

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE PHYTOGÉOGRAPHIQUE

DE LA ZONE MARITIME BELGE

Le chapitre de la Physionomie fut introduit par *A. von Humboldt* dans la Géographie botanique qui constitue elle-même une subdivision de la Géographie physique. Elle a pour objet l'étude de la physionomie des végétaux qui, par leur aspect et par leur répartition, déterminent, au point de vue pittoresque, le caractère d'une contrée; c'est encore la description du facies biologique spécial que le tapis végétal donne à un pays, par ses groupements variant à l'infini et complètement indépendants de tout ordre systématique.

Il en est de ce chapitre comme de toutes les autres branches des connaissances humaines : il s'est considérablement accru; en effet, depuis que son illustre fondateur en a tracé les premiers linéaments, beaucoup de botanistes ont apporté des documents, de valeur très différente, qui ont conduit à des conceptions nouvelles probablement insoupçonnées au début. Dans son traité magistral de Géo-botanique « *Die Vegetation der Erde* », ainsi qu'il le fit de 1848 à 1853 dans des comptes-rendus annuels sur les progrès de la Géographie botanique et, plus tard, dans le « *Geographisches Jahrbuch* », *Grisebach* a considérablement étendu le problème que se pose la Physionomie; distinguant un nombre plus grand de formes physionomiques, il créa le terme de *Vegetationsformationen* (formations végétales) pour indiquer et déterminer les associations ou groupe-

ments de végétaux considérés sous le rapport de la physiologie qu'ils impriment à un pays. Dès le principe, cette conception eut un grand succès — mérité du reste — et séduisit la plupart des phyto-géographes qui, à des degrés différents, en augmentèrent les données; tels sont: *Martins, de Candolle, Flahault, Hooker, Livingstone, B. E., Christ, Kjellmann, Warming, Neumayr, von Kittlitz, Schimper, von Kerner, Lorentz, Zollinger, Beck von Managetta, Höck, Willkomm, Maximovicz, Drude*, et beaucoup d'autres encore.

Au point de vue floristique et écologique chaque formation végétale relève, en somme, du climat et du sol; l'on comprend dès lors combien leur étude doit contribuer à faire reculer les limites de la Géographie physique.

Le côté scientifique de la question des formations végétales réside dans l'étude des causes qui les ont amenées, des conditions dans lesquelles elles peuvent s'établir, de la succession des étapes parcourues, de l'avenir qui les attend, des rapports biologiques réciproques de leurs constituants, etc. Mais, il faut le reconnaître, le plus souvent on s'en tient à l'énumération des espèces, à la description pure et simple du facies et on néglige absolument les recherches concernant les relations de cause à effet. D'autre part encore, on est bien loin d'être complètement d'accord, au sujet de la classification dans laquelle il convient de grouper ces formations et l'on ne s'entend point encore définitivement sur la nomenclature. Il résulte de tout cela que la Physionomique, quoique vieille de plus de cent ans déjà, n'en est encore qu'à ses débuts! Toute contribution nouvelle, entendue dans un sens scientifique, est appelée à en augmenter l'acquis que des esprits supérieurs seront appelés un jour à grouper et à synthétiser, pour le présenter dans un ordre naturel comme une annexe de la Géographie botanique.

C'est dans ce but que *O. Drude* (9), le plus brillant des

élèves de *Grisebach*, conseille de faire l'étude des formations végétales dans ce qu'il a appelé les « *Régions de végétation* ». Celles-ci — unités naturelles — constituent des subdivisions des *Zones de végétation*, qui sont beaucoup plus étendues et présentent, dans leur aire, une variété beaucoup plus considérable. Ainsi que le dit *Drude*, la Région de végétation nous présente les espèces sous le double point de vue auquel elles nous intéressent, d'abord comme éléments de flores (*c'est le côté systématique*), et ensuite comme groupements de plantes en un endroit déterminé (*c'est le côté géographique*).

* * *

Les dunes de notre littoral constituent, dans leur ensemble, une *Région de végétation*, parfaitement caractérisée, dans le reste du district West-européen, au point de vue de la flore et de la végétation, et ses formations, assez nombreuses et parfaitement typiques, sont étroitement unies entre elles par la communauté des périodes végétatives.

Grâce à l'uniformité des facteurs physiques qui, sur toute l'étendue de la région, rendent difficile l'immigration de flores voisines, l'autonomie de la flore de cet étroit domaine se manifeste par un grand nombre de végétaux spéciaux (il en est qui ont un caractère franchement désertique); sous le rapport de la richesse, cette végétation spéciale ne pourrait rivaliser avec les limitrophes, la poldérienne, par exemple, mais il serait injuste de lui conserver la réputation de grande pauvreté. Ses formations principales sont :

- a) Les *buissons* (Argousier, etc.);
- b) Les *broussailles* (Saule rampant, Rose pimprenelle, etc.);
- c) Les *formations d'herbes vivaces* (gazons de graminées auxquels viennent se joindre les cypéracées, herbages, formations de hautes herbes);

d) Les associations de mousses, qui, comme autant de taches de couleurs variant avec la saison, bariolent le tapis végétal des dunes de leur teintes douces; elles occupent (*Syntrichia ruraliformis*, par exemple) des étendues parfois considérables presque totalement dépourvues de toute autre végétation.

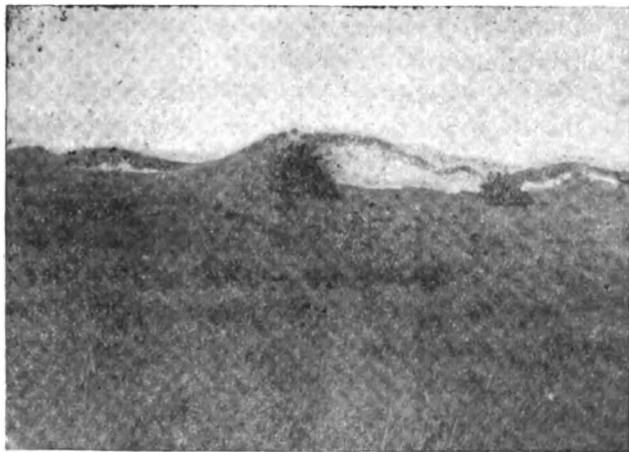


Fig. 1. — Deux très grands exemplaires de Sureau, dont le feuillage foncé tranche nettement sur tout ce qui l'entoure dans le paysage.

*
* *

Parmi les formations dominant dans les dunes de La Panne, il en est une qui m'a tout particulièrement intéressé : c'est celle des buissons d'Argousier que l'on rencontre, selon l'exposition, tantôt exclusivement cantonnés dans les pannes, tantôt grimpant jusqu'au sommet des collines les plus élevées. Leur aspect et leur étendue diffèrent considérablement, d'après qu'on a affaire à un bosquet de jeunes arbrisseaux couvrant le sol d'un tapis glauque serré ou à

une formation de plus haute futaie dont la couronne en parasol ombrage un sol humide, souvent presque complètement dépourvu de sous-bois. Un intérêt tout spécial s'attache, dans ces dernières associations, à la présence presque constante de végétaux ligneux que l'on ne rencontre que là, notamment



Fig. 2. — Un unique Sureau, très développé, au sein d'une florissante végétation d'Argousier.

le Sureau (*Sambucus nigra*, L.), et beaucoup moins souvent le Troène (*Ligustrum vulgare*, L.). Ils donnent aux buissons d'Argousier un cachet absolument caractéristique : leur feuillage, qu'ils élèvent d'ordinaire beaucoup au-dessus de l'éclatante frondaison grise de l'Argousier, y jette une note vert-foncée qui frappe d'emblée l'œil de l'observateur et caractérise parfaitement la physionomie végétale des dunes.

(Fig. 1, 2 et 3.) Ces mélanges d'espèces végétales sont, au petit pied, des *Maquis*, caractéristiques pour la flore du bassin de la Méditerranée; on pourrait encore les rapprocher des *Scrubs* de l'Australie, des *Bosjes* du Cap, des *Carrascos* du Brésil, des *Espinales* du Chili et des *Chaparals* de l'Arizona et du Texas.

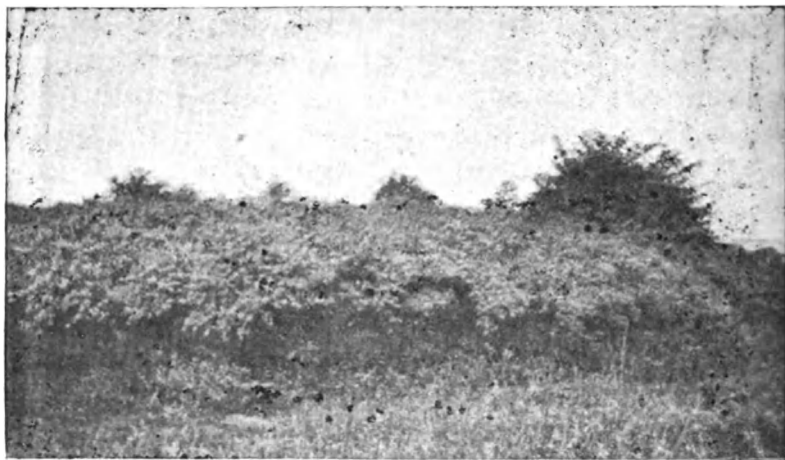


Fig. 3. — Quatre grands Sureau isolés dans un vieux bosquet très dense d'Argousiers

Dans les dunes de La Panne, le Sureau (et le Troène) vivent exclusivement en compagnie de l'Argousier : en Phytogéographie on a réservé le nom de *plantes-compagnes* à celles qui, *dans une région déterminée*, ne se rencontrent qu'en société d'autres espèces, toujours les mêmes. Maint cas de ce genre est déjà connu et a fait l'objet de travaux d'énumération et de description; au témoignage de Richardson (37) des buissons impénétrables de Saules accompagnent, en sous-bois, les forêts de Sapins de l'Amérique du Nord, et Grisebach (17) affirme que les zones forestières de l'Amérique Septentrionale peuvent être distinguées, avec

autant de précision, d'après les éléments constitutifs des sous-bois et d'autres végétaux croissant à l'ombre, que d'après les arbres.

De tous ceux qui se sont occupés des plantes-compagnes, c'est assurément *Höck* qui y a consacré le plus grand nombre de recherches. Ses travaux (20 à 28) sur le sujet montrent une gradation scientifique dans la méthode et dans les résultats. Un premier le conduit à dire que, dans leur répartition, les plantes-compagnes du Hêtre sont liées à cette essence ou dépendent de conditions analogues d'existence. L'année d'après, il croit devoir admettre que plantes-compagnes et Hêtre ont une commune origine géographique et, en 1893, étudiant la flore des forêts de Conifères, il fournit une explication climatérique et historique de ces associations. Ce sujet avait tenté *E. H. L. Krause* (33) qui attribuait à l'homme la cause efficiente de ces forêts mélangées de l'Allemagne du Nord et reprenant la plume (25), *Höck*, reconnaît qu'il y a lieu, en effet, de tenir compte de ce dernier facteur. Comme plus tard il cherchait à reconstruire l'histoire de ces forêts, il perfectionna sa méthode en se basant sur la répartition des associations et sur les données de la science géologique. Enfin, de 1895 à 1898, il porta ses recherches vers les relations biologiques entre les essences forestières et les plantes du sous-bois.

Flahault (12 et 13) a dressé la liste des treize espèces qui vivent constamment dans les sous-bois des forêts françaises du Chêne vert (*Quercus ilex*), tels *Cystus monspeliensis* et *Cystus albidus*, *Lavandula latifolia*, *Thymus vulgaris*, etc., et de nombreuses autres qui partagent la distribution du Hêtre. La répartition et la composition d'associations végétales de l'espèce, sur les plateaux de Kent County, ont fait l'objet d'un travail très intéressant de *Livingstone, B. E.* ; cet auteur voit surtout dans l'eau du sol et dans l'histoire

de la terre, les causes véritables de cette particularité phytogéographique.

* * *

Une ceinture forestière complète entourait autrefois la zone moyenne de l'hémisphère septentrionale. La Géographie botanique y a distingué deux parties : le *Domaine forestier du continent oriental* (Européo-Sibérien) et le *Domaine forestier du continent occidental* (Américain). C'est tout particulièrement dans le premier de ces domaines que la culture envahissante a éclairci le sol forestier, mais il reste aujourd'hui encore suffisamment de terres couvertes de forêts, pour qu'en Géo-botanique on puisse le diviser en trois *zones phytogéographiques*. La caractéristique de chacun de ces massifs forestiers, ainsi que le dit *Grisebach*, c'est la physionomie uniforme mais si pittoresque de son individualité même ; ils sont presque uniquement composés d'une seule essence. Ces trois zones se succèdent du nord au sud, et sur les montagnes du sommet vers le pied, toujours dans le même ordre que voici : a) la zone des *Conifères* à feuilles aciculées, toujours vertes ; b) la zone du *Chêne* ; c) la zone du *Hêtre*. Chacune de ces espèces ligneuses dominantes est pour ainsi dire *accompagnée* d'autres que presque toujours on rencontre exclusivement dans leur voisinage. C'est ainsi que, dans la forêt de Conifères, qui s'étend depuis la Scandinavie jusqu'au Kamschatka, on trouve presque partout en sous-bois l'Airelle-myrtille (*Vaccinium myrtillus*, L.) et la Camarine à fruits noirs (*Empetrum nigrum*, L.) ; les deux autres zones, qui acquièrent leur plus grand développement en Europe, abritent, l'une, celle du Chêne, plus spécialement l'Aune blanchâtre (*Alnus incana*, D. C.), l'Érable champêtre (*Acer campestre*, L.), le Lierre (*Hedera helix* L.) ; l'autre, la forêt de Hêtres, le Charme commun

(*Carpinus betula*, L.), le Sureau (*Sambucus nigra*, L.), le Tilleul (*Tilia grandifolia*, L.), et le Sorbier (*Sorbus intermedia*, L.).

Pareille espèce de réunion sociale est due, sans aucun doute, au concours de toute une série de facteurs biologiques et autres, ainsi qu'à des conditions qu'il serait certainement très intéressant d'étudier et de scruter dans leur valeur respective. Sans vouloir nier tout avantage pour les grandes essences de ce genre d'association, il me paraît probable que les plus petites y ont le plus d'intérêt et que, entr'autres, elles trouvent dans la présence des grandes tout au moins la protection. Il me paraît certain, en effet, que dans les forêts du Nord, la Camarine et l'Airelle éprouvent de la part des Conifères élevés, un abri efficace contre la tempête et contre les vents rigoureux, puisque, cachées en sous-bois, elles sont quasi hors de leur portée et n'ont donc pas à souffrir de leur influence essentiellement desséchante. Il n'est pas impossible aussi, d'ailleurs, que, dans le sol de ces forêts, se trouvent réalisées des conditions d'existence favorables pour elles, dues aux phénomènes symbiotiques des racines des Conifères et de certains Champignons radicicoles. Il peut aussi s'agir de conditions de lumière : ainsi que le dit *Schimper* (40, p. 594), le toit de feuilles, que la forêt de Conifères tend, d'une façon permanente, au-dessus du sous-bois, s'interpose comme un écran ; cet écran, beaucoup moins dense, il est vrai, pendant l'été que celui des forêts de Chênes ou de Hêtres, dont la couronne, aux larges feuilles, empêche les rayons de lumière d'arriver jusqu'aux fourrés, doit entraver, au printemps, beaucoup plus qu'eux l'action bienfaisante et si nécessaire de la lumière. Ces mêmes avantages et désavantages ne se rencontrent pas pour les dites plantes-compagnes dans d'autres zones, quoiqu'elles puissent y en avoir d'autres à exploiter ou à dominer. En d'autres termes, les conditions biologiques

dans lesquelles vivent ces associations végétales sont encore en grande partie inconnues.

Il ne serait pas moins intéressant d'examiner comment elles ont pris naissance, quelles sont les conditions nécessaires à ce sujet, comment celles-ci se réalisent, etc., les phases parcourues dans les temps passés et ce qui leur est réservé dans l'avenir. Voilà autant de questions qui, jusqu'à présent, sont restées sans réponse et nous nous trouvons ici sur un terrain à peine défriché. C'est le motif qui m'a amené à étudier avec soin l'association du Sureau (et du Troène) avec l'Argousier (*Hippophaë rhamnoides*) dans les dunes de La Panne où j'ai eu l'occasion de la rencontrer un très grand nombre de fois.

L'on fait usage du *Ligustrum* et du *Sambucus* pour la confection de clôtures de jardins, de prairies, de champs, parfois aussi on les fait servir de plantes d'ornement; cependant, on les rencontre à l'état sauvage dans les dunes et dans la région poldérienne voisine. Toutefois, dans les dunes tout au moins, les exemplaires sont relativement rares et je crois devoir admettre qu'ils n'appartiennent pas originairement à la flore de la partie des dunes explorées. D'après *Crépin (Manuel de la Flore de Belgique)* le Troène serait assez rare dans la région du littoral et devrait être considéré comme « *introduit* dans un certain nombre de ses stations ». Quant au Sureau, cet auteur est d'avis que, dans la région maritime, il est peut-être *planté*. A une autre place (6), il ne nomme aucun de ces deux végétaux, quoiqu'il communique une liste de toutes les plantes dunales qui furent rencontrées lors d'une excursion scientifique dans la région que nous avons parcourue.

La *Schoolflora* de *Heukels* ne donne qu'une seule indication au sujet de la présence de *Ligustrum* dans la flore des Pays-

Bas : il dit que cet arbuste se montre en broussailles plus spécialement du côté des dunes (dans une excursion scientifique que je viens de terminer, dans les dunes au nord de Scheveningen, entre Duinoord et Katwijk-aan-Zee, j'ai rencontré des fourrés très denses de Troène dont quelques-uns atteignaient des dimensions considérables). Au sujet du Sureau, *Heukels* dit qu'on le trouve sous forme de haies dans les forêts et sur les digues; *D^r A.-J.-M. Garjeanne* (*Flora van Nederland*) déclare que cet arbrisseau se rencontre généralement en différentes stations humides (1). Décrivant la composition de la couverture végétale des îles de la mer du Nord, *Fr. Holkema* dans son ouvrage postume, publié par *H.-C. van Hall* (30), dit que *Sambucus nigra* est une rareté et il ne fait pas même mention de *Ligustrum vulgare*.

La flore des îles Frisonnes orientales a fait l'objet de nombreuses communications; tous les auteurs que j'ai consultés sont unanimes quant à l'absence de ces essences. *Buchenau* (3 et 4) scruta avec le plus grand soin le tapis végétal des sept îles et dressa la liste complète des trois cent et un phanérogames, y compris les arbres, les buissons, les arbustes ou les plantes herbacées qu'il ne rencontra même qu'une seule fois.

Il conclut de son travail que les espèces végétales absentes, parmi lesquelles il faut donc ranger le Sureau et le Troène, n'ont probablement pas appartenu à la flore de ces îles avant qu'elles ne fussent séparées du continent (2). *Hansen* (18) et *Bock* (15) ne signalent pas davantage ces espèces comme faisant partie de cette flore insulaire, pas même parmi les plantes introduites, dont le second publie une liste complète.

(1) *Engler* aussi classe *Sambucus nigra* parmi les plantes hygrophiles.

(2) Telle est encore la conclusion à laquelle conduit, en ce qui concerne les îles Néerlandaises, la lecture du travail de *Holkema*.

En Norvège aussi, le Sureau, au dire de *Schübele* (12, p. 253), semble être de provenance étrangère : les moines du Moyen âge l'ont planté dans les jardins de leurs couvents et plus tard il se naturalisa dans les environs. D'après *Gunnar Andersson* (1), le Sureau est, en Suède, un « compagnon naturalisé de l'homme ». Il ne cite pas le Troène, tandis que *Schübele* le signale dans les îles du Fjord de Christiana et de la côte ouest de la Suède.

* * *

De tout ce qui précède, il semble donc résulter que les deux essences frutescentes, dont nous aurons à examiner de plus près l'association avec *Hippophaë*, n'appartiennent pas originellement à la flore de la côte occidentale de l'Europe, au nord du 50° degré de latitude. C'est là, probablement, une des raisons de leur rareté relative dans les dunes de notre littoral. On peut, en effet, en parcourir des étendues parfois considérables sans rencontrer un seul de leurs exemplaires, car, s'il est vrai de dire qu'elles sont plantes-compagnes de l'Argousier, elles ne se rencontrent pas du tout partout où s'élève cet arbuste si caractéristique de nos dunes.

On peut dire, d'une manière générale, qu'elles ne se rencontrent, à La Panne, qu'en société d'Argousiers ; jamais elles n'existent isolément et je les ai vainement cherchées dans des associations végétales d'où l'Argousier était complètement exclu. J'ai rencontré et photographié une broussaille qui, au premier abord, me parut faire une exception flagrante à cette dernière affirmation : un magnifique Sureau s'élevait au-dessus d'une végétation uniforme et très fournie de *Salix repens*, mais, à son pied, j'eus l'occasion de retrouver un Argousier, dont les puissantes parties souterraines témoignaient d'une existence déjà longue et d'une luxuriance passée. Au

lieu d'une exception, j'avais affaire à une preuve nouvelle.

On ne manquera pas d'objecter que des cas se présentent parfois, que dans des vallées dunales très étendues, ou encore sur des flancs de collines où se rencontrent isolément de ces arbrisseaux dominant de leur haute stature des broussailles basses sans Argousier, ainsi que des exemplaires solitaires surgissant au milieu d'une plaine de sable, dont aucune végétation ne vient ternir l'immaculée blancheur. Et l'on pourrait en déduire nécessairement que les arbrisseaux en question ne sont pas exclusivement *compagnons* de l'Hippophaë, mais que, sous ce rapport, ils sont dans le cas de *Pyrola rotundifolia*, *Parnassia palustris*, etc., qui vivent tantôt à l'ombre d'Hippophaë, tantôt à l'écart de ses buissons.

Nous aurons à examiner, tout d'abord, si l'objection est bien fondée et si les cas signalés constituent une exception à la règle générale formulée ci-dessus, ou bien s'il ne s'agit pas plutôt d'une confirmation éclatante (1).

* * *

von Richthofen le premier signala, dans un ouvrage magistral (38), le rôle géologique prépondérant des vents, et nous devons à *J. Walther* (44) d'en avoir fourni une étude méthodique et complète. L'influence de ce facteur climatérique sur les dunes, qui relève de la Géographie physique, est assez bien connue aujourd'hui : le sable arraché par les vents violents aux flancs et au sommet des dunes, va s'amonceler sur le versant opposé ; de là, il roule progressivement plus loin dans la plaine, où naîtra lentement plus tard un monticule nouveau. De cette façon, les ondulations de sable paraissent se mouvoir à la façon de vagues roulant lentement au-

(1) Je ferai remarquer encore qu'il ne suffirait pas d'une exception isolée pour infirmer ce que j'avance ici concernant le compagnonnage des trois arbrisseaux en question : il y aurait tout simplement lieu d'examiner le cas de plus près.

dessus du sol et, dans ce stade de leur évolution, elles ont mérité le nom de *dunes mouvantes* ; elles sont encore dites *dunes blanches*, parce que, presque toujours, elles sont privées de toute végétation sur une grande étendue de leur surface que recouvre un manteau de sable blanc immaculé. Une fois la dune entamée, l'arrachement du sable continue et l'on peut poursuivre les stades de démantèlement progressif qui con-

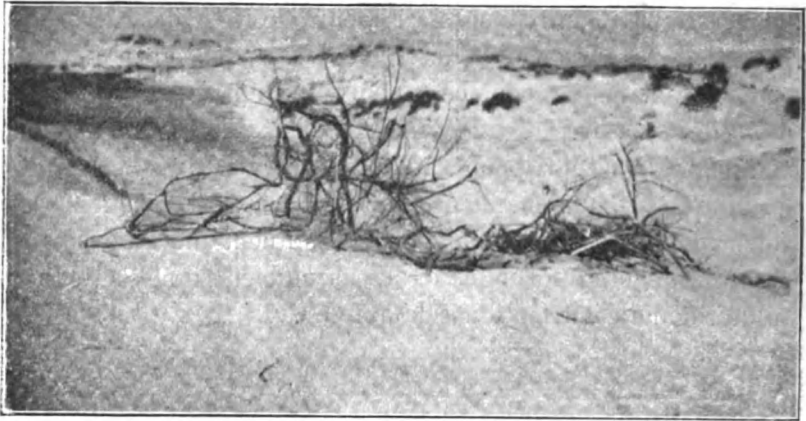


Fig. 4. — Remarquables restes souterrains d'arbrisseaux en grande partie exhumés, mais qui étaient encore fortement ancrés dans le sable profond de cette dune étérée.

duisent de la dénudation végétale à la décapitation. Tel est le cas que représentent les fig. 4 et 5 : la dune, dont s'agit, était autrefois couverte d'une végétation broussailleuse très dense, ainsi qu'en témoignent les nombreux vestiges qu'elle a laissés sur place, sous forme de racines et de rhizomes en grande partie déterrés ; aujourd'hui, elle est dégarnie sur toute son étendue que recouvre une couche brillante de sable blanc. C'est une *dune en marche*, probablement très élevée jadis et protégée par son entourage et par sa végétation contre les vents destructeurs du S.W. ; écimée aujourd'hui, elle s'aplatit de plus en plus : son sable dévale progres-

sivement dans la plaine où l'on peut suivre pas à pas ses progrès envahissants.

La marche menaçante des dunes vers les terres a inquiété de tout temps les populations de la côte, et les annales du passé de notre littoral rapportent plus d'un ensevelissement de champs, de maisons, de bois, et même de villages sous

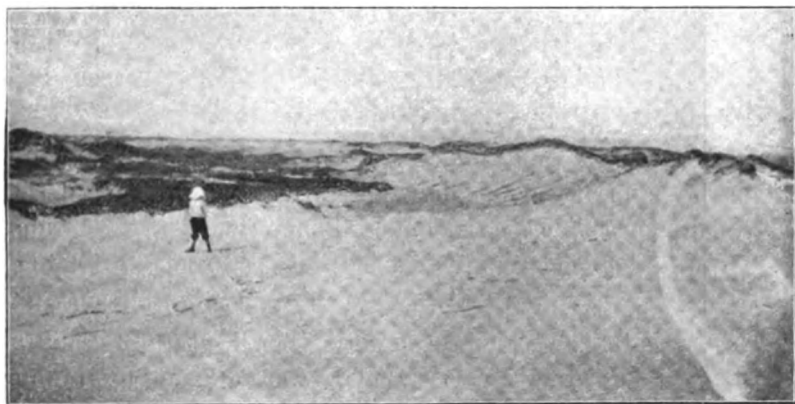


Fig. 5. — Dune étêtée dont la végétation est complètement rasée ; il reste quelques vestiges (racines et rhizomes desséchés) courant à la surface.

le sable de la dune mouvante. D'autre part, le cordon des dunes retient la mer dans son sein et l'empêche d'empiéter sur le littoral et de recommencer les incursions qui causèrent les terribles catastrophes dont parle l'histoire : il y a donc lieu de les maintenir en place.

Depuis des siècles, on cherche le moyen d'arrêter et de fixer les dunes et de les protéger contre la destruction qui les guette ; des travaux considérables ont été entrepris dans ce but et on trouvera un compte-rendu complet de ces tentatives dans l'ouvrage publié par Gerhardt en collaboration avec trois autres spécialistes (15).

Les dunes, dont les flancs sont couverts de végétation, opposent toujours une résistance beaucoup plus grande et beaucoup plus longue à l'action érosive du vent ; les puissants systèmes de racines, rhizomes, stolons, etc., fixent le sable qu'ils disputent ensuite grain par grain aux courants atmosphériques. Les fig. 6 et 7 montrent clairement combien pernicieuse est cette action sur le flanc d'une dune



Fig. 6. — Système souterrain d'un Saule rampant déchaussé par le vent, qui a creusé une grande cavité dans le sable.

que le vent est parvenu à ébrécher ; le système d'organes souterrains du Saule et de l'Oyat, photographié au mois d'avril, c'est-à-dire, à l'époque où il n'est pas encore caché par une verdure touffue, laisse voir un creux que le vent a rongé dans le sable tout autour. Racines et rhizomes pendent là dans le vide où, autrefois, ils liaient et ancrèrent le sol ; celui-ci a été arraché grain par grain et le vent l'a entraîné plus loin pour le butter et le déposer provisoirement contre un autre obstacle, situé plus loin dans la direction de sa marche. Malgré la protection donc que lui vaut un tapis végétal, la dune frappée par les vents violents, doit fatale-

ment se déplacer et, roulant dans la vallée, elle continue sa marche progressive dans la direction des vents dominants : sur nos côtes cette direction est celle du N.E.

Eclairé par l'expérience qui démontre que seule la végétation peut retenir *temporairement* la course de cette mer de sable, on essaie de combattre le fléau en couvrant le sol de plantations d'Oyats (*Ammophila arenaria*) et d'autres plantes



Fig. 7. — Autre exemple de déchaussement du système souterrain d'un végétal (l'Oyat).

fixatrices du sable. A l'effet de retenir celui-ci jusqu'à ce que les nouvelles racines aient eu le temps de pousser, on aligne, enfoncées dans le sol, des branches d'Argousier (voir fig. 8).

L'observation ayant prouvé combien efficacement les buissons d'Argousiers, qui boisent les versants des dunes, protègent celles-ci contre la destruction, on a bien soin de ne pas aller prendre là les branchages nécessaires au travail de consolidation d'un point menacé ; mais on choisit, à cet effet, les vastes panes que momentanément ne menace pas l'ensablement. Toutes les branches et même les troncs de l'arbuste y tombent sous la hâche du bûcheron, de sorte que

la formation buissonneuse disparaît totalement du paysage. Mais le Sureau (et le Troène) échappent l'un et l'autre à cet émondage exagéré; ou bien parce que leur bois ne convient pas au rôle de fixateur du sable, ou bien parce que les propriétaires des dunes, d'ordinaire fervents disciples de Nemrod, veulent conserver à leur gibier ailé, pendant l'arrière-saison,



Fig. 8. — Plantations de branches mortes d'Argousier entre lesquels pousse l'Oyat destiné à fixer le sable de la dune.

les fruits (baies) plutôt rares de ces deux essences. C'est ainsi que parfois, pendant plusieurs années, des exemplaires en restent isolés au milieu de grandes plaines où lentement renaissent les buissons épineux d'Argousiers. Les fig. 9 et 10 sont très démonstratives à cet égard : la première représente deux Sureaux dans une plaine très étendue où la végétation broussailleuse d'Hippophaë, jadis très touffue, n'offre plus d'autres vestiges que des troncs sectionnés à quelques centimètres au-dessus du sol, et dans la fig. 10 on peut reconnaître les progrès de cette végétation renaissante. Si même,

au pied du Sureau, ainsi isolé par la taille, aucune trace d'Argousier ne se remarque, il suffira, le plus souvent, de fouiller le sol pour y trouver des vestiges d'une végétation passée; les uns sont en rapport avec des tiges sectionnées, situées plus loin, d'autres avec des tronçons qui montrent déjà, sur des ramifications aériennes, les premières ébauches



Fig. 9. — Plaine interdunale très étendue où l'on s'est livré à la taille de la végétation buissonneuse; sur l'avant-plan, on voit distinctement la section des troncs. Il reste deux très grands Sureaux isolés, à une grande distance l'un de l'autre.

de la frondaison future. Après quelques années, la végétation épineuse aura à nouveau acquis un puissant développement, et au-dessus de son toit, couleur vert-grisâtre, s'étaleront les couronnes vert-foncées du Sureau (ou du Ligustre) pour constituer ensemble la réunion sociale caractéristique d'autrefois.

On peut rencontrer tous les stades de cette renaissance si caractéristique dans les dunes de La Panne, principalement du côté de la frontière franco-belge; on y fait, depuis de nombreuses années, d'importants et intelligents efforts

pour la fixation de ces admirables dunes, mais le travail étant excessivement long et coûteux, on le répartit sur plusieurs exercices, ce qui fait que des bosquets se reforment déjà en certaines endroits, alors qu'en d'autres on procède encore à l'ébranchage.

Pareils cas d'exemplaires isolés de Sureau (et de Troène)



Fig. 10. — Autre plaine interdunale où la végétation arrêtée par la taille complète, opérée il y a quelques années, renaît à l'ombre de quelques rares Sureaux que la hache du bûcheron avait épargnés.

dans les pannes interdunales s'expliquent donc parfaitement et confirment absolument notre manière de voir ; l'association de ces espèces avec l'Argousier n'avait cessé qu'en apparence et ce par le fait de l'homme. Aussitôt après, elle s'ébauche et se développe à nouveau, lentement mais progressivement, au point qu'elle finit par acquérir l'importance qu'elle avait autrefois.

L'Argousier dépérit et meurt pour des raisons inconnues dit *Buchenau* (3 et 4), qui, pendant de longues années, eut

l'occasion d'observer cette essence dans les dunes des îles Frisones orientales. De tous côtés, en effet, et dans chaque bosquet d'Hippophaë, on rencontre dans les dunes de La Panne de ces arbustes morts ou souffreteux, tandis que leurs voisins paraissent sains et pleins de vigueur. Tantôt ce dépérissement affecte des individus isolés, tantôt des groupes entiers sont atteints; ils sont complètement desséchés et momifiés, mais jusqu'à présent la phytopathologie n'a pas pu établir si ce dessèchement est cause ou symptôme d'une maladie qui entraîne la mort du végétal. Constatons en passant que la dessiccation d'une plante, comme *cause* de sa mort, ne peut provenir — en dehors des cas de parasitisme qu'il faut complètement exclure ici — que de facteurs climatiques ou édaphiques qui, en somme, doivent être les mêmes pour tous les individus d'une même formation. Or, il peut se faire que des Argousiers se dessèchent dans les profondeurs abritées et fertiles où sont réalisées des conditions favorables d'existence, tandis que plus haut, sur les flancs arides des collines, la végétation est en pleine prospérité.

Quelle qu'en soit la cause, cette dessiccation peut frapper toutes ou presque toutes les plantes qui se trouvent au pied d'un Sureau ou d'un Troène et ainsi, de cette *compagnie* végétale, il ne reste plus, en fin de compte, que la *plante-compagne* elle-même qui, comme dans le cas cité ci-dessus, paraîtra, à un examen superficiel, faire exception à la règle que nous avons établie plus haut. Le sol, le plus souvent en pareil cas, est jonché de restes desséchés et méconnaissables jetés pêle-mêle; mais qu'on le fouille et on trouvera des systèmes radiculaires beaucoup mieux conservés, preuve évidente que l'Argousier vivait autrefois avec ses plantes-compagnes, qui seules sont parvenues à se maintenir.

Mais l'exception semble beaucoup plus flagrante dans le cas d'exemplaires isolés de *Sambucus* (ou de *Ligustrum*), qui dressent leur feuillage touffu au dessus de versants de dunes ou de vallées où aucun autre végétal ne vient interrompre la couleur monotone blanche du sable (fig. 11). La cause en est l'action érosive du vent qui arrache le sable aux collines

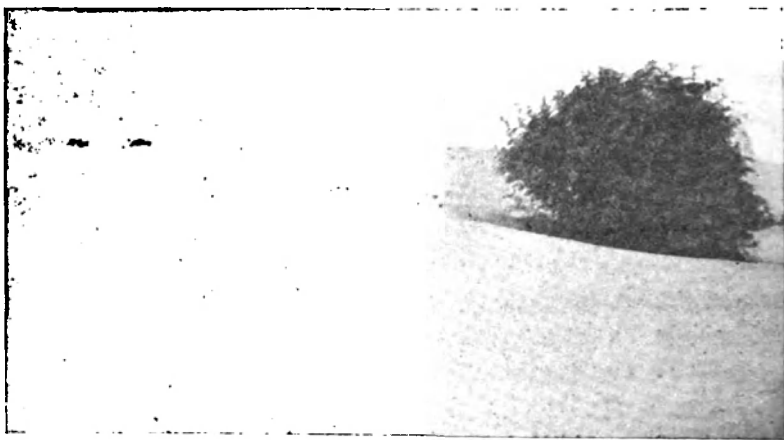


Fig. 11 — Dune blanche envahissant progressivement la plaine.
Toute la végétation a disparu sous le sable; seul un superbe Sureau a résisté.
Les deux tâches noires du fond représentent une maigre végétation d'Oyat.

et le fait rouler sur le versant opposé. Ce sable envahit progressivement tout le tapis végétal. La lutte des plantes contre l'ensablement a fait l'objet de très nombreuses observations auxquelles je dois me contenter de renvoyer, ce point n'appartenant pas à mon sujet. Ce sont tout d'abord les plantes basses (telles que mousses, herbes, etc.) qui périssent, parce que leurs organes aériens, progressivement ensevelis sous le sable, sont privés d'air et de lumière indispensables à la vie. Après, mais beaucoup plus tard, c'est le tour des broussailles, dont la force de résistance varie d'une essence à l'autre; ce

qui explique qu'elles ne meurent pas toutes ensemble et que telle espèce se maintient — misérablement c'est vrai — longtemps encore après que telle autre a déjà succombé dans ce combat pour la vie. C'est ainsi que le Saule rampant, de mêmes dimensions que l'Argousier, semble mieux à même de se maintenir; mais en vain! lui aussi succombera tôt

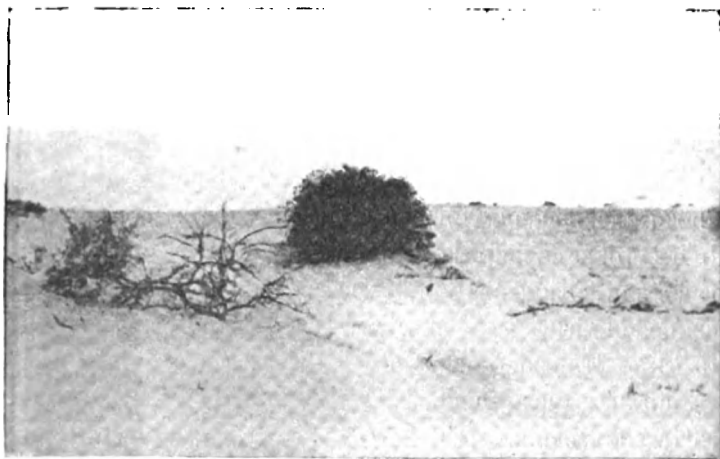


Fig. 12. — Plaine dans laquelle descend la dune de l'arrière-plan. Presque toute la végétation est ensevelie sous le sable, et il ne reste plus qu'un Sureau (au milieu) et quelques misérables pieds d'Argousier (à gauche).

ou tard; moins bien doué que *Yucca radiosa* du désert de Tularosa, il ne pourra pas assez rapidement produire des branches et des rameaux nouveaux et étaler au-dessus du sable envahisseur les organes foliés chargés de continuer les fonctions de respiration, d'assimilation, d'évaporation, etc. La fig. 12 donne une image assez fidèle de cette destruction lente, mais certaine de la couverture végétale; toute la vallée est ensevelie sous un linceuil de sable éclatant, au-dessus duquel les broussailles de *Salix* et d'*Hippophaë* élèvent quelques rares rameaux feuillus. En examinant soigneusement les

choses, on peut constater que tous ces arbustes souffrent beaucoup et que quelques-uns, près de mourir, ne se montrent plus que comme des momies desséchées, privées de tout feuillage ; le temps est proche, peut-être, que toute la broussaille disparaîtra successivement, à partir du pied de la dune, sous

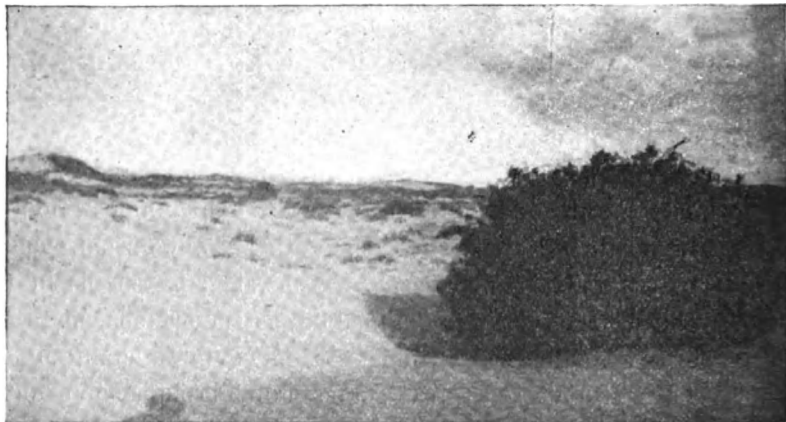


Fig. 13. — Autre vue de la même plaine, où l'on remarque un peu partout des vestiges de végétation émergeant encore au-dessus du sable. A droite un vigoureux Sureau.

le sable qui roule d'en haut, par-dessus le versant, jusque dans la vallée.

Mais, Sureau et Troène restent là — intacts en apparence (fig. 12, 13 et 14). Protégés jadis, contre les vents dominants et à l'abri de l'ensablement, ils eurent une existence florissante, comme le reste du tapis végétal de la vallée et devinrent de puissants buissons comme on en rencontre parfois dans la dune. Quand commença l'érosion éolienne de la dune voisine et qu'à son pied la végétation basse et les broussailles disparurent sous le sable, au-dessus de cette destruction générale qui les entourait, ils continuèrent à

étaler leur frondaison comme un écran bravant les tempêtes de sable. Si celles-ci ne sont pas trop violentes, ils peuvent rester en cet état pendant des années et constituer une interruption, bienfaisante pour l'œil, dans le paysage uniformément blanc. Dans ce cas encore, ils sont *isolés*, mais, bien entendu, il faut y voir des *restes isolés* d'une végétation qui

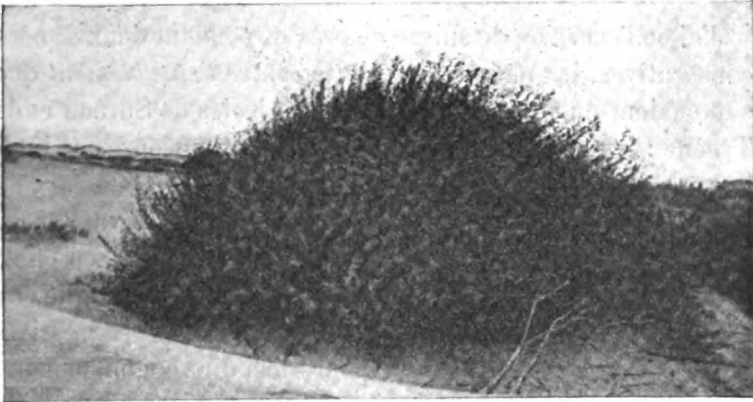


Fig. 14. — Magnifique buisson de Troène qui surgit là isolé dans la plaine ensablée; la dune mouvante est à gauche du spectateur.

autrefois fut peut-être luxuriante et dont ils faisaient partie en qualité de *plantes-compagnes* (1). Mais ils ne restent pas indéfiniment intacts. Si leurs dimensions sont assez grandes et que le sable ne les enterre pas *rapidement*, ils peuvent résister, parfois longtemps, à ces conditions défavorables d'existence et il faudrait peut-être une série d'années d'observation pour suivre pas à pas les dommages que leur vaut cette lutte ininterrompue. Toutefois, on peut les présumer en

(1) Sur une dune où la situation était absolument identique, où, par conséquent, toute végétation herbeuse ou broussailleuse était ensevelie sous un manteau de sable, il restait encore, en dehors de quatre ou cinq Sureaux, des buissons très développés de *Solanum dulcamara*, var. *maritimum*.

comparant entr'eux les exemplaires qui, en divers endroits et pendant des temps inégaux, ont à livrer ce combat pour l'existence; les préjudices qu'ils eurent à subir témoignent de la marche et des suites de cette lutte qui se termine fatalement, pour eux, par la mort.

* * *

J'ai eu l'occasion de suivre de près et pendant deux années consécutives, les phases de la lutte *contre l'ensablement* que soutenaient quelques grands buissons isolés de Sureau et de Troène : les alternatives en sont vraiment curieuses et intéressantes.

L'aspect du terrain, où se livre pareille lutte, varie avec l'époque de l'année à laquelle on le visite. L'hiver, en effet, le sable s'accumule au S.W. des arbrisseaux et y édifie, au pied de chacun d'eux, un monticule qui s'accroît progressivement et finit par les ensevelir pour ainsi dire complètement : seuls les rameaux supérieurs émergent encore. Du côté opposé, au contraire, ainsi que cela se produit toujours derrière un obstacle, qui arrête le sable charrié par le vent, le monticule est creusé en croissant béant vers le N.E., à partir du buisson.

Pendant le cours de l'été, le tableau change et des dispositions absolument inverses se produisent à la longue : le côté S.W. se dégage progressivement en grande partie et l'amoncellement se fait au N.E., mais n'atteint point les mêmes dimensions qu'en hiver; l'arbrisseau se couvre ensuite, dans toutes ses parties exhumées, d'une abondante frondaison qui jette une note verte sur l'immense plaine blanche.

Ainsi donc le sable, enlevé à la dune mouvante, roule alternativement dans les deux sens, S.W. et N.E.; mais le déplacement n'étant pas égal dans les deux directions, l'ensa-

blement progresse vers le N.E., et le niveau du sol s'élève annuellement au pied des arbrisseaux isolés de toute la quantité de sable déposé l'hiver et non enlevé l'été.

L'examen des relevées faites à l'Observatoire d'Ostende sur la fréquence des vents par saison, nous fournit l'explication du phénomène. En effet, plus les vents sont violents et plus ils sont fréquents, plus aussi ils pourront éroder les dunes et charrier leurs grains de sable. Or, les statistiques prouvent que sur nos côtes les vents S.W. l'emportent en violence et en fréquence, pendant la période hivernale, sur tous les autres, tandis que ceux du N.E. prédominent sous ce double rapport pendant l'été; l'effet des premiers est toujours supérieur dans son ensemble à celui que peuvent produire les seconds, et l'on comprend dès lors que, dans le cas d'une dune mouvante, la quantité de sable, transportée par les courants atmosphériques soufflant vers le N.E., sera plus considérable que celle entraînée dans le sens opposé. Il en résulte, par conséquent, qu'un ensevelissement progressif du S.W. au N.E. doit se produire pour les obstacles (nos arbrisseaux isolés) qui se dressent au-dessus du niveau de la plaine.

* * *

Dans le cas d'arbrisseaux (Sureau et Troène) isolés dans une plaine en voie d'ensablement, ce sont apparemment les feuilles qui subissent le premier assaut. Chaque année, c'est du côté des vents dominants que l'on voit apparaître les premières feuilles sèches, quand partout ailleurs on n'en trouve point encore. Qu'il faille en faire remonter la cause au vent, semble résulter du fait que les feuilles supérieures de la frondaison, auxquelles les vents ont facilement accès, puisque rien ne les protège, se trouvent être dans une situation analogue, tandis que celles qu'elles-mêmes recouvrent,

restent au contraire intactes pendant bien longtemps encore. D'ailleurs, à ces mêmes niveaux, le nombre des feuilles ainsi que celui des rameaux est moindre aussi, et il semble tout au moins probable qu'il faut encore mettre cette particularité sur le compte du vent.

La dessiccation des feuilles débute au sommet et sur les bords, ainsi que *Hansen* (18) l'a démontré pour les feuilles des arbres des îles Frisonnes orientales. Voici un sujet qui a tenté bon nombre d'auteurs déjà. De l'avis de *Focke* (4) ce serait la *poussière saline* (*Salzstaub*), charriée par le vent, qui frappe mortellement les jeunes pousses, les feuilles et les rameaux et tue ainsi à la longue les arbres eux-mêmes. Ce n'est point l'opinion de *Borggreve* (5), qui attribue au vent une influence mécanique : les branches, qu'il agite violemment pendant l'hiver, se heurtent et se frottent mutuellement au point que les bourgeons en tombent et que l'écorce se fendille et se desquame. On devine aisément les catastrophes que doivent amener pareils dommages. D'après M. le professeur *Massart*, de Bruxelles, le vent entraînant les grains de sable et des débris de coquilles, les lance avec force contre les végétaux et cette sorte de « mitraille » occasionnerait des lésions parfois très graves ; c'est ainsi qu'il déclare (34) avoir constaté, sur des feuilles de peuplier et de toutes les plantes charnues, des blessures qu'il n'hésite pas à attribuer au martelage exercé par les grains de sable anguleux et tranchants. Tel est encore l'avis de *Paletzky* qui déclare, à la page 22 de son travail (39), que la plupart des végétaux du désert sont endommagés par les grains de sable que transporte le vent. Mais, au bord de la mer, *Massart* se refuse à attribuer ces méfaits aux poussières salines entraînées dans les courants atmosphériques. *Bock* (15) croit à un effet double et combiné du vent : ce serait à la fois une poussée purement mécanique, qui, en frottant les unes contre les autres les parties

jeunes, les détériorerait et une mitraille d'exercée par le sable qu'il traîne dans sa course. *L. Klein* (32) qui partage cette dernière manière de voir, fait encore intervenir de petits cristaux de glace qui se formeraient aux dépens de l'eau que les vents marins tièdes ont été cueillir en rasant la surface des vagues et qu'ils portent au contact des plantes plus froides du littoral. Ces cristaux, tout autant que les grains de sable, iraient frapper et blesser mortellement les feuilles.

Mais aucune de ces opinions ne trouve grâce aux yeux du professeur *Hansen* (18), qui, ainsi que l'avaient fait antérieurement déjà *Wiesner* (45) et *Eberdt* (10), attribue exclusivement la dessiccation des feuilles à l'action directe du vent. L'évaporation à la surface de ces organes est singulièrement activée par les vents marins et le débit de l'eau, qui quitte la plante par les stomates, dépasse nécessairement l'apport de la sève; de là résulte une dessiccation, tout d'abord aux points où se fait cet abondant exode, c'est-à-dire au sommet et sur les bords; elle s'étend ensuite de proche en proche et envahit enfin toute la surface du limbe. C'est bien ce qui semble se passer chez le Sureau et le Troène quand seuls encore ils survivent à une végétation enfouie sous le sable (1).

(1) Le professeur *Hansen* a trouvé un contradicteur en la personne de son collègue de Copenhague, le célèbre phytogéographe *Eug. Warming*. Le sujet en question a fait les frais d'une polémique qui a longuement occupé le monde scientifique, mais le premier semble avoir eu gain de cause. En effet, des recherches expérimentales faites, entre autres, au moyen d'un appareil (*Wind-apparat*), construit d'après ses indications (*a* et *b*), lui ont permis de fournir la preuve de sa manière de voir, que vient de corroborer tout récemment *W. F. Bruch* (*c*).

a) Ein Apparat zur Untersuchung der Wirkung des Windes auf Pflanzen. (Berichte der D. Bot. Gesellsch., 1904.)

b) Experimentelle Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind. (Flora, 1904.)

c) Zur Frage der Windbeschädigung der Blättern. (Bot. Centralbl. Beihefte, Band XX, 1906.)

Quels que soient la cause et le processus de la dessiccation dans les feuilles des deux arbrisseaux en question, elle s'y étend aux rameaux, puis aux branches et ce toujours d'abord et le plus du côté des vents dominants. Il peut se faire que des parties ligneuses desséchées restent encore quelque temps sur place, mais elles ne tardent pas à devenir fragiles et à se rompre sous la poussée du vent. La plante entière dégénère progressivement et se transforme en une véritable momie, dont les branches et les feuilles deviennent de plus en plus rares, jusqu'à ce que toute vie l'ait quittée et qu'il ne reste plus qu'une charpente sèche, nue et informe, qui attend un dernier coup de vent pour voir ses fragments dispersés dans tous les sens.

Le sable règne maintenant en maître là où autrefois brillait une végétation riche et variée; la dune mouvante roule au-dessus d'elle d'un mouvement lent et majestueux qu'aucun obstacle n'arrête. Là où elle-même s'élevait jadis, s'étend maintenant une plaine sablonneuse (fig. 15), dont la nudité monotone n'est interrompue çà et là que par un brin d'Oyat, le précurseur de la végétation dunale. Il n'est pas rare de voir que le sable, dans sa marche ondulante, dénude des vestiges (racines rhizomes, tiges, etc.) d'une végétation ensevelie autrefois. Dès que le sol de la vallée, qu'il laisse ainsi derrière lui, est quelque peu fixé, l'Oyat fait son apparition : grâce à ses organes souterrains, si admirablement adaptés à la vie dans le sol meuble de la dune, le sable est retenu et cesse momentanément de se déplacer au gré du vent. Pendant longtemps parfois, il constituera, à lui tout seul, toute la végétation de la nouvelle plaine, mais il prépare pour ainsi dire le sol à recevoir d'autres plantes qui y migreront à tour de rôle et pourront y prospérer, parce que sa société leur vaudra une protection contre la sécheresse, le

déchaussement, etc. Il en sera de même, après un espace de temps plus ou moins long, pour les végétaux broussailleux, tels que *Rosa*, *Salix*, *Hippophaë*, etc., que suivront tôt ou tard les plantes-compagnes et parmi elles le Sureau et le Troène. C'est ainsi que, d'une manière constante, le paysage des dunes change — parfois très lentement — et que la dune

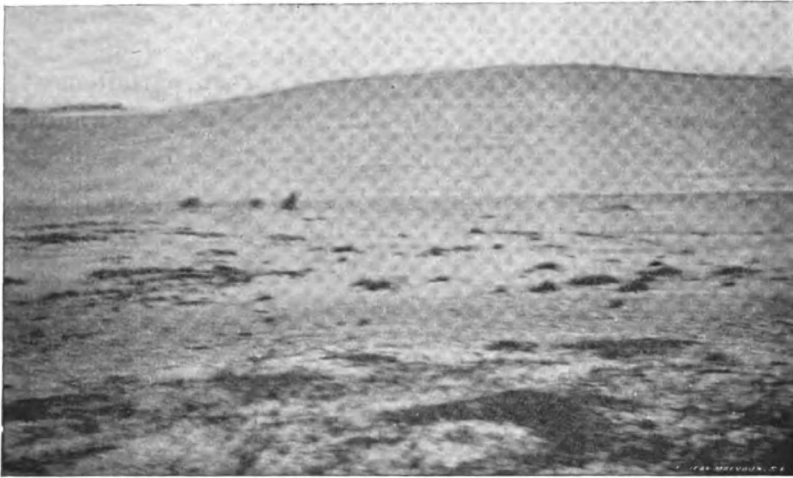


Fig. 15. — Plaine derrière la dune en marche que l'on voit dans le fond.
On remarque que déjà une nouvelle végétation s'y établit.

mouvante est suivie et remplacée par une végétation qui ressemble, tant dans son *évolution* que dans sa *composition*, à celle qu'elle a ensevelie sous sa masse.

* * *

Mais comment expliquer que dans le cas décrit, Sureau et Troène, dont l'existence n'est possible que dans la société de l'Argousier, parviennent à vivre encore un temps assez long dans des conditions si désavantageuses qui ont déter-

miné l'extinction de l'Hippophaë lui-même? Ceci m'amène à l'examen des causes probables qui ont rendu possibles :

a) Leur arrivée dans la flore littorale à laquelle ils n'appartiennent pas ;

b) Leur vie dans le sol de la dune.

* * *

Il n'est pas rare de voir un arbuste de Sureau, parfaitement développé, juché au haut d'un mur, sur le tronc d'un autre arbre, parfois en un point hors de la portée de l'homme. On peut admettre que, dans la généralité des cas, il n'y a pas été planté, mais qu'il y croît à l'état *sauvage* et qu'il y prit naissance d'une graine égarée, mêlée probablement aux excréments d'oiseaux. Beaucoup d'oiseaux, en effet, recherchent les baies de cette essence, dont les semences traversent le tube digestif, sans subir aucune altération et sont déposées avec les fèces en des endroits favorables ou non à leur germination. C'est de cette manière qu'au dire de *Schübel* (42), le Sureau, cultivé par les moines du moyen âge dans les jardins des couvents norvégiens, se serait répandu au dehors et naturalisé ensuite dans le pays. *F. Hölke* déclare d'autre part, que le transport du Sureau, de l'Asie méridionale en Australie est imputable aux oiseaux migrateurs (*Pflanzengeographie*, p. 93).

Les baies du Troène attirent également les oiseaux ; c'est ainsi que, selon *de Candolle* (8) et *A. Gray* (16), ceux-ci doivent avoir largement contribué à disperser l'essence, parce que ses fruits leur viennent si bien à propos pendant la saison froide : les graines traversent aussi le tube digestif, sans perdre en rien leurs propriétés germinatives (*Otto Schmeil « Lehrbuch der Botanik », p. 125*). *Gray* soutient

même que le transport de cet arbuste de l'Europe au Canada est l'œuvre des oiseaux.

Pareils phénomènes ne sont pas faits pour nous étonner, quand on pense que les plantes baccifères sont largement représentées dans la flore des îles Océaniques et qu'elles ne peuvent y avoir été introduites naturellement, sans le concours des oiseaux. Pour plus de détails, je renvoie aux travaux fondamentaux de *Darwin* (7), *Hulth* (30) et *Hemsley* (19) (1).

Les deux arbrisseaux, dont il s'agit, sont cultivés assez généralement dans les polders. On les y rencontre tantôt isolément, tantôt formant des haies et autres clôtures de propriétés; les habitants des dunes s'en servent parfois aussi comme de plantes d'ornement et depuis des siècles le Sureau est cultivé à raison de ses propriétés médicinales. Des oiseaux frugivores, tels que corbeaux, grives, étourneaux, merles, mouettes, etc., les visitent fréquemment, et l'Argousier les attire à son tour, par ses fruits drupacés d'un jaune-orange réunis en petits paquets denses, qui dans les dunes, constituent d'ailleurs, pour ainsi dire, la seule nourriture végétale pour les oiseaux pendant la mauvaise saison.

On comprend dès lors, que les excréments d'oiseaux peuvent ainsi transporter vers les dunes, depuis les polders et depuis les jardins conquis sur le sable, les semences de *Sambucus* et de *Ligustrum*, et les y mettre en liberté. Si les conditions d'existence sont favorables, elles pourront y germer et se développer ensuite pour former des plantes adultes. Ce serait donc un cas analogue à celui des espèces

(1) D'après les résultats obtenus par *von Kerner* (31), tous les oiseaux baccivores ne joueraient pas pareil rôle distributeur, parce que les semences sont altérées par leurs sucs digestifs. D'autre part, *Vogler* (43) prétend que la dispersion de certaines plantes ne peut se faire qu'à l'intervention d'espèces déterminées d'oiseaux.

de *Vaccinium* (Airelle) qui habitent les forêts de Conifères des régions septentrionales.

Il semble bien que la distribution de nos deux arbrisseaux dans le domaine dunal n'est pas étroitement liée à des facteurs climatiques ou édaphiques. On les rencontre, en effet, tantôt en des endroits où ils sont complètement à l'abri du vent, d'autres fois, là où les vents dominants peuvent les atteindre, tantôt ils doivent se contenter d'un aride versant sablonneux, tantôt encore ils occupent une panne fertile, et il est parfois très difficile de dire où ils réussissent le mieux. Mais il est vraiment étonnant que jamais on ne les trouve qu'en société de l'Argousier, alors cependant que les excréments d'oiseaux sont éparpillés au petit bonheur. Il est vrai qu'il y a plus de chance, pour les graines des végétaux en question, d'atterrir auprès de l'Hippophaë, parce que les oiseaux frugivores dédaigneront d'autres plantes pour se porter fréquemment vers les buissons d'Argousiers et y séjourner ; mais on ne peut cependant pas supposer que les fèces aviculaires soient réservés exclusivement à ces dernières associations.

Mais cependant, ainsi qu'il appert de ce qui précède, Troène et Sureau ne font point partie de la flore des dunes et l'on comprend dès lors, qu'on ne les rencontre pas souvent sur notre littoral. Ils semblent cependant organisés pour braver des conditions défavorables d'existence ; c'est ainsi que *Klinge*, à en croire *Focke* (14), prétend que, planté sur la côte de la mer du Nord, le Sureau manifeste une grande force de résistance, et d'après *Schübeler* (42) il peut braver les plus fortes tempêtes marines en Norwège,

On peut encore ajouter qu'il s'est adapté pour la lutte contre la sécheresse si désavantageuse pour les végétaux de la côte : de même que beaucoup de plantes de cette région,

il a formé un système radiculaire très développé qui l'ancre solidement dans le sol mouvant et lui permet d'aller disputer, dans tous les sens, aux grains de sable, les moindres traces d'humidité. Quant au Troène, ses feuilles coriaces, qui se maintiennent pendant l'hiver, lui permettent de lutter contre les froids rigoureux de même que contre les fortes chaleurs, de manière qu'il n'a pas à souffrir outre mesure des conditions d'existence défavorables qui règnent dans la région.

Mais, s'il est vrai que nos deux arbrisseaux ne peuvent se rencontrer que dans le voisinage d'arbustes d'Argousier, l'inverse n'est pas vrai. Il y a, en effet, de nombreux bosquets d'Hippophaë — surtout des jeunes — où ne se trouve pas un seul représentant de ces essences, et les cas sont excessivement fréquents d'Argousiers isolés parmi des formations d'autres végétaux ligneux ou herbacés.

* * *

Il en résulte que, dans la réunion sociale en question, les plantes-compagnes trouvent seules des avantages — ou tout au moins en ont la plus grande part, — et il m'a paru intéressant de chercher à élucider ce point du problème.

S'il s'agit de **protection**, on songera nécessairement, et en tout premier lieu, aux conditions d'existence défavorables que la zone maritime de notre pays offre aux végétaux et qui donne à sa flore un caractère tout spécial. Le facteur le plus important est indiscutablement le vent, qui, en dehors de la poussée mécanique, peut provoquer la **dessication**. Pendant leur jeunesse, nos plantes-compagnes pourraient assurément tirer grand profit de circonstances qui leur procureraient une protection contre le vent : ces conditions seraient réalisées, à n'en pas douter, dans les broussailles

de Saules rampants ou de jeunes Argousiers ; or, on ne les y rencontre jamais ! Dans des bosquets d'Argousiers plus âgés, cette protection du sous-bois est bien plus prononcée, puisque les arbrisseaux étalent leur couronne en parasol et, comme l'ont démontré *Reiche*, *Schimper* et *Hansen*, réalisent une protection efficace contre le vent. Mais si pareille protection constitue pour la jeune plante-compagne un avantage sérieux, il est certain, d'autre part, qu'elle sera plus tard totalement inutile, puisque le Troène et plus encore le Sureau, élèvent leur dôme de verdure beaucoup au-dessus du bosquet (fig. 1, 2 et 3).

La société du Saule rampant et du jeune Argousier leur vaudrait, pendant le jeune âge, une protection contre une évaporation trop active ; mais, cette protection-là serait beaucoup plus efficace encore sous la frondaison étalée de vieilles plantes d'Argousier. Toutefois, quand on pense que celles-ci ne doivent pas former une végétation très dense pour voir apparaître parmi elles les plantes-compagnes, on sera enclin à en déduire que pareille protection n'est pas très nécessaire et ne joue probablement pas un rôle prépondérant parmi les facteurs qui déterminent la répartition de ces plantes-compagnes. Ajoutons encore que pour les buissons, qui dépassent le toit du bosquet (fig. 1, 2 et 3), cette protection n'entre absolument plus en considération.

Le toit feuillu des arbres élevés forme un écran au-dessus du sous-bois et le protège contre un trop fort éclairement ; d'un autre côté, l'ombre qu'il projette peut exercer une influence nuisible. Mais dans leur si vaste aire de dispersion, nos deux arbrisseaux ne semblent pas souffrir d'une influence quelconque de la lumière et, s'il le fallait, comme pour la dessiccation et pour l'évaporation, ils pourraient trouver pendant leur jeune âge, une protection efficace contre l'éclairement dans les broussailles de *Salix* et de jeunes

Argousiers. Ajoutons à cela que, s'il est vrai que la couronne en parasol peut jeter sur les jeunes plantes-compagnes une ombre bienfaisante dans le cas d'un bosquet touffu d'Argousiers âgés, cette disposition favorable n'existe pas, d'autre part, dans les bosquets clairsemés, et cependant on y rencontre des jeunes exemplaires.

* * *

Sambucus et Ligustrum ne semblent donc pas être des plantes vassales de l'*Hippophaë* et c'est dans une autre direction qu'il nous faut chercher les causes de l'association dont s'agit.

* * *

L'impérieux et inéluctable besoin de l'alimentation fait que la répartition géographique des végétaux (comme des autres êtres organisés) est intimement liée aux **conditions d'alimentation**. Comme les deux arbustes-compagnons se rencontrent avec leur allié, tout autant sur le sable aride d'un versant de dune que sur le sol relativement fertile d'une panne, il semble que la composition du sol ne joue aucun rôle dans la distribution de leurs associations. La question se pose alors si le **parasitisme** n'offre pas ici à ces végétaux une compensation suffisante des misérables conditions d'existence. Dans le but d'élucider ce point, j'ai soigneusement examiné les systèmes souterrains et dans aucun cas je n'ai pu constater que le Sureau ou le Troène vivent en parasites sur l'Argousier : ils en sont totalement indépendants l'un comme l'autre. Je n'ai pas trouvé davantage des traces de **symbiose** avec un *commun* champignon ; s'il en avait été autrement, j'aurais été enclin à croire que la répartition des plantes-compagnes était liée à celle du Champignon plutôt

qu'à celle de l'Argousier : mais la Mycorrhize qui peut vivre sur la racine d'Hippophaë me semble totalement exclue des bosquets âgés où se rencontrent exclusivement les plantes-compagnes qui nous occupent.

En général, le sol des vieux buissons d'Argousier semble être plus fertile que partout ailleurs dans les pannes non converties en terres de labour. Il est vrai que cet arbrisseau couvre de préférence de ses formations denses et étendues, les vallées où la couche de sable n'atteint pas une grande épaisseur au-dessus du sous-sol argileux ; mais il est cependant étonnant que le sol des jeunes buissons est le plus souvent plus sablonneux et par suite moins fertile. Et l'on est frappé d'étonnement en constatant que la végétation basse qui ailleurs, et même dans les bosquets encore jeunes, est si abondamment représentée par des plantes-compagnes, telles que des espèces des genres *Parnassia*, *Pirola*, *Erythraea*, *Gentiana*, etc., et maint autre végétal herbacé, manque presque complètement sur le sol fertile des bosquets très âgés : on n'y rencontre le plus souvent que le Sureau et le Troène ainsi que quelques plantes herbacées, telle que la grande ortie (*Urtica dioica*), qui trouvent ici une station ombragée favorite à l'ombre du Sureau et du Troène, qui semblent refouler leur ancien compagnon, on trouve le plus souvent le sol couvert de débris végétaux et absolument dépourvu de végétation.

Les associations herbacées et buissonneuses sont, au contraire, très touffues dans les jeunes bosquets d'Argousiers, mais jamais on n'y rencontre nos plantes-compagnes ligneuses. Les cas de symbiose y sont fréquents dans le sol sablonneux entre ce buisson et une Mycorrhize qui détermine, sur le rhizome et ses racines, de nombreux groupes de nodosités d'un gris-blanc variant jusqu'au rouge-brun, auxquelles on a donné le nom de mycodomaties ou chambrettes mycéliennes.

C'est *Woronin* qui le premier découvrit cette association, mais à *Brunchorst* (1886) et à *Moeller* (1890) revient l'honneur de l'avoir interprétée: le champignon, qui se conduit ici en symbiote endotrophe, reçut du premier le nom de *Frankia subtilis*. La signification physiologique de cette importante formation n'est pas tirée au clair jusqu'ici et l'on attend encore toujours une théorie générale que tout le monde puisse accepter (1).

D'après *Frank* (*Lehrbuch der Botanik*, p. 561), il s'agirait presque toujours de végétaux humicoles et le phénomène se réduirait à une simple question d'alimentation. Mais, je l'ai déjà dit, quoique l'*Hippophaë* croisse de préférence dans les pannes interdunales, on le rencontre aussi sur les versants des collines et d'ailleurs, le sol des vallées peut parfois être aussi stérile que la dune elle-même; il ne s'agirait donc pas toujours d'*individus humicoles* et il ne pourrait être question, pour expliquer le phénomène, d'une *alimentation humique*. Je suis d'autant plus porté à combattre cette opinion de *Frank* que dans les bosquets âgés avec leur sol beaucoup plus fertile, où l'on pourrait admettre une alimentation humique, la symbiose en question n'existe jamais. Ne paraît-il pas plus probable, au contraire, que, comme pour vivre dans le sol aride, le jeune Argousier a besoin de l'aide du champignon des mycodomaties, cette assistance ressemble bien plutôt à celle que prête *Rhizobium* aux Papilionacés, aux Caesalpiniées et aux Mimosées, sur les racines desquelles il forme également des nodosités. Or, il est assez généralement admis que, grâce à leur intervention, le sol devient plus fertile et tout en n'ayant pas examiné la question de très près, je suis de l'avis qu'il ne paraît pas

(1) Le beau travail de K. SHIBATA, *Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen* (Pringsheim's Jahrbücher, 1901), a réalisé un grand progrès sous ce rapport.

impossible que les deux phénomènes soient identiques et ce d'autant plus que, ainsi que je l'ai dit plus haut, le sol des vieux bosquets est plus fertile que celui des jeunes et ne possède jamais d'Argousiers servant d'hôtes à des mycodomaties. Au même titre donc que les *Légumineuses* avec leur nodosités, l'Argousier, muni de mycodomaties, serait une *plante améliorante*.

Mais, s'il n'y a pas de champignons symbiotiques, on rencontre souvent le Sureau et parfois le Troène (mais assez rarement les deux à la fois), et les choses se comportent comme si ces arbrisseaux trouvaient ici, et seulement ici, les conditions d'existence — *les conditions de nutrition*, semble-t-il, — puisqu'ils ne se rencontrent nulle part ailleurs dans la flore dunale et quoiqu'ils subissent partout — presque en mesure égale — l'influence des facteurs climatiques.

* * *

Une nouvelle question se pose ici : Comment expliquer que la symbiose ne se rencontre exclusivement que sur les jeunes Argousiers et dans des sols sablonneux ? Les conditions nécessaires à la vie du champignon ne sont-elles réalisées qu'ici ? L'Hippophaë n'en a-t-il que faire dans un âge plus avancé ? Nous livrons ces divers points à l'examen de ceux que la chose intéresse.

* * *

Il semble bien que les conditions, dans lesquelles vivent les plantes-compagnes, dont s'agit ici, sont très favorables. Ce qui le prouve, c'est qu'elles croissent rapidement — principalement le Sureau — et qu'elles élèvent leur feuillage bien

au-dessus de celui des Argousiers les plus âgés (fig. 1, 2 et 3). Le Troène s'étale et forme de buissons touffus qui refoulent finalement l'Argousier tout autour (fig. 14). Quand on taille les Argousiers, dans le but d'en utiliser les branches pour fixer le sable de la dune mouvante et que des années s'écoulent avant qu'ils aient acquis à nouveau un développement considérable (fig. 9 et 10), le Sureau et le Troène continuent à prospérer et fournissent la preuve que dorénavant ils peuvent se passer de la présence de l'Hippophaë.

La preuve en est plus frappante encore dans le cas d'un vallon ou d'un versant ensablés où se dressent encore, comme derniers vestiges d'une végétation passée, des exemplaires de ces plantes-compagnes. La couverture végétale, y compris l'Hippophaë, y est étouffée sous le sable, mais les deux plantes-compagnes, probablement rien que parce qu'elles élèvent plus haut leur frondaison, continuent, pendant un certain temps tout au moins, leur existence prospère (fig. 11, 12, 13 et 14).

Toutes les conditions, qui paraissent leur rendre la vie impossible, sont réunies ici, mais le sol, qui les nourrit, a porté la végétation d'Argousiers, jusqu'au moment où l'érosion de la dune voisine commençant sous l'effort du vent a progressivement enseveli ensuite tous les constituants du tapis végétal. Les conditions nécessaires à leur existence doivent donc encore être réalisées ici, mais n'y existaient pas avant la végétation d'Argousiers. Il faut en conclure qu'elles y ont été amenées par — ou en même temps que — cet arbrisseau lui-même.

* * *

Mais les plantes-compagnes ligneuses de l'Argousier ne se rencontrent pas sur le sol aride ou celui-ci vit symbio-

tiquement avec *Frankia subtilis*, tandis que, au contraire, c'est bien le cas là où le sol est devenu plus fertile (par le fait de *Frankia*?). Il m'est arrivé souvent de ne pas trouver la symbiose dans des jeunes bosquets — le sol y serait-il suffisamment conditionné pour nourrir plus tard *Sambucus* et *Ligustrum*? mais comme ceux-ci ne se rencontrent pas dans tous les anciens bosquets, faudrait-il conclure que ces cas se confondent? Voilà encore deux questions ouvertes.

* * *

Les choses se passent donc comme si l'Hippophaë avait préparé le terrain au Sureau et au Ligustre et, dans l'évolution de la couverture végétale des dunes, on peut admettre que l'apparition de l'Argousier précède toujours celle de ses deux plantes-compagnes. Mais lui-même ne se montre que là où le sable a déjà été fixé par une végétation d'Oyat et d'autres plantes herbacées, de telle sorte que l'on peut distinguer trois époques successives dans l'évolution de l'association à plantes-compagnes que nous venons d'étudier :

1° L'ÉPOQUE DE L'OYAT (*Ammophila*). — Le sable mouvant se fixe lentement et l'Oyat s'étend bientôt sur toute la surface libre; précurseur du tapis végétal, il est suivi plus tard par des plantes herbacées qui profiteront du travail de fixation opéré par lui, tandis que d'autres encore peuvent y collaborer (telles les Mousses par exemple).

2° L'ÉPOQUE DE L'ARGOUSIER (*Hippophaë*). — C'est le tour aux broussailles de faire leur apparition. Leur développement peut exiger un temps relativement long. Le sol devenu plus fertile par l'apport des déchets végétaux, la couche d'humus porte une couverture plus variée qui correspond aux formations dunales ordinaires.

3° L'ÉPOQUE DES PLANTES-COMPAGNES (*Sambucus et Ligustrum*). — Sureau et Troène germent et prospèrent dans le sol que l'Argousier leur a préparé (par symbiose?).

* * *

Pareille évolution semble débiter de l'autre côté de la dune en marche : en effet, là où elle s'élevait autrefois existe maintenant une plaine sablonneuse dont l'étendue s'accroît au fur et à mesure que la dune continue sa marche en avant; le sol s'y fixe déjà davantage et porte çà et là des pieds d'Oyat, dont les racines traçantes contribuent à augmenter cette fixation. Plus tard, la végétation herbacée basse y trouvera des conditions plus favorables, qui s'amélioreront progressivement jusqu'au moment où broussailles et buissons pourront y réussir et préparer plus tard encore les conditions d'existence, édaphiques ou autres, nécessaires à l'évolution de leurs compagnons.

Il est vraiment remarquable que, des deux côtés de cette dune mouvante, le tapis végétal parcourt ainsi une *évolution parallèle mais opposée*, l'une *négative* et l'autre *progressive*; d'une part, le sable, dévalant dans la plaine, y ensevelit progressivement et successivement les végétaux peu élevés, les broussailles et les buissons ensuite, et enfin les compagnes d'Hippophaë; or, toutes y firent leur apparition dans le même ordre, qui est aussi celui qu'elles suivent maintenant dans la plaine de l'autre côté de la dune.

CONCLUSIONS. — 1° Dans les dunes de La Panne, *Sambucus nigra* (et *Ligustrum vulgare*) sont des plantes-compagnes d'*Hippophaë rhamnoides*.

2° Ils s'y rencontrent à l'état sauvage exclusivement en société de l'Argousier.

3° *Ils ne font leur apparition*, en un point du littoral, que quand l'*Hippophaë* y vit déjà depuis longtemps.

4° Ce dernier végétal semble leur préparer le terrain (par symbiose avec *Frankia*?).

5° Dans le cas d'une dune mouvante envahissant une vallée, ces plantes-compagnes peuvent y survivre à l'Argousier, mais disparaissent plus tard du paysage par des causes identiques.

6° Elles peuvent lui survivre également quand l'Argousier meurt par dessiccation, ou que, pour un autre motif, il disparaît de la formation.

7° Si *Hippophaë rhamnoides* ne faisait pas partie de la flore du littoral, *Ligustrum* et *Sambucus* n'y auraient peut-être jamais apparu à l'état sauvage.

C. DE BRUYNE.

Institut de Biogéographie de l'Université de Gand.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANDERSSON, GUNNAR, *Die Geschichte der Vegetation Schwedens*. (Engler's *Botanische Jahrbücher*, XXII Band, 3. Heft, 1896.)
2. BLANCHARD, R., *Etude géographique de la Plaine flamande en France, Belgique et Hollande*, publiée par la Société dunkerquoise pour l'avancement des Lettres, des Sciences et des Arts, 1906.
3. BUCHENAU, FR., *Weitere Beiträge zur Flora der Ostfriesischen Inseln*. (Abhand. herausg. vom Naturw. Verein zu Bremen, IV-V Band, 1875.)
4. BUCHENAU, FR., *Flora der Ostfriesischen Inseln einschliesslich die Insel Wangeroog*, III. Auflage, Leipzig, 1896.
- 4bis BUCHENAU, FR., *Der Wind und die Flora der Ostfriesischen Inseln*. Abhand. herausg. vom Naturw. Verein zu Bremen. XVII, 1903.
5. BORGOREVE, *Ueber die Wirkung des Sturmes auf die Baumvegetation*. (Abhand. Nat. Verein zu Bremen, III. Band, 1873.)
6. CREPIN, F., *Compte-rendu de la septième herborisation de la Société royale de Botanique de Belgique*, (Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique. t. VIII.)
7. DARWIN, CH., *Origin of species*.
8. DE CANDOLLE, *Géographie botanique raisonnée*. Paris, 1855.
9. DRUDE, O., *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart, Engelhorn, 1890.
10. EBERDT, O., *Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äusseren Bedingungen*. Marburg, 1889.
11. ENGELER, AD., *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*. Leipzig, Engelmann, 1879.
12. FLAHAULT, CH., *Projet de carte botanique forestière et agricole de France, etc.* (Annales de Géographie, 1896.)
13. FLAHAULT, CH., *Au sujet de la carte botanique forestière et agricole de France, etc.* (Bulletin de la Société botanique de France, t. XLI, 1894.)
14. FOCKE, *Untersuchungen über die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflandes* (Abdh. Nat. Verein zu Bremen. Band II, 1871.)
15. GERHARDT, *Handbuch des deutschen Dünenbaues*, unter Mitwirkung von Dr J. Abromeit, P. Bock und Dr A. Jentzsch. Berlin, Paul Parey, 1900.
16. GRAY, ASA., *Manual of Botany*.
17. GRISEBACH, *Die Vegetation der Erde*, Leipzig, 1884.
18. HANSEN, AD., *Die Vegetation der Ostfriesischen Inseln*. Darmstadt, Arnold Bergsträsser, 1901.
19. HEMSLEY, *Report of the Botany of Juan Fernandez, the South-Eastern Moluccas and the Admiralty Islands*. (The Voyage of H.-M.-S. Challenger, Bot., vol. I, 1885.)
20. HÖCK, *Pflanzen der Schwarzerlenbestände Norddeutschlands*. (Engler's *Botan. Jahrbuch*, Band 23, 1891).

21. HOECK, *Begleitpflanzen der Buche*. (Botan. Centralbl., 1892.)
22. HOECK, *Die Flora der Nadelwälder Norddeutschlands*. (Die Natur, 1892.)
23. HOECK, *Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland*. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XI, 1893.)
24. HOECK, *Nadelwaldflora Norddeutschlands*. (Forschung z. deutschen Landes und Volkskunde, VII, Stuttgart, 1893.)
25. HOECK, *Muthmassliche Gründe für die Verbreitung der Kiefer und ihrer Begleiter in Norddeutschland*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XI, 1893.)
26. HOECK, *Studien über die geographische Verbreitung der Waldpflanzen Brandeburgs*. (Verh. Brand., XXXVII, 1895 und XL, 1898.)
27. HOECK, *Laubwaldflora Norddeutschlands*. (Forsch. z. deutschen Landes und Volkskunde, IX, Stuttgart, 1896.)
28. HOECK, *Grundsätze der Pflanzengeographie*, Breslau, Ferdinand Hirt, 1897.
29. HOLKEMA, *Plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden*. Amsterdam, 1870.
30. HUTH, E., *Die Verbreitung der Pflanzen durch d. Excremente der Thiere*. Berlin, 1889.
31. VON KERNER, *Pflanzenleben*. 1887.
32. KLEIN, L., *Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume*, I. Vegetationsbilder von Dr. G. Karsten u. Dr. H. Schenk. Iéna, G.-C. Fischer, 1904.
33. KRAUSE, E.-H.-L., *Historisch-geographische Bedeutung der Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland*. (Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch., XI, 1893.)
34. MASSART, J., *La biologie de la végétation sur le littoral belge*. (Bull. de la Société royale de Botanique de Belgique, XXXII, 1893.)
35. MASSART J., *Les conditions d'existence des arbres dans les dunes littorales*. (Bulletin de la Société centrale forestière de Belgique, 1904.)
36. NEUMAYR, *Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtung auf Reisen*, 2^e Aug., II Band, p. 187.
37. RICHARDSON, *Arctic searching Expedition*, 1851.
38. VON RICHTHOFEN, F., *Führen für Forschungsreisende*, 2^e éd., Berlin, 1901.
39. PALETZKY, W., *La fixation du sable du chemin de fer transibérien*. Saint-Petersbourg, 1901, (En russe, cité d'après A. Bessey.)
40. SCHIMPER, *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Iéna, G.-C. Fischer, 1889.
41. SCHOLZ, Jos., *Der Holunder. Eine Pflanzen und volksgeschichtliche Schilderung*. (Abhand. Nat. Ver. Bremen, Band XV, 1901.)
42. SCHUEBELER, *Die Pflanzenwelt Norwegens*. Christiania, 1873-1875.
43. VOGLER, P., *Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen*. Flora, 1901.
44. WALTER, J., *Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit*. Berlin, 1900.
45. WIESNER, J., *Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegungen auf die Transpiration der Pflanzen*. (K. K. Akad. d. Wiss. Wien. Abt. I, Band XCVI, 1887.)