

LA
BIOLOGIE DE LA VÉGÉTATION
SUR LE
LITTORAL BELGE,

JEAN MASSART.

1. — CONDITIONS PHYSIQUES.

Le littoral belge est garni d'une uniforme bordure de *dunes*, monticules de sable mouvant alignés sur une largeur variable et laissant entre eux des vallées plus ou moins étendues, plus ou moins profondes. Cette barrière est le plus large vers La Panne et Coxyde, où elle atteint près de trois kilomètres; puis elle se rétrécit du côté de Nieuport, où elle est brusquement coupée par l'estuaire de l'Yser. Au delà du chenal elle va toujours se rétrécissant jusqu'à Mariakerke. D'ici à Ostende, les dunes offrent aux flots une si faible résistance, qu'il a fallu les renforcer par une digue. Le chenal d'Ostende crée une deuxième solution de continuité. Entre Ostende et Wenduyne, la chaîne de monticules acquiert de nouveau une certaine étendue, mais depuis cette dernière localité jusqu'à Heyst, on peut presque dire qu'il n'existe pas de

dunes : la barrière est artificielle et constituée par la digue du duc Jean. Enfin, entre Heyst et la frontière zélandaise, elles occupent encore une étendue assez considérable, pour se terminer brusquement au Zwyn.

Les dunes sont formées de sable presque pur. Voici une analyse d'après M. Koltz⁽¹⁾ :

Eau hygroscopique	0,22
Eau évaporée	0,28
Matières solubles dans l'eau	0,02

Solubles dans l'acide nitrique.

Oxyde de fer.	0,14
Argile	0,13
Carbonate de calcium	0,14
Magnésie	0,14
Acide carbonique	0,12

Solubles dans l'acide sulfurique.

Argile.	0,30
Acide phosphorique.	tracés
Insoluble	98,81
	100,00

C'est donc à tort que le sol des dunes est souvent considéré comme fortement imprégné de calcaire et de chlorure de sodium. Cette opinion n'est justifiée que pour le versant maritime de la rangée contiguë à la plage et pour les petites vallées qui s'y ouvrent : le vent y apporte sans cesse l'embrun des vagues et les coquillages qu'il ramasse sur l'estran. Mais dès qu'on s'écarte de la mer, il n'y a plus que du sable presque pur : les sels marins qui parviennent jusque là sont bientôt lavés ; les débris

(1) Cité par M. VANDER SWAELMEN, *Le boisement de la côte belge*. Bruxelles, 1888.

de coquilles sont désagrégés et dissous à la faveur de l'anhydride carbonique et le carbonate de calcium est, lui aussi, entraîné avec les eaux pluviales. Grâce à la nature arénacée du sol, celles-ci filtrent rapidement vers les profondeurs, et les averses les plus copieuses ne parviennent pas à rafraîchir d'une façon durable la surface des dunes exposée aux rayons du soleil. C'est cette immuable sécheresse qui fait des dunes le jouet du vent. Elles changent sans cesse d'aspect : les tempêtes les creusent profondément et le sable enlevé d'un côté est déposé plus loin pour former de nouveaux monticules. Si les vagues de la mer sont changeantes, les dunes, vagues pulvérulentes, ne le sont pas moins.

La zone des monticules de sable confine, vers l'intérieur des terres, aux *polders*, dépôts argileux modernes, d'origine fluvio-marine. Dans la région qui s'étend entre Westende et Oostduinkerke, le sable emporté par le vent a recouvert les polders sur une grande largeur et forme une plaine légèrement ondulée. Partout, du reste, les strates poldériennes se continuent sous les dunes littorales et viennent, en maints endroits, affleurer sur la plage. Les collines sablonneuses sont donc assises sur des couches de glaise presque imperméable, et l'eau que la pluie leur amène va s'accumuler dans les vallées pour s'écouler lentement vers la mer, en filtrant à travers le sable au dessus du lit d'argile poldérienne.

Les vallées ou *lètes* qui séparent les rangées de dunes parallèles au rivage, doivent à la présence de la couche imperméable sous-jacente, d'être plus ou moins humides suivant leur profondeur. Celles dont le fond élargi se trouve dans le voisinage de la nappe d'eau sont ordinairement livrées à la culture (phot. 2); on les appelle des

« pannes ». D'autres sont marécageuses en été et fréquemment inondées en hiver (phot. 1); leur flore est en tout semblable à celle qui habite les marais de l'intérieur des terres, ce qui prouve bien que le caractère spécial de la végétation littorale n'est pas dû exclusivement au voisinage de la mer, comme on l'admet généralement. Enfin les bas-fonds qui avoisinent la grève sont souvent saumâtres.

* *

La barrière que les dunes dressent le long de la côte est interrompue en trois points : au Zwyn, au chenal de Nieuport et à celui d'Ostende. Cette dernière échancre a été tellement modifiée par l'homme qu'elle n'offre plus aucun intérêt pour le naturaliste. De même que les deux autres, elle représente l'embouchure d'un cours d'eau. Le Zwyn, complètement barré à l'heure actuelle, est le dernier vestige d'un des nombreux bras de l'Escaut; le chenal de Nieuport fait partie de l'estuaire de l'Yser.

Lorsque l'Yser a creusé son embouchure, il a naturellement enlevé la sable sur une certaine étendue; mais l'espace occupé par l'estuaire est bien supérieur à celui qui est exigé par le débit actuel du fleuve. A chaque marée, l'eau de la mer pénètre dans l'estuaire, refoule le cours d'eau et en amortit complètement la vitesse, ce qui détermine le dépôt de la plupart des matières que l'eau du fleuve tenait en suspension. C'est ainsi que se forme, le long du chenal, la nappe d'argile qui constitue les *schorres*.

* *

Un facteur qu'il importe de ne pas négliger est *l'affaissement que subit le littoral*. Sur les dunes, son action se

manifeste par la disparition des rangées qui bordent la plage : le flanc des collines est incessamment affouillé, et les matériaux qui éboulent sur la grève sont bientôt dispersés et enlevés par les flots. Entre Wenduyne et Heyst, par exemple, l'érosion a été telle que la digue du duc Jean, primitivement établie en arrière du cordon de dunes, est maintenant battue directement par les vagues ; en certains endroits, la digue a été entamée elle-même et il a fallu la consolider et la protéger par des épis. Parfois, et c'est ce qui se produit vers Coxyde, l'apport de sables par les courants marins contrebalance efficacement l'érosion : on y assiste à la naissance de dunes nouvelles qui entourent les monticules anciens ébréchés par les tempêtes (phot. 5).

L'influence de l'affaissement se manifeste plus vivement sur les schorres. La mer y creuse des rigoles profondes dont les parois s'effritent par suite de l'affouillement. Le long des rives du chenal de Nieuport et des criques qui y débouchent, le sol est coupé à pic ; de loin en loin un lambeau de terre gazonnée se détache du bord et glisse sur la vase molle — petit îlot de verdure à moitié enlisé (phot. 9 et 10). Tout contre la mer, les lames viennent à chaque tempête niveler la surface ravinée et la recouvrir du sable qu'elles apportent de la plage ; plus en arrière, les vagues ne font plus sentir leur influence et les ravines qui sillonnent les schorres se maintiennent intactes.

* *

Examinons maintenant de plus près les conditions dans lesquelles se trouve la végétation littorale.

1^o Dans les dunes, le sol est constitué par du sable presque pur. Le grand ennemi est la sécheresse ; les

plantes peuvent à grand'peine se procurer l'eau qui leur est strictement nécessaire : aussi trouvons-nous toute une série de structures propres à assurer l'absorption et la mise en réserve de l'eau que la plante enlève au sol, et à réduire autant que possible la perte de liquide par évaporation. Par suite de la sécheresse, le vent devient à son tour particulièrement dangereux : il déchausse les plantes quand il enlève le sable, il les mitraille partout où il passe, et enfin il les ensevelit profondément lorsqu'il dépose les particules qu'il charriaît.

2^e Sur les schorres, les conditions d'existence paraissent tout autres : la terre est très compacte et ne se laisse pas pénétrer par l'eau de pluie; deux fois par jour, aux vives eaux, tout est inondé par la mer. A première vue, la flore semble devoir se rapprocher de celle des marais. Tout au contraire, elle est aussi nettement adaptée contre la sécheresse que celle des dunes : mêmes revêtements épidermiques destinés à limiter la transpiration ; même structure charnue, qui permet aux plantes de mettre en réserve l'eau qu'elle a pu se procurer. Il y a là un paradoxe apparent pour l'explication duquel nous devons indiquer en quelques mots dans quelles circonstances se rencontrent les adaptations contre la sécheresse, les caractères *xérophiles*, comme on les appelle.

* *

La végétation devient xérophile quand elle habite des stations où l'eau est rare, ou bien encore lorsque l'eau, tout en existant en assez grande abondance, se trouve dans un état tel qu'elle ne soit que difficilement absorbable. Les espèces qui croissent sur les rochers exposés au soleil, dans les déserts sablonneux ou caillouteux, sur

les troncs d'arbres, partout en somme où l'eau fait souvent défaut, sont dans le premier cas.

Plus nombreux encore sont les milieux riches en eau, mais qui ne la livrent aux plantes qu'avec la plus extrême parcimonie. Lorsque le sol est congelé, en hiver par exemple, l'eau passée à l'état de glace, n'est pas utilisable par la végétation ; aussi voyons-nous que la plupart des plantes à feuilles persistantes et obligées par conséquent de suffire en hiver aux besoins de la transpiration, présentent des dispositifs spéciaux pour réduire l'évaporation. Que l'on compare le *Vaccinium Myrtillus*, dont les feuilles minces tombent en automne, avec le *V. Vitis-Idaea*, à feuilles non caduques, coriaces et pourvues d'un épiderme fortement cuticularisé. — Mais il ne faut pas que l'eau soit congelée pour que son absorption par les racines soit rendue difficile : le simple refroidissement de la terre réduit notablement la quantité d'eau que la plante peut emprunter au sol; ce facteur intervient largement pour donner aux plantes arctiques et aux plantes alpines, qui poussent souvent dans l'eau, le caractère xérophile qui paraît si étonnant au premier abord. — Enfin il en est encore ainsi lorsque le végétal est en rapport avec de l'eau de mer, ou avec quelque autre solution assez forte. L'eau ne peut pénétrer dans la plante que par osmose ; il faut donc que la concentration de la solution extérieure soit plus faible que celle du liquide cellulaire, et l'on conçoit que l'absorption se fasse péniblement quand les racines baignent dans une solution à pression osmotique aussi élevée que l'eau de mer. La plante a donc grand intérêt à ne pas gaspiller l'eau, afin de n'avoir pas à renouveler souvent sa provision. En outre, il faut considérer que les cellules deviennent

incapables de fonctionner pour assimiler le carbone, dès que la concentration du suc cellulaire atteint une certaine limite : or, il entre toujours dans la plante une petite quantité des sels qui sont dissous dans l'eau absorbée ; ces sels se déposent dans les tissus, et si la masse d'eau évaporée par la plante était trop considérable, l'accumulation des matières salines amènerait bientôt l'arrêt de l'assimilation et la mort du végétal.

* *

Nous aurons à nous occuper d'abord des moyens que les plantes littorales opposent à la sécheresse, soit qu'elles habitent les dunes, soit qu'elles croissent sur les schorres. Puis nous étudierons l'action du vent et les dispositifs par lesquels les plantes se prémunissent contre ses effets désastreux ; ensuite, la lutte que les plantes ont à soutenir contre les herbivores et contre leurs voisines. Nous rechercherons enfin quelle est l'origine de la végétation littorale.

2. — MOYENS DE PROTECTION CONTRE LA SÉCHERESSE.

C'est pendant la période de croissance, c'est-à-dire en été, que la consommation d'eau est la plus grande ; — c'est aussi à cette époque que la pénurie d'eau est surtout prononcée ; l'hiver, par contre, est humide et relativement doux. Ceci explique pourquoi bon nombre de plantes des dunes gardent leurs feuilles pendant la saison d'hiver : la *persistante des organes foliaires* leur permet d'assimiler en hiver, de façon à ce qu'elles puissent produire des fleurs au printemps. Même, certaines plantes qui n'exigent pas

beaucoup de chaleur, telles que les Lichens et les Mousses (surtout *Homalothecium sericeum* et *Barbula ruralis*) végètent presque uniquement pendant la saison pluvieuse : au cœur de l'hiver, elles forment dans les dunes de luxuriants tapis d'un vert chatoyant ; puis, desséchées et recroquevillées sur elles-mêmes, elles passent l'été à l'état de vie latente. A côté de ces plantes exclusivement hivernales, il existe dans les dunes toute une série d'espèces de petite taille (*Silene conica*, *Cerastium semi-decandrum*, *C. tetrandrum*, *Phleum arenarium*, etc.), qui se développent très rapidement et profitent des dernières pluies d'hiver pour fleurir et fructifier.

Mais cette façon d'esquiver la difficulté n'est pas à la portée de toutes les espèces ; peu nombreuses sont celles qui peuvent complètement interrompre leur végétation, soit en se desséchant (plantes hivernales), soit en donnant au printemps des graines qui passent l'été à sec (plantes vernales). La plupart des espèces végètent pendant toute l'année et comme la pollination dépend du concours des insectes, elles sont obligées de donner leurs fleurs pendant la belle saison.

Malgré la douceur du climat, les schorres sont presque complètement dépourvus de végétation pendant l'hiver ; les seules plantes qui restent vertes sont celles qui ont des feuilles très courtes (*Glyceria*, *Armeria*, etc.). Cette dénudation doit être probablement attribuée à la submersion périodique que subissent les terrains d'alluvions fluvio-marines : l'eau se congèle en partie, et à la marée suivante, les glaçons ballotés au gré des flots, raclent le sol et arrachent tout ce qui s'élève un peu au-dessus de la surface (phot. 10).

La faculté que possèdent les plantes des dunes de se

développer en hiver et au premier printemps a été sans doute acquise par elles pour se soustraire aux conditions défavorables qu'elles auraient à subir en été. Mais nous venons de voir que la grande majorité des végétaux, principalement ceux dont les fleurs sont pollinées par les insectes, ont dû recourir à d'autres moyens pour lutter avec avantage contre la sécheresse estivale. Les diverses adaptations qu'ils présentent ont pour effet d'assurer l'absorption de l'eau ainsi que sa mise en réserve, et surtout d'éviter le gaspillage de cette eau si péniblement conquise. Inutile de faire observer que les dispositifs variés que présentent les plantes littorales ne se prêtent guère à une classification systématique.

* *

A. — *Dispositifs propres à assurer l'absorption de l'eau.*

L'eau pénètre dans la plante par les racines et, dans des cas plus rares, par les feuilles. Pour se mettre en mesure d'enlever au sol la minime quantité d'eau qu'il recèle, les plantes des dunes ont presque toutes un *système radiculaire très développé*, comme on peut s'en assurer lorsque les flancs d'un monticule sont fouillés et échancrés par le vent : l'*Eryngium maritimum*, l'une des espèces qui sont incontestablement le mieux adaptées à vivre dans le sable littoral, plonge souvent ses racines à une profondeur de plus de trois mètres; il peut ainsi atteindre les couches qui ont conservé un peu d'humidité.

Du reste, bon nombre de végétaux ont leurs *feuilles* disposées de telle sorte qu'elles *protègent efficacement le sol* contre l'évaporation : elles sont étroitement appliquées

contre le sable, comme chez l'*Erodium* et chez la plupart des Composées (*Thrincia*, *Leontodon*, *Senecio Jacobaea*, etc.). Lorsqu'on déracine la plante, on voit les feuilles se recourber vers le bas : le pétiole forme ressort — probablement en vertu d'une différence de turgescence entre la face supérieure et la face inférieure — et presse énergiquement le limbe contre le sol. Il en résulte que le vent n'a pas prise sur le sable et qu'il ne détermine pas l'évaporation des couches superficielles.

D'autres espèces, très nombreuses, forment écran : le vent se brise contre elles avant de frapper la terre. Ce sont tantôt des arbrisseaux à végétation sociale : *Hippophaë*, *Ligustrum*, *Salix repens*, etc., tantôt des herbes courtes disposées en coussinet, telles que *Galium Mollugo* et *G. verum*, *Ononis repens*, *Anthyllis Vulneraria*, etc.

Les organes aériens interviennent, quoique dans une plus faible mesure que les racines, pour assurer l'absorption de l'eau : il en est ainsi notamment pour les plantes pourvues d'un *épais revêtement pileux*. L'eau de pluie et la rosée qui s'amassent entre les poils, s'infiltrent peu à peu jusqu'aux cellules et peuvent être utilisées par l'organisme. Quant aux Mousses et à quelques autres petites plantes à croissance touffue, elles constituent de véritables éponges qui se gorgent d'eau et la cèdent aux cellules au fur et à mesure de leurs besoins. Nous touchons ici à un autre genre de dispositifs : ceux qui ont pour but de mettre de l'eau en réserve.

* *

B. — *Dispositifs propres à emmagasiner l'eau.*

Au lieu d'aller chercher profondément le liquide qui imprègne le sable ou de s'opposer à l'évaporation de celui

qui se trouve dans les couches superficielles, certaines plantes profitent des pluies intermittentes pour se faire une provision d'eau. Les tissus sont disposés de telle façon qu'ils peuvent se gorger d'une grande quantité de liquide: pendant la période de sécheresse, l'eau est utilisée par la plante, les tissus se dégonflent peu à peu et restent ratatinés jusqu'à la prochaine averse.

* * *

Chez les espèces poilues et chez celles qui forment éponge, l'accumulation d'eau se fait en dehors de l'économie. Nous ne nous occuperons ici que de celles qui mettent l'eau en réserve dans les tissus, c'est à dire des plantes grasses. Ces plantes sont rares dans les dunes; on ne peut guère citer que *Sedum acre*, *Euphorbia Paralias*, *Lotus corniculatus crassifolius*, *Convolvulus*, *Soldanella*, etc. Il faut probablement attribuer la pénurie de plantes grasses à l'action destructive qu'exerce sur elles le vent chargé de grains de sable: il est rare de trouver une feuille adulte d'une plante charnue, de *Lotus* par exemple, qui ne soit meurtrie en plusieurs points. Sur les falaises littorales de la France, où la contusion par les particules solides est moins à craindre, les plantes grasses sont beaucoup plus nombreuses: *Crithmum*, *Cotyledon*, *Brassica*, *Silene*, etc.

Chez nous, les plantes à feuilles ou à tiges charnues prédominent sur les terrains qui subissent les marées, c'est-à-dire, sur les schorres et à la base des dunes tout contre l'estran. Dans cette dernière station vivent: *Cakile*, *Salsola*, *Honckeneyea*; sur les schorres elles sont très abondantes: *Salicornia*, *Suaeda*, *Aster*, *Statice*, *Armeria*, *Glaux*, *Spergularia*, etc. La texture charnue des plantes soumises au jeu

des marées, s'explique par le fait de la pénétration de sels dans les tissus : on sait en effet que les solutions salines s'évaporent moins rapidement que l'eau pure, d'où il résulte que le liquide tend d'autant moins à quitter les tissus. Du reste, plus encore que les habitantes des dunes, celles des schorres sont exposées à souffrir du manque d'eau : elles ne peuvent en somme s'en procurer que lorsqu'elles sont arrosées par la pluie pendant le reflux ; à marée haute, elles sont envahies par la mer, et l'absorption d'eau s'arrête ou est très ralenti.

Tandis que les plantes arénicoles ont au moins la faculté de plonger profondément leurs racines, les misérables végétaux des schorres n'ont aucun intérêt à pénétrer dans la glaise sans cesse abreuvée d'eau de mer ; leur unique ressource consiste à étaler horizontalement leurs racines, ce qui leur permet de se ravitailler rapidement lors d'une averse ; puis, tous leurs efforts tendent à épargner précieusement le liquide qu'elles ont acquis à grand'peine.

* *

C. — *Dispositifs propres à limiter la transpiration.*

Malgré les moyens perfectionnés que les plantes emploient pour se procurer l'eau, malgré la faculté de mettre en réserve la pluie et la rosée, elles seraient bientôt rôties par le soleil, si elles ne disposaient pas de moyens qui leur permettent de ralentir la transpiration. La nécessité de réduire l'évaporation au strict nécessaire est encore plus inévitable pour les habitants des schorres que pour ceux des dunes : non seulement ils ne peuvent acquérir

l'eau qu'au prix de grands efforts, mais ce qui est tout aussi grave, sa vaporisation amène inévitablement la concentration du suc cellulaire et les troubles physiologiques qui en sont la conséquence.

Il ne sera pas inutile d'indiquer rapidement comment s'effectue la transpiration. C'est un phénomène essentiellement physique, mais qui est profondément influencé par l'organisme vivant : nous aurons donc à examiner les facteurs physiques et les facteurs biologiques.

La vitesse d'évaporation d'un liquide est déterminée principalement par la nature du liquide, par l'étendue et la forme de la surface évaporante, et par la quantité de vapeur que contient l'atmosphère voisine de la surface. Chacun sait que les divers liquides n'ont pas la même tension de vapeur, et par conséquent, ne se volatilisent pas également vite ; c'est ainsi que l'eau qui tient en solution des sels ou des matières mucilagineuses a une tension de vapeur inférieure à celle de l'eau pure. — Il est inutile d'insister sur l'importance de l'étendue de la surface, mais on sait moins que sa forme exerce également une influence : la vitesse d'évaporation est plus grande, toutes choses égales d'ailleurs, quand la surface est convexe que quand elle est plane ou surtout concave (William Thomson). — Le phénomène, considéré toujours au point de vue purement physique, est encore influencé par la différence entre la quantité maximum de vapeur que l'air peut contenir à la température donnée et celle qu'il contient en réalité : plus est grande la différence, plus est rapide le passage à l'état de vapeur. — De plus, la tension de vapeur maximum augmente avec la température et diminue avec la pression barométrique ; d'où il résulte que la vitesse de l'évaporation croît quand la température

s'élève ou quand la pression atmosphérique baisse. — Enfin, le renouvellement de l'air active également l'évaporation en balayant constamment l'air qui s'est saturé au contact du liquide pour le remplacer par de l'air moins riche en humidité, et aussi en éraflant la surface évaporante (P. De Heen).

En somme, l'évaporation se fait d'autant plus vite que l'eau est plus pure, que sa surface est plus grande et moins convexe, que l'atmosphère est plus pauvre en vapeur et plus fréquemment renouvelée, que la température est plus élevée et que la pression atmosphérique est plus faible.

Voyons maintenant les facteurs biologiques. La transpiration se fait surtout par les stomates qui établissent la communication entre l'atmosphère et les lacunes laissées entre les cellules du parenchyme. Or, les stomates s'ouvrent plus largement à la lumière qu'à l'obscurité, ce qui fait que la plante transpire plus activement quand elle est exposée au soleil que lorsqu'elle se trouve à l'ombre. Les rayons lumineux interviennent encore d'une autre façon : les grains de chlorophylle éclairés sont le siège d'une « chlorovaporation » très sensible. — L'existence de méats intercellulaires en relation avec l'extérieur par l'intermédiaire des stomates, rend compte de l'action qu'exercent sur la transpiration les secousses subies par les organes : il se produit des compressions et des dilatations répétées des espaces lacuneux, pendant lesquelles l'air saturé qu'ils renferment est expulsé par les stomates pour être remplacé par de l'air frais qui se saturera et sera, à son tour, lancé au dehors. — Mais la transpiration s'effectue aussi, quoique d'une façon moins prononcée, par la surface des cellules épidermiques. Ici, aussi bien

d'ailleurs que pour les cellules qui limitent les lacunes, il faudra tenir compte de la perméabilité de la paroi cellulaire.

Ainsi donc, chez la plante, le phénomène physique de l'évaporation est altéré par l'éclairement, par les chocs imprimés à l'organisme et par les modifications de structure et de composition chimique de la membrane interposée.

Pour réduire la transpiration, le végétal agit sur les divers facteurs que nous avons énumérés, tant physiques que biologiques, à l'exception pourtant de la pression atmosphérique sur laquelle il n'exerce aucun contrôle; il cherche par tous les moyens possibles à limiter les déperditions d'eau, et le résultat inévitable est le *rabougrissement* de la végétation littorale : en effet, les aliments inorganiques pénètrent dans l'économie à l'état dissous; l'affaiblissement du courant de liquide donne nécessairement aux végétaux l'aspect rachitique si frappant dans les dunes et sur les schorres.

* * *

L'amoindrissement de la surface d'évaporation est un procédé fréquemment mis en usage par les plantes qui habitent des régions déshéritées sous le rapport de la pluie : dans les déserts on rencontre un grand nombre de genres aphyllés ou à feuillage très réduit (*Casuarina*, *Retama*, *Cactus*, *Euphorbia*, etc.); chez nous, il n'y a guère que les *Salicornia* et les *Ulex* qui rentrent dans cette catégorie.

Quant à l'*aplanissement de la surface*, elle agit de deux façons : non seulement elle détermine la diminution de l'étendue totale de la surface, mais elle provoque encore

l'affaiblissement de la vitesse de transpiration par la seule altération de la forme, ainsi que nous l'avons dit antérieurement. Il est vrai qu'en chiffres absolus, la différence est très faible ; mais c'est une cause de ralentissement qui agit d'une façon non interrompue, et au bout d'une saison son effet doit être très appréciable. Cette modification de la surface est très nette chez la plupart des plantes littorales : il suffit de comparer l'épiderme des *Glyceria* aquatiques avec celui des espèces qui habitent les schorres, pour s'assurer que chez les premières la paroi externe des cellules épidémiques est fortement bombée, tandis qu'elle est presque plane chez celles des terrains salés ; il en est de même pour les *Agropyrum* de l'intérieur comparés à ceux des dunes, pour le *Lotus corniculatus* type et la forme littorale, etc.

Les obstacles que les végétaux opposent à l'échauffement sont de diverses natures. Les poils si fréquents chez les habitants des dunes et des schorres constituent une protection très efficace, en raison de leur faible pouvoir de conductibilité. Très répandues aussi sont les huiles volatiles : de l'air auquel est mélangé de la vapeur d'huile essentielle, est moins diathermane, transmet moins bien la chaleur, que de l'air sec et pur. L'évaporation du corps volatile, qui soustrait déjà par elle-même au végétal une certaine quantité de chaleur, crée tout autour de lui une atmosphère à travers laquelle les rayons calorifiques passent moins facilement. On s'explique ainsi que beaucoup des plantes xérophiles aient une odeur très prononcée et que les pieds de *Thymus Serpyllum* des dunes appartiennent presque exclusivement à la variété *citriodorus*, beaucoup plus riche [en substances volatiles que le type.

Plusieurs dispositifs concourent à créer autour de la plante une *atmosphère humide et tranquille*. L'utilité de ces dispositifs se conçoit aisément : la couche d'air qui avoisine les feuilles étant à peu près immobilisée, la plante n'a pas à fournir constamment de nouvelles quantités d'eau pour saturer l'air qui l'environne. Ce mode de protection est réalisé tantôt par le développement des poils, tantôt par la forme même des organes foliaires. Les poils sont souvent soyeux, comme chez le *Salix* et l'*Artemisia*. Chez l'*Halimus*, ils ont la forme d'une boule supportée par un long pédicule mince ; les sphères se détachent très facilement et donnent à ce genre l'aspect farineux qui le caractérise ; ils forment sur les deux faces de la feuille, une couche très épaisse. Chez l'*Hippophaë*, ce sont des boucliers minces, attachés par leur centre et dont le bord est découpé en étoile ; ils se recouvrent les uns les autres, de telle sorte que leur ensemble constitue un revêtement continu sous lequel l'air est presque complètement soustrait aux courants atmosphériques. A l'exception du seul cas que nous avons cité et sur lequel nous reviendrons plus loin (*Halimus*), les poils sont le plus abondants à la face inférieure, puisque c'est là que se trouvent les stomates et que c'est eux qui ont surtout besoin d'être protégés.

Un autre moyen de créer une atmosphère tranquille consiste dans l'enroulement et la conduplication des organes aériens. Les feuilles des Graminées des dunes (*Elymus*, *Agropyrum*, *Ammophila*, etc.) ont la propriété de s'enrouler dans le sens de la longueur de façon à ne plus présenter à l'air que leur face inférieure. Chez les *Glyceria* des schorres, le même résultat est obtenu par un autre pro-

cédé : les deux moitiés de limbe foliaire se rabattent l'une contre l'autre de manière à se toucher par leurs faces supérieures. Les mouvements s'opèrent autour de charnières longitudinales qui s'étendent de la base de la feuille jusqu'à sa pointe, et qui sont au nombre de deux chez le *Glyceria*, beaucoup plus nombreuses chez les autres Graminées ; la position des charnières est marquée à la face supérieure par les cellules bulleuses de l'épiderme, éléments à parois minces qui se ratatinent quand l'air est sec et permettent ainsi aux parties voisines de se replier sur elles mêmes.

Les mouvements du limbe déterminent la formation d'une gouttière ou d'un canal dans lesquels la circulation d'air est fortement entravée, d'autant plus que la face supérieure porte très souvent de petits poils ; l'enroulement, en outre, a pour résultat de diminuer notablement la surface d'évaporation. — Chez les Graminées littorales dont nous venons de parler, les stomates sont presque tous situés à la face supérieure des feuilles : ils ont émigré vers les régions où ils sont le mieux défendus contre l'excès de transpiration. Au contraire, chez la grande majorité des plantes, les stomates occupent presque exclusivement la face inférieure : le déplacement qui s'opère chez les plantes de la côte, doit être envisagé comme une adaptation xérophile. — Les cellules épidermiques de la face supérieure sont restées un peu plus convexes que celles de la face inférieure : elles sont déjà très efficacement protégées par les mouvements d'enroulement ou de conduplication qu'exécute le limbe foliaire dès que l'air se dessèche.

Beaucoup de plantes des déserts ont un suc dont la tension de vapeur est plus faible que celle de l'eau,

par suite de la présence de sels ou de substances mucilagineuses. Les Cactées sont très remarquables sous ce rapport. Sur notre littoral, les végétaux qui habitent les terrains soumis aux marées, contiennent toutes une assez forte proportion de chlorure de sodium ; ce qui, malgré d'autres inconvenients, leur assure au moins l'avantage d'une transpiration réduite.

La *paroi superficielle* des cellules épidémiques est souvent garnie d'une cuticule épaisse ; celle-ci, fortement imprégnée de subérine, est *très peu perméable* à l'eau. Elle est le plus développée chez les *Agropyrum*, *Ammophila*, *Elymus*, *Glyceria*, *Eryngium*, *Lotus* et autres végétaux dépourvus de poils. La cuticule n'est pas partout également épaisse ; elle est ordinairement beaucoup plus mince dans les régions bien abritées, telles que la face supérieure des feuilles enroulées ou condupliquées des Graminées.

Un rôle de protection analogue est rempli chez certains végétaux par la gaine qui entoure les faisceaux (très marquée chez l'*Agropyrum junceum* et quelques autres Graminées) ; la paroi des cellules qui la constituent est fortement épaisse du côté du faisceau. La présence de cette gaine doit mettre obstacle à l'évaporation du liquide intravasculaire.

Nous avons dit plus haut que les secousses imprimées à la plante activent sa transpiration. Les végétaux des dunes se font remarquer par leur *rigidité* ; celle-ci est produite par l'enroulement des feuilles et par le développement extraordinaire que prend le tissu sclérenchymateux, formé de cellules à parois très résistantes. Quant aux plantes des schorres, elles doivent surtout leur rigidité à leur texture charnue.

Il nous reste encore à examiner les *obstacles* que les plantes opposent à l'éclairement. Les stomates placés à la face inférieure des feuilles chez la plupart des plantes, sont, par le fait de leur position, soustraits à l'action directe des rayons lumineux; lorsque les feuilles peuvent s'enrouler ou se plier, ils émigrent vers les endroits où ils trouvent de l'ombre. Les poils qui chez beaucoup de plantes de la première catégorie garnissent la face supérieure, remplissent un rôle de protection très efficace par l'ombre qu'ils procurent aux cellules vertes dont ils entrent ainsi la fonction de chlorovaporisation. — Le même but est atteint par beaucoup de végétaux à l'aide d'un procédé tout autre: les feuilles au lieu d'être étalées horizontalement se disposent dans le sens vertical de façon à présenter aux rayons lumineux leur tranche et non leur face; c'est ce qui est réalisé chez l'*Eucalyptus globulus* et beaucoup d'espèces des déserts australiens, chez plusieurs Mangliers, et, sur notre littoral, chez le genre *Halimus*: de même que celles des végétaux exotiques, les feuilles de *Halimus* ont sur chacune des faces, un tissu assimilateur composé de cellules en palissades; les stomates, très clairsemés d'ailleurs, existent aussi sur les deux faces.

* *

3. — MOYENS DE PROTECTION CONTRE LE VENT.

Sur le littoral, les courants atmosphériques sont très rapides. Écimant les collines et comblant les vallées, ils modifient sans cesse le relief des dunes. A chaque instant, les racines risquent d'être mises à nu, tandis qu'aux endroits où le vent bute contre un obstacle, les plantes

sont enfouies sous un linceul de sable. Ailleurs, le flanc d'une colline est profondément affouillé par un tourbillon, sa crête se détache et s'éroule en ensevelissant sous l'éboulis la végétation déjà branlante. Partout et toujours, le vent ramasse sur la grève les matériaux qui restent à sec pendant le reflux, et en mitraille les organes aériens des plantes.

A ces nombreuses causes de destruction, il faut encore ajouter l'action desséchante que le vent exerce sur la végétation, et à laquelle on doit attribuer l'absence d'arbres. On se rend très bien compte de l'importance de ce facteur lorsqu'on examine les plantations qui ont été tentées en divers points et particulièrement dans les vallées voisines du Coq (entre Ostende et Blankenberg) : les Pins sont fortement penchés et toutes les branches qui s'élèvent au-dessus du niveau des dunes voisines se racornissent et sont arrachées (Phot. 7). Ce n'est pas uniquement dans les dunes que les vents du large inclinent les arbres vers l'intérieur du pays : le long du canal de Bruges à Ostende, les arbres ont tous un tronc très oblique et étêté par les tempêtes (Phot. 8). La plupart des plantes arénicoles sont très raides et très élastiques, ce qui leur permet de se redresser lorsque le vent les penche.

L'un des principaux dangers qui menacent la végétation arénicole du littoral est le *déchaussement* ; la mise à nu des racines expose la plante non seulement à être détachée et enlevée, mais encore et surtout à être privée d'eau. Aussi beaucoup d'espèces présentent-elles l'une ou l'autre adaptation contre les risques de ce genre. La fixation du sol est obtenue par les divers moyens dont nous avons déjà parlé à propos de l'absorption de l'eau. Bon nombre

de plantes ont des organes souterrains, racines ou rhizomes, très développés; d'autres protègent le sable par les feuilles étalées et pressées énergiquement contre le sol; d'autres sont sociales : elles produisent de nombreux stolons qui sortent de terre à peu de distance de la plante mère et donnent naissance à de nouveaux individus. Ainsi se forment les fourrés de *Salix*, d'*Hippophaë*, de *Rosa pimpinellifolia*, etc., qui donnent asile à une foule de plantes moins bien protégées, telles que *Solanum Dulcamara*, *Pyrola rotundifolia*, *Aristolochia Clematitis* (très abondant à Middelkerke), etc. C'est également à des stolons traçants qu'ont recours beaucoup de Graminées (*Ammophila*, *Agropyrum*, *Elymus*, etc.), ainsi que la seule Cypéracée qui soit répandue dans les dunes, *Carex arenaria*. Que ces moyens de protection soient efficaces, c'est ce dont il est facile de s'assurer lorsqu'on observe ce qui se passe dans une région fortement battue par le vent : le sable est soulevé et emporté partout où le sol est nu, tandis que les emplacements garnis de végétaux appropriés restent intacts. Ainsi naissent les buttes de forme elliptique à grand axe dirigé dans le sens des vents dominants; l'extrémité tournée vers la mer est occupée par quelque plante (*Salix*, *Ammophila*) dont les racines retiennent le sol qu'elles exploitent (Phot. 6). N'est-ce pas, du reste à des plantations d'*Ammophila* ou d'*Elymus* que l'homme recourt pour consolider les dunes quand son incurie leur a fait perdre la stabilité qu'elles devaient à la végétation naturelle?

Le déchaussement n'est pas la seule cause de destruction dont le vent menace les plantes : elles sont constamment exposées à la *mitraillade* par les grains de sable anguleux et coupants et par les débris de coquilles. Celui

qui s'est aventuré dans les dunes pendant une tempête, sait l'impression désagréable que donne la crépitation du sable contre la peau. Les feuilles des peupliers et des autres plantes non adaptées aux dunes et que l'on essaie néanmoins d'y acclimater, sont parsemées de points où le tissu est détruit, traces des contusions que leur infligent les arêtes vives de grains des sables. Il n'est donc pas étonnant que la plupart des plantes soient adaptées à se défendre contre les ravages causées par le vent et c'est même l'une des caractéristiques de la végétation arénicole que sa raideur et l'épaisseur des parois des cellules épidermiques. Alors que les Graminées ont d'ordinaire des feuilles rubanées, minces et flexibles, les représentants que cette famille compte sur le littoral (*Agropyrum*, *Ammophila*, *Elymus*, *Corynephorus*, *Festuca*) ont des feuilles raides, enroulées sur elles-mêmes, ne présentant au vent qu'une surface arrondie et dure sur laquelle les grains rebondissent avec un pétilllement sec. Anatomiquement, ces plantes se signalent par la présence d'un hypoderme scléreux très développé et par la cuticularisation qu'a subie la paroi superficielle des cellules épidermiques.

D'autres espèces se mettent à l'abri de la mitraillade, non par une cuirasse solide, mais par un matelas que les grains de sable peuvent heurter sans meurtrir les éléments sous-jacents; ceci se rencontre chez *Salix*, *Cynoglossum*, *Hieracium*, *Hippophaë*, *Anthyllis*, etc. Les poils d'*Ononis repens*, longs et légèrement visqueux, emprisonnent entre leurs mailles des grains de sable qui contribuent à mettre la plante à l'abri des atteintes du vent.

Enfin, le vent peut encore nuire à la végétation lorsque la décroissance de sa vitesse et, partant, de sa force de

transport, amène le dépôt des matériaux qu'il tenait en suspension. Les habitantes des fonds humides, voisins de la plage, courent constamment le *danger d'être ensevelies*. Chaque touffe d'herbe constitue un obstacle contre lequel le vent vient se briser, et naturellement il laisse choir le sable qu'il transportait. Dès que les grains sont tombés, leur accrolement à la surface humide les immobilise sur place ; leur accumulation donne naissance à de minuscules mamelons dont le sommet est occupée par une plante parfois très petite elle-même (*Glyceria*) et qui est obligée de grimper toujours plus haut à mesure que s'élève la motte dont elle a provoqué la genèse (Phot. 3 et 4). Comme on le voit, le mode de formation de ces buttes est tout différent de celui que nous avons décrit à propos du déchaussement des végétaux : celles-là sont déterminées par l'apport de sable, celles-ci par son enlèvement.

Du reste, sur toute l'étendue des dunes, rien n'est plus fréquent que de voir une tempête de quelques heures couvrir de sable et de fragments de coquillage un grand espace occupé par la végétation. L'enfouissement est fatal à la plupart des espèces de petite taille ; les arbrisseaux traçants tels que *Salix* et *Rosa* et les herbes à système radiculaire très fourni (*Eryngium*, *Ononis*, etc.) peuvent assez facilement revenir à la surface. Les espèces des genres *Agropyrum* et *Ammophila* présentent un dispositif curieux. A chacun des nœuds de leurs longs stolons étendus horizontalement au-dessus de la surface du sol, se forme un petit rameau souvent bifurqué à son sommet, qui se dirige verticalement vers le haut et dont l'allongement se règle sur l'épaisseur de la couche qu'il doit traverser ; sa croissance ne s'arrête que lorsqu'il atteint la surface, que celle-ci soit proche ou éloignée ; les feuilles qui naissent de ces

rameaux ascendants sont donc toujours étalées à la lumière, malgré l'enfouissement de la plante.

L'*Ammophila arenaria* est l'une des espèces les mieux protégées contre le vent. Aucun moyen ne lui manque : elle affermit par ses stolons le sable sur lequel elle s'établit ; sa cuticule épaisse et ses tissus sclérisés la protègent contre la mitraillade ; elle revient à l'air lorsqu'elle a été ensevelie. Comme elle ne craint pas la légère dose de sel qu'apporte l'embrum des vagues, elle est seule à peupler les dunes qui sont les plus voisines du littoral, et où, plus qu'ailleurs, la végétation est aux prises avec les tracas de toute espèce que lui suscite le vent.

4. — MOYENS DE PROTECTION CONTRE LES ANIMAUX.

Partout où la végétation est clairsemée et sujette à des sécheresses prolongées, elle a grand besoin de se protéger contre la voracité des animaux. Nulle part il n'y a autant d'espèces épineuses que dans les déserts africains et américains, et cette remarque s'applique surtout aux plantes grasses qui, en raison de leur réserve d'eau, sont plus que d'autres en butte aux attaques des herbivores.

Sur notre littoral, les chenilles sont peu abondantes et le principal ennemi parmi les mammifères est le lapin qui crible les dunes de ses terriers. Mais les plantes sont souvent assez dures, assez imprégnés de silice pour rebuter les animaux les plus affamés ; quelques unes (*Hippophaë*, *Eryngium*) sont armées d'épines ; d'autres (*Ononis*) sont bardées de sable ; d'autres encore ont une saveur amère (*Salix*, *Galium verum*), ou acré (*Euphorbia Paralias*) ; beaucoup d'espèces possèdent des huiles essentielles qui déplaisent aux herbivores ; enfin, les plantes charnues, les

plus exposées de toutes, sont fort bien protégées par leur goût salé (*Cakile*, *Salsola*, *Salicornia*, *Aster*, *Statice*). Dédaigneux de la végétation peu appétissante que leur offrent les dunes et les schorres, les lapins se répandent la nuit dans les champs voisins que les cultivateurs sont obligés d'entourer de fossés ou de treillages.

Il y a pourtant des plantes à feuillage tendre et succulent ; et quelques-unes d'entre elles profitent de la présence des lapins pour assurer la dispersion de leurs graines : pourvues de crochets, celles-ci s'attachent au pelage et sont disséminées par les animaux (*Cynoglossum*, *Galium Mollugo*).

* * *

La description succincte des moyens par lesquels les plantes littorales luttent contre l'aridité, contre le vent et contre les animaux herbivores, montre qu'une même particularité de structure peut être avantageuse pour l'individu de plusieurs façons ; et ce fait n'a rien qui doive nous surprendre. Pour s'adapter au milieu défavorable auquel elle se trouve exposée, la plante a tout intérêt à recourir à des moyens qui lui soient utiles de plus d'une manière.

Il ne sera peut-être pas inutile de donner, en un tableau, les principales de ces particularités, avec l'indication du bénéfice que le végétal retire de leur présence.

	PROTECTION CONTRE :	MODE D'ACTION.
Poils	Sécheresse.	Mise en réserve de la rosée et de l'eau de pluie. Obstacle à l'échauffement et à l'éclairage. Création d'une atmosphère tranquille.
Épaississement de la cuticule.	Vent. Sécheresse. Vent. Animaux.	Obstacle à la meurtrissure par les grains de sable. Imperméabilité. Obstacle à la meurtrissure par les grains de sable. Induration de la surface.
Développement du slérenchyme	Sécheresse Vent. Animaux	Rigidité des organes. Idem. Induration.
Texture charnue	Sécheresse.	Mise en réserve de l'eau. Rigidité des organes.
Épines	Animaux.	Blessures infligées aux ennemis.
Présence de sels : : : : : .	Sécheresse.	Abaissement de la tension de vapeur.
Présence de substances amères ou acrides	Animaux. Idem.	Gout désagréable.
Présence d'huiles volatiles.	Sécheresse.	Création d'une atmosphère peu diathermante.
Enroulement ou conduplication des feuilles	Animaux.	Gout désagréable.
Étalement des feuilles sur le sol	Sécheresse.	Création d'une atmosphère tranquille. Amoindrissement de la surface.
Etendue du système radiculaire	Vent. Sécheresse. Vent.	Obstacle à l'évaporation de l'eau du sol. Obstacle à l'enlèvement du sable. Absorption de l'eau. Obstacle à l'enlèvement du sable.

5. — CONCURRENCE VITALE ENTRE LES ESPÈCES.

Exposée à des sécheresses prolongées, ménacée par les tempêtes, en butte aux attaques des animaux, la végétation littorale se maintient quand même ; et la lutte pour l'existence n'est pas moins âpre dans les dunes et sur les schorres que dans les régions les plus fertiles. Nous ne voulons pas parler ici du conflit qui existe entre la plante parasite et son hôte, entre l'*Orobanche caryophyllacea* et les *Galium*, par exemple, mais de la concurrence sourde et opiniâtre que se font les espèces et les individus pour l'occupation du sol, et qui se termine inévitablement par l'extirpation locale du plus faible.

Dès que pour une cause quelconque, la végétation est détruite sur une certaine étendue, on voit se développer des espèces qui n'y existaient pas auparavant, mais elles ne fournissent pas une longue carrière : elles sont bientôt refoulées, supplantées par des espèces mieux douées, et il ne leur reste qu'à chercher ailleurs un espace vierge.

Pour les dunes, par exemple, dès qu'un endroit est dénudé, les *Erodium*, *Cerastium tettandrum*, *Trifolium minus*, *T. scabrum*, *Thrincia hirta*, etc., poussent en grand nombre ; ils tranchent nettement sur la végétation du voisinage composée d'*Ammophila*, *Festuca*, *Agropyrum*, *Galium*, etc. Qu'on retourne à la même place après deux ou trois ans, la flore a complètement changé d'aspect : le terrain est envahi par les espèces vivaces et traçantes que nous avons énumérées en second lieu. Les espèces qui occupent le sol tout d'abord, donnent en abondance des graines légères et aisément transportables par le vent, d'autant plus que souvent elles possèdent des organes spéciaux de vol (*Erodium*, *Thrincia*, *Trifolium*).

Et c'est à cela qu'elles doivent de ne pas s'éteindre malgré la guerre qu'elles ont à soutenir contre les plantes vivaces. Le transport de leurs graines par les courants atmosphériques explique l'absence de ces espèces sur les dunes les plus proches de la mer; elles y sont ordinairement remplacées par le *Cakile*, qui lui aussi est obligé de se déplacer sans cesse. Quant aux plantes vivaces qui sortent victorieuses de la lutte, elles sont presque toutes pourvues de stolons souterrains, longuement traçants, qui se faufilent sous les plantes annuelles et profitent même de l'humidité que les feuilles étalées de celles-ci conservent au sol, et petit à petit les réduisent par la famine pour usurper leur place.

Le même phénomène se présente sur les schorres. Lorsque le gazonnement très dense qui couvre ces terrains disparaît pour l'une ou l'autre raison, toute une série d'espèces apparaît dont les représentants sont clairsemés dans le voisinage; ce sont *Plantago maritima*, *Spergularia*, *Salicornia*, *Suaeda*, etc. Le fond de la végétation sur les schorres voisines est constitué, au contraire, par *Glyceria*, *Aster*, *Armeria*, *Statice*, etc., et entre ceux-ci, quelques pieds isolés de *Plantago*, *Spergularia*, etc. De même que dans les dunes, les plantes qui s'établissent en premier lieu sur les espaces dénudés ont une existence éphémère; ce sont des plantes annuelles, excepté le *Plantago* qui a pourtant la faculté de fructifier dès la première année. Elles sont bientôt chassées par leurs rivales à stolons traçants et leurs graines légères s'en vont, emportées par le vent, chercher une place vide, où la lutte est plus circonscrite et où elles sont, au moins pour quelque temps, garanties contre les attaques de leurs compétiteurs. Plusieurs d'entre elles (*Spergularia*, *Halimus*) se réfugient

principalement le long des ravins dont les bords s'éboulent sans cesse et qui offrent donc en tout temps une étroite zone de terrain dépourvu de végétation.

N'est-ce pas également à la lutte pour l'existence qu'il faut attribuer l'absence d'espèces des schorres sur les digues qui défendent contre l'inondation les polders livrés à la culture? La plupart de ces plantes se passent fort bien de l'immersion périodique dans l'eau de mer, et il suffit, pour s'en convaincre, de considérer les pieds vigoureux qui poussent dans les jardins botaniques (*Aster*, *Statice*, *Armeria*, *Plantago*, etc.) Mais sur les digues s'installent bientôt *Trisetum flavescens*, *Agropyrum repens*, *Urtica dioica*, *Centaurea Jacea*, *Pastinaca*, et autres plantes qui rendent la vie très dure aux espèces des schorres et les étouffent promptement. La même chose se passe, mais en beaucoup plus grand, lors de la mise en culture des polders. Pendant les années qui suivent immédiatement l'assèchement, les occupants primitifs du sol se maintiennent assez bien; mais à mesure que le terrain s'appauvrit en sels, il est envahi par les espèces de l'intérieur, concurrents redoutables qui finissent toujours par rester maîtres du champ de bataille.

Enfin, c'est encore le conflit entre les espèces qui détermine la différence de la végétation des dunes d'avec celle des schorres. La distinction de ces flores est radicale: il n'y a probablement pas une seule espèce qui soit commune aux deux régions. Pourtant, à leurs confins, on rencontre parfois un pied d'*Armeria* perdu au milieu des *Ammophila* et des *Carex arenaria*, ou quelque *Plantago Coronopus* isolé parmi les *Glyceria* et les *Glaux*. De même, dans les bas fonds saumâtres qui s'étendent entre les dunes les plus rapprochées du rivage, *Ammophila* et

Glyceria croissent quelquefois en mélange (phot. 4); mais pour peu que la proportion de chlorure de sodium augmente, l'avantage reste au dernier (phot. 3). Malgré ces cas exceptionnels, on peut affirmer que l'aire de dispersion des espèces est limitée soit aux dunes, soit aux terrains inondés par la mer. Pourtant ces exceptions elles-mêmes montrent que les plantes des dunes pourraient vivre sur les schorres, et celles des schorres, dans les dunes, si elles n'avaient pas à y subir la concurrence des espèces qui sont spécialement adaptées à ces terrains.

6. — ORIGINE DE LA FLORE LITTORALE.

La diversité des causes de destruction qui pèsent incessamment sur la végétation, rend compte de la pauvreté en espèces de la flore littorale et du grand nombre d'individus que comptent les espèces bien adaptées. Les plantes nouvellement introduites dans la région s'y maintiennent difficilement, ce qui s'explique autant par la concurrence très active que leur livrent les occupants du sol que par les multiples facteurs physiques et biologiques qui tendent sans cesse à les faire disparaître. Dans les dunes du Pas-de-Calais, on a tenté la culture du Topinambour; celui-ci prospérait et aurait même fini par se naturaliser, s'il eut possédé des moyens de défense contre les lapins. Les Peupliers qu'on cherche à acclimater chez nous, ne viennent que dans les vallées bien abritées du vent; partout ailleurs, ils ne tardent pas à se dessécher après que les feuilles ont été hachées par les grains de sable. Sur les schorres, la submersion par les marées constitue à elle seule un facteur suffisant pour écarter la plupart des espèces.

Pourtant les plantes qui composent la flore littorale,

diffèrent beaucoup quant aux modifications qu'elles ont subies. A côté d'espèces propres, qui ne sont pas représentées dans les régions éloignées de la mer (*Euphorbia Paralias*, *Eryngium maritimum*, *Cakile*, divers *Agropyrum*, la plupart des plantes des schorres), il en est d'autres qui sont identiques à celles de l'intérieur ou qui ne diffèrent pas assez de celles-ci pour que les botanistes les distinguent spécifiquement. Il est probable que les premières habitent les dunes depuis un temps très long et qu'elles ont été en mesure de s'adapter plus complètement que les dernières.

Pour pouvoir se propager dans ces stations où la vie est si dure, les plantes ont dû se modifier dans plusieurs directions à la fois : elles ont à se protéger contre le vent, contre l'aridité, etc. L'adaption peut se faire de deux façons différentes, mais qui ne sont pas nettement tranchées. Tantôt, et c'est le cas que l'on considère le plus souvent, la transformation se poursuit à travers une longue série de générations ; les individus les moins bien doués sont graduellement éliminés et l'espèce finit par dévier tellement du type primitif qu'on ne parvient plus guère à établir sa phylogénie. C'est sans doute ce qui s'est produit pour les espèces nettement et exclusivement littorales, qui transmettent à leurs descendants les caractères héréditairement fixés que leur ont légués leur parents. Tout au plus retrouve-t-on pendant le jeune âge, certaines particularités qui sont comme des souvenirs ancestraux. Ainsi, les toutes premières feuilles d'*Agropyrum junceum* ont une cuticule beaucoup plus mince et un sclérenchyme bien moins développé que les feuilles ultérieures. Mais c'est surtout à l'anatomie comparée qu'il faut s'adresser pour retrouver la succession des formes par lesquelles

ont passé les espèces. Les divers *Agropyrum* sont très démonstratifs à ce point de vue. Lorsqu'on compare entre eux les *Agropyrum* de l'intérieur (*A. repens*) et ceux des dunes (*A. repens* var. *pycnanthum*, *A. acutum*, *A. pungens*, *A. junceum*), on constate que les caractères xérophiles, absents chez *A. repens*, sont très accusés chez l'*A. junceum*, et qu'ils ont une netteté croissante du premier au dernier; ils dénotent une adaptation de plus en plus parfaite à la vie dans les dunes. Tout fait supposer que l'*A. junceum* a présenté pendant son évolution à travers les siècles, des stades qui correspondent plus ou moins à ce qui constitue l'état actuel des autres espèces.

Mais la transformation est loin d'être toujours aussi profonde et alors le rôle principal revient, non à l'élimination progressive des individus les moins aptes, mais bien à la faculté que possèdent les plantes de s'adapter individuellement à un nouveau milieu, pourvu toutefois que celui-ci ne s'éloigne pas trop des conditions ordinaires d'existence. Les plantes qui jouissent de cette propriété sont celles qui présentent, dans les dunes, des formes voisines de celles qu'elles affectent à l'intérieur des terres. Les légères différences qui existent entre la variété littorale et le type, doivent le plus souvent être mises sur le compte de l'adaptabilité individuelle. Ce sont en somme des caractères acquis, et conformément à la théorie qui a cours actuellement, on peut s'attendre à ce que ces caractères acquis ne soient pas transmissibles. M. Giard nous disait pendant un séjour que nous avons fait au laboratoire de Wimereux, que dès la première génération le *Matricaria maritima*, semé à Paris, recouvre complètement les caractères du *M. inodora*. Nous pouvons en dire autant du *Lotus corniculatus crassifolius*, dont les jeunes exem-

plaires nés à Bruxelles ne se distinguent pas du type.

La question de l'origine des espèces littorales est loin d'être tranchée et il nous a semblé intéressant de faire des expériences sur une grande échelle. Nous avons semé et transplanté à Bruxelles un grand nombre de plantes des dunes et des schorres, afin d'étudier les modifications qu'elles éprouveront. Nous avons aussi tenté l'expérience inverse. MM. Crépin et Marchal nous ont obligamment fourni quatre cents espèces de plantes vivaces cultivées au Jardin botanique de Bruxelles ; elles ont été plantées, d'une part dans les dunes dépendant de l'Hospice maritime de Middelkerke, sur un terrain que M. Casse, médecin-directeur de cet établissement nous a permis d'occuper, et d'autre part, sur les schorres du chenal de Nieuport où plusieurs ares ont été mis à notre disposition par l'Administration des Travaux-publics. Nous avons pris des précautions pour que ces plantes soient soustraites aussi bien à la concurrence des occupants du sol qu'à la voracité des animaux. Il nous sera donc facile, dans quelques années, de comparer les individus exposés à ce nouveau milieu avec ceux qui sont restés en place au Jardin botanique, et d'étudier pour les espèces qui auront réussi à s'adapter, les modifications que leur imprimeront les conditions physiques d'existence auxquelles elles sont soumises sur le littoral.

* *

Nous avons essayé de montrer l'influence des conditions extérieures sur la végétation de notre littoral. Ce qui frappe le plus, c'est l'analogie très grande qu'il y a, au point de vue biologique, entre les plantes des dunes et celles des schorres. Et pourtant, le milieu est tout différent :

dans les dunes, c'est du sable aride ; sur les schorres, c'est de l'argile périodiquement arrosée d'eau de mer. Là-bas, par suite de son peu d'abondance, ici, à cause de sa richesse en sels, l'eau est difficile à absorber par la plante ; et ces raisons diverses conduisent à un même résultat et impriment aussi un même cachet à la végétation, le caractère xérophile.

Ce que nous avons tenté pour la végétation littorale, on pourrait le faire pour d'autres régions de la Belgique. La Campine, les Fagnes, les rochers de la Meuse, ont des flores bien typiques et chez lesquelles il serait intéressant d'étudier l'éthologie les adaptations au milieu ambiant.

EXPLICATION DES PHOTOTYPES.

Phot. 1. Vallée des dunes entre Oostduinkerke et Coxyde. Les flaques d'eau n'existent qu'en hiver.

Phot. 2. Vallée des dunes entre Coxyde et La Panne. Le fond est occupé par des cultures.

Phot. 3. Fond saumâtre à Coxyde, près de la plage. Les mamelons sont formés par l'accumulation du sable autour des *Glyceria maritima*.

Phot. 4. Fond légèrement saumâtre à Oostduinkerke. *Ammophila* et *Glyceria* y croissent en mélange et déterminent la formation de mamelons.

Phot. 5. Rangée de dunes nouvelles contre la plage à Coxyde. Il reste une dune ancienne, fortement échancrée par le vent.

Phot. 6. Monticules dans les dunes de Coxyde, entre le Hoogen Blikker et la mer. Le sable a été enlevé par les tempêtes, partout où il n'était pas fixé par les *Ammophila*. Dans le fond (au premier plan), des mamelons prennent naissance par l'apport de sable autour de jeunes *Ammophila*. Les vents dominants soufflent de droite.

Phot. 7. Bois de *Pinus sylvestris* près du Coq (entre Ostende et Blankenberg). Les arbres les plus exposés aux vents (qui soufflent de gauche) sont complètement desséchés. Du reste tous sont penchés vers la droite.



1



2

J. M., phot.

Phototypie Bellotti, à St-Étienne (France).



3



4

J. M., phot.

Phototypie Bellotti, à St-Étienne (France).



5



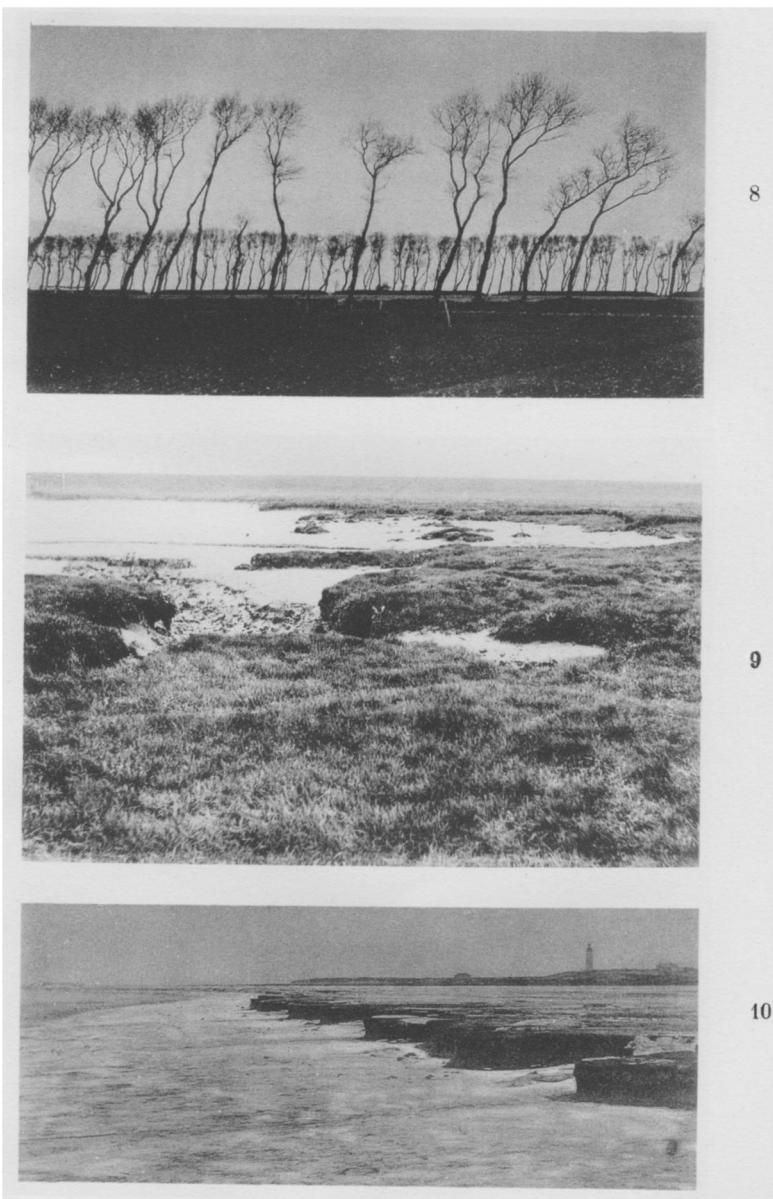
6



7

J. M., phot.

Phototypie Bellotti, à St-Étienne (France).



J. M., phot.

Phototypic Bellotti, à St-Étienne (France).

Phot. 8. Arbres le long du canal d'Ostende à Bruges, à 3,300 mètres de la mer qui se trouve à gauche.

Phot. 9. Bords de la crique de Lombartzyde (estuaire de l'Yser). A gauche, une ravine dont le fond est parsemé de petits blocs d'argile détachés des parois ; au milieu et à droite, des lambeaux de terre gazonnée qui ont glissé sur la vase. La végétation est presque uniquement composée de *Glyceria*.

Phot. 10. Bords de l'Yser à un kilomètre de la plage. La paroi est coupée à pic ou même un peu surplombante à la suite de l'affouillement. La vase du chenal et la schorre sont couvertes de glaçons.

Les photographies 1 à 7 et 9 ont été faites le 25 novembre 1892 ; les photographies 8 et 10 le 15 janvier 1893.
