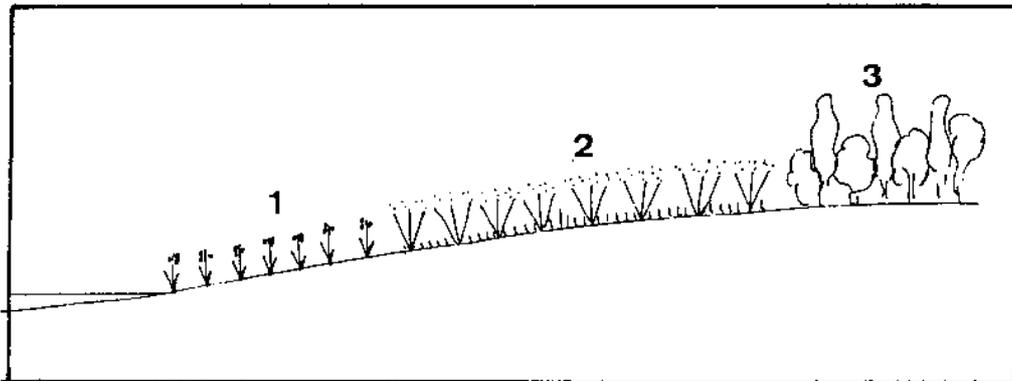
Transect 87 : Cadeuil (17), vers les carrières de sables



1. *Cladietum marisci*
2. moliniaie : *Erico scopariae-Molinietum silaetosum silai*
3. manteau thermo-atlantique à *Erica scoparia* et *Frangula alnus* décrit sous le nom de *Scopario-Franguletum alni* par J.-M. et J. GEHU (1974)

En d'autres points du site de Cadeuil, le transect est plus complet :

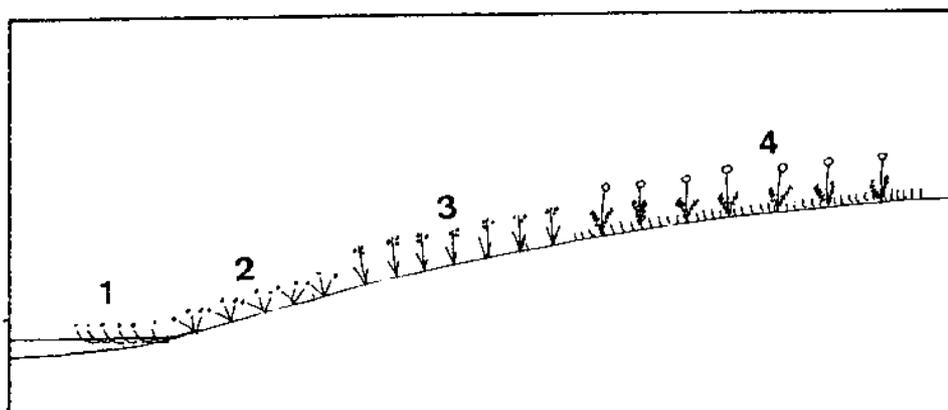
Transect 88



1. bas-marais à *Carex punctata-Scirpus holoschoenus*
2. *Erico scopariae-Molinietum silaetosum*
3. *Scopario-Franguletum alni*

Ce dernier transect rappelle une situation voisine observée dans les landes de Montendre :

Transect 89 : mare du Courtiou, à Corignac (17)



1. groupement amphibie inférieur : *Scirpetum fluitantis*
2. groupement amphibie moyen : *Eleocharetum multicaulis*
3. bas-marais à *Carex punctata-Scirpus holoschoenus*
4. *Blackstonia-Silaetum silai ericetosum scopariae*, qui prend la place de l'*Erico-Moliniétum* lorsque l'épaisseur des sables sidérolithiques s'amointrit, laissant poindre l'influence des calcaires marneux inférieurs

17.3.3. Le groupement à *Thorella verticillatinundata-Agrostis canina*

Les transects 85 et 86 comparés aux transects 82 et 83 montrent que dans le centre de la grande Lande (Landes de Gascogne), au-dessus de la ceinture des *Littorelletea*, le *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae* est remplacé par un groupement bien différent. Le tableau 133 en rassemble 10 relevés. Il montre que si l'on retrouve bien un fond floristique commun avec le *Deschampsio-Agrostietum* (*Eleocharis multicaulis*, *Agrostis canina*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Hypericum elodes*), le présent groupement s'en distingue par la présence presque constante de *Thorella verticillatinundata* et *Drosera intermedia* ; en outre, des espèces telles que *Deschampsia setacea*, *Galium debile*, *Cirsium dissectum*, *Juncus acutiflorus*, *Carex demissa* n'ont jamais été rencontrées. Ce groupement semble beaucoup plus oligotrophe que le *Deschampsio-Agrostietum*. En dehors de cette différence d'ordre trophique, les caractères écologiques sont voisins : groupement amphibie de haut niveau (au-dessus de l'*Eleocharetum multicaulis*) sur sol organique reposant sur les sables quartzeux ; en surface, on observe toujours une pellicule organique sèche, craquant sous le pas.

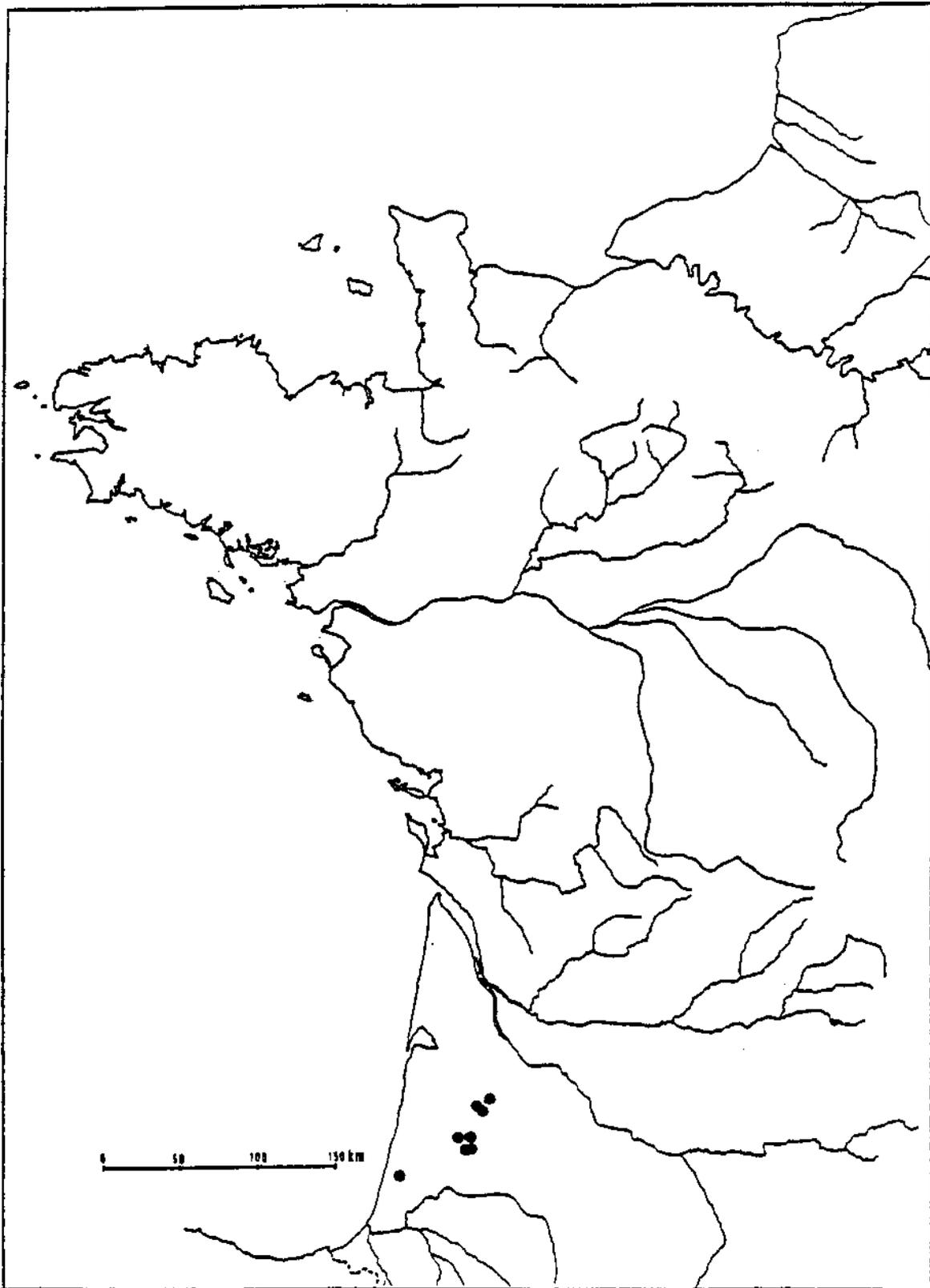
Il est difficile, sur la base de nos connaissances actuelles, de prendre position sur le statut phytosociologique de ce groupement, en dépit de sa grande originalité. Il n'est actuellement connu que du coeur des Landes de Gascogne (carte chorologique 74).

17.3.4. Le groupement à *Carex punctata-Scirpus holoschoenus*

Entre Charente et Gironde, en certains sites sur matériaux sidérolithiques tertiaires, on observe, quoique rarement (surtout site de Cadeuil, 17) un bas-marais qui rappelle par sa structure floristique les groupements des hygrosères vendéennes et landaises.

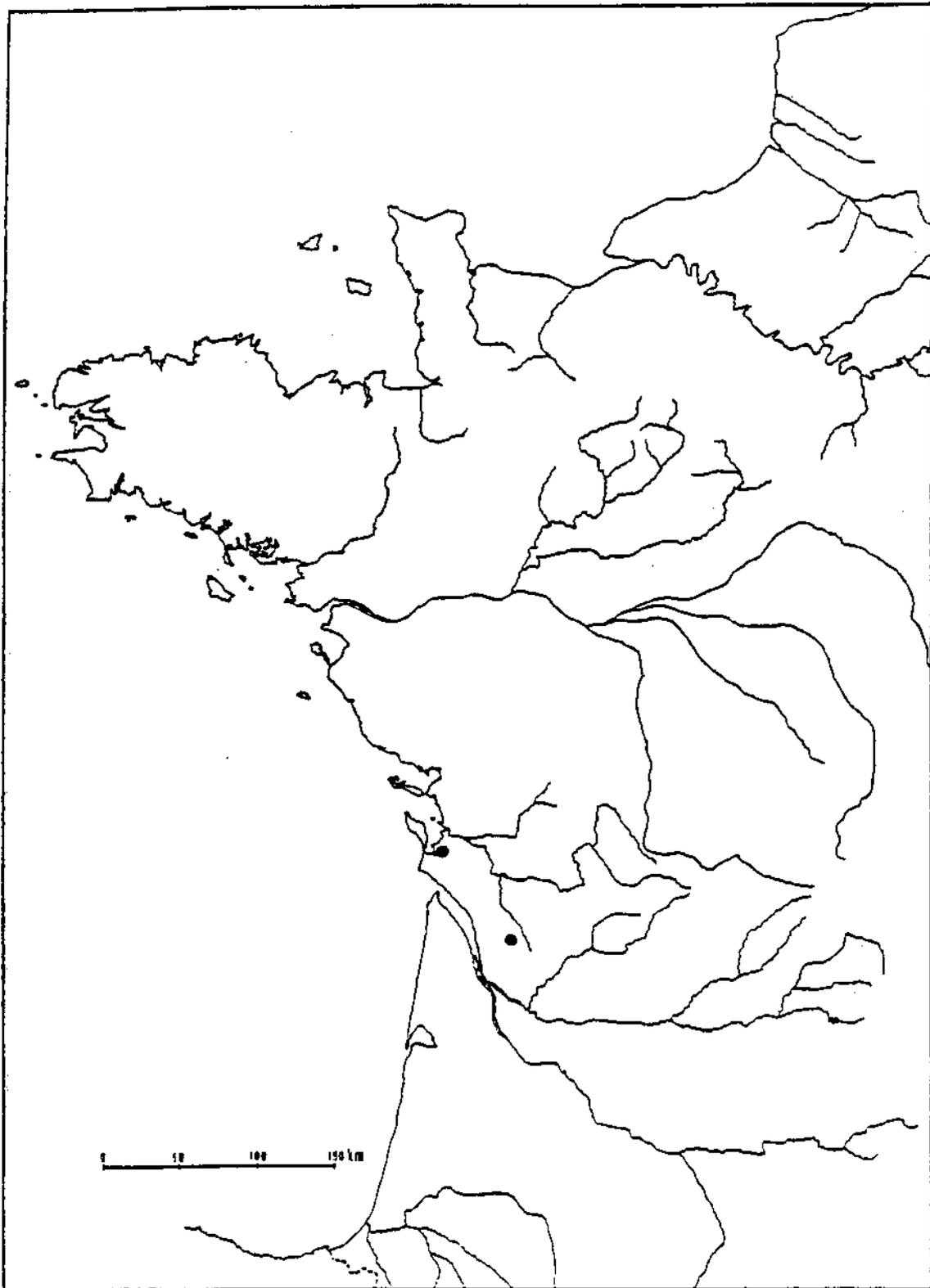
Le tableau 134 rassemble 9 relevés de ce groupement défini par la combinaison floristique suivante : *Scirpus holoschoenus*, *Carex punctata*, *C. scanadinavica*, *Epipactis palustris*, *Carex flacca*, *Samolus valerandi*, *Anagallis tenella*. Les associations les plus proches sont l'*Holoschoeno-Schoenetum nigricantis* et surtout le *Samola-Holoschoenetum* vendéens. Il s'en distingue

CARTE 74



GROUPEMENT A THORELLA VERTICILLATA-AGROSTIS CANINA

CARTE 75



GROUPEMENT "A CAREX PUNCTATA-SCIRPUS HOLOSCHOENUS

toutefois bien par l'absence de *Carex distans*, *Juncus anceps* et la présence d'un grand nombre d'espèces rares ou nulles dans l'hygrosère dunaire vendéenne : *Carex scandinavica*, *Molinia coerulea*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus flammula*, *Lotus uliginosus*, *Carex punctata*, *Cladium mariscus*. Une comparaison s'impose aussi avec l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* landais, considéré dans sa sous-association *molinietosum coeruleae*. En dépit de quelques espèces communes, dans le groupement charentais, il manque *Lobelia urens*, *Carex trinervis*, *Juncus anceps*, *Carex arenaria*. Ce groupement possède donc une grande originalité apparente. Il me paraît toutefois encore prématuré de le considérer comme association végétale nouvelle, car il est surtout connu d'un site unique (Cadeuil ; un seul relevé provient de Bussac-Forêt).

Ce bas-marais est surtout lié aux sables ferrugineux tertiaires inondables du site de Cadeuil et des environs de Montendre (carte chorologique 75). Les substrats sont donc un peu comparables à ceux de l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis*, ce qui explique la parenté floristique. Le niveau de la nappe d'eau varie significativement entre l'hiver et l'été, notamment sous l'influence de l'intense évaporation estivale. Ce sont donc des conditions de vie très difficiles pour des plantes vivaces, d'autant que ces sables ont des réserves en eau minimes. Le milieu est nettement plus favorable aux espèces annuelles ; de fait, plusieurs thérophytes apparaissent dans la combinaison floristique du groupement, surtout *Blackstonia perfoliata*, *B. imperfoliata* et *Scirpus setaceus*. Elles déterminent un groupement thérophytique fragmentaire, relevant de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea*, qui entre en contact ou en superposition avec le groupement hémicryptophytique, surtout lorsque celui-ci est ouvert. On se rappelle qu'au voisinage du *Samolo-Holoschoenetum*, on peut observer aussi des thérophytes qui se mêlent aux hémicryptophytes, argument supplémentaire pour rapprocher les deux groupements. On a vu aussi que, sur les côtes du nord et du nord-ouest de la France (III-12,13), des thérophytes des *Isoeto-Nanojuncetea* se mêlent aux espèces vivaces du *Carici scandinavicae-Agrostietum maritimae* ; or on retrouve *Carex scandinavica* et *Agrostis maritima* dans le groupement étudié ici (mais celui-ci a des affinités nettement thermo-atlantiques que ne possède pas le *Carici-Agrostietum*).

Sur la base des 9 relevés du tableau 134, on ne peut mettre en évidence de grandes variations : signalons simplement une variation plus hygrophile à *Juncus subnodulosus*, *Schoenus nigricans*, *Carex lepidocarpa*... qui peut entrer en contact avec le *Cladietum marisci*. On doit aussi mentionner que ce groupement peut se dégrader sous l'influence du piétinement ; ce facteur écologique le déstructure et favorise l'apparition de *Mentha pulegium* (exemple: relevé 3/134), bien adapté aux sites inondables, à substrat tassé, en conditions thermophiles. Si l'intensité devient plus forte, on peut observer le passage au *Plantagini-Menthetum pulegii*, étudié par ailleurs (III-4,8) comme élément du paysage alluvial du lit majeur de la Loire ; un relevé provenant de Cadeuil a été intégré au tableau 35 du *Plantagini-Menthetum*. On note donc une convergence phytosociologique sous l'action d'un facteur écologique prédominant, le piétinement.

17.3.5. La moliniaie landaise : *Erico scopariae-Molinietum coeruleae* (Weevers 1938) ass. nov.

17.3.5.1. Données floristiques

Le tableau 135 rassemble 59 relevés, tous inédits. L'un d'eux (n°59) m'a été transmis par Ch. LAHONDERE.

17.3.5.2. Synfloristique et statut phytosociologique

La moliniaie landaise est reconnaissable à la combinaison originale des groupes sociologiques suivants :

- un groupe d'espèces des bas-marais eurosibériens : *Molinia coerulea*, *Schoenus nigricans*, *Scorzonera humilis*, *Agrostis canina*, *Carex panicea*, *Gentiana pneumonanthe*, *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*;
- un groupe de chamaephytes des landes thermo-atlantiques : *Erica scoparia*, *E. ciliaris*, *E. tetralix*, *E. cinerea*, *Ulex minor*, auxquels on peut ajouter *Agrostis setacea* ;
- un groupe des bas-marais atlantiques : *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, plus rarement *Lobelia urens*.

Deux taxons particuliers en augmentent encore l'originalité ; ce sont *Allium ericetorum* et *Serratula tinctoria seoanei*. Ils constituent des variations isolées dans les domaines ibéro- et franco-atlantiques d'espèces surtout médio-européennes. *Allium ericetorum* se rapproche de *A. suaveolens* et est reconnue actuellement comme espèce à part entière (TUTIN et al. 1964-1980) ; elle est localement caractéristique de la moliniaie landaise. *Serratula tinctoria seoanei* n'est tout au plus qu'une sous-espèce de *S. tinctoria*, car elle se différencie peu du type. Ce taxon est surtout connu de l'Espagne du nord-ouest, mais a été reconnu dans le pays basque français (ALLORGE 1941), les landes de Gascogne et les environs de Montendre-Montlieu (BOURASSEAU 1974).

Avant de prendre position sur le statut phytosociologique de ce groupement, il convient de le comparer aux autres moliniaies occidentales déjà connues. Malgré la présence de *Carum verticillatum*, il se distingue bien du *Caro-Molinietum* par la rareté de *Juncus acutiflorus*, *Scutellaria minor* et la présence de plusieurs espèces citées précédemment qui manquent absolument dans le *Caro-Molinietum*. La présence de *Serratula seoanei* impose, par ailleurs, une comparaison avec le *Serratulo seoanei-Molinietum coeruleae* décrit par BELLOT (1949, 1952). Cette moliniaie du nord-ouest de l'Espagne (Galice) est floristiquement définie par *S. tinctoria seoanei*, *Laserpitium prutenicum* (probablement la sous-espèce ibéro-atlantique *dufourianum*, bien que BELLOT ne la signale pas), *Carex flava*. Mais les éricacées sont différentes : dans le *Serratulo-Molinietum*, il s'agit d'*Erica vagans*, au lieu de *E. scoparia*, *ciliaris*... L'association de Galice est donc bien distincte de la moliniaie landaise ; elle est plus proche de la moliniaie basque qui sera étudiée plus loin (III-17-4).

La moliniaie des Landes de Gascogne constitue bien une association originale à affinités thermo-atlantiques. Pour donner un nom significatif et pas trop banal qui ne rendrait pas compte de cette originalité, je propose d'ajouter le nom d'*Erica scoparia* à celui de *Molinia coerulea*, bien que la brande ne soit pas caractéristique de l'association, et qu'elle n'y ait même pas son optimum. La première reconnaissance de cette moliniaie est due à WEEVERS (1938), au cours d'un voyage dans les Landes de Gascogne, sur la base de deux relevés publiés. Il est juste de rappeler le nom de ce botaniste dans la nomenclature de l'association : *Erico scopariae-Molinietum coeruleae* (Weevers 1938) ass. nov.

17.3.5.3. Physionomie et phénophases

Les individus d'*Erico-Molinietum* ont l'aspect habituel des moliniaies de lande, physionomiquement fortement marqués par la dominance de *Molinia coerulea*. Entre les pieds de cette graminée, dans les strates inférieures, on observe les éricacées, de taille réduite mais qui, par leurs floraisons abondantes en été, raniment le terne de cette formation essentiellement graminéenne. D'autres espèces à floraison vive mais plus tardive jouent un rôle comparable pendant l'été et le début de l'automne : *Serratula tinctoria seoanei* (violacé), *Gentiana pneumonanthe* (bleu), *Allium ericetorum* (rose). Dans l'ensemble, c'est une association physionomiquement très attachante.

17.3.5.4. Synécologie et variations écologiques

L'*Erico-Molinietum coeruleae* est caractéristique des sables ferrugineux tertiaires de l'ouest (sables sidérolithiques) et du sud-ouest (sables des Landes) de la France. Ces roches-mères ont donné des sols podzoliques ou des podzols hydromorphes à alios et pseudogley. La pédogenèse de ces sols est marquée par une nappe d'eau à niveau très variable au cours de l'année.

L'*Erico-Molinietum* a la propriété remarquable de mêler des espèces considérées comme acidiphiles (*Carum verticillatum*, *Agrostis canina*, *Erica tetralix*, *Lobelia urens*, *Erica scoparia*, *Ulex minor*) et des espèces considérées plutôt comme neutro-calcicoles (*Schoenus nigricans* surtout, mais aussi, dans quelques variations, *Sanguisorba officinalis*, *Juncus subnodulosus*, *Galium boreale*, *Epipactis palustris*...). De telles particularités synfloristiques se retrouvent aussi dans les moliniaies sur serpentine. Ainsi que P. DUVIGNEAUD (1966) l'a démontré, dans la flore des serpentines se mêlent espèces basiphiles et acidiphiles. Dans le centre de la France, le botaniste belge a étudié une moliniaie dans laquelle on note d'une part *Agrostis canina*, *Erica tetralix*, *Carum verticillatum*, *Lobelia urens*, *Nardus stricta*, d'autre part *Sanguisorba officinalis*, *Filipendula vulgaris*, *Serratula tinctoria* (probablement *secaei*). Ce groupement se rapproche de manière très frappante de l'*Erico-Molinietum* ; toutefois *Erica vagans* y remplace *E. scoparia* et *Allium ochroleucon* y remplace *A. ericetorum* (on notera cette vicariance entre les *Erica* et les *Allium*). Sur les serpentines du cap Lizard (Cornouaille britannique), COOMBE et PROST (1956) ont étudié une moliniaie à *Agrostis canina*, *Dactylorhiza maculata*, *Erica tetralix*, *Ulex gallii*, *Pedicularis sylvatica* d'une part, *Schoenus nigricans*, *Sanguisorba officinalis*, *Serratula tinctoria*, *Allium schoenoprasum*, d'autre part. On est ainsi amené à rapprocher les serpentines et les substrats des moliniaies landaises par leur faculté de laisser croître espèces acidiphiles et espèces calcicoles les unes à côté des autres.

L'*Erico-Molinietum coeruleae* présente d'intéressantes variations en relation avec la nature des substrats ; ainsi, localement, les sables peuvent s'enrichir en éléments fins, notamment lorsque l'épaisseur des éléments grossiers diminue et que l'influence des calcaires secondaires se fait sentir, ou encore au niveau des terrasses quaternaires anciennes, en limite du cours actuel de la Gironde et de la Garonne (Médoc, Bordelais). On peut distinguer :

- la sous-association *typicum* nov. (rel.-type pour cette sous-association et l'association : 44/135) différenciée par *Erica ciliaris*, *E. tetralix*, *Carum verticillatum*, *Agrostis setacea*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Dactylorhiza maculata*, *Symaethis planifolia*, *Cuscuta epithymum* ; elle présente trois variantes :
 - une variante floristiquement très pauvre en espèces, où manquent plusieurs éléments de la combinaison spécifique de l'association (*Cirsium dissectum*, *Serratula tinctoria secaeii*, *Allium ericetorum*...) ou des différentielles de la sous-association (*Pseudarrhenatherum longifolium*, *Dactylorhiza maculata*...). Elle est liée à des sables extrêmement pauvres sur le plan trophique et se rencontre surtout au cœur de la grande Lande. Des relevés encore plus appauvris ont été effectués dans la même région, à Pissos par SAINT-DIDIER (1976) ; *Carum verticillatum*, *Schoenus nigricans*, *Scorzonera humilis* y sont même rares ;
 - une variante moyenne correspondant véritablement au type de l'association, sur substrats moins oligotrophes ;
 - une variante à *Achillea ptarmica*, *Juncus acutiflorus*, *Lythrum salicaria*, *Sanguisorba officinalis*, *Eupatorium cannabinum*, *Epipactis palustris*, sur substrats encore moins pauvres. Elle est rare et se rencontre surtout au nord des Landes de Gascogne, au voisinage

dés terrasses de la Garonne et dans les landes de Montendre-Montlieu. Elle annonce nettement la sous-association suivante. Ce devait être dans cette variante que se localisait *Dianthus superbus* signalée par LLOYD (1898) au siècle dernier, espèce que je n'ai pas retrouvée.

- la sous-association *silaetosum silai* nov. (rel.-type : 56/135) neutro-calcicole différenciée par *Silvaum silaus*, *Genista tinctoria*, *Carex flacca*, *Scirpus holoschoenus* et plusieurs espèces en commun avec la variante précédente. C'est dans cette sous-association que se localise strictement *Iris sibirica* dans l'ouest de la France ; la seule station de cette espèce centre-européenne est à Cadeuil (17), haut site de la botanique du centre-ouest. Par cette remarquable sous-association, l'*Erico-Molinietum* tend à converger vers le *Blackstonio-Silaetum silai ericetosum scopariae* ; mais la définition floristique des deux associations reste très claire (voir ci-après III-17-3-6).

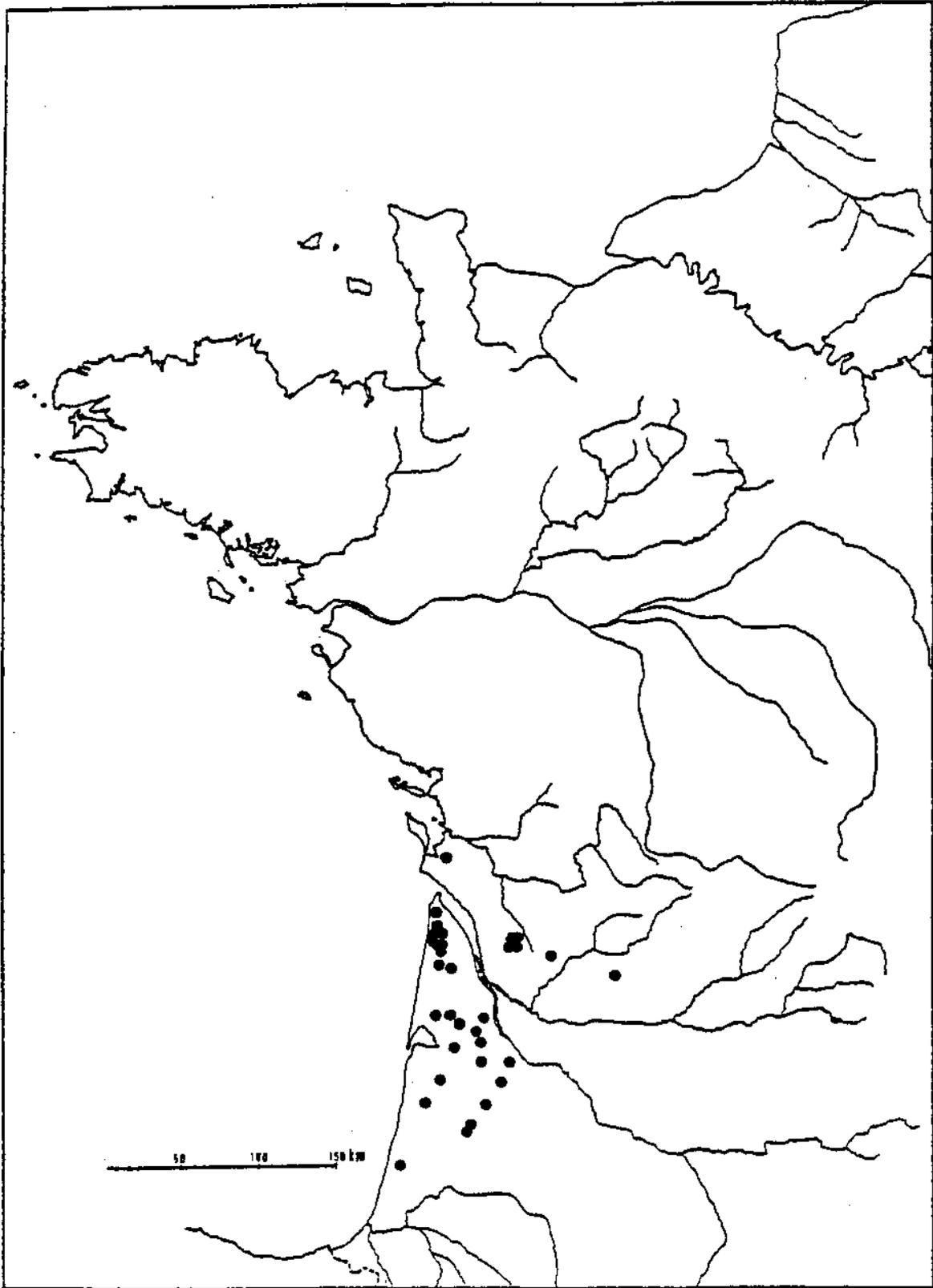
17.3.5.5. Syndynamique

L'*Erico-Molinietum coeruleae* appartient de toute évidence au système régressif dérivant d'une chênaie thermo-atlantique. La nature phytosociologique de cette forêt initiale est très imprécise. Dans l'ensemble des Landes de Gascogne proprement dites, elle a quasiment disparu et les plantations de *Pinus pinaster* ont pris sa place. Elle existe encore dans le site de Cadeuil et dans les landes de Montendre, sans pour autant avoir été étudiée. La strate arborescente est dominée par *Quercus robur*, *Q. pyrenaica*, parfois *Pinus pinaster*, *Ilex aquifolium*. Les stades préforestiers sont constitués de manteaux (*Lonicero-Rubetum ulmifolii* ?) et d'ourlets (*Teucrium scorodoniae*) thermophiles.

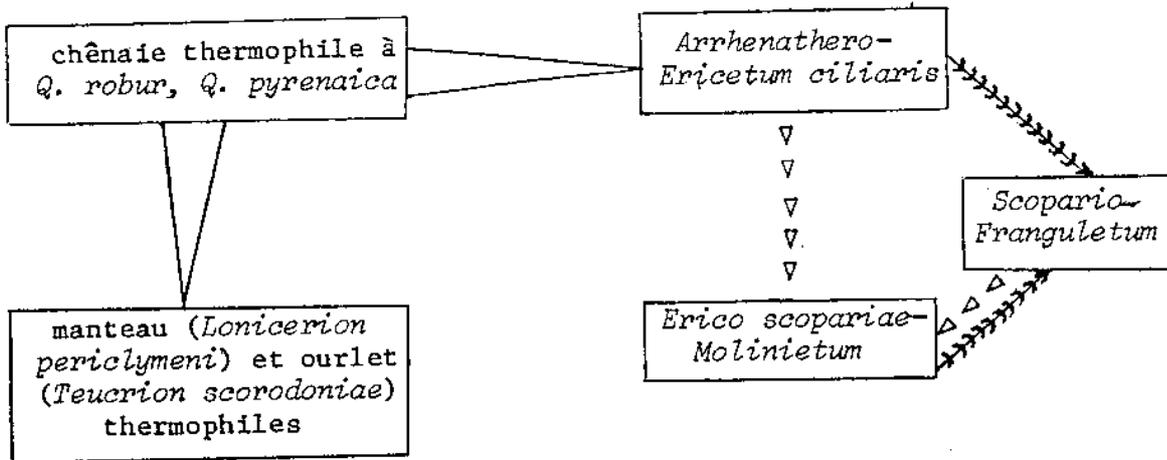
La dégradation de cette chênaie donne souvent des landes thermo-atlantiques régressives, à caractère xérophile et mésophile. La lande mésophile la plus répandue est l'*Arrhenathero thorei-Ericetum ciliaris* (J.-M. et J. GEHU 1975b). On peut observer aussi une lande haute, ou plutôt un manteau, le *Scopario-Franguletum alni* (J.-M. et J. GEHU 1974). L'*Erico-Molinietum* dérive de ces 2 associations par des exploitations pastorales extensives anciennes mais aussi, jusque récemment, par les incendies. Les éléments suffrutescents de l'*Arrhenathero-Ericetum* et du *Scopario-Franguletum* persistent fréquemment dans la moliniaie. Il est probable que, peu à peu, celle-ci devrait disparaître au profit du *Scopario-Franguletum* ; toutefois, sur les substrats pauvres des landes de Gascogne, ce processus dynamique paraît très lent. A Cadeuil, l'envahissement de l'*Erico-Molinietum silaetosum* par le *Scopario-Franguletum* est plus rapide, ce qui condamne, à terme, l'unique station occidentale d'*Iris sibirica* si aucune mesure conservatoire n'est prise. Il semble, par ailleurs, que le *Scopario-Franguletum* puisse correspondre aussi à un vieillissement de l'*Arrhenathero-Ericetum ciliaris*. Pour toutes ces raisons, il paraît peu vraisemblable que le *Scopario-Franguletum* soit le manteau de la forêt primitive à *Quercus robur* et *Q. pyrenaica* ; il possède une autre origine dynamique.

En conclusion de ce paragraphe, on peut résumer le schéma relationnel suivant, pour l'*Erico-Molinietum* :

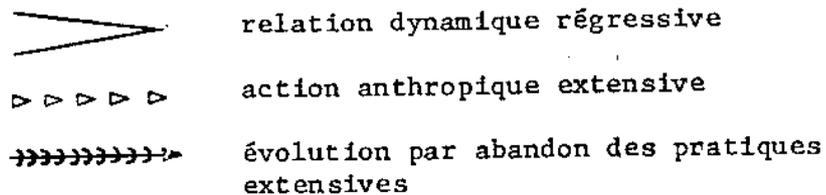
CARTE 76



ERICO SCOPARIAE-MOLINIETUM COERULEAE



avec la signification suivante des flèches :



17.3.5.6. Synchorologie

Le centre de gravité de l'*Erico scopariae-Molinietum* se trouve dans les grandes Landes de Gascogne, où l'association occupe encore à l'heure actuelle des surfaces assez considérables (carte 76). Elle est en légère régression en fonction des reboisements et des cultures de maïs. Elle est liée aux sables tertiaires du sud-ouest de la France et ne pénètre donc pas dans le pays basque où elle est remplacée par le *Cirsio filipenduli-Molinietum* (voir III-17-4). Le passage entre ces deux associations est à étudier au sud des Landes et en Chalosse. Par contre, l'*Erico-Molinietum* franchit la Gironde et la Garonne vers le nord et est fort bien développé dans les landes de Montendre et Montlieu ; il est un élément fondamental du paysage du site de Cadeuil, bien qu'il soit fortement concurrencé par le *Scopario-Franguletum alni*. L'*Erico-Molinietum* ne semble pas exister au nord de la Charente ; sur les calcaires marneux jurassiques, il est remplacé par le *Blackstonio-Silaetum silai typicum* (voir III-4-11). Toutefois il existe des passages entre *Erico-Molinietum* et *Blackstonio-Silaetum typicum*, qui constituent le *Blackstonio-Silaetum ericetosum scopariae*.

17.3.6. La moliniaie intermédiaire : *Blackstonio-Silaetum silai ericetosum scopariae*

Je viens de rappeler, en terminant le précédent paragraphe, que l'*Erico scopariae-Molinietum* et le *Blackstonio-Silaetum silai* se remplacent l'un l'autre sur des substrats géologiques différents : sables landais et sidérolithiques tertiaires pour le premier, calcaires marneux secondaires pour le second. Dans les paysages de landes où les sables, de moindre épaisseur, laissent filtrer l'influence des calcaires marneux sous-jacents, on peut observer des intermédiaires entre les deux associations. Cela se rencontre, par exemple, aux environs de Montendre (transect 89), de Bussac-Forêt (17, 33), de la Roche-Pozay et Preuilley-sur-Claize (37), de Montmorillon (86).

Le tableau 136 rassemble 17 relevés de ce groupement. Il montre que le caractère intermédiaire de celui-ci se manifeste, sur le plan floristique, par la cohabitation des espèces différentielles des deux associations :

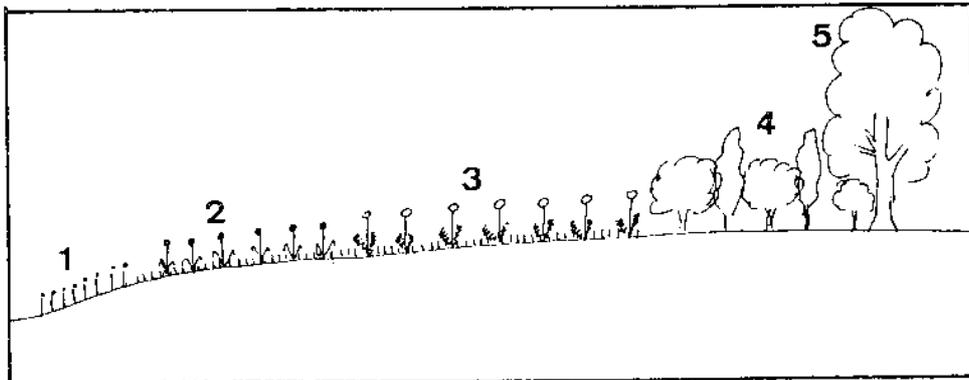
- espèces du *Blackstonio-Silaetum* : *Silium silaus*, *Genista tinctoria*, *Blackstonia perfoliata*, *Cirsium tuberosum*, *Linum catharticum*, *Pulicaria dysenterica*, *Inula salicina*, *Filipendula vulgaris*, *Senecio erucifolius*, *Prunella hyssopifolia*, *Lathyrus pannonicus* et, dans une variante, des espèces du *Lithospermo-Pulmonarietum longifoliae* (voir III-4-11), *Chamaecytisus supinus*, *Peucedanum cervaria*...
- espèces de l'*Erico-Molinietum* : *Erica scoparia*, *Schoenus nigricans*, *Sanguisorba officinalis* et *Potentilla erecta* ; *Molinia coerulea* y est constante.

L'importance du premier groupe d'espèces incite à interpréter ce groupement plutôt comme une sous-association originale du *Blackstonio-Silaetum* (*ericetosum scopariae* nov. ; relevé-type : 3/136) que comme une variation de l'*Erico-Molinietum*.

Le *Blackstonio-Silaetum ericetosum* présente deux variations principales :

- variante à *Chamaecytisus supinus*, *Peucedanum cervaria*, en relation avec l'ourlet thermophile calcicole, le *Lithospermo-Pulmonarietum longifoliae* ;
- variante à *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum* qui précise une relation possible avec le *Cirsio dissecti-Scorzoneretum* étudié dans le système acide eu-atlantique (III-2-8), comme le montre le transect suivant :

Transect 90 : vers "Jarculet", près Bédénac, sur N. 10 (17)



1. *Eleocharo-Oenanthetum fistulosae juncetosum acutiflori*
2. *Cirsio dissecti-Scorzoneretum humilis* dans une variation subalcaline à *Lathyrus pannonicus-Carex hostiana*
3. *Blackstonio-Silaetum ericetosum scopariae* var. à *Carum verticillatum-Cirsium dissectum*
4. manteau à Brande : *Scopario-Franguletum alni*
5. forêt

Le tableau 137 réunit deux relevés de cette remarquable variation du *Cirsio-Scorzoneretum*.

On remarquera, enfin, qu'en l'absence de toute influence anthropozoogène, le groupement est dépourvu d'espèces prairiales banales. Ce n'est qu'en fonction de ces influences que de telles espèces se glissent dans le *Blackstonio-Silaetum ericetosum*, ce qui est plutôt rare (relevés 14 et 17).

La localisation des relevés du tableau 136 est reportée sur la carte chorologique 22. Le *Blackstonio-Silaetum ericetosum* semble manquer dans le site de Cadeuil, où l'on observe pourtant, sur leurs substrats respectifs, le *Blackstonio-Silaetum* et l'*Erico-Molinietum coeruleae*. On a vu, toutefois, que l'*Erico-Molinietum* y est représenté dans sa sous-association *silaiosum silai*, qui est très proche du *Blackstonio-Silaetum ericetosum scopariae*.

17.4. Les paysages de landes au sud de l'Adour

17.4.1. Introduction géographique

Le pays basque français présente des paysages très variés influencés par la géomorphologie, l'hydrologie et les activités humaines, sous un climat chaud et humide très favorable à la végétation (climat thermo-ombro-atlantique, type 7). Le système alluvial des petites vallées basques a déjà fait l'objet d'un chapitre particulier (III-6). Les collines qui séparent ces vallées portent des végétations bien différentes.

Potentiellement, les collines basques sont le domaine d'une chênaie thermo-atlantique à *Quercus robur* et *Q. pyrenaica*. Cette forêt originelle a beaucoup régressé par suite de pratiques rurales traditionnelles : débroussaillage, incendie, pâturage extensif par les moutons, "soutrage" (fauche de la molinie, de la fougère-aigle en vue d'une utilisation en litière qui sera ensuite reportée dans les champs, comme engrais). Seuls, quelques bois témoignent de l'extension ancienne de la forêt basque (tel le bois de Mixe entre Bidache et Orègues). A la place de la végétation forestière, se sont développées des formations de substitution, dont une partie constitue un complexe désigné localement sous le nom de "touya". Sur le plan phytosociologique, bien qu'on soit loin de tout connaître sur ce sujet, ces formations régressives peuvent s'analyser ainsi :

- groupements prairiaux mésophiles thermo-atlantiques, pâturés ou fauchés, à *Serapias lingua*, *Linum bienne*, *Gaudinia fragilis*, *Oenanthe pimpinelloides* ; ils correspondent au "pré à Flouve et Crételle" étudié en phytogéographe par ALLORGE (1941) ;
- ourlets préforestiers thermophiles, dans la combinaison floristique desquels entrent *Asphodelus albus*, *Hypericum pulchrum*, *Teucrium scorodonia*, *Centaurea gr. nigra*, *Euphorbia angulata*, *Potentilla montana*, *Viola riviniana*, *Lathyrus montanus*, *Pulmonaria longifolia*... *Pteridium* peut dominer localement. Ces groupements se rattachent à l'alliance atlantique du *Teucrium scorodoniae* (DE FOUCAULT, RAMEAU et ROYER 1983) ;
- landes à chamaephytes thermo-atlantiques : *Erica cinerea*, *E. vagans*, *E. ciliaris*, *Daboecia cantabrica*, *Ulex europaeus*, *Lithodora diffusa*. Elles semblent se rattacher au *Daboecio-Ulicetum europaei* décrit par BRAUN-BLANQUET (1965-67), sous-alliance du *Daboecenion cantabricae*, alliance de l'*Ulicion minoris* ;
- moliniaies régressives, plus particulièrement étudiées dans ce paragraphe.

Seules, les trois dernières formations (ourlets, landes, moliniaies) constituent la touya basque.

Des paysages un peu voisins de ceux-ci apparaissent aussi dans une petite région naturelle appelée Chalosse, charnière entre pays basque, Béarn et landes de Gascogne, dans l'interfluve Adour-Gave de Pau. Dans son ensemble, le matériau géologique de base est constitué de molasses découpées par les rivières. Toutefois, à l'ouest (Chalosse de Pouillon), ce matériau est en partie recouvert par le sable des Landes. Les pratiques rurales anciennes, analogues à celles du pays basque, sont actuellement en forte régression et les cultures de maïs concurrencent la végétation semi-naturelle de touya.

17.4.2. La moliniaie des côteaux basques : *Cirsio filipenduli-Molinietum coeruleae* (All. 1941) ass. nov.

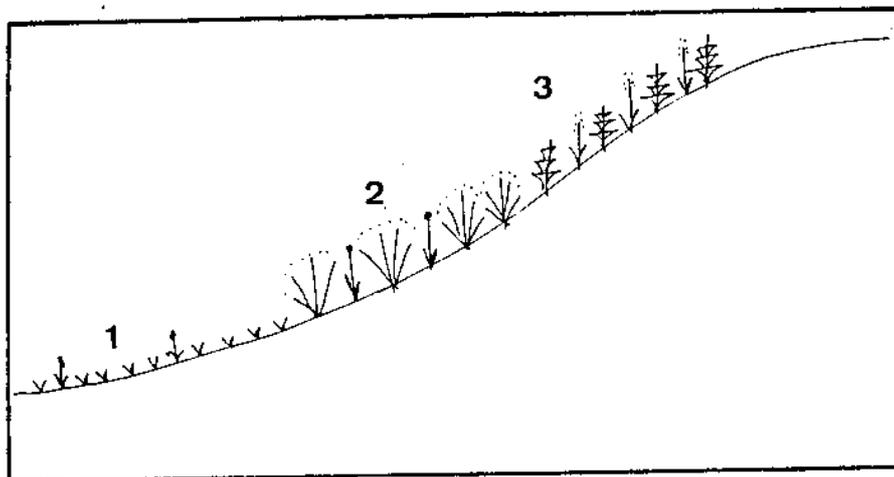
17.4.2.1. Données floristiques

Le tableau 138 rassemble l'ensemble des 22 relevés inédits que je possède sur ce groupement.

17.4.2.2. Physiographie

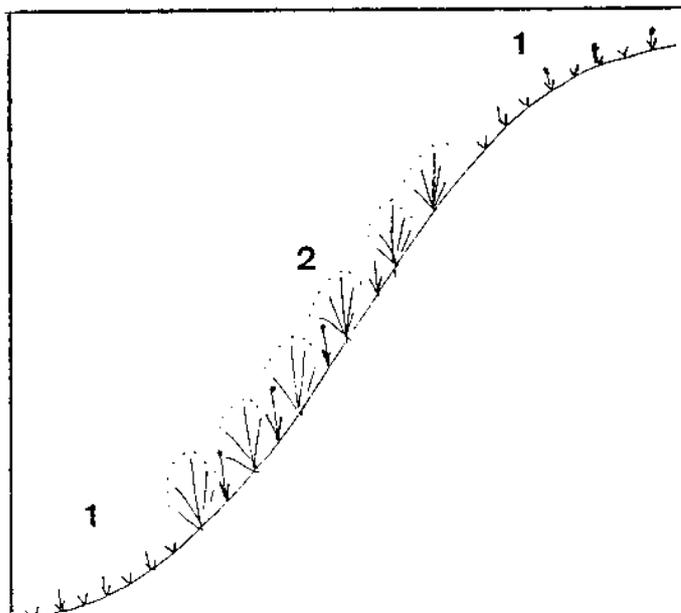
La moliniaie à *Cirsium filipendulum* se localise sur les pentes des côteaux du pays basque et de la Chalosse, au milieu ou au contact des autres éléments de la touya, surtout les ourlets à *Asphodelus albus* et *Pteridium aquilinum*. Les transects suivants schématisent deux cas particuliers :

Transect 91 : Hendaye, non loin du centre héliomarain (64)



1. pré mésophile à *Serapias lingua*-*Linum bienne*
2. *Cirsio filipenduli-Molinietum typicum*
3. ourlet extensif à *Pteridium aquilinum*, *Asphodelus albus*, *Potentilla montana*

Transect 92 : Bellevue, au nord de la Bastide-Clairence (64)



1. pré mésophile à *Linum bienne*
2. *Cirsio filipenduli-Molinietum caretosum verticillati*

En dehors de ces situations, la moliniaie existe aussi dans des clairières forestières.

17.4.2.3. Synfloristique et statut phytosociologique

Cette moliniaie est caractérisée par la combinaison des espèces suivantes : *Molinia coerulea*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Scilla verna*, *Stachys officinalis*, *Ranunculus nemorosus*, *Carex flacca*, *Scorzonera humilis*, *Carex panicea*, *C. pulicaris*... On doit signaler la présence de trois taxons remarquables localement caractéristiques : *Cirsium filipendulum*, *Laserpitium prutenicum dufourianum* et *Serratula tinctoria seoanei*. Les deux derniers constituent de petites variations d'espèces plutôt centre-européennes, isolées ici dans le domaine ibéro-atlantique. Divers autres éléments, transgressant des ourlets (*Pteridium aquilinum*, *Asphodelus albus*...) et des landes (*Erica vagans*, *Ulex europaeus*, *Erica ciliaris*, *Lithodora diffusa*, *Calluna vulgaris*), renforcent cette originalité.

Malgré la présence de *Serratula tinctoria seoanei*, cette moliniaie est fort différente de la moliniaie landaise (*Erico scopariae-Molinietum*), précédemment décrite et dont on a encore en mémoire la combinaison floristique. L'association la plus proche qu'il convient de confronter avec le groupement basque est le *Serratulo seoanei-Molinietum* étudié par BELLOT (1952) sur les serpentines de la Galice espagnole. Il existe effectivement un fond commun d'espèces entre la moliniaie de Galice et la moliniaie basque (*Molinia coerulea*, *Laserpitium prutenicum dufourianum*, *Erica vagans*, *Serratula tinctoria seoanei*, *Succisa pratensis*...). Mais la seconde est bien plus riche en espèces eurosibériennes (*Scorzonera humilis*, *Carex panicea*, *C. pulicaris*, *C. flacca*, *Stachys officinalis*, *Ranunculus nemorosus*, *Eupatorium cannabinum*) et atlantiques (*Scilla verna*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Cirsium filipendulum*, *Anagallis tenella*). On est donc bien en présence de deux associations vicariantes, le *Serratulo-Molinietum* (dans lequel on doit probablement inclure le *Molinio-Schoenetum* décrit de la Corniche de Vascogne par RIVAS-GODAY 1945) et une moliniaie non encore nommée. Seul, ALLORGE (1941) avait précisé les affinités phytogéographiques de la lande basque considérée dans son ensemble (mêlant ourlets, landes, moliniaie). Il est juste de rappeler le nom de cet auteur dans la nomenclature de l'association nouvelle décrite ici sous l'étiquette de *Cirsio filipenduli-Molinietum coeruleae* (Allorge 1941) ass. nov.

17.4.2.4. Physionomie et phénophases

De loin, la physionomie de la moliniaie ne diffère guère de celle des formations analogues armoricaines (*Caro-Molinietum*) ou landaises (*Erico-Molinietum*) car elle est imposée par la molinie toujours dominante. D'ailleurs, ce n'est qu'en pénétrant dans l'individu d'association que l'on peut observer les autres espèces disséminées : des herbacées (*Cirsium filipendulum*, *Scorzonera humilis*, *Carex panicea*...), des chamaephytes en touffes lâches (*Erica vagans*, *E. ciliaris*, *Ulex europaeus*).

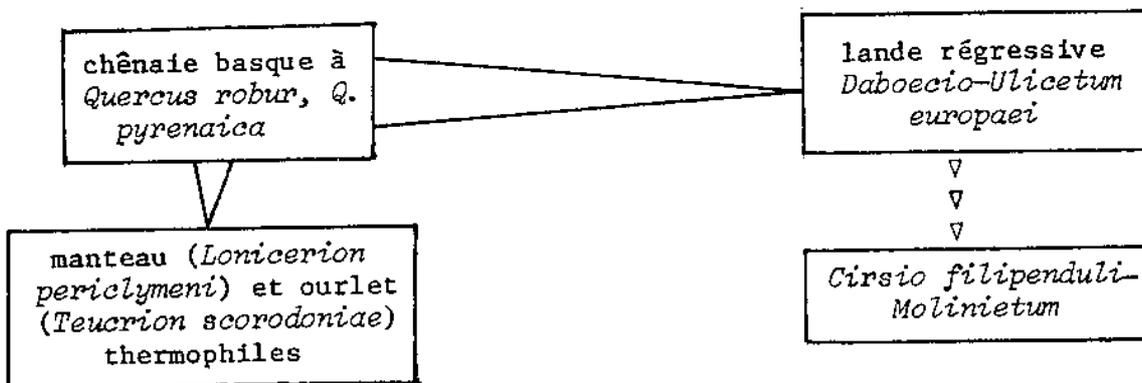
Le *Cirsio-Molinietum* présente plusieurs phénophases au cours de l'année ; en fonction des impératifs de mon programme de terrain, je n'ai pu étudier que la phénophase vernale, marquée par la floraison de *Cirsium filipendulum*, *Scilla verna*, *Scorzonera humilis*, *Carex pulicaris*... On peut préciser, cependant, qu'une phénophase tardi-vernale et pré-estivale est marquée par l'épiaison de l'Avoine de Thore. Une phénophase tardi-estivale voit la floraison de *Gentiana pneumonanthe*, *Serratula seoanei*, *Laserpitium dufourianum*, taxon qu'il faut bien connaître si l'on fait les relevés au printemps, car les individus sont

réduits à une petite rosette.

17.4.2.5. Synécologie, syndynamique et variations

Le déterminisme du *Cirsio-Molinietum* est surtout dynamique : l'association participe aux formations de substitution de la chênaie basque dégradée par les pratiques rurales anciennes. Certaines de celles-ci (incendie, pâturage extensif), d'ailleurs, favorisent la moliniaie au dépend du *Daboecio-Ulicetum europaei*, dont quelques éléments persistent encore dans le *Cirsio-Molinietum*.

Sur le plan pédologique, l'association occupe des sols argileux différenciés sur les matériaux crétaciques (flysch, marnes). Riches en éléments fins, ces sols ont des propriétés physiques particulières ; ils possèdent, par exemple, une porosité totale faible. Sous l'influence des abondantes pluies d'automne et d'hiver, ils peuvent présenter des phénomènes asphyxiques internes au profil. On reconnaît là quelques traits de caractère des pélosols (III-4-11). Ces conditions de milieu expliquent l'apparition d'espèces oligotrophes, hôtes habituels des tourbières, sur ces sols minéraux (*Carex pulicaris*, *C. hostiana*, *Scutellaria minor*, *Anagallis tenella*, *Carex panicea*). D'une manière générale, donc, le *Cirsio filipenduli-Molinietum* apparaît comme une charnière entre les végétations préforestières (ourlets) ou régressives (landes) et des bas-marais neutrophiles ou alcalins. Le schéma relationnel suivant résume l'origine de cette association, dans le cas le plus courant :



Les flèches ayant la même signification que dans les paragraphes précédents (III-17-2,3).

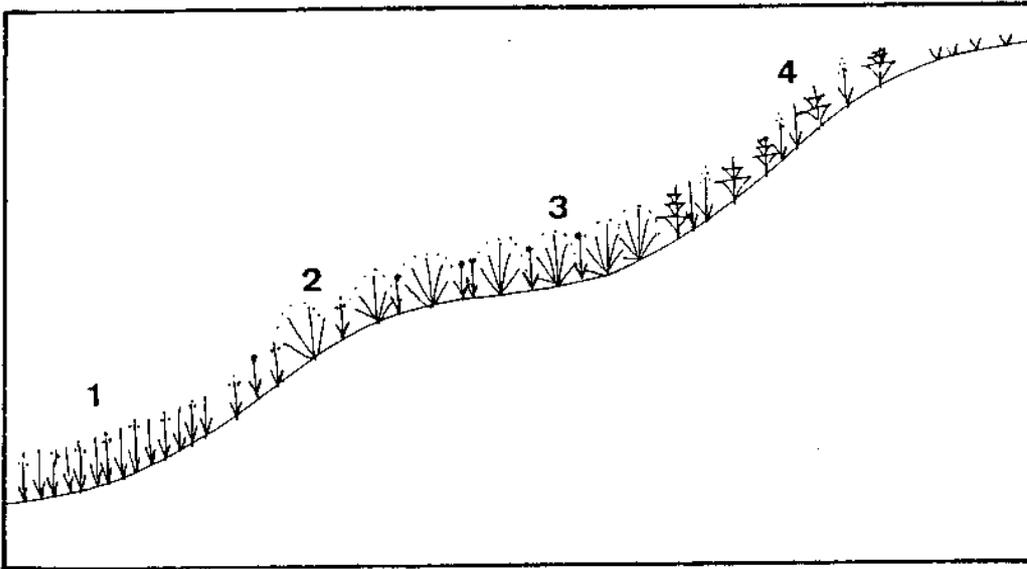
La nature des substrats induit quelques variations importantes au sein du *Cirsio-Molinietum* :

- sous-association *typicum* (rel. type : 15/138) sur substrat minéral, différenciée par de nombreuses espèces d'ourlets préforestiers : *Lathyrus montanus angustifolius*, *Euphorbia angulata*, *Pulmonaria longifolia*, *Viola riviniana*. On peut y mettre en évidence une variante à *Schoenus nigricans*, *Rubia peregrina*, *Linum catharticum* observée sur les falaises maritimes situées entre Saint-Jean-de-Luz et Hendaye. Dans ces sites, le *Cirsio-Molinietum typicum* participe à un paysage original façonné aussi par une lande maritime (*Leucanthemo crassifoliae-Ericetum vagantis*), une pelouse (*Leucanthemo-Festucetum rubrae*) et un fourré littoral (*Rubio-Tanetum communis*), d'après les récentes études de J.-M. et J. GEHU (1980). Pour cette variante, le schéma relationnel présenté plus haut n'est pas valable (il s'applique à la variante type). C'est probablement dans cette variante à *Schoenus nigricans* que devait se localiser *Galium boreale* sur la côte basque (LLOYD 1898) mais je n'ai pas revu cette espèce;

- sous-association *caretosum verticillati*, un peu plus acidiphile, sur sol un peu plus organique, différenciée par *Carum verticillatum*, *Dactylorhiza maculata*, *Juncus acutiflorus* (rel.-type : 20/138).

Dans certains cas, ces deux sous-associations entrent en contact l'une avec l'autre, la seconde pouvant constituer un relais entre le système alluvial et le système forestier régressif, comme le montre le transect suivant :

Transect 93 : Orègues vers Ameztoya



1. *Caro-Juncetum acutiflori* basque (voir III-6-7)
2. *Cirsio filipenduli-Molinietum caretosum verticillati*
3. *Cirsio filipenduli-Molinietum typicum*
4. ourlet à *Asphodelus albus-Hypericum pulchrum*

On peut remarquer, enfin, que, par sa sous-association *caretosum*, le *Cirsio filipenduli-Molinietum* tend à converger vers une autre moliniaie à *Cirsium filipendulum* plus acidiphile qui semble correspondre à une association distincte de celle que l'on étudie ici. La liste suivante est un exemple d'une telle moliniaie acidocline :

Itxassou (64), chemin du Pas-de-Roland

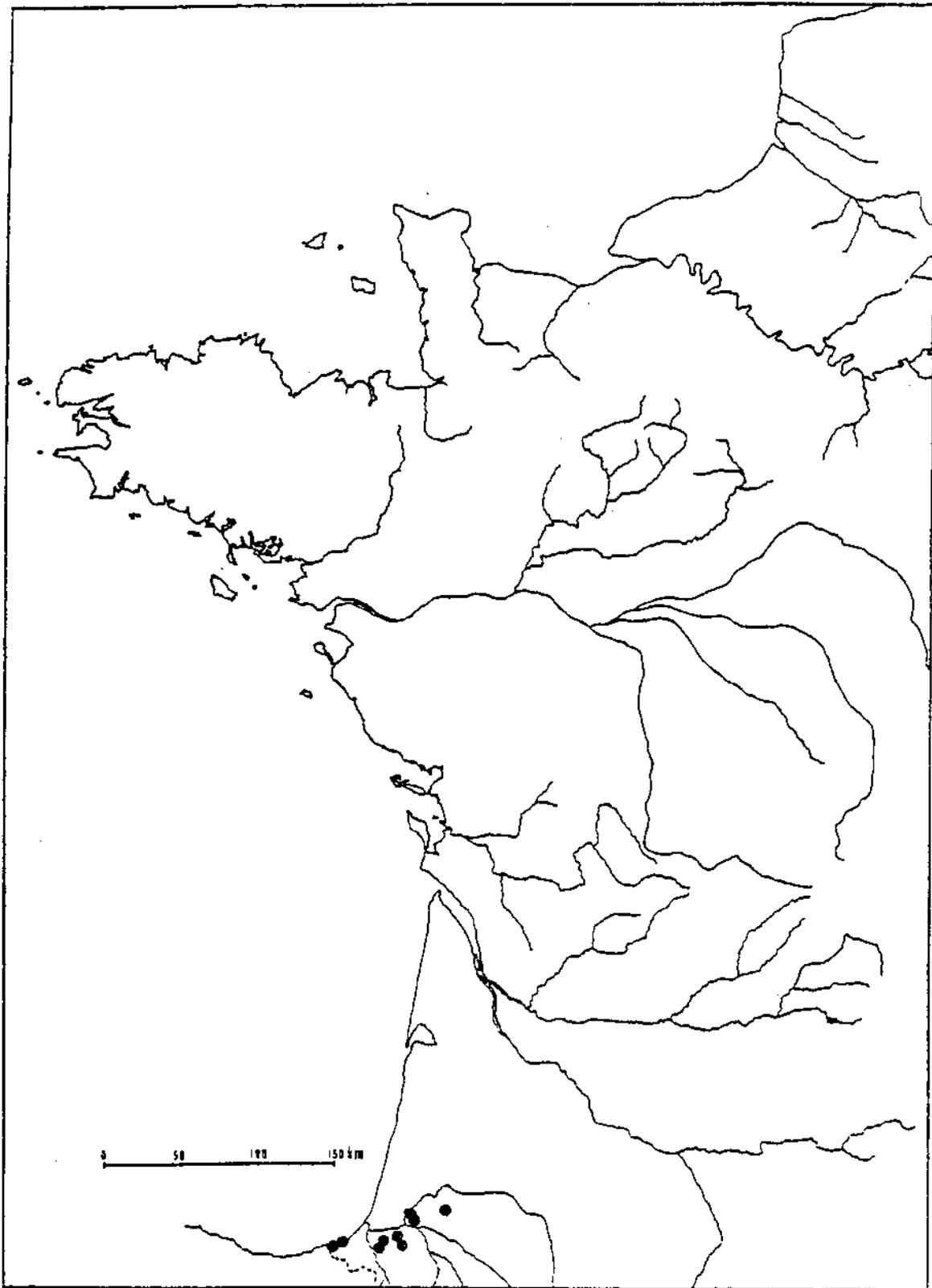
Molinia coerulea, *Cirsium filipendulum*, *Wahlenbergia hederacea*, *Carex laevigata*, *Potentilla erecta*, *Pteridium aquilinum*, *Juncus effusus*, *Cirsium palustre*, *Pulmonaria longifolia*, *Solidago virgaurea*, *Teucrium scorodonia*, *Stachys officinalis*.

On remarquera la présence d'espèces des ourlets acidiphiles.

17.4.2.6. Synchorologie

A ma connaissance, le *Cirsio filipenduli-Molinietum* n'existe que sur les collines du pays basque et de Chalosse (carte chorologique 77). On a vu que, sur les serpentines de Galice, on observe plutôt le *Serratulo seoanei-Molinietum*. Sur quelques terrains serpentineux du Massif central, P. DUVIGNEAUD (1966) a étudié une moliniaie à *Erica vagans*, *Serratula tinctoria* (probablement *seoanei*), *Carex pulicaris* ; mais la présence de *Cirsium dissectum* (non *C. filipendulum*), *Allium ochroleucon*, *Erica tetralix* et l'absence d'un certain nombre

CARTE 77



CIRSIO FILIPENDULI-MOLINIETUM COERULEAE

d'espèces du *Cirsio filipenduli-Molinietum* la distingue du groupement basque. Sur les sables des Landes de Gascogne, le *Cirsio-Molinietum* est remplacé par l'*Erico-Molinietum* où *Erica scoparia* remplace *E. vagans*. Il serait intéressant d'étudier le passage entre les deux associations, au niveau de quelques bois et collines de Chalosse septentrionale.

D'une manière générale, l'association est en régression car elle occupe des sols argileux favorables aux cultures ; par suite, elle recule devant le développement du maïs-grain. Cela est surtout notable en Chalosse où *Laserpitium prutenicum dufourianum* était commune à la fin du siècle dernier (LLOYD 1898).

17.5. Les paysages de landes nord-atlantiques

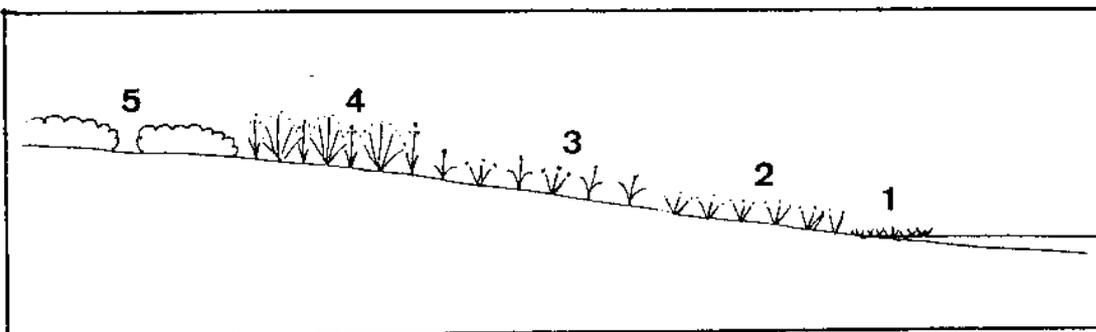
Dans ce paragraphe, j'apporterai peu de données nouvelles mais j'en profiterai pour faire le point sur un certain nombre d'associations subatlantiques plus ou moins bien comprises. La comparaison avec les communautés thermo- et eu-atlantiques vicariantes qui viennent d'être étudiées facilitera d'ailleurs l'interprétation.

17.5.1. Introduction géographique et paysagère

Les systèmes de landes nord-atlantiques sont faiblement développés dans le nord et le nord-ouest de notre pays. D'une manière générale, on peut considérer qu'ils n'existent vraiment qu'au nord de la Seine, bien que l'étude du pays d'Auge et du Roumois pourrait apporter des éléments intéressants, de ce point de vue. Ils concernent certains sites du pays de Bray et du Pas-de-Calais. Dans ce dernier département, les paysages de landes occupent quelques rebords sablo-siliceux des collines de l'Artois (région de Saint-Omer, de Montreuil-sur-mer) ; les matériaux consistent en des cailloutis de silex ("diluvium"), reposant éventuellement sur des assises de sables et d'argiles tertiaires, elles-mêmes surmontant le niveau crétacique.

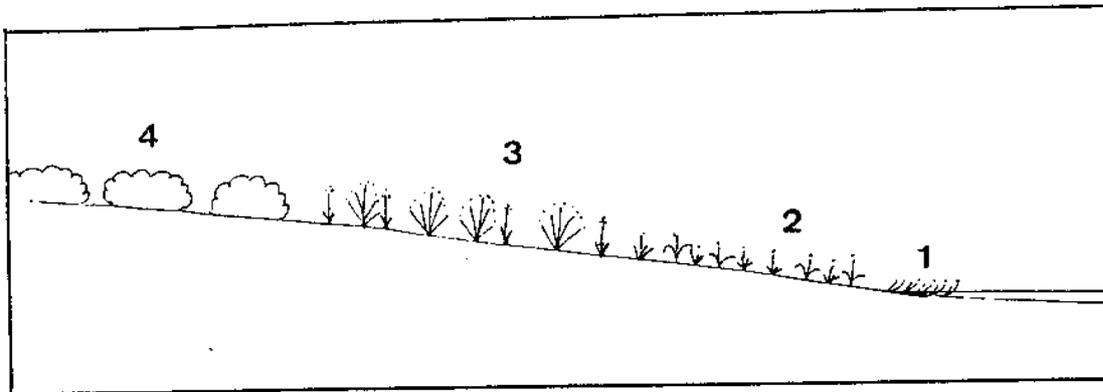
Sur le plan phytosociologique, on peut considérer que l'étude des landes elles-mêmes est achevée. Elle est due en grande partie aux recherches de FRILEUX (1977) sur le Bray, de WATTEZ seul (1962-67, 1968) ou en collaboration avec GEHU (1975) et FRILEUX (1978). D'ailleurs les landes se réduisent à deux associations importantes: le *Calluno-Ericetum cinereaë* (lande sèche) et le *Calluno-Ericetum tetralicis* (lande humide) ; on peut y ajouter une association particulière, liée à certaines dunes décalcifiées, le *Cariaci trinervis-Callunetum* (DE FOUCAULT et GEHU 1978). Des communautés herbacées participent toutefois aux paysages de lande. Le *Radiolo-Cicendietum filiformis* analysé ultérieurement (III-17-6) est rare et fragmentaire dans ces régions. D'autres ont été étudiées par WATTEZ et GEHU (1982) sans avoir été clairement interprétées. Elles ne peuvent l'être, semble-t-il, que par comparaison avec celles des régions thermo-atlantiques. La plupart s'organisent le long de transects topographiques comme le montrent les deux exemples suivants :

Transect 94 : pré communal de Racquinghem (62), sol organique dans l'horizon supérieur



1. groupement amphibie de bas-niveau : *Hyperico-Potametum oblongi*
2. groupement amphibie de plus haut niveau : *Eleocharetum multicaulis*
3. groupement à *Eleocharis multicaulis-Agrostis canina*
4. *Junco-Molinietum coeruleae*
5. *Calluno-Ericetum tetralicis*

Transect 95 : Blendecques (62), sol acide minéral



1. groupement amphibie : *Scirpetum fluitantis*
2. groupement amphibie ouvert sur sol minéral : *Carici demissae-Agrostietum caninae*
3. *Junco-Molinietum coeruleae*
4. *Calluno-Ericetum tetralicis*

17.5.2. Le groupement amphibie à *Eleocharis multicaulis* et *Agrostis canina*

C'est dans le très récent article de WATTEZ et GEHU (1982) que l'on trouve mention d'un "groupement à *Agrostis canina* et petits *Carex*" dans le pré communal de Racquinghem. L'expérience acquise par l'étude de groupements plus spécifiquement atlantiques montre qu'il faut l'interpréter comme le vicariant subatlantique du *Deschampsio setaceae-Agrostietum caninae* thermo-atlantique et du *Carici canescenti-Agrostietum caninae* continental ; il constitue ainsi une charnière chorologique entre ces deux associations. La tonalité subatlantique est marquée par *Hydrocotyle vulgaris*, *Eleocharis multicaulis* et *Juncus acutiflorus*, moins fréquent.

Ce groupement est lié à des sites amphibies soumis à des variations horizontales du niveau de l'eau, au-dessus de la ceinture des *Littorelletea* (surtout l'*Eleocharietum multicaulis*), sur substrats organiques. Il est à rechercher dans une grande partie du domaine subatlantique français, au niveau de paysages malheureusement en très nette régression. Du Laonnois, BOURNERIAS et MAUCORPS (1975) rapportent 2 relevés (p. 35 : rel. 442, 751) bien proches de ce groupement qu'on pourrait dénommer plus précisément, en mettant l'accent sur son caractère subatlantique, groupement à *Eleocharis multicaulis-Agrostis canina* (voir colonne synthétique n°389 de notre tableau 223).

17.5.3. La moliniaie subatlantique : *Junco acutiflori-Molinietum coeruleae* Tx et Prsg 1951

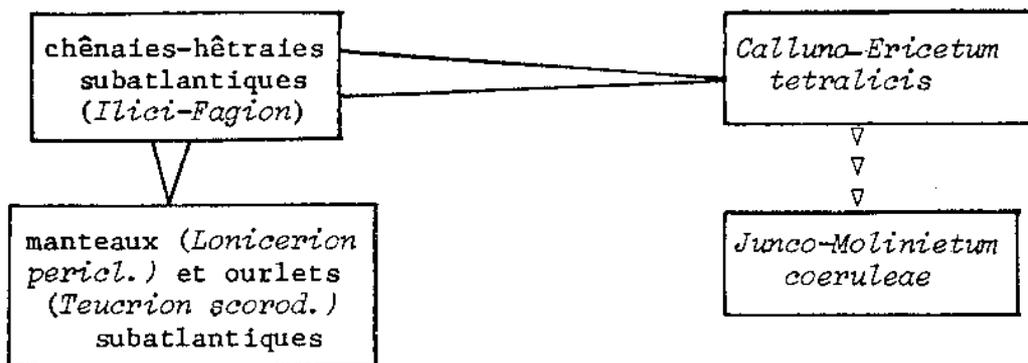
Le tableau 139 réunit 3 relevés inédits de cette association, synthétisés dans la colonne A. La colonne B synthétise 66 relevés provenant des sources suivantes :

- 11 rel. WIEGLEB 1977 (p. 197)
- 2 rel. FRILEUX 1977 (p. 63)
- 1 rel. DURIN et GEHU 1959 (p. 240)
- 8 rel. WATTEZ 1968 (tb. 57, 7 premiers ; p. 275)
- 4 rel. WATTEZ 1962-67 (tb. 28)

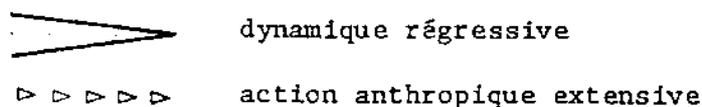
- 23 rel. WATTEZ 1978 (tb. 2 ; tb. 3 : rel. 7 à 13, 18, 20, 23, 24, 27, 31, 32)
 3 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb. 1 : rel. 6, 8, 11)
 3 rel. WOILLARD 1971 (p. 323)
 8 rel. SIMMONS 1946 (p. 302, col. 11, 13 à 18, 20)
 1 rel. RASTETTER 1976 (p. 67)
 1 rel. J. DUVIGNEAUD 1972 (p. 453)
 1 rel. LOUIS et LEBRUN 1942 (p. 47)
- La colonne C synthétise 62 relevés provenant des sources suivantes :
- 2 rel. WATTEZ 1968 (tb. 57, dernier relevé ; p. 275 : premier rel.)
 12 rel. WATTEZ 1978 (tb. 3 : rel. 14 à 17, 19, 21, 22, 25, 26, 28 à 30)
 10 rel. OBERDORFER 1957 (p. 216)
 3 rel. SOUGNEZ 1957 (tb. IV)
 1 rel. DIERSCHKE 1969 (p. 468, rel. 5)
 6 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb. I : rel. 7, 9, 12, 13, 15, 16)
 27 rel. TÜXEN 1937 (p. 86, 87)
 1 rel. SIMMONS 1946 (p. 302, col. 2)

L'analyse synfloristique de ce grand nombre de relevés montre que le *Junco-Molinietum* est une moliniaie physionomique, riche en joncs (*J. acutiflorus*, *J. conglomeratus*, *J. effusus*). Il se distingue notamment du *Comaro-Juncetum acutiflori* (voir III-3-3) par la présence d'*Erica tetralix* (transgressant des landes voisines), *Gentiana pneumonanthe* et par la rareté d'espèces turficoles telles que *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Epilobium palustre*. En somme, le *Junco-Molinietum* est au *Comaro-Juncetum* ce que le *Caro-Molinietum* est au *Caro-Juncetum* dans le domaine franco-atlantique.

Le *Junco-Molinietum* apparaît essentiellement dans l'aire des chênaies-hêtraies acidiphiles subatlantiques, dont il est un des éléments de dégradation, comme la lande subatlantique du *Calluno-Ericetum tetralicis* (GEHU et WATTEZ 1975, FRILEUX 1977). La moliniaie peut dériver de la lande sous l'influence d'actions anthropiques ; cela explique la présence d'*Erica tetralix* dans le *Junco-Molinietum*. On peut donc dresser le schéma relationnel régressif suivant :

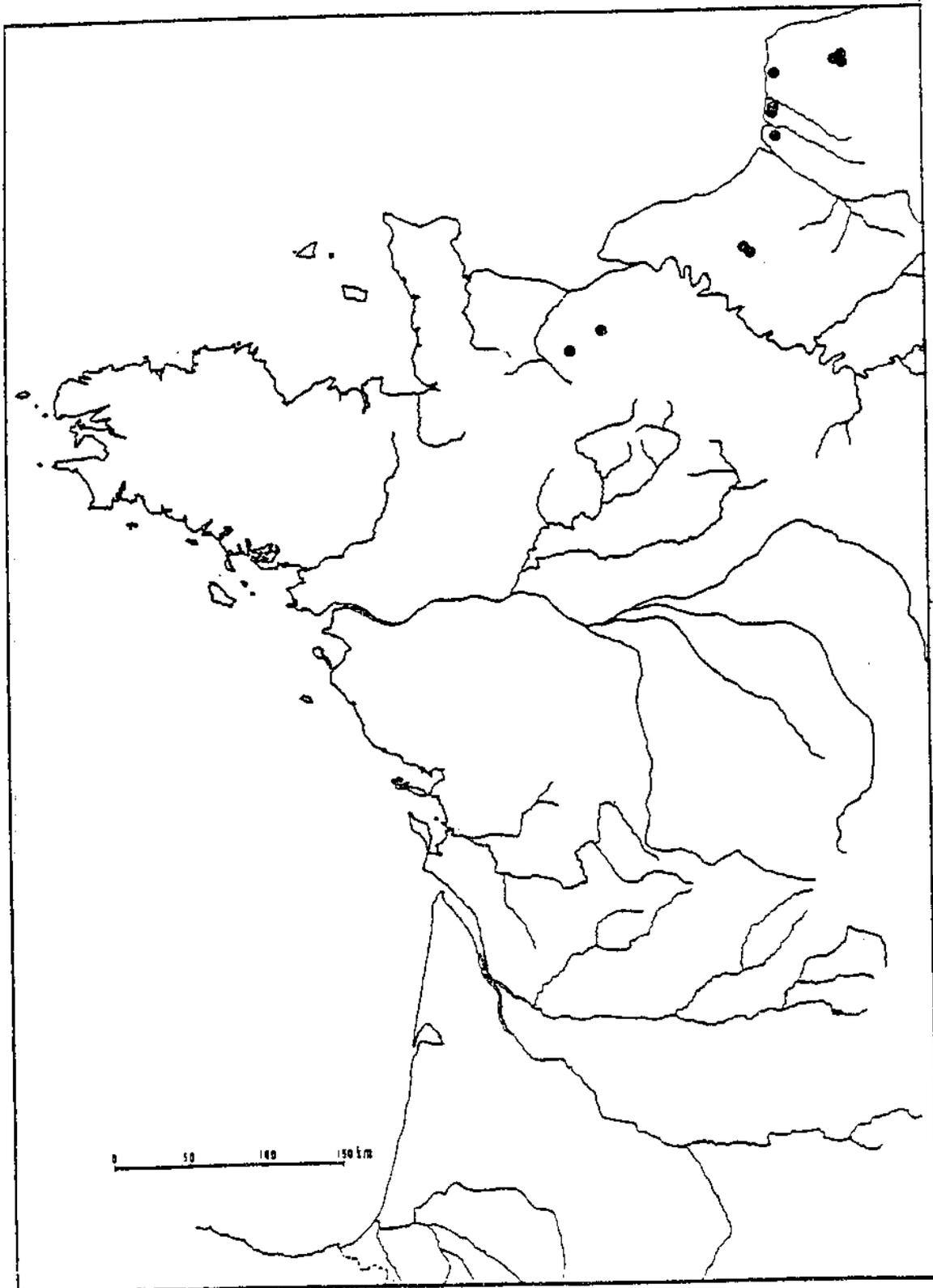


les flèches ayant les significations suivantes :



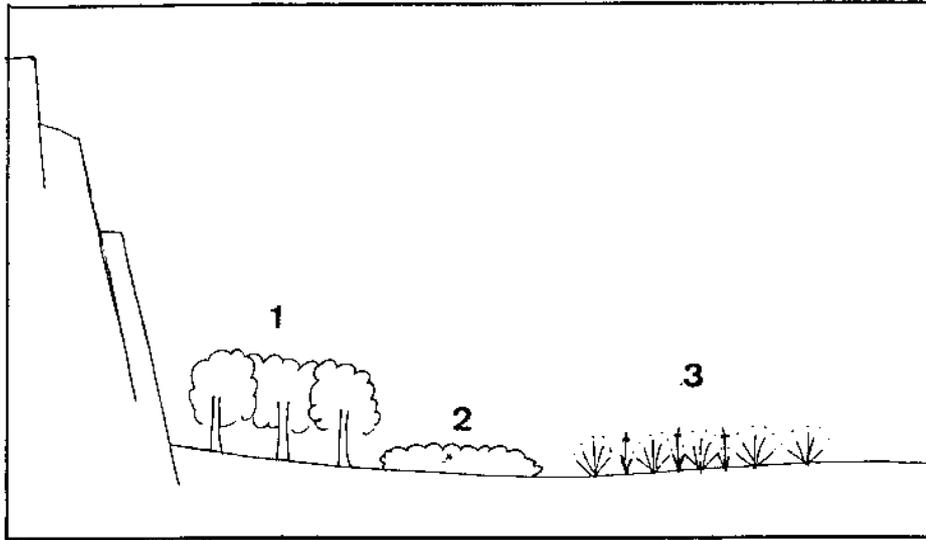
Rarement le contact est une lande plus sèche à *Erica cinerea* ; la relation est alors de nature topographique comme le montre ce transect :

CARTE 78



JUNCO ACUTIFLORI-MOLINIETUM COERULEAE

Transect 96 : carrière de Carabillon, près de Falaise (14)



1. manteau oligotrophe à *Betula pendula-Ulex europaeus*
2. *Calluno-Ericetum cinereae*
3. *Junco-Molinietum coeruleae*

Le *Junco-Molinietum coeruleae* admet une aire subatlantique s'étendant sur la France septentrionale (carte chorologique 78) et orientale, l'Allemagne occidentale, la Belgique, la Hollande. Il varie peu. On peut tout au plus préciser l'existence d'une variante à *Holcus lanatus*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus acris*... (col. C) indicatrice de pressions biotiques et s'opposant à une variante primitive, dépourvue d'espèces prairiales banales (col. A et B).

Précisons que le nom de *Junco-Molinietum* a aussi été donné à une moliniaie acidiphile continentale (Allemagne orientale, Pologne, Tchécoslovaquie) dépourvue de *J. acutiflorus* et d'*Erica tetralix*, mais où apparaissent significativement *Deschampsia cespitosa* et *Sanguisorba officinalis* ; c'est à tort que ce rapprochement a été fait (voir n° 550 en V-4-4).

17.5.4. A propos du *Selino carvifoliae-Juncetum acutiflori* Phil. 1960

L'existence de groupements à *Selinum carvifolia* et *Juncus acutiflorus* dans le Perche (LEMEE 1937) et dans le nord de la France (WATTEZ 1978) est une occasion de préciser le statut du *Selino-Juncetum acutiflori* défini par PHILIPPI (1960).

Le tableau synthétique 140 est construit sur la base des données suivantes :

- colonne A : 19 rel. PHILIPPI 1960 (p. 174)
- B₁: 14 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb. II : rel. 10, 11, 16 à 19, 21, 22, 24, 27 ; tb. III : rel. 9 à 12)
- 1 rel. DIERSCHKE 1969 (p. 468 : rel. 6)
- B₂: 9 rel. LEMEE 1937 (tb. 38 : rel. 8 à 15, 19)
- 7 rel. VANDEN BERGHEN 1951 (tb. II : rel. 2, 3, 7, 9, 14, 15, 26)
- C : 11 rel. WATTEZ 1978 (tb. 3 : rel. 33 à 43).

Il se dégage nettement de ce tableau que, malgré un lot commun d'espèces (*Juncus acutiflorus*, *Molinia coerulea*, *Selinum carvifolia*...), on ne peut rattacher le groupement du nord de la France (col. C) au *Selino-Juncetum* de PHILIPPI (col. A), alors que les colonnes B s'y intègrent bien. Par ailleurs, il montre que cette association possède son individualité propre par rapport au *Junco-Molinietum*. On peut proposer d'analyser ainsi les variations du *Selino-Juncetum* :

- race subcontinentale (col. A) à *Centaurea jacea*, *Sanguisorba officinalis*, *Silaum silaus*... décrit d'Allemagne ;
- race sous-atlantique (col. B) à *Farnassia palustris*, *Carex flacca*, *Carex nigra*, *Scorzonera humilis*, connue du Perche et de Belgique. Au sein de cette variation géographique, on peut mettre en évidence une variante mineure riche en espèces prairiales (col. B₁), s'opposant à une autre plus primitive (col. B₂).

Quant au groupement du nord de la France (col. C), il possède un caractère de prairie forestière car il se différencie du *Selino-Juncetum* par des espèces d'ourlets : *Pteridium aquilinum*, *Senecio erucifolius*, *Centaurea nigra*, *Teucrium scorodonia*... Comme il n'est connu que du seul site du Mont-Pourri (Saint-Josse, 62), il est difficile d'en dire plus à son propos.

17.6. Les chemins des landes hygrophiles

17.6.1. Introduction paysagère

La création et l'entretien de chemins dans les paysages de landes induisent une diversité supplémentaire car de telles influences biotiques sont nécessaires au maintien de certaines associations oligotrophes telles des pelouses acidiphiles (cas du *Nardo-Juncetum squarrosum* en plaine). Dans le cas plus spécifique de landes hygrophiles, mais aussi de forêts humides dégradées, l'évacuation de l'eau des chemins est facilitée par le creusement de fossés latéraux. Toutefois, pendant les hivers pluvieux, l'évacuation est insuffisante et les chemins sont inondés. Dès le printemps, le niveau des eaux redescend et les chemins s'assèchent. Des phénomènes analogues peuvent se produire dans les ceintures supérieures de quelques étangs, comme le montrent les transects 83 et 95. La conjugaison de tous ces facteurs (maintien du chemin éclairé, submersion hivernale, oligotrophie) est favorable à l'expression de groupements très originaux et fragiles, souvent en voie de régression. Les plus connus sont des communautés thérophytiques qui se développent après le retrait des eaux, en pionnier sur ces substrats minéraux, lorsque la concurrence des chamaephytes ou des hémicryptophytes est réduite par une fréquentation moyenne. Ces communautés relèvent de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea* et s'apparentent, dans nos régions, à deux associations :

- l'*Isolepido-Stellarietum uliginosae*, association à *Stellaria uliginosa*, *Scirpus setaceus*, *Juncus bufonius*..., des chemins forestiers plus ou moins argileux, ou même dans les prairies, sur les talus limitant les ruisseaux gonflés d'eau en hiver. Dans ce dernier cas, l'*Isolepido-Stellarietum* peut être concurrencé par les espèces prairiales vigoureuses et le pâturage est nécessaire à son maintien. Dans un travail précédent (DE FOUCAULT 1980a), j'ai rapporté quelques relevés de cette association pour le Bocage virois;
- le *Cicendietum filiformis* : cette association, bien connue depuis la thèse d'ALLORGE (1922), est pourtant très peu étudiée, car elle est devenue rare et fragmentaire. Le tableau 141 en rapporte 16 relevés inédits récemment réalisés. L'association est essentiellement définie par la combinaison de *Cicendia filiformis*, *Radiola linoides*, *Centunculus minimus*, *Juncus bufonius*, *Hypericum humifusum*. Sur le plan nomenclatural, je propose de préciser le nom donné par ALLORGE en *Radiolo linoidis-Cicendietum filiformis*, sans pour autant lui en retirer la paternité, afin de bien distinguer cette association d'autres *Cicendietum* territoriaux, nettement différents, étudiés par RIVAS-GODAY (1964, 1970) tels l'*Ophioglosso-Cicendietum* et l'*Antinorio-Cicendietum*. Le *Radiolo-Cicendietum* admet une aire thermo-à sub-atlantique ; il atteint la Hollande (DIEMONT et al. 1940). Il varie peu le long de son aire, toutefois *Exaculum pusillum* est très nettement lié à la composante thermo-atlantique de cette aire. Cette espèce peut donc servir à différencier une race particulière thermophile du *Radiolo-Cicendietum*, surtout répandue au sud de la Loire, mais qui atteint les landes de Lessay (50) et la forêt de Rambouillet (BOURNERIAS 1972).

Ces intéressantes associations thérophytiques ne sont cependant pas les seules que l'on peut rencontrer dans ces milieux originaux. Des communautés à hémicryptophytes, jusqu'à présent peu ou pas connues, y sont pourtant très fréquentes. Ce sont celles-ci qui seront plus précisément étudiées maintenant.

17.6.2. L'association à lobélie et Agrostis : *Lobelio urentis-Agrostietum caninae* ass. nov.

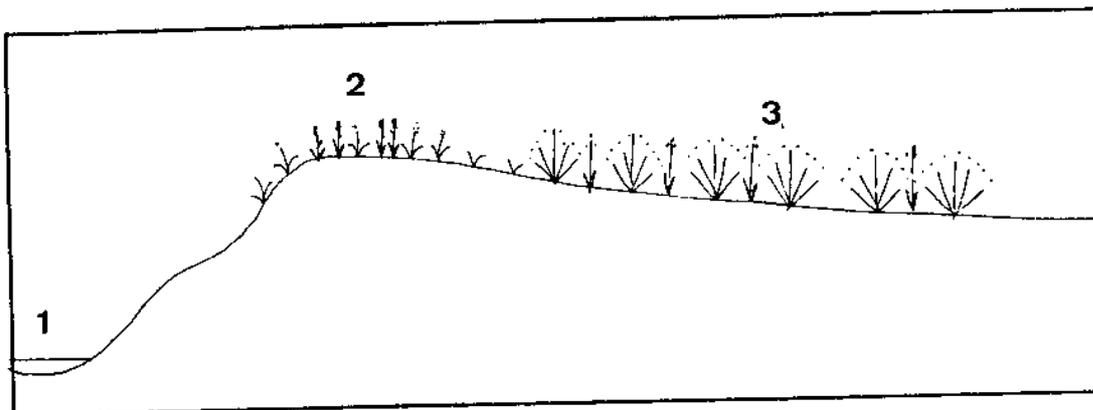
17.6.2.1. Données floristiques

Le tableau 142 réunit 82 relevés inédits de ce groupement original, inconnu des auteurs antérieurs.

17.6.2.2. Position physiographique

Le long des chemins de nombreuses landes ou de forêts claires des régions thermo-atlantiques françaises, on remarque un groupement végétal à *Lobelia urens*, *Molinia coerulea*, *Agrostis canina*. Il est en général relégué sur les bords des chemins lorsque ceux-ci sont fréquentés, car il résiste mal aux effets mécaniques du piétinement et du roulement ; sinon il occupe toute la largeur. En dehors de cette situation fréquente, il peut occuper des coupe-feux forestiers éclairés. Plus rarement, on peut l'observer en ceinture externe d'étangs oligotrophes comme le montre le transect 83 précédemment analysé, au-dessus du *Deschampsio-Agrostietum caninae* avec lequel il possède quelques points communs, floristiques et écologiques. Enfin, on peut encore l'étudier en extension linéaire le long de talus plus ou moins sablonneux surmontant des ruisseaux à niveau variable, comme le montre le transect suivant :

Transect 97 : lande de Lessay, vers la Feuillie (50)



1. fossé à courant d'eau variable entre l'été et l'hiver
2. *Lobelio-Agrostietum caninae caretosum verticillati*
3. moliniaie atlantique : *Caro-Molinieta coeruleae*

17.6.2.3. Synfloristique et statut phytosociologique

L'analyse floristique du groupement dans l'aire étudiée montre que *Lobelia urens* en est absolument caractéristique car cette espèce est rare dans les autres communautés voisines. En dehors de la lobélie, on peut retenir comme espèces participant à la combinaison caractéristique : *Carex demissa*, *Agrostis canina*, *Scutellaria minor*, *Hypochoeris radicata*, *Agrostis tenuis*, *Viola lactea*. On note l'absence absolue d'espèces turficoles caractérisant les groupements proches ; même *Carum verticillatum* et *Cirsium dissectum* n'entrent pas typiquement dans le groupement mais seulement dans une sous-association de passage. Il est intéressant, enfin, de noter l'existence de quelques thérophytes, *Radiola linoides* étant la plus fréquente, mais aussi *Juncus bufonius*, *Hypericum humifusum* ; nous aurons l'occasion d'expliquer cela.

Une comparaison avec d'autres associations à *Lobelia urens* s'impose pour conclure sur le statut de ce groupement. Il est clair qu'il ne correspond pas à l'*Holoschoeno-Caricetum trinervis* propre aux dunes sableuses inondables des Landes de Gascogne (voir III.15) où existe *Lobelia urens*. L'association la plus proche semble en fait le *Lobelio-Lotetum pedunculati* décrit d'Espagne par RIVAS-GODAY (1964), association à *Lobelia urens*, *Carex binervis*, *Serapias cordigera*, *Hieracium castellanum*, *Wahlenbergia hederacea*, *Hypericum elodes*, *Carex echinata*... Il n'est pas besoin d'insister longtemps pour voir que le *Lobelio-Lotetum* ne peut inclure notre groupement, car il est trop différent.

C'est donc bien une nouvelle association, statistiquement bien définie, qui est présentée ici. Je propose de la baptiser *Lobelio urentis-Agrostietum caninae* ass. nov.

17.6.2.4. Physionomie et phénophases

Les individus de *Lobelio-Agrostietum* forment très souvent des communautés ouvertes où des plantes dressées (*L. urens*, *Molinia coerulea*, les *Juncus*) structurent une strate supérieure et des plantes plus basses (*Carex demissa*, l'appareil végétatif d'*Agrostis canina*, *Potentilla erecta*, *Anagallis tenella*) déterminent une strate inférieure.

L'association se développe principalement en fin de printemps et est optimale en été. Le bleu des inflorescences de la lobélie, bien que mêlé aux inflorescences grêles et agitées de l'*Agrostis* des chiens, attire l'oeil inmanquablement. Le groupement peut ainsi rester bien développé jusqu'au début de l'automne.

17.6.2.5. Synécologie et variations

La combinaison originale du *Lobelio-Agrostietum* s'explique par les conditions écologiques très particulières qui en règlent le développement. En dépit de la diversité de ses positions physiographiques, on y remarque le rôle écologique déterminant de l'eau. En effet, cette association caractérise des sites subissant de grandes variations horizontales du plan d'eau entre l'automne, hiver et l'été : variation dans les chemins forestiers inondables, variation le long des fossés à niveau variable, variation enfin du niveau des étangs oligotrophes. On a vu, par ailleurs (III.17-2-1) que le *Deschampsio-Agrostietum caninae* est caractéristique des sites subissant aussi des variations horizontales du plan d'eau. La différence entre les deux associations réside, en fait, dans la nature du substrat inondable : tourbeux ou organique pour le *Deschampsio-Agrostietum*, minéral plus ou moins sableux pour le *Lobelio-Agrostietum*. Ainsi s'explique le transect 83 relatif à un étang où l'on observe le *Lobelio-Agrostietum* relayant le *Deschampsio-Agrostietum* sur substrat moins tourbeux. D'un autre côté, on connaît aussi au moins un autre type de végétation qui vient peupler les substrats minéraux oligotrophes récemment exondés : ce sont essentiellement des associations thérophytiques de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea*. Effectivement, très souvent, en contact avec le *Lobelio-Agrostietum*, on observe le *Radiolo-Cicendietum filiformis* dont quelques éléments peuvent pénétrer parmi les plantes vivaces lorsque celles-ci forment une communauté ouverte (ce qui est souvent le cas, comme on l'a vu dans le paragraphe "physionomie"). On explique ainsi la présence de *Radiola linoides*, *Juncus bufonius* dans le *Lobelio-Agrostietum*. Comparativement, on sait que le *Deschampsio-Agrostietum* renferme souvent des espèces amphibies vivaces des *Littorelletea*.

Le *Lobelio-Agrostietum caninae* est, d'autre part, une association thermophile ; il participe aux paysages des chênaies thermophiles et de leurs landes de dégradation (*Ulicenion minoris*, groupe d'associations thermo-atlantiques

à *Erica scoparia*, *E. ciliaris*, *E. cinerea*, *E. tetralix*, *Agrostis setacea*). S'il existe effectivement un contact entre *Lobelio-Agrostietum* et *Radiolo-Cicendietum*, c'est plus précisément avec la race thermophile à *Exaculum pusillum* de celui-ci qu'il se réalise.

On peut décrire ainsi les principales variations du *Lobelio-Agrostietum*:

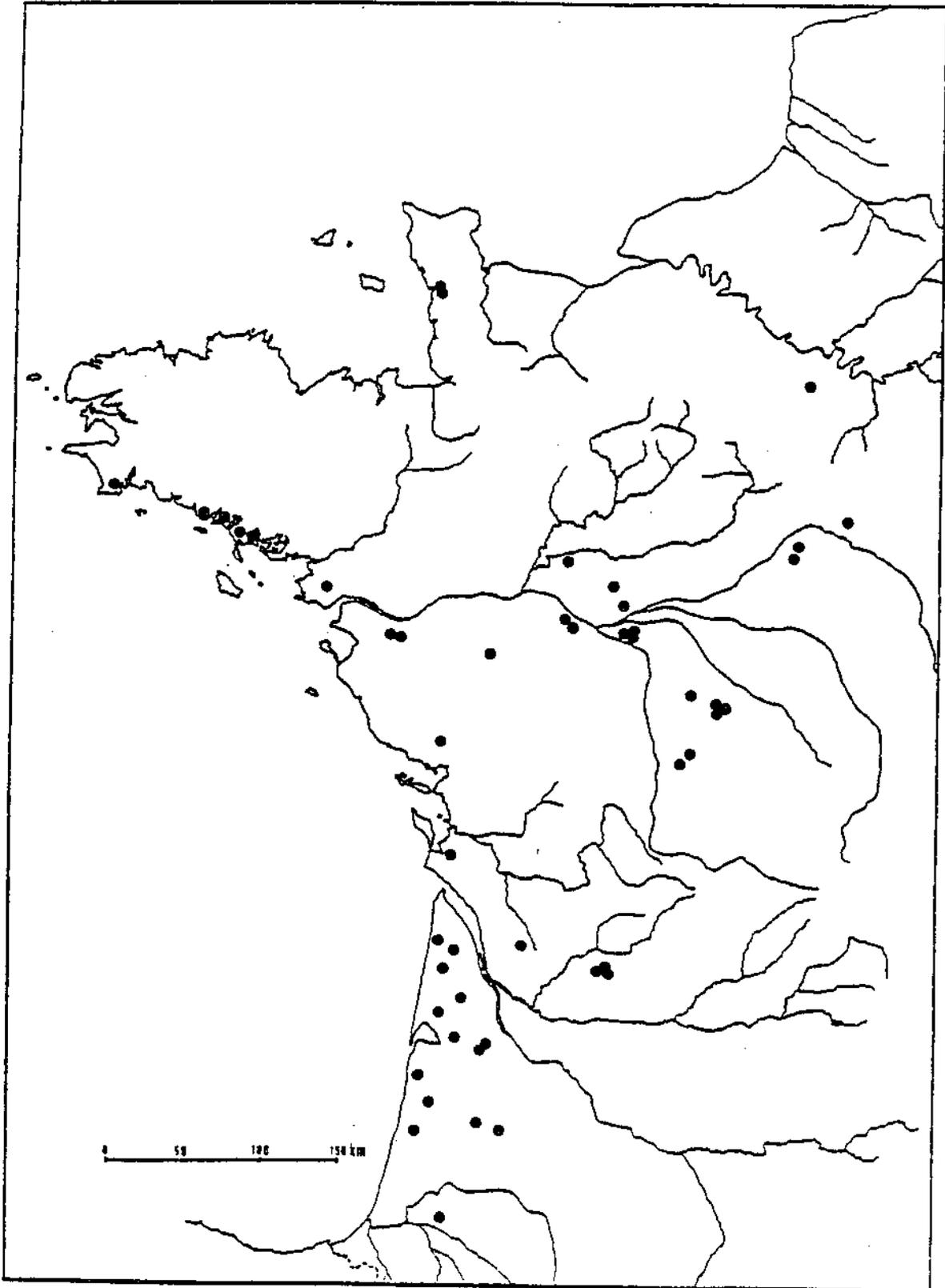
- sous-association *typicum* nov. (rel.-type de la sous-association et de l'association : 2/142) sur sol minéral ; les substrats s'assèchent fortement en été, surtout sous le climat thermo-atlantique et beaucoup d'espèces hygrophiles ne peuvent se maintenir. Cette sous-association présente trois variantes :
- variante type de la sous-association, à *Rubus* sp., *Juncus conglomeratus*, *J. articulatus* ;
- variante à *Plantago major*, *Trifolium repens*, *Rumex crispus* indicatrice de pressions biotiques déterminant un piétinement ; par cette variante, le *Lobelio-Agrostietum* tend à se dégrader et à converger vers l'*Agrostio-Anthemidetum nobiles*. On remarquera qu'en dehors de cette variante, les espèces prairiales manquent absolument dans le *Lobelio-Agrostietum* ; on note pourtant la présence assez fréquente d'*Holcus lanatus* ; il pourrait s'agir d'un écotype lié à l'association ; dans le *Lobelio-Lotetum pedunculati* décrit par RIVAS-GODAY (1964), vicariant du *Lobelio-Agrostietum*, *Holcus lanatus* existe aussi sous une variété *argenteus* Ag.
- variante à *Drosera intermedia-Schoenus nigricans*, exclusive des sables landais, qui précise un passage vers le *Drosero-Rhynchosporietum albae schoenetosum* (= *Drosera-Schoenetum nigricantis*).
- sous-association *caretosum verticillati* nov. (rel.-type : 63/142) différenciée par *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, *Salix repens*, sur substrats un peu plus organiques. Par cette sous-association, le *Lobelio-Agrostietum* tend à converger vers le *Caro-Molinietum coeruleae* qui peut être contigu (transect 97). On y retrouve la variante des sables landais à *Drosera intermedia* et *Schoenus nigricans* auxquelles s'ajoute ici *Rhynchospora fusca*.

A propos des sables landais, il faut préciser qu'en certains endroits des Landes de Gascogne, le *Lobelio-Agrostietum* (par ailleurs très fréquent dans cette région) est remplacé par un groupement à *Carex punctata-Agrostis canina*, la première de ces espèces prenant la place de *Lobelia urens*. Le tableau 143 rapporte 3 relevés de ce groupement original qui semble se cantonner dans la pointe septentrionale des Landes au nord d'une ligne Bordeaux-Arcachon. Le groupement thérophytique de contact pourrait être un peu différent du *Radiolo-Cicendietum* thermo-atlantique puisqu'on observe la présence de *Illecebrum verticillatum*. Trop mal connu sur les plans synécologique et statistique, ce groupement ne peut donner lieu à une interprétation phytosociologique définitive ; il pourrait constituer simplement une variation notable du *Lobelio-Agrostietum*.

17.6.2.6. Synchorologie

Le caractère écologique essentiel déterminant l'aire géographique du *Lobelio-Agrostietum* est sans conteste son caractère thermophile. L'association est répandue dans tout le domaine des chênaies claires thermo-atlantiques. La carte chorologique 79 montre que le centre de gravité de l'association se situe au sud de la Loire : Landes de Gascogne, Double périgourdine, domaine ligérien, Vendée. Elle est encore fréquente sur la côte méridionale de Bretagne, où le climat est encore de type thermo-atlantique. Vers le nord, on observe une station légèrement isolée dans les landes de Lessay (Cotentin).

CARTE 79



LOBELIO URENTIS-AGROSTIETUM CANINAE

Vers l'est, elle atteint Rambouillet (BOURNERIAS 1972) et les Vaux de Cernay (JULVE 1980, tb. 8 : rel. 160), dans les Yvelines. Il est possible qu'autrefois elle atteignait le Gâtinais et la Puisaye (ROYER 1974). En climat moins thermophile, dans les collines normandes, le *Lobelio-Agrostietum* est remplacé par le *Carici binervis-Agrostietum* ; sous climat nord et sub-atlantique, c'est le *Carici demissae-Agrostietum* qui prend sa place (ces deux associations vicariantes du *Lobelio-Agrostietum* sont étudiées ci-après).

17.6.3. L'association à *Carex binervis* : *Carici binervis-Agrostietum caninae* ass. nov.

Ce groupement est en fait vicariant du *Lobelio-Agrostietum* ; son étude sera donc menée en comparaison totale avec les caractères synfloristiques et synécologiques de ce dernier.

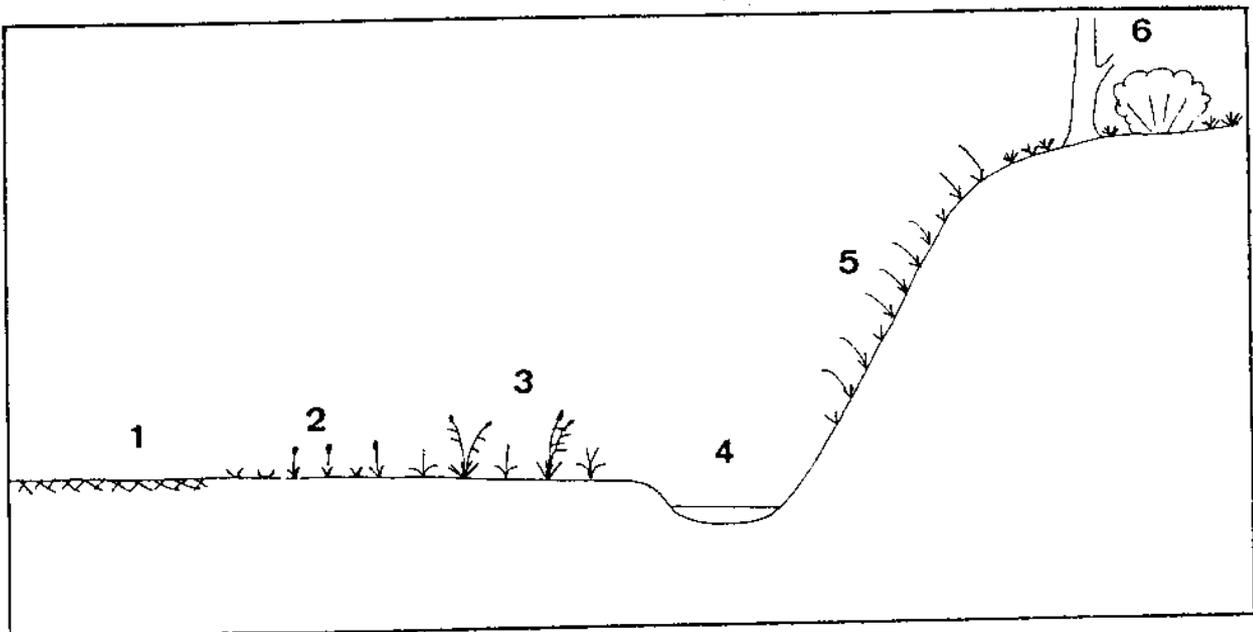
17.6.3.1. Données floristiques

Toutes les données concernant ce groupement sont rassemblées dans le tableau 144 et sont inédites.

17.6.3.2. Position physiographique

La position physiographique du groupement à *Carex binervis* est en tous points semblable à celle du *Lobelio-Agrostietum caninae* : il se rencontre surtout dans les chemins inondables traversant des forêts claires ou des landes mésophiles ou hygrophiles. On peut l'observer aussi aux bords de fossés à niveau variable comme le montre ce transect :

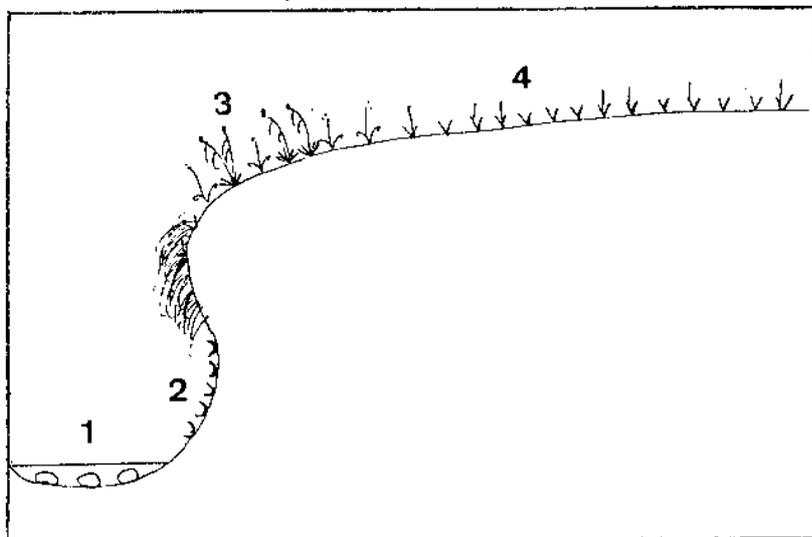
Transect 98 : Ondefontaine (14)



1. route goudronnée
2. pelouse du bord de route
3. *Carici binervis-Agrostietum caninae* à *Wahlenbergia hederacea*
4. fossé d'eau à niveau variable
5. ourlet acidiphile : *Hyperico-Melampyretum pratensis*
6. forêt acidiphile (*Ilici-Fagion*)

On le retrouve aussi en prairie, à condition qu'elle ne soit pas trop exploitée ou trop eutrophisée car l'exploitation et l'eutrophisation sont préjudiciables à une bonne structuration du groupement. Il se situe alors au-dessus des fossés traversant les prairies, comme le montre ce transect:

Transect 99 : Saint-Sever-Calvados, étang du Vieux-Château (14)



1. ruisseau à niveau variable
2. groupement de source semi-ombragée : *Chrysosplenio-Sibthorpietum europaeae*
3. *Carici binervis-Agrostietum caninae* à *Wahlenbergia hederacea* et *Isolepido-Stellarietum uliginosae*
4. prairie mésohygrophile

Lorsque les prairies sont trop exploitées, l'association se fragmente; on peut néanmoins observer l'*Isolepido-Stellarietum uliginosae* qui occupe les trous du gazon et *Wahlenbergia hederacea* qui se maintient bien dans ces conditions.

17.6.3.3. Synfloristique et statut phytosociologique

La définition du groupement peut se faire par comparaison avec la combinaison floristique du *Lobelio-Agrostietum*. On note que, dans l'ensemble, le caractère thermophile est affaibli car il y manque quelques éricacées atlantiques (*Erica scoparia*, *E. ciliaris*, *E. cinerea*) ; *Lobelia urens* s'y raréfie puisqu'elle apparaît dans moins de 10% des relevés. A l'inverse, on constate l'existence d'espèces inconnues dans le *Lobelio-Agrostietum*, surtout *Carex binervis*, *Carex laevigata*, *Wahlenbergia hederacea*, *Cirsium palustre*. Il est très inattendu d'observer quelques espèces habituellement inféodées à la tourbière acide (*Caro-Juncetum acutiflori*) : *Scutellaria minor*, *Carex laevigata*, *Wahlenbergia hederacea*. Mais le présent groupement se distingue bien, par ailleurs, du *Caro-Juncetum*.

Une telle combinaison floristique ne correspond à aucune association déjà décrite. La présence de *Carex binervis* pourrait faire penser au *Nardo-Caricetum binervis*, pelouse oligotrophe subatlantique décrite d'Irlande (BRAUN-BLANQUET et TUXEN 1952) qui existe aussi en basse-Normandie, et qui relève

classiquement des *Nardetea strictae*. Le groupement étudié ici est plus hygrophile et se rattache aux bas-marais, non aux pelouses acidiphiles des *Nardetea*. D'ailleurs, quelques relevés proches des nôtres ont été effectués en Bretagne et en Normandie par STIEPERAERE (1980, tb. 4) qui, sans prendre parti sur une quelconque interprétation, hésite cependant à les rattacher au *Nardo-Caricetum binervis*. C'est donc une association nouvelle qui est décrite ici, sous le nom de *Carici binervis-Agrostietum caninae* ass. nov. (rel. type : 44/144).

17.6.3.4. Physionomie et phénophases

Par suite de la présence et de l'abondance de nombreuses monocotylédones, la physionomie des individus de *Carici-Agrostietum* est moins attachante que celle du *Lobelio-Agrostietum*. Pourtant l'aspect du groupement est très caractéristique par les longues inflorescences de *Carex binervis* qui peuvent atteindre un mètre de long. Elles accompagnent les épis de la molinie, alors que les autres espèces, plus basses, structurent une strate inférieure. L'optimum phénologique de l'association est tardi-vernale et estival mais, en conséquence de l'abondance des monocotylédones, les phénophases sont peu marquées.

17.6.3.5. Synécologie et variations

Comme le *Lobelio-Agrostietum*, le *Carici binervis-Agrostietum* est caractéristique des chemins de forêts ou de landes, talus de prairie, subissant des variations horizontales du plan d'eau entre l'hiver et l'été. Les substrats sont minéraux. La différence essentielle par rapport au *Lobelio-Agrostietum* est que le *Carici-Agrostietum* participe à des paysages de chênaies-hêtrales moins thermophiles (*Illici-Fagion*) et de leurs landes de dégradation (*Ulicenion minoris*, groupe d'associations méso-atlantiques à *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Ulex minor*).

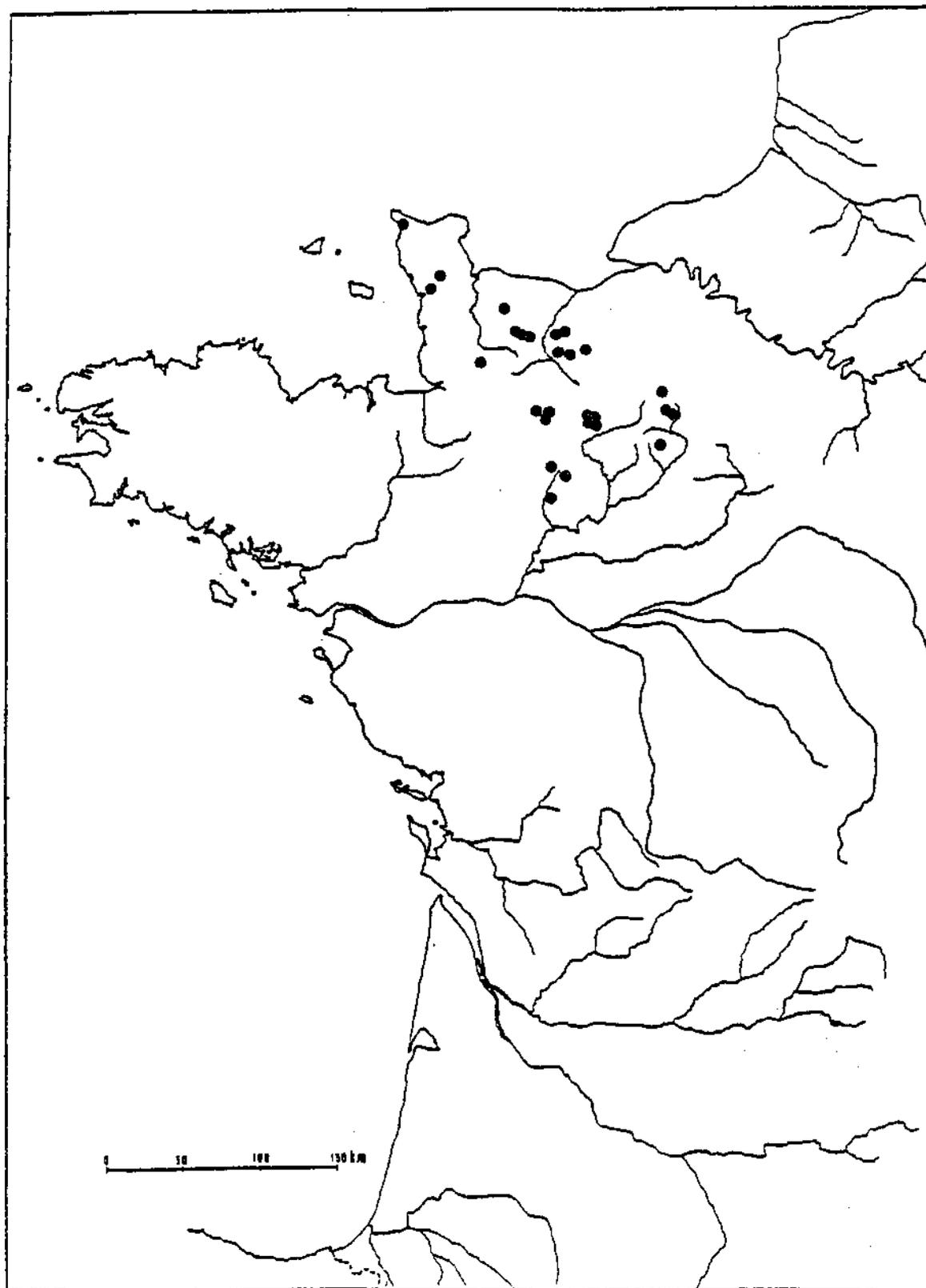
Selon la position physiographique de l'association, on peut distinguer deux variantes majeures :

- variante à *Calluna vulgaris*, *Juncus conglomeratus*, *Erica tetralix*, *Sieglingia decumbens*, *Hypericum pulchrum* au niveau de landes méso-philées ;
- variante dépourvue de ces espèces, surtout au niveau de prairies mésohygrophiles oligotrophes.

Comme pour le *Lobelio-Agrostietum*, des contacts privilégiés apparaissent entre le *Carici-Agrostietum* et des groupements thérophytiques de la classe des *Isoeto-Nanojuncetea* bien adaptés aux alternances du plan d'eau, sur substrat minéral. Ces groupements thérophytiques correspondent :

- soit à l'*Isolepido-Stellarietum uliginosae*, sur sols de texture fine (plus ou moins argileux) ; à ce contact, correspondent des variantes mineures à *Wahlenbergia hederacea* des variantes majeures, surtout dans les paysages prairiaux. En étudiant les systèmes prairiaux du Bocage virois (DE FOUCAULT 1980a), j'avais mis en évidence une race occidentale à *Wahlenbergia hederacea* de l'*Isolepido-Stellarietum* ; il me semble maintenant, à la lumière de toutes ces observations, que cette race correspond en fait à une superposition de l'*Isolepido-Stellarietum* thérophytique et de cette variante à *W. hederacea* du *Carici-Agrostietum* hémicryptophytique déstructuré par les pressions biotiques et trophiques subies par ces prairies ;
- soit au *Radiolo-Cicendietum filiformis* méso-atlantique (race sans *Exaculum pusillum*), sur substrat de texture plus ou moins sableuse ;

CARTE 80



CARICI BINERVIS-AGROSTIETUM CANINAE

il lui correspond les variantes mineures sans *Wahlenbergia hederacea* : elles se rencontrent surtout dans les chemins de landes.

17.6.3.6. Synchorologie

La comparaison des cartes chorologiques 79 (aire du *Lobelio-Agrostietum*) et 80 (aire du *Carici binervis-Agrostietum*) montre que le *Carici-Agrostietum* méso-atlantique remplace le *Lobelio-Agrostietum* thermo-atlantique dans l'aire de l'*Illici-Fagion*, en basse-Normandie (Bocage normand, Perche, pays de Cinglais, Bessin, Cotentin). Je dois le pointage du site des Coevrons (53, 72) à l'obligeance de J.-R. WATTEZ qui possède quelques relevés inédits de l'association. Sa présence, probable, en Bretagne péninsulaire reste à préciser ; quelques relevés de STIEPERAERE (1980, tb. 4) s'y rattachent incontestablement. A partir du pays d'Auge, en haute-Normandie et dans le nord de la France, le *Carici binervis-Agrostietum* est remplacé par le *Carici demissae-Agrostietum* nord et sub-atlantique. Le *Carici binervis-Agrostietum* pourrait atteindre le Weald central, en Grande-Bretagne, d'après les données de ROSE et GEHU (1964, p. 59).

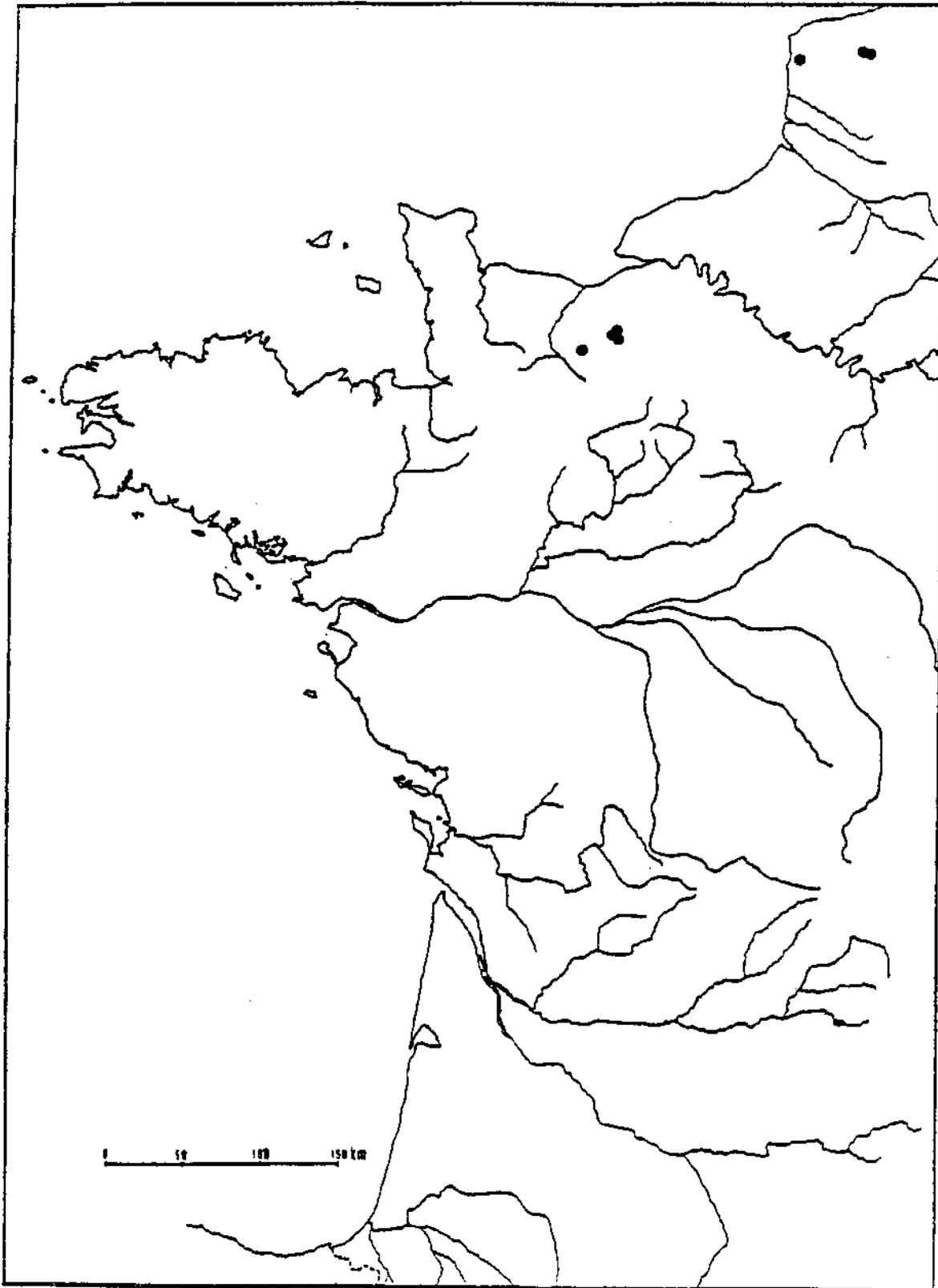
17.6.4. Les chemins des landes hygrophiles nord-atlantiques : *Carici demissae-Agrostietum caninae* ass. nov.

On a étudié en détail la végétation des chemins inondables des landes thermo et eu-atlantiques dans les paragraphes précédents. J'ai montré, en particulier, qu'au voisinage du *Radiolo-Cicendietum filiformis*, association thérophytique, existe souvent une association hémicryptophytique plus ou moins ouverte, *Lobelio-Agrostietum caninae* ou *Carici binervis-Agrostietum caninae* selon les conditions climatiques générales.

Dans les landes du nord de la France, on observe le même phénomène : l'association hémicryptophytique serait un *Lobelio-Agrostietum* ou un *Carici binervis-Agrostietum* qui aurait perdu ses espèces atlantiques (*Lobelia urens*, *Viola lactea*, *Carum verticillatum*, *Cirsium dissectum*, *Carex binervis*, *Carex laevigata*, *Wahlenbergia hederacea*) mais aussi les Ericacées thermophiles (*Erica scoparia*, *E. ciliaris*) et *Ulex minor*. Ce groupement appauvri n'est plus guère défini que par la combinaison *Agrostis canina-Carex demissa-Scutellaria minor* (tableau 145). Ce n'est pourtant pas une communauté basale et l'on peut lui attribuer le rang d'association végétale nouvelle sous le nom de *Carici demissae-Agrostietum caninae* ass. nov. (rel.-type : 13/145).

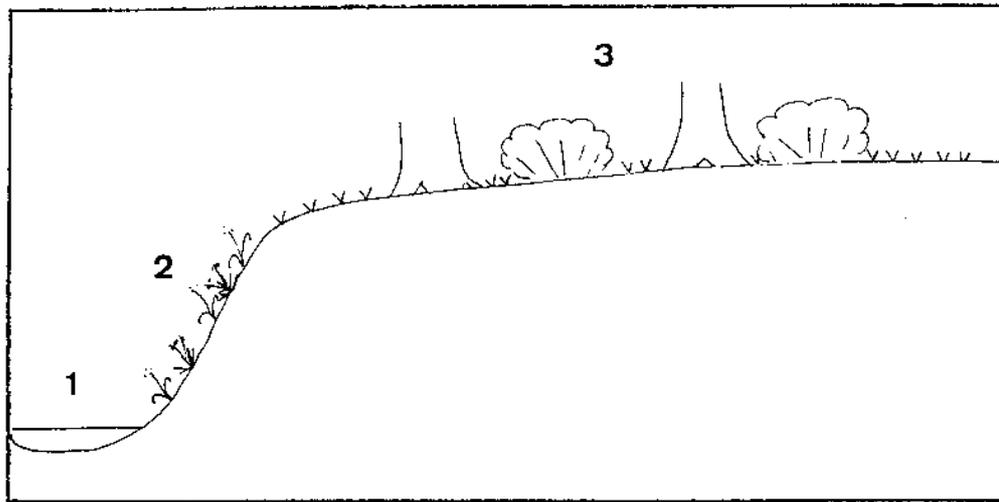
Comme le *Lobelio-Agrostietum* ou le *Carici binervis-Agrostietum*, cette association caractérise les substrats minéraux (chemins de landes ou de forêts, ceintures supérieures des étangs, transect 95) inondés en hiver et exondés en été. Quelques végétations thérophytiques s'observent au voisinage des communautés vivaces, ou en superposition avec elles, lorsque le gazon est assez ouvert ; ce sont surtout le *Radiolo-Cicendietum filiformis* (dans sa race sans *Exaculum pusillum*), association qui a presque disparu du nord ou qui est fort fragmentée (j'ai récemment revu *Cicendia filiformis* en forêt de Trélon, où elle n'avait pas été retrouvée depuis longtemps) et l'*Isolepido-Stellarietum uliginosae*. Il ne paraît pas possible de faire correspondre deux formes du *Carici demissae-Agrostietum* à ces deux contacts différents ; dans le *Carici binervis-Agrostietum*, la présence ou l'absence de *Wahlenbergia hederacea* est liée à ces deux contacts ; mais cette espèce manque au nord de la Seine. Une autre variation apparaît plus nettement, une sous-association à *Juncus conglomeratus*, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*, *Betula pubescens*, liée aux paysages de landes proprement dits, s'opposant à une sous-association liée plutôt à des fossés à niveau variable, comme le montre le transect :

CARTE 81



CARICI DEMISSAE-AGROSTIETUM CANINAE

Transect 100 : forêt de Boulogne (62)



1. fossé à niveau variable
2. *Carici demissae-Agrostietum*
3. forêt mésophile

L'aire géographique du *Carici demissae-Agrostietum* est encore imprécise : l'association relaie le *Lobelio-Agrostietum* et le *Carici binervis-Agrostietum* dans les régions nord et subatlantiques. La carte chorologique 81 montre sa présence dans le pays d'Auge, le Boulonnais, les landes du nord de la France. Elle est à étudier dans le pays de Bray où le *Radiolo-Cicendietum* a existé (ALLORGE 1922, FRILEUX 1977). Dans le tableau du *Cicendietum filiformis* donné par ALLORGE (1922) du Vexin, on relève des espèces vivaces telles que *Agrostis canina*, *Carex oederi* (probablement *C. demissa*), *Scutellaria minor*, *Ranunculus flammula*, *Juncus conglomeratus*, toutes éléments du *Carici-Agrostietum*. Sa présence est très probable en Belgique, en Hollande et en Allemagne. D'ailleurs dans le tableau du *Cicendietum* donné par OBERDORFER (1977), on relève les noms de *Potentilla erecta*, *Juncus conglomeratus*, *Carex demissa*, *Agrostis canina* ; le même auteur (1979) écrit à propos de *Scutellaria minor* "im Kontakt mit d. *Nanocyperion* (z.B. *Stellario-Scirpetum* (setaceae))".

17.6.5. Les chemins piétinés des landes : *Agrostio tenuis-Anthemidetum nobilis* (Allorge 1922) ass. nov.

17.6.5.1. Données floristiques

Le tableau 146 réunit 52 relevés inédits de ce groupement. Ils sont synthétisés dans la colonne A, alors que la colonne B synthétise 2 relevés de GHESTEM et WATTEZ (1978, p. 221) et que la colonne C synthétise 7 relevés de BRAUN-BLANQUET (1965-67, tb.9 : rel. 1 à 7, sous le nom de *Plantagini-Sporobolium tenacissimi* à *A. nobilis*).

17.6.5.2. Position physiographique

Lorsque les chemins des landes sont assez fréquentés par des véhicules d'entreprise forestière ou agricole, la végétation originale qu'ils portent se dégrade souvent sous l'action de ces facteurs mécaniques et biotiques ; on observe alors le développement optimal d'*Anthemis nobilis* qui définit avec quelques autres espèces une association originale.

17.6.5.3. Synfloristique et position phytosociologique

Ce groupement des chemins fréquentés de l'ouest de la France est reconnaissable à la combinaison des espèces suivantes : *Anthemis nobilis*, caractéristique locale, *Agrostis tenuis*, *Leontodon taraxacoides*, *Hypochoeris radicata*. Quelques espèces résistant bien au piétinement sont fréquemment présentes : *Plantago major*, *Pl. coronopus*, *Poa annua*. Par sa combinaison floristique, il se rapproche d'autres associations de lieux piétinés (*Lolio-Plantaginetum majoris*, *Plantagini-Menthetum pulegii*) mais un certain nombre d'espèces l'individualisent nettement ainsi que sa position physiographique et son origine. Il y a déjà longtemps que les phytogéographes de l'école parisienne l'ont individualisé sans toutefois l'étudier avec suffisamment de précisions. Il semble d'ailleurs n'avoir pas été réétudié depuis. Je propose de le considérer comme association nouvelle et de dénommer celle-ci à partir d'*Agrostis tenuis* et *Anthemis nobilis*, en faisant référence au travail d'ALLORGE (1922) qui semble en faire mention le premier, dans les landes du Vexin. La nomenclature définitive doit être *Agrostio tenuis-Anthemidetum nobilis* (Allorge 1922) ass. nov. (rel.-type : 6/146). Ce nom inclut une partie du *Plantagini-Sporobolietum tenacissimi* de BRAUN-BLANQUET. Il ne paraît, en effet, pas possible de conserver cette association : les variantes à *Plantago major*, à *Coronopus squamatus* et à *Sporobolus indicus* ne sont pas distinguables du *Lolio-Plantaginetum majoris*. La variante à *Anthemis nobilis* se rattache alors à la nouvelle association décrite ici.

17.6.5.4. Physionomie et phénologie

Comme beaucoup de groupements de sites piétinés, l'*Agrostio-Anthemidetum* se présente comme un gazon ras, ouvert, de plantes à rosettes (*Plantago lanceolata*, *P. major*, *P. coronopus*, *Leontodon taraxacoides*, *Hypochoeris radicata*) ou de plantes basses, plus ou moins rampantes (*Trifolium repens*, *Agrostis tenuis*). *Anthemis nobilis* s'y présente sous une morphose rampante induite par l'écologie des stations.

La phénologie et les phénophases sont discrètes car beaucoup d'espèces ont des floraisons ternes ; certaines même fleurissent peu ou difficilement à cause du piétinement.

17.6.5.5. Synécologie et variations

L'*Agrostio-Anthemidetum* est caractéristique des sites piétinés, sur des sols de texture au moins en partie sableuse, sites courtement inondés en hiver ou en automne. Pour toutes ces raisons, on le trouve dans les chemins de forêts claires ou de landes, au voisinage du *Radiolo-Cicendietum* ou du *Lobelio-* ou du *Carici binervis-Agrostietum caninae*, ou en ceinture externe d'étangs influencés par le bétail ou, enfin, au voisinage des abreuvoirs. Lorsque la submersion est plus longue, on observe plutôt le *Plantagini-Menthetum pulegii* ; d'ailleurs les deux associations peuvent entrer en contact topographique, le *Plantagini-Menthetum* occupant les niveaux inférieurs, l'*Agrostio-Anthemidetum* peuplant les niveaux supérieurs. Une variante mineure à *Anthemis nobilis* du *Plantagini-Menthetum* précise le passage topographique (voir III-4-8).

En prairie mésohygrophile, lorsque le piétinement n'est pas trop intense, le groupement prairial reste encore bien structuré. Floristiquement, on observe simplement l'implantation d'*Anthemis nobilis* dans un cortège d'espèces prairiales. C'est en particulier ce qu'a observé (et ce qu'on observe encore) RALLET (1935) en Brenne : les pelouses à *A. nobilis* constituent les ceintures externes, les niveaux les plus courtement inondés des étangs. VANDEN BERGHEM (1965) rapporte des observations semblables de Hoedic. Cependant ces pelouses ne correspondent pas à l'association décrite ici, mais plutôt à des prairies bien

structurées dans lesquelles entre l'*Anthemis*. On note, en effet, la présence d'espèces telles que *Scilla autumnalis*, *Centaurea thuillieri*, *Lotus corniculatus*, *Cynosurus cristatus*, *Spiranthes autumnalis*, en quelque sorte, une prairie du type *Anthemido-Cynosuretum cristati*, association décrite du Portugal par TELES (1970). L'*Agrostio-Anthemidetum* se situe à un niveau de piétinement plus élevé comme le *Lolio-Plantaginetum majoris* par rapport au *Lolio-Cynosuretum cristati* ou au *Luzulo-Cynosuretum cristati*.

La diversité des origines de l'*Agrostio-Anthemidetum* se reflète plus ou moins dans l'individualité de variantes floristiquement définies. On peut mettre en évidence :

- une variante à *Potentilla erecta*, *Carex demissa*, *Agrostis canina*, *Juncus articulatus*, *Sieglingia decumbens* qui correspond à une dégradation des associations oligotrophes des chemins de landes, ce qui peut s'écrire :

Lobelio-Agrostietum caninae

Cariaci binervis-Agrostietum caninae

Radiolo-Cicendietum

Agrostio-Anthemidetum nobilis

- une variante mésohygrophile à *Agrostis stolonifera* (*A. tenuis* s'y fait plus rare), *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, propre à quelques systèmes alluviaux hygrophiles, dont elle occupe les niveaux topographiques supérieurs ;
- une variante à *Cynodon dactylon*, *Sporobolus indicus* plus thermophile, surtout étudiée dans les Landes de Gascogne. La variante à *A. nobilis* du *Plantagini-Sporoboletum* s'y rattache.

Lorsque l'intensité du piétinement augmente, beaucoup d'espèces vivaces régressent jusqu'à disparaître ; le groupement dérivé possède alors une structure thérophytique et relève du *Poo-Plantaginetum coronopi* (III-17-6-6).

L'*Agrostio-Anthemidetum* se rencontre essentiellement en conditions écologiques oligotrophes. Dans les sites sableux plus eutrophes, il est remplacé par le *Lolio-Plantaginetum coronopi* défini par SISSINGH (1969) dans l'ouest de la France. Le relevé suivant en est un exemple :

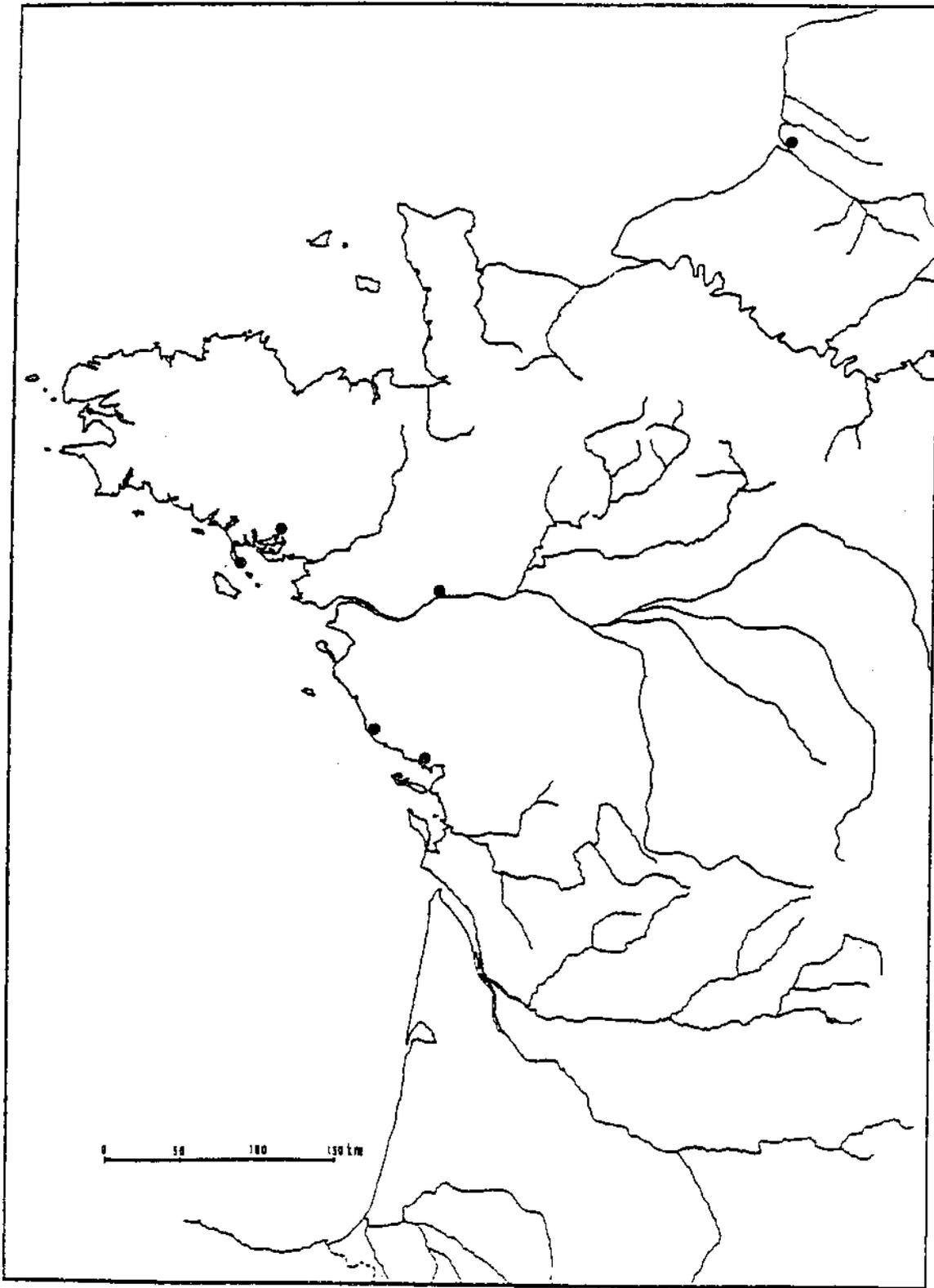
Le Crotoy (80), route du pré communal de la Bassée
Surface : 2 m² ; recouvrement : 60%

Plantago coronopus 22, *Lolium perenne* 22, *Trifolium repens* 12, *Plantago lanceolata* 11, *Bellis perennis* +, *Taraxacum officinale* +°, *Trifolium dubium* 22, *Poa annua* 12, *Sagina procumbens* +, *Erophila verna* +°, *Cerastium diffusum* +°. Par rapport au *Lolio-Plantaginetum majoris*, *Plantago major* tend à se raréfier ; BLUM (1976) a montré que l'apparition des plantules de *P. major* est sensible aux conditions défavorables d'humidité lors de la germination, d'où sa difficulté de venir sur sols sableux secs. La germination des graines de *P. coronopus* est relativement indépendante de ces conditions d'humidité.

17.6.5.6. Synchronologie

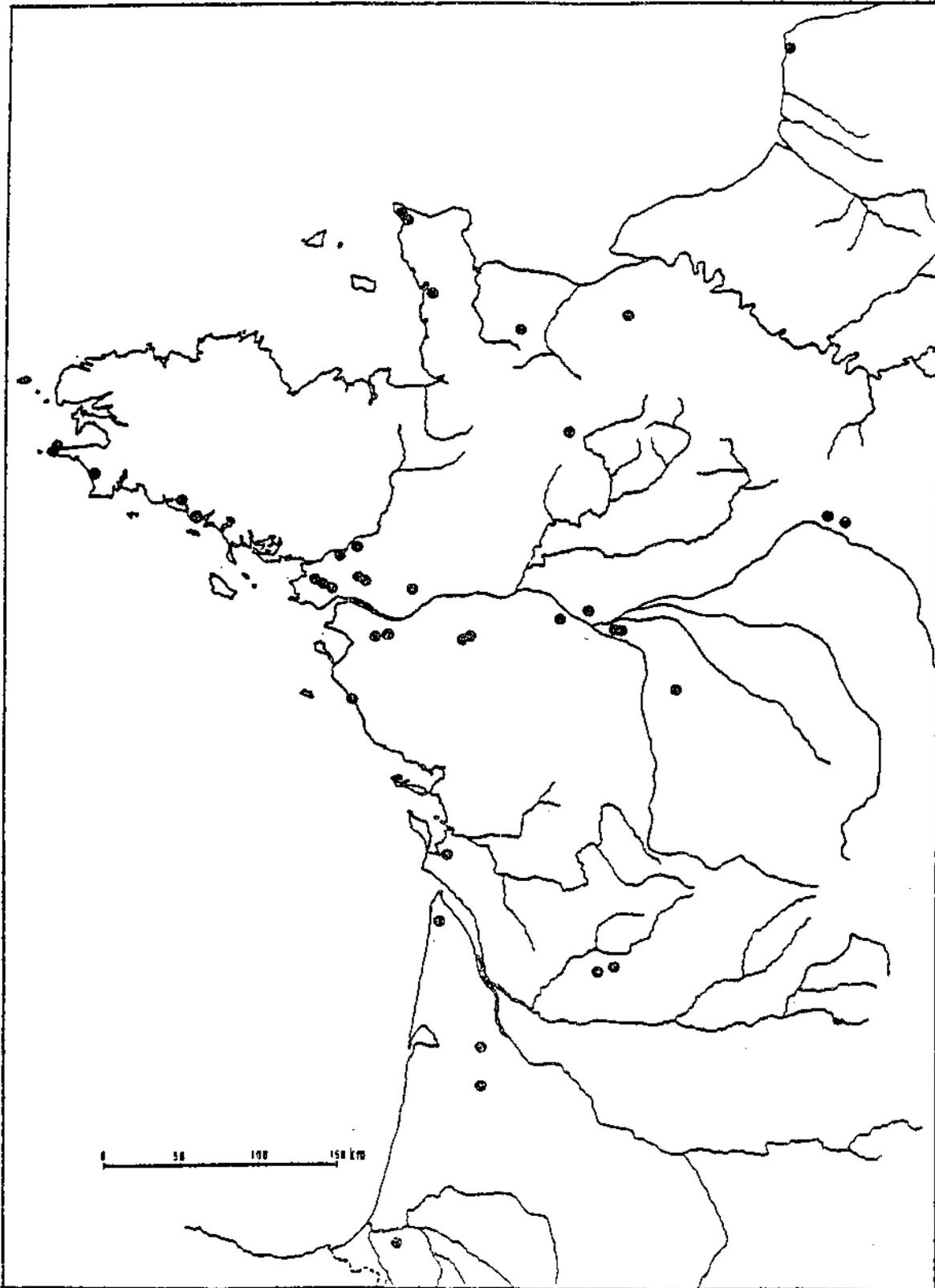
Comme en témoigne la carte chorologique 83, j'ai rencontré l'*Agrostio-Anthemidetum nobilis* sur une grande partie de la façade atlantique, du pays basque au Cotentin. Il est souvent cité par les phytosociologues de l'école parisienne, sans être bien distingué du *Cicendietum* : ALLORGE 1922 (Vexin), 1926 (Mulonne), JOUANNE 1928 (Lieuvin), ALLORGE et GAUME 1931 (Sologne), LEMEE 1938 (landes de la Hague, Manche). Toutefois, il n'est pas toujours possible de reconnaître s'il s'agit de l'*Agrostio-Anthemidetum* ou de la pelouse anthropozoogène, type *Anthemido-Cynosuretum*. Plus récemment, CHESTEM et WATTEZ (1978)

CARTE 82



LOLIO-PLANTAGINETUM CORONOPI

CARTE 83



AGROSTIO-ANTHEMIDETUM NOBILIS

en rapportent des relevés de la Marche. Il atteint la haute-Normandie (forêt de Roumare, 76 ; FRILEUX, in litt.). Une des dernières stations vers le nord semble être celle d'Ambleteuse (pré communal) d'où GEHU (1962) rapporte la présence d'*A. nobilis*. En somme, l'*Agrostio-Anthemidetum nobilis* est une association thermo- et eu-atlantique, à irradiations nord- et sub-atlantiques.

La carte chorologique 82 rassemble les stations connues du *Lolio-Plantaginetum coronopi*, celles de SISSINGH (1969) et le relevé du Crotoy donné dans le paragraphe précédent. L'association est à étudier sur tout le littoral sableux.

17.6.5.7. Position synsystématique

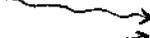
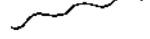
L'écologie, le caractère mésophile de l'*Agrostio-Anthemidetum nobilis* et la présence fréquente de *Plantago major* font que cette association et le *Lolio-Plantaginetum coronopi* doivent se ranger non loin du *Lolio-Plantaginetum majoris* dans l'alliance du *Lolio-Plantaginion majoris*, unité réunissant les groupements hémicryptophytiques ouverts des lieux piétinés peu ou pas inondables (SISSINGH 1969). Je réserve à une synthèse ultérieure (partie V) la précision de la place de cette alliance dans les unités supérieures.

17.6.6. L'association thérophytique des lieux piétinés sableux : *Poa annuae-Plantaginetum coronopi* (Le Neveu 1978) ass. nov.

Lorsque l'intensité du piétinement devient trop forte, les hémicryptophytes des associations de lieux piétinés régressent au profit des espèces annuelles mieux adaptées. On observe alors un groupement très bas, très ouvert dont le tableau 147 réunit 71 relevés inédits.

Ce groupement est défini par la combinaison constante de *Poa annua* et *Plantago coronopus*. Bien moins souvent, y apparaissent *Matricaria discoidea*, *Polygonum aviculare*, *Spergularia rubra*. Il se rapproche donc du *Polygono-Matricarietum matricarioidis* qui combine constamment *Matricaria discoidea* et *Polygonum aviculare*, sans s'identifier totalement à lui par suite de la présence de *Plantago coronopus*. Ce groupement a valeur d'association végétale à part entière ; ayant déjà été entrevu par LE NEVEU (1978), il peut recevoir le nom de *Poa annuae-Plantaginetum coronopi* (Le Neveu 1978) ass. nov. (rel.-type : 1/147).

Floristiquement distinct du *Polygono-Matricarietum*, le *Poa-Plantaginetum* s'en distingue bien aussi du point de vue synécologique : alors que le premier est lié à des substrats de texture fine, argileuse ou limoneuse et qu'il dérive du *Lolio-Plantaginetum majoris*, le second est très caractéristique des substrats à texture sableuse, au moins en partie, qui conviennent bien à *Plantago coronopus*. Pour cette raison, on trouve souvent le *Poa-Plantaginetum* dans les chemins sablonneux fréquentés, notamment sur le littoral, mais aussi dans les chemins courant au milieu des landes, sur des crêtes gréseuses ou granitiques. A ce titre, il peut dériver d'associations hémicryptophytiques :

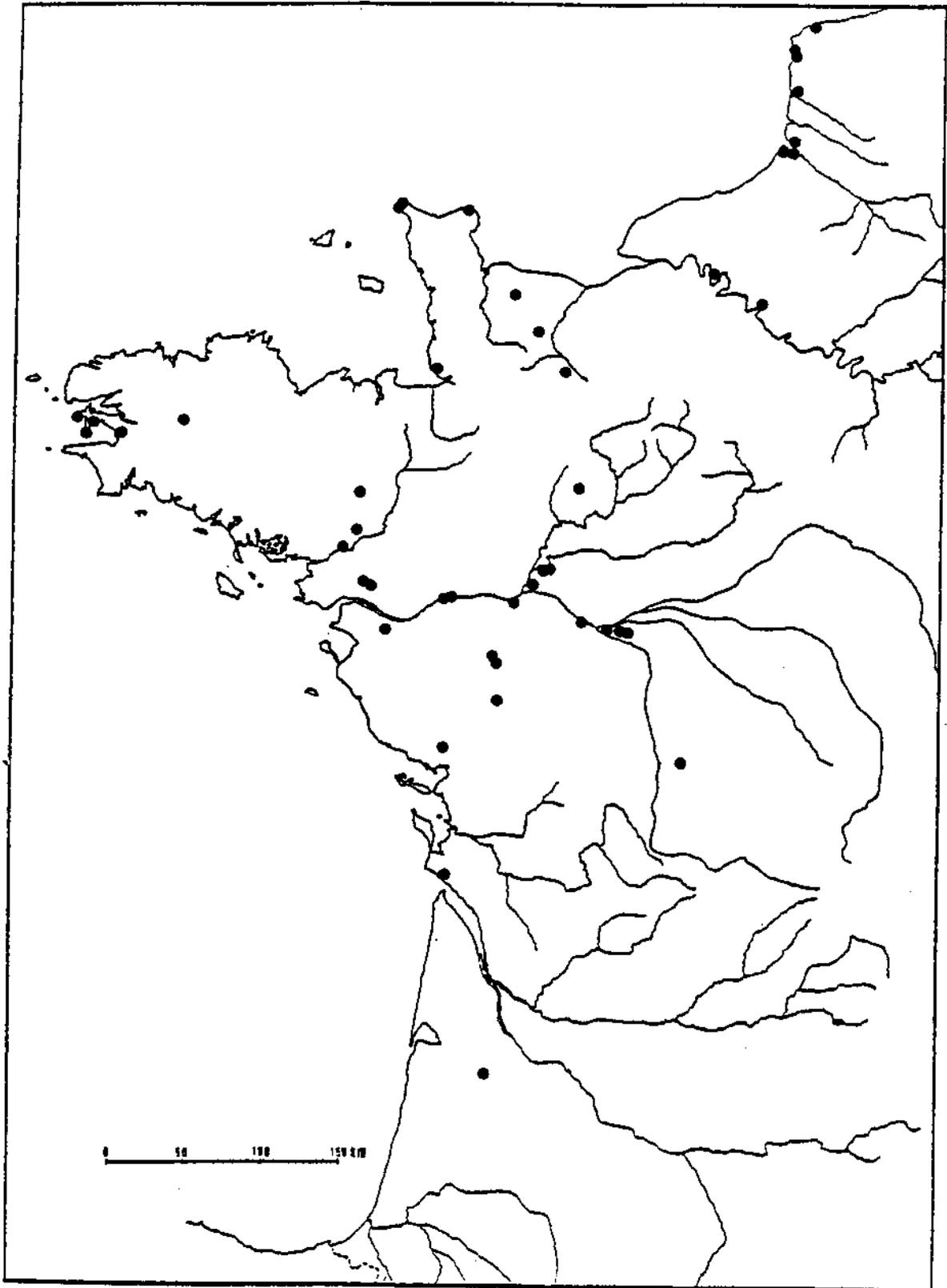
Lolio-Plantaginetum coronopi  *Poa-Plantaginetum coronopi*
Agrostio-Anthemidetum nobilis  *Poa-Plantaginetum coronopi*

L'association s'est particulièrement développée par suite de l'afflux touristique sur quelques hauts sites de l'ouest de la France, comme les falaises littorales bretonnes (Cap de la Chèvre, Pointe de Pen-Hir, Cap Fréhel...) aux paysages grandioses et "pittoresques". Elle y a remplacé plusieurs associations beaucoup plus intéressantes mais qui ne résistent pas au piétinement répété,

comme certaines pelouses littorales à développement vernal. Celles-ci restent heureusement bien structurées en dehors des cheminements (d'où la nécessité impérieuse de canaliser la circulation touristique dans de tels sites).

Le *Poo-Plantaginetum coronopi* est une association plus méconnue que rare car il attire peu les phytosociologues. Il a une grande extension en France occidentale comme le montre la carte chorologique 84. Enfin, il s'intègre fort bien dans la classe des *Polygono-Poetea annuae* qui réunit les végétations thérophytiques des lieux surpiétinés, isolée par RIVAS-MARTINEZ (1975). Plus précisément, le *Poo-Plantaginetum* se place dans l'alliance du *Matricario-Polygonion avicularis*, à côté du *Polygono-Matricarietum*, ordre des *Polygono-Poetalia annuae*.

CARTE 84



POO-PLANTAGINETUM CORONOPI

