

SUR LES PELOUSES À THÉROPHYTES
DES DUNES DE LA CÔTE OUEST
DE LA BELGIQUE, EN PARTICULIER
LE *TORTULO-PHLEETUM ARENARII*

par

37106

F. DE RAEVE (*)

ABSTRACT. — The study deals with the dry grassland plant communities of the sanddunes of the western Belgian coast, in particular the *Tortulo-Phleetum arenarii*. A description of the structure of vegetation correlated with synecology and syndynamics is given, using the Braun-Blanquet approach. The synsystematic position of the recognized entities is discussed.

INTRODUCTION

Ce travail cadre dans une étude mycosociologique que nous faisons dans les dunes littorales de la Belgique. Il provient du besoin de définir phytosociologiquement les écotopes des diverses mycétiations rencontrées, ce qui se montrait assez difficile vu le nombre très réduit de points de contact qu'offre la littérature. Les groupements végétaux des dunes littorales belges ont été relativement peu étudiés ; en plus, l'interprétation des quelques relevés qui en ont été publiés est parfois délicate, vu les changements importants dans les concepts d'homogénéité depuis leur date de production. Quant à la littérature néerlandaise, beaucoup plus vaste, une grande partie de la documentation, qui est à la base de discussions synsystématiques importantes, a été, hélas, omise des publications définitives, ou n'a connu qu'une distribution très limitée sous forme de stencil.

(*) Aspirant bij het N.F.W.O.

Cet article fait partie d'un exposé, fait au cours du VI^e Colloque phytosociologique de Lille, 1977.

En ce qui concerne les pelouses, même les moins évoluées et très ouvertes encore, cette tâche s'avérait compliquée : plusieurs espèces, dites caractéristiques ou différentielles d'associations séparées, poussent régulièrement ensemble ici (par exemple *Corynephorus canescens* et *Tortula ruralis*) ; d'autres se montrent assez rares chez nous, mais y présentent une amplitude sociologique beaucoup moins nette (par exemple *Viola canina* var. *dunensis*) ; d'autres encore occupent, sur le plan local, une niche écologique nettement différente de celle, dont elles seraient caractéristiques (*Silene conica*).

C'est pourquoi nous avons abordé une analyse détaillée de ces pelouses sèches à thérophytés, à Oostduinkerke-Koksijde, sur un terrain qui couvre 4 km² environ. Au total, 120 relevés ont été réalisés, dont 54, concernant le Tortulo-Phleetum, publiés ici ; prenant grand soin de l'homogénéité, les surfaces étudiées étaient comprises entre 1 et 2 m². Les hypothèses concernant la syndynamique ont été formulées à l'aide d'observations complémentaires et comparées, faites le long de gradients décroissants d'ensablement.

GÉNÉRALITÉS

Le terrain étudié se situe dans le vaste massif dunaire, qui, à partir de Nieuport, se prolonge en France jusqu'à Dunkerque et atteint une largeur de 2 km en moyenne.

Le sol y est constitué de sable coquiller, donc originellement fortement calcaire, mais présentant ça et là une décalcification superficielle plus ou moins intense.

Dans ces dunes calcaires, deux grands types de paysage peuvent être reconnus : d'une part, un vaste système bien stabilisé de «pannes» sèches, dépressions larges et peu profondes, plus ou moins isolées les unes des autres par des dunes internes. Elles sont couvertes d'un mosaïque de broussailles à *Ligustrum vulgare* et *Sambucus nigra*, et de pelouses. D'autre part, le paysage jeune et extrêmement dynamique des dunes blanches, plus ou moins élevées, quasi sans végétation, ou portant un *Ammophiletum*, en mosaïque avec des broussailles peu élevées de *Salix repens* et *Hippophae rhamnoides* et de végétations composées essentiellement de mousses et de thérophytés. Contrairement à ce qu'on pourrait supposer, la situation géographique de ces deux types de paysage dans le total du cordon ne coïncide pas avec celle des sédiments géologiques de différent âge. En effet, ils se trouvent plus ou moins dispersés, les grandes pannes stables prédominant au sud de Panne, et entre de Panne et

Koksijde, tandis qu'entre Oostduinkerke et Nieuport, ce sont des dunes blanches mobiles qui dominent la physionomie globale, la transition entre les deux se montrant assez graduelle.

Cette zone de transition est très variée, portant des végétations en plein développement. La morphologie des masses de sable remobilisées ou en train de stabilisation temporaire montre d'ailleurs une variabilité considérable, qui semble être à la base de toute la structure et de la physionomie générale des végétations qui les revêtent ; ainsi, on pourrait, ici encore, reconnaître en quelque sorte deux paysages nettement différents.

Le premier est constitué de dunes blanches assez élevées, à pentes assez raides, exposé à un degré de dynamisme éolien très élevé, et portant un *Ammophiletum* abondant, passant très graduellement à des végétations basses et homogènes ; les dépressions entre les sommets de ces dunes sont assez étroites et bien délimitées.

Le second type de paysage est beaucoup moins accidenté, plutôt ondulé, le vent y étant rompu par des peupliers plantés ou spontanés, ou par des constructions artificielles. Ici on ne trouve que ça et là un *Ammophiletum* mal développé, et la physionomie de la végétation qui s'installe sur les pentes douces, est dominée par la présence frappante de deux graminées cespitueuses : *Corynephorus canescens* et *Koeleria albescens*.

La structure et l'évolution probable de la végétation sera exposé successivement pour ces deux types de «paysage jeune».

LA SÉRIE DES HAUTES DUNES, A *AMMOPHILA*

Tout comme les dunes externes, ces hautes dunes blanches internes sont colonisées par l'Oyat (*Ammophila arenaria*) ; les autres plantes caractéristiques de l'*Ammophiletum* externe, toutes plus ou moins nitrophiles, manquent cependant totalement ici ; par contre, *Ammophila* est très vite – presque immédiatement – accompagnée d'une autre graminée à rhizomes, *Festuca juncifolia*. Les couches de sable superficielles étant ainsi parfaitement fixées par le réseau dense et vigoureux des racines, on peut rencontrer déjà ici un premier théophyte, *Cerastium diffusum*, qui, en ce qui concerne sa vitalité, montre un préférence nette pour cet *Ammophiletum* en train de stabilisation. L'amplitude écologique totale de cette espèce est cependant beaucoup plus large, et peu facile à saisir : elle se retrouve, parfois même très abondante, non seulement dans les stades pionniers de l'hygrosère, mais aussi dans les pelouses sèches fermées, où le sol superficiel est déjà fortement humique. Indépendamment des deux

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
Surface (m ²)	1	4	2	1	1	2	1	1	1	0,5	1	1	1	1	1,5	1,5	1	1,5	1,5	1	1	1	1	1	1	2	1	0,5	2	1	1	2		
Exposition	E	S	SW	E	W	N	W	N	N	NW	NE	N	NW	NE	W	W	W	W	W	—	W	S	—	NW	SW	—	—	E	NE	S	W	SE	W	
Inclinaison (°)	30	30	20	20	30	30	5	10	10	5	2	5	25	5	5	5	5	5	5	—	20	30	—	2	15	—	—	5	5	5	1	5	2	
Recouvrement total (%)	40	35	80	50	60	80	80	90	(?)	95	100	(?)	85	98	95	100	90	98	100	30	60	70	90	98	95	85	50	90	100	98	95	95	95	
herbes	30	30	40	20	40	30	20	70	(?)	70	45	(?)	50	80	70	70	90	80	85	(?)	40	40	70	40	50	30	40	25	50	20	40	40		
mousses	20	20	50	50	60	80	80	90	95	90	97	95	85	95	90	90	90	80	90	20	50	60	90	95	90	80	30	85	98	98	90	90		
lichens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5	—	5		
Nombre d'espèces	13	14	12	13	15	16	13	15	21	23	25	23	22	25	26	26	24	26	22	10	10	14	15	14	12	10	16	16	19	17	16	17	21	
Phleum arenarium	2a	2a	2m	1a	2m	2m	1p	2a	3a	3b	2a	2b	3a	4	3a	3a	1p	1a	+p	1p	2a	+r	2a	2b	+p	2a	2a	2a	2m	2b	2m	2b	2m	
Tortula ruralis	1	2	3	3	4	2	4	4	2	3	3	2	3	1	5	4	5	4	2	3	4	5	5	5	5	3	4	3	2	1	2	1	1	2
Brachythecium albicans	2	1	1	+	1	5	3	2	5	5	2	5	3	5	2	3	1	2	5	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	3	1	1	2	

Différentielle de la sousassocation *violetosum curtisii*

Viola curtisii	1a	+p	1b	+p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1b	+p	—	—	—														
Ammophila arenaria	2b	2a	3b	+p	1a	2a	1a	+p	1p	+r	+a	2a	1a	1b	+r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1b	+p	—	—	—			
Taraxacum sect. erythrosperma	—	—	—	—	—	—	—	+a	+r	—	—	+p	—	+a	+a	+a	+r	1b	+r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Senecio jacobaea	—	—	—	—	—	—	—	+p	—	—	+a	+p	+r	—	+r	+r	+r	+r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taraxacum sect. vulgaria	—	—	—	—	—	—	—	+r	—	—	+a	—	+r	+r	+b	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa pratensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1a	—	1b	1a	1b	2a	+p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Ranunculus bulbosus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+a	2b	+p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Différentielles de la sousassocation *Corynephoretosum canescens*

Corynephorus canescens	2a	—	—	—	—	—	—	—	1a	—	—	+p	+p	—	+p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ceratodon purpureus	—	—	+	2	—	—	—	—	1	—	1	4	—	3	—	—	—	—	—	—	2b	1b	3a	2a	1b	+p	3a	2a	—	—	—	—			
Koeleria albescens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hypnum cupressiforme	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Erodium glutinosum	—	—	—	—	+p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+p	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia furcata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia pyxidata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cornicularia tenuissima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera canina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vicia angustifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Différentielles des phases

Cerastium diffusum	2m	2m	—	—	1p	2m	1p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2a	—	—	1b	2b	—	—	2a	+p	+p	+p	—	—	2m		
Saxifraga tridactylites	—	—	—	—	—	1p	2b	2a	2a	2a	—	—	—	—	+p	1b	+r	—	—	—	2a	—	—	1b	2b	—	—	3a	2a	—	—	—	—	2m		
Arenaria serpyllifolia	—	—	—	—	—	—	—	3b	2a	1a	3b	+r	2b	1b	—	—	—	3a	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Veronica arvensis	—	—	—	—	—	—	1p	1a	—	1a	+p	—	+p	+p	1a	1a	1a	2a	—	—	2a	—	—	1b	2b	—	—	3a	2a	—	—	—	—	2a		
Vicia lathyroides	—	—	—	—	—	—	+p	1a	1p	1a	+a	+r	1a	1a	—	1b	2b	—	—	—	2a	—	—	1b	2b	—	—	3a	2a	—	—	—	—	2a		
Galium verum	—	—	—	—	—	—	+r	1b	—	+r	2a	+p	2b	2a	3b	4	—	—	—	2a	—	—	1b	2b	—	—	3a	2a	—	—	—	—	2a			
Geranium molle	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2b	+r	+a	3b	—	—	—	—	—	—	—	+r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Bromus mollis coll.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+p	+p	+p	2b	+p	1b	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Caractéristiques d'unités supérieures

Hieracium umbellatum	—	+r	2a	+a	—	+a	—	+a	+r	+p	+r	+a	—	+r	+p	1b	+r	+p	—	+a	+p	+a	+a	1a	+r	—	—	1b	—	—	—</

graminées, un troisième hémicryptophyte à rhizomes, *Carex arenaria*, complètera la fixation du sable.

C'est ici que viennent s'installer les premières espèces caractéristiques (locales) des pelouses. Ce sont des composées à fleurs jaunes, hémicryptophytes à rosettes : *Crepis capillaris*, *Leontodon taraxacoides*, *Hypochoeris radicata*, et *Hieracium umbellatum*, puis deux autres vivaces : *Viola tricolor* ssp. *curtisii* et *Sedum acre*, puis enfin deux thérophytes : *Phleum arenarium* et *Cerastium semidecandrum*. On pourrait qualifier en quelque sorte ce groupement d'espèces de squelette de ces pelouses dunaires (tableau, relevés 1-8).

Ça et là, on voit que deux mousses pionnières s'installent : *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*, suivi très vite par *Brachythecium albicans*.

Sur les versants sud, où le sable reste plus ou moins mobile, ces végétations ne changeront plus beaucoup ; parfois, on y observe *Corynephorus canescens*.

Sur les replats, dans les microcuvettes et sur les versants N.-W. par contre, ils évoluent très vite vers une végétation beaucoup plus riche en espèces. L'extention des deux mousses aboutira à une strate muscinale fermée, qui constituera le substrat pour tout un cortège de thérophytes de taille le plus souvent très réduite : *Erophila verna*, *Myosotis ramosissima*, *Saxifraga tridactylites*, *Arenaria serpyllifolia*, *Vicia lathyroides*, *Veronica arvensis*, *Geranium molle*, et des petits *Bromus*, qui sont déterminés comme *B. thominii*, mais qui sont presque toujours mélangés à des exemplaires plus vigoureux, à rapprocher de *B. mollis* s.s., et entre lesquels on semble trouver tous les intermédiaires. Parallèlement s'installent quelques hémicryptophytes, la plupart aussi à fleurs jaunes : *Galium verum* var. *litorale*, des *Taraxacum*, *Senecio jacobaea*, *Ononis repens*, puis aussi la forme *humilis* de *Poa pratensis*, et *Ranunculus bulbosus* ; c'est surtout *Galium* qui y occupera une place importante. A ce stade là la strate herbeuse atteint déjà le recouvrement considérable de 70-85 % (relevés 9-19).

Assez souvent, sur les versants NW à pente plus forte notamment, ces végétations sont colonisées par *Rubus caesius*. Grâce à sa structure et ses moyens de reproduction végétative, la ronce dominera dès lors tout le dynamisme de ces végétations, et très vite, les pelouses céderont la place à des ourlets nitrophiles beaucoup plus banales, ce qui explique la présence de *Stellaria pallida*, *Anthriscus caucalis*, et de *Taraxacum* de la section *Vulgaria*.

Cette évolution ne se produit que rarement, et alors de façon beaucoup plus réduite dans les dépressions plus étendues, ainsi que sur les pentes

moins inclinées, qui sont exposées à un régime de broutement de lapins plus régulier et plus intense. En plus, ces pannes sèches reçoivent un certain surplus d'eau des dunes qui les entourent : il s'en suit que le sol y est plus ou moins tassé et ferme, et développe un horizon humifère nettement défini.

La végétation qui s'y est développée n'est plus du tout pionnière. En été, elle est dominée par deux hémicryptophytes couchées, *Galium verum* et *Thymus pulegioides*, accompagnées d'autres espèces mésophiles : *Avena pubescens*, *Luzula campestris*, *Achillea millefolium*, *Vicia sativa* ssp. *angustifolia*, *Cerastium fontanum*, *Polygala vulgaris* et *Orobanche caryophyllacea*.

Le changement le plus profond, cependant, s'observe dans la strate muscinale : *Tortula*, *Brachythecium* et *Ceratodon* ont pratiquement disparu ; ils sont remplacés par *Camptothecium lutescens*, mousse pleurocarpe vigoureuse qui y atteint facilement des recouvrements de 100%. On y observe également la présence de lichens : *Cladonia furcata*.

Quoique le spectre biologique montre une prépondérance nette des hémicryptophytes, les thérophytes sont encore abondants dans ces végétations, à la seule exception d'*Erophila verna* près.

Ce n'est que dans les pelouses de la vieille panne adjacente à Koksijde, petites enclaves dans un paysage stabilisé à *Ligustrum* à sol profondément humique, que ces thérophytes montrent une abondance considérablement diminuée. *Phleum*, *Erophila* et *Saxifraga* ont disparu presque complètement (de même que *Viola curtisii*) ; *Vicia lathyroides* est devenu rare ; seul *Veronica arvensis* et *Arenaria serpyllifolia* s'y trouvent encore à leur place. Ces végétations sont fortement enrichies d'hémicryptophytes plus ou moins couchés, des plantes communes des pelouses sèches et maigres, mais aussi d'autres, écologiquement beaucoup plus délicates, connues d'une part comme thermocalciphiles, d'autre part comme calcifuges nettes.

LA SÉRIE DES DUNES PLUTÔT ONDULEUSES, A *CORYNEPHORUS*

Dans les dunes blanches à ondulation plus modeste, seuls les points culminants sont peuplés par l'*Ammophiletum* phragmentaire que nous venons de décrire. *Ammophila* y est moins vitale suite au dynamisme éolien beaucoup moins intense. Son rôle fixateur est d'ailleurs pour la plupart reprise par une autre graminée cespitueuse, *Corynephorus canescens*, non seulement sur les buttes, mais aussi dans les plaines à pente faible. Très vite, *Corynephorus* sera accompagné par ce que nous

avons appelé plus haut «le squelette des pelouses xériques dunaires ; au fond, ces végétations sont floristiquement à peine discernables de celles, évoluées à partir de l'*Ammophiletum*.

Tout comme dans cette série, on y observe le développement de la strate muscinale. Cependant, *Tortula* montrera très vite une perte de vitalité manifeste par rapport à sa situation dans les dunes plus mobiles : elle s'y présente comme une forme plus courte, brun rougeâtre, et qui est souvent fructifiée.

Cette vitalité amoindrie est partagée des thérophytes – dont plusieurs même font défaut – et aussi de quelques unes des espèces dites du «squelette» (*Hypochoeris*, *Hieracium*, *Ononis*, *Festuca*, et, surtout : *Viola curtisii*). Cependant, une autre mousse acrocarpe y connaît un développement très intense, *Ceratodon purpureus* (incl. var. *conicus*), formant des coussinets ou des tapis denses et fermes (relevés 20-32).

C'est cette strate muscinale à *Ceratodon* qui constituera le point de départ du développement ultérieur : l'installation des lichens. Sur les replats légèrement saillants, où le microclimat est le plus dur et l'activité des lapins la plus intense, cette évolution très graduelle sera effectuée principalement par *Cladonia pyxidata* ; dans des situations écologiquement moins extrêmes on observe plutôt *Cladonia furcata*, *Peltigera canina* et *Cornicularia aculeata* (relevés 33-48).

La structure de cette végétation devient maintenant très différente de celle des pelouses pionnières de la première série. Ici, il s'agit essentiellement de plaques de mousses très peu vitales, incrustées de lichens, formant ainsi en quelque sorte des croûtes, assez fermes en soi, mais très facilement détachées du sable sur lequel elles reposent. Très fragile par temps sec, cette strate lichéno-muscinale se trouve plus ou moins gravement craquelée en été, non seulement à cause de la consistance des lichens, mais aussi à cause de l'action hygroscopique des mousses acrocarpes. Par l'activité de l'homme, du lapin et surtout, en hiver, des oiseaux – turdidés migrateurs notamment – ces plaques détachées sont déplacées ou même plus ou moins mélangées de sable sous-jacent (et cela en proportion de la part que prennent les lichens), créant ainsi des microhabitats idéaux pour la régénération des phanérogames. Ces dernières ne sont jamais exclues complètement de ces végétations, quoique leur vitalité, et même leur présence montre une diminution nette. Bien que beaucoup plus modeste – l'ultime érosion éolienne totale étant très rare – ce phénomène est très comparable à la «succession cyclique» que WESTHOFF (1947 : 88) a décrit pour le *Violo-Corynephoretum* des îles frisonnes néerlandaises.

Dans les endroits plus tempérés, mieux abrités contre l'irradiation trop intense du soleil, sur les pentes à inclinaison plus marquée (exposition E, N, W), dans les dépressions, et dans la pénombre offerte par les peupliers, on verra une évolution toute différente, elle aussi commencée par le développement vigoureux d'une mousse pleurocarpe, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, dont l'abondance était restée jusqu'ici peu considérable (relevés 49-54). Ce n'est que dès cette dominance qu'on verra apparaître en grand nombre les thérophyttes. Tout comme dans les végétations de la première série, ces thérophyttes seront accompagnées petit à petit d'un cortège d'espèces vivaces, d'une composition d'abord assez différente, mais finalement convergeant vers les groupements des pelouses stabilisées, que nous avons mentionnés pour la vieille panne de Koksijde.

Plus ou moins simultanément, mais non strictement parallèle à ce développement, une autre particularité attire l'attention : *Corynephorus* régresse et est remplacé graduellement par une autre graminée cespitueuse : *Koeleria albescens* (*). La disparition de *Corynephorus* d'un milieu stabilisé, qui revient à une auto-élimination du au manque de développement des racines adventices naissant au-dessus et à quelque distance du sol, a été décrite en détail par MARSHALL (1965). Ajoutons seulement que des facteurs plutôt mécaniques semblent pouvoir jouer un rôle supplémentaire. En effet, le piétinement et l'activité du lapin libérant les touffes âgées des débris souvent considérables de feuilles mortes qui les entourent, facilitent le contact renouvelé de jeunes pousses avec le sol. Ainsi, *Corynephorus*, quoique de vitalité médiocre, peut résister dans ces stations, où pourtant aucun apport de sable frais ne s'est produit pendant plusieurs années, aussi longtemps qu'une certaine surface du sol reste découverte.

Quant à son port général et sa mode de croissance, le *Koeleria* montre une ressemblance frappante ; quelques différences importantes dans son comportement cependant sont à noter. D'abord, l'espèce ne s'établit que dans des stations beaucoup plus stabilisées, où l'ensablement est devenu nul ou négligeable et elle se maintient lorsque la végétation s'est fermée complètement ; ensuite, elle montre une plasticité plus marquée dans sa mode de croissance par rapport au piétinement et au pâturage : les touffes denses et parfois très vigoureuses (jusque 30 cm de diamètre et 15 cm de hauteur des organes végétatifs) se creusent au centre et, passant par une

(*) La valeur systématique de ce taxon est disputée (cf. DE LANGHE e.a., 1978 : 709, et HEUKELS & VAN OOSTSTROOM, 1970 : 784).

sorte de rond de sorcière, se désagrègent en touffes isolées, chacune de quelques pousses seulement. Si aucune de ces activités ne se produit, *Koeleria* se meurt peu à peu, d'une façon tout à fait comparable au «suicide» de *Coryneporus* (cf. les relevés 53 et 54, où quelques touffes de feuilles mortes révèlent la présence antérieure de l'espèce).

DISCUSSION SYNSYSTÉMATIQUE. LA DÉLIMITATION DU TORTULO-PHLEETUM
PAR RAPPORT AUX PELOUSES FERMÉES

La plupart des auteurs (p. ex. WESTHOFF & DEN HELD, 1975 ; TÜXEN, 1967 ; GEHU & DE FOUCault, 1978) unissent les groupements des pelouses sèches dunaires des côtes de la mer du Nord, dans le *Galio-Koelerion albescens*. Faisant abstraction des sous-entités géographiques (races ou associations vicariantes), deux critères majeurs sont employés pour la subdivision de cette alliance : la teneur en carbonate de calcium (et la réaction plus ou moins basique du sol), et le degré de stabilisation de la végétation ; ces deux facteurs varient très graduellement et ne sont pas complètement indépendants l'un de l'autre (cf. WESTHOFF & DEN HELD, 1975 : 153 ...). Les végétations pionnières sur sable calcarifère, qui font l'objet principal de notre étude, se rapportent alors au *Tortulo-Phleetum arenarii* BRAUN-BLANQUET & DE LEEUW.

Sur le plan local l'emploi de ces deux critères révèle cependant d'assez nombreux problèmes, du moment où l'on doit des traduire en espèces caractéristiques ou différentielles.

En ce qui concerne le caractère de richesse en calcaire, on voit en effet qu'à plusieurs reprises et dans des situations écologiques très différentes, des espèces réputées calciphiles et acidophiles trouvent leur optimum ensemble et que la présence ou absence de cette combinaison d'espèces est une des meilleures caractéristiques différentielles de tel ou tel groupement.

De telles combinaisons sont par exemple : *Thesium humifusum*, *Asperula synanchica* et *Festuca tenuifolia* (dans des pelouses stabilisées, très riches en espèces) ; *Silene conica*, *Aira praecox* (dans des sites légèrement rudéralisés) ; *Corynephorus canescens*, *Koeleria albescens* (dans le *Tortulo-Phleetum*).

D'autre part, nous avons vu que la stabilisation des pelouses, du moment où le recouvrement périodique par une mince couche de sable a cessé, se traduit essentiellement, au point de vue floristique, par un accroissement continu en nombre d'espèces, tandis que la plupart des espèces pionnières subsistent très longtemps encore, après que le couvert

végétal s'est fermé complètement et qu'un développement important du sol s'est produit. Ainsi, une définition du groupement «pionnier» par rapport aux groupements «stabilisés» au moyen d'espèces caractéristiques est impossible, et celle, fondée sur la composition floristique totale, impliquerait une coupure de caractère assez arbitraire.

D'ailleurs, même si une telle définition pouvait donner une solution satisfaisante pour la situation locale, elle serait intenable sur le plan régional. On constate en effet que les espèces vivaces, qui indiquent le début de stabilisation, différent notamment d'une localité à l'autre (on comparera les espèces qu'indiquent WESTHOFF & DEN HELD (1975), LEBRUN e.a. (1949) et BOERBOOM (1960) comme différentielles de ces groupements intermédiaires, phases terminales du *Tortulo-Phleetum*), et même, dans une seule localité, de la situation écologique originale où la végétation pionnière s'est installée (comme nous l'avons vu pour les végétations originaires de l'*Ammophiletum*, et celles, originaires du groupement à *Corynephorus*). Au fond, presque toutes les espèces des pelouses fermées, semblent pouvoir être indicatives de cette phase «de dégénération», selon les conditions. Ainsi, une définition, fondée sur la composition floristique totale, rendrait la conception du *Tortulo-Phleetum* tellement large, qu'elle serait à la fin non seulement complètement impraticable, mais surtout, elle perdrat toute valeur diagnostique des facteurs écologiques qui lui imposent son caractère pionnier, et qui étaient d'ailleurs déjà très bien compris par BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW, lorsqu'ils créèrent cette association en 1936.

Ce caractère pionnier se traduit en premier lieu par la capacité de se maintenir en dépit du – et grâce au – recouvrement périodique d'une mince couche de sable frais, durant les mois des grands vents. Celà se reflète par un caractère structural particulièrement indicatif : la présence, voir même dominance absolue, dans la strate muscinale, d'espèces qui par leur mode de croissance dressée savent affronter cet ensablement : *Tortula ruralis* et *Brachythecium albicans*. Nous limiteront donc la *Tortulo-Phleetum* à ces végétations où les deux espèces sont encore présentes ; les groupements où ils ont disparu complètement en faveur des pleurocarpes vigoureuses *Hypnum cupressiforme* et *Camptothecium lutescens*, sont considérés comme n'appartenant plus à cette association. On peut se demander si ce critère de coupure – essentiellement structurel – ne devrait pas plutôt déjà être employé au niveau de l'alliance, ou même à un niveau plus élevé encore ; nous ne pouvons pas encore répondre à cette question ; rappelons seulement que BOERBOOM (1960) a suggéré une subdivision parallèle.

Il reste à noter que le *Tortulo-Phleetum arenarii* n'a au fond pas d'espèces caractéristiques proprement dites. En effet, même sur le plan local, *Phleum arenarium* n'est pas fidèle à l'association, ayant une amplitude écologique beaucoup plus large envers la pelouse fermée, où *Tortula* a disparu depuis longtemps. Il en est de même pour *Saxifraga tridactylites* et *Myosotis ramosissima*. Quant à sa vitalité, ce *Phleum* annuel montre une préférence marquée pour les situations plus dynamiques que le *Tortulo-Phleetum*, voir même nettement rudéralisées, tout comme *Silene conica* et *Erodium glutinosum*. Seul *Brachythecium albicans* peut être considéré comme caractéristique locale.

SUBDIVISION DU *TORTULO-PHLEETUM ARENARII*

Nous avons essayé de structurer notre tableau de telle manière, qu'elle reflète le mieux non seulement la structure, mais aussi la synécologie et la syndynamique de l'association et de ses sous-entités. Ces dernières ont reçu le statut de sous-association, de variante ou de phase à cause des critères élaborés par TÜXEN (1974).

Deux grandes sous-entités peuvent être reconnues ; elles méritent le rang de sousassociations sur le plan local et correspondent à deux types de topographie générale, et, par là, à deux régimes différents de dynamique du milieu.

1) une sous-entité à *Ammophila arenaria* et *Viola curtisii*, liée aux dunes à relief très accusé ; dans les stades les plus avancés quelques hémicryptophytes s'y joignent : *Taraxacum* div. sp., *Senecio jacobaea*, *Poa pratensis*, *Ranunculus bulbosus* ; ce petit groupe d'espèces est ainsi également différentiel par rapport à la

2) sous-entité à *Corynephorus canescens* et *Ceratodon purpureus*, liée aux dunes moins accidentées. En outre, cette sous-entité est différentiée, dans sa phase terminale, par *Koeleria albescens*, *Hypnum cupressiforme*, *Erodium glutinosum* et *Cladonia furcata*. On peut y reconnaître trois variantes, relevant des différentes situations topographiques et microclimatiques :

a) une variante à *Cladonia pyxidata*, de préférence au sommet de petites élévations, et sur les pentes faibles et convexes, au microclimat le plus sur ;

b) une variante à *Cornicularia tenuissima* et *Peltigera canina*, sur pentes faibles concaves, de préférence à exposition sud, très ensoleillées

(les pentes à inclinaison plus prononcée restant généralement dans la forme de phase initiale) ;

c) une variante à *Vicia sativa*, sur pentes à exposition est.

Les variantes a) et b) peuvent être considérées comme phases optimales ou terminales, la variante à *Vicia* comme stade «de dégénération», ou de transition vers la pelouse fermée.

Enfin, on peut distinguer, indépendamment des sous-entités syntaxonomiques, des groupes de différentielles syndynamiques, formés essentiellement par des thérophytées :

- *Cerastium diffusum* : différentielle de la phase initiale.
- *Saxifraga tridactylites* et *Arenaria serpyllifolia* : différentielles de la phase optimale.
- *Veronica arvensis*, *Vicia lathyroides* et *Galium verum* : transgressives des phases optimales et «de dégénération».
- *Geranium molle* et *Bromus mollis* s.l. : différentielles de la phase «de dégénération».

CONCLUSION

On remarquera que cette subdivision a beaucoup en commun avec les autres, mentionnées dans la littérature (résumé dans BOERBOOM, 1960). Non seulement on y retrouve les thèmes classiques de «variante à lichens», «variante enrichie d'hemicryptophytes, indiquant l'évolution vers la pelouse fermée», mais aussi une sous-entité à *Corynephorus* (et à laquelle est d'ailleurs limité, chez nous aussi, la rare *Jasione montana*), qui fait penser à la sous-association *Jasionetosum* de WESTHOFF. Cette analogie partielle est paradoxale, puisque ces auteurs ont basé leur classification sur d'autres critères que les nôtres (surtout la teneur en calcaire, et le degré de rudéralisation). Ainsi, si les groupes écologiques différentiels restent plus ou moins les mêmes, ils sont localement indicatifs d'autres facteurs écologiques ; ils se retrouvent dans des combinaisons différentes, et à un niveau hiérarchique différent. Ce paradoxe s'explique par le fait que, dans des situations d'origine différente, des facteurs écologiques différents peuvent aboutir à des résultats assez comparables.

Ainsi, par exemple, la présence de *Corynephorus canescens* dans le *Tortulo-Phleetum* peut être indicative :

1. d'une pauvreté générale en calcaire du sol original. Elle doit alors être évaluée comme sous-association, ou bien, si l'on considère ce

caractère comme étant déterminé essentiellement phytogéographiquement (cf. les sables au nord de Bergen (Pays-Bas)), comme race ou comme association vicariante.

2. d'une pauvreté en calcaire du sol, dans un paysage à sol fortement calcarifère à l'origine. Elle est alors indicative d'une certaine altération, et doit être évaluée comme phase.

3. d'un degré de dynamique écologique tempéré, dans un paysage généralement plus dynamique. Elle peut alors être évaluée comme sous-association (comme nous l'avons fait), ou comme phase (si la diminution en degré de dynamisme est la conséquence d'une certaine stabilisation temporaire).

4. d'un degré de dynamique temporairement croissant, dans une situation très stable (où *Corynephorus* disparaîtrait par autoélimination). Là aussi, il s'agit d'une phase (de régénération par exemple).

Il s'en suit que la détermination des sous-entités et sous-associations, variantes, phases et races, si démonstrative et d'ailleurs parfaitement réalisable sur le plan local, sera beaucoup plus difficile à appliquer sur le plan régional.

Dans ce domaine le phytosociologue aura comme tâche d'élaborer un schéma qui visualisera non seulement les différents facteurs, exo- et endogènes (y compris le temps et la dimension phytogéographique), et les groupes écologiques qui en sont indicatives, mais aussi et surtout de rendre intelligible les différents points de contact, d'interdépendance et d'interférence de ces facteurs et les compositions floristiques totales, qui en sont le résultat.

Mais avant d'arriver là, bien plus de recherches devront être faites sur le plan local, et cela dans tout le domaine régional que couvre l'association. Espérons que, en ce qui concerne le *Tortulo-Phleetum*, ça ne soit pas déjà trop tard, eu égard à la destruction radicale et complètement irréversible du paysage littoral de l'Europe toute entière et de la Belgique en particulier.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le Prof. Dr. J.-M. GEHU, ainsi que MM. H. STIEPERAERE et B. DE FOUCAULT pour quelques remarques très appréciées à propos de la classification, ainsi que le Prof. Dr. P. VAN DER VEKEN pour la lecture critique du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BOERBOOM, J. H. A. (1960). De Plantengemeenschappen van de Wassenaarse Duinen. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, Nederland, 60 (10) : 1-135.
- BRAUN-BLANQUET, J. & DE LEEUW, W. C. (1936). Vegetationsskizze von Ameland. *Ned. Kruidk. Arch.*, 46 : 359-393.
- DE LANGHE, J. E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C. (1978). Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. 2^e édition, Bruxelles.
- GÉHU, J.-M. & DE FOUCAULT, B. (1978). Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du nord-ouest de la France. Colloques phytosociologiques. VI. Cramer.
- HEUKELS, H. & VAN OOSTSTROOM, S. J. (1970). Flora van Nederland. 16^e druk. Noordhoff, Groningen.
- LEBRUN, J., NOIRFALISE, A., HEINEMANN, P. & VANDEN BERGHEN, C. (1949). Les associations végétales de la Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 82 : 105-199.
- MARSHALL, J. K. (1965). *Corynephorus canescens* (L.) P. BEAUV. as a model for the *Ammophila* problem. *J. Ecol.*, 53 : 447-63.
- TÜXEN, R. (1967). Pflanzensoziologische Beobachtungen an südwestnorvegischen Küsten-Dünengebieten. *Aquilo. Ser. Bot.*, 6 : 241-272.
- TÜXEN, R. (1974). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. völlig neu bearbeitete Auflage. Cramer (207 pp.).
- WESTHOFF, V. (1947). The Vegetation of Dunes and Salt Marshes of the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Summary of Thesis. Van der Horst, Den Haag (131 pp.).
- WESTHOFF, V. & DEN HELD, A. J. (1975). Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen.

Rijksuniversiteit Gent,
Laboratorium voor Morfologie,
Systematiek en Ekologie der Planten,
(Dir. Prof. Dr. P. Van der Veken),
K. L. Ledeganckstraat 35,
B-9000 Gent.