

## LES NATURALISTES BELGES

Association sans but lucratif. Rue Vautier, 29 – 1040 Bruxelles

### Conseil d'administration :

*Président* : M. A. QUINTART, chef du service éducatif de l'I.R.S.N.B.

*Vice-présidents* : MM. J. DUVIGNEAUD, professeur. J.-J. SYMOENS, professeur à la V.U.B. et P. DESSART, chef de travaux à l'I.R.S.N.B.

*Organisateur des excursions* : M. A. FRAITURE, rue Sohet, 2, 4000 Liège.

*Trésorier* : M<sup>lle</sup> A.-M. LEROY, Danislaan, 80 – 1650 Beersel.

*Bibliothécaire* : M<sup>lle</sup> M. DE RIDDER, inspectrice honoraire.

*Rédaction de la Revue* : M. C. VANDEN BERGHEM, professeur à l'U.C.Lv, av. Jean Dubrucq, 65, B<sup>te</sup> 2 – 1020 Bruxelles.

*Rédacteur-adjoint* : M. P. DESSART.

Le comité de lecture est formé des membres du conseil et de personnes invitées par celui-ci. Les articles publiés dans le bulletin n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs.

*Administrateurs* : M<sup>me</sup> WEYEMBERGH et M. J. LAMBINON.

*Protection de la Nature* : M. J. J. SYMOENS, professeur à la V.U.B., rue Saint-Quentin, 69 – 1040 Bruxelles.

*Secrétariat et adresse pour la correspondance* : Les Naturalistes belges, rue Vautier, 29 – 1040 Bruxelles. Tél. : 02/648.04.75. C.C.P. : 000-0282228-55.

### INSCRIPTIONS : TAUX DES COTISATIONS POUR 1981

*Avec le service de la revue :*

Belgique et Grand-Duché de Luxembourg :

Adultes .....	350 F
Étudiants (âgés au maximum de 26 ans) .....	250 F
Institutions (écoles, etc.) .....	450 F
Autres pays .....	400 F
Abonnement à la revue par l'intermédiaire d'un libraire .....	550 F

*Sans le service de la revue :*

Personnes appartenant à la famille d'un membre adulte recevant la revue et domiciliées sous son toit .....	50 F
--	------

**Notes.** – Les étudiants sont priés de préciser l'établissement fréquenté, l'année d'études et leur âge. – La cotisation se rapporte à l'année civile, donc du 1<sup>er</sup> janvier au 31 décembre. Les personnes qui deviennent membres de la société durant le cours de l'année reçoivent les bulletins parus depuis janvier. A partir du 1<sup>er</sup> octobre, les nouveaux membres reçoivent gratuitement le dernier bulletin de l'année en cours.

Tout membre peut s'inscrire à notre section de mycologie : il suffit de virer la somme de 100 F au C.C.P. 000-0793594-37 du *Cercle de mycologie de Bruxelles*, av. de l'Exposition, 386 – Bte 23 – 1090 Bruxelles (M. Cl. PRIQUEUR, tél. 02/479.02.96).

**Pour les versements :** C.C.P. n° 000-0282228-55, Les Naturalistes Belges  
rue Vautier, 29 – 1040 Bruxelles

## LES NATURALISTES BELGES

Bulletin de la  
Fédération des Sociétés belges des Sciences de la Nature

### SOMMAIRE

PARENT (G. H.) et BURNY (J.). Esquisse écologique de la réserve naturelle du Zwin (Knokke-Heist, Belgique) : évolution dynamique du tapis végétal et relations entre l'avifaune et la végétation .....	49
COULON (F.). Section «Orchidées d'Europe». Bilan d'une saison d'activités <i>Conservation de la Nature</i> . Menaces sur un bois de Hesbaye (ROISIN, P. et PAQUES, L.) .....	87
<i>Bibliothèque</i> .....	99
	103

### Esquisse écologique de la réserve naturelle du Zwin (Knokke-Heist, Belgique) : Évolution dynamique du tapis végétal et relations entre l'avifaune et la végétation

par G. H. PARENT et J. BURNY (1)

23638

*Le Zwin ne fut guère qu'un hasard heureux dont on  
a tiré tout le parti possible*

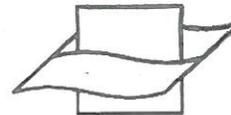
Raoul BLANCHARD, La Flandre (1906).

#### 1. Objectifs du travail

La réserve naturelle du Zwin, à la frontière belgo-néerlandaise, en bordure du littoral, couvre environ 150 ha, dont 125 en territoire belge (2).

(1) L'étude de MM. G. PARENT et J. BURNY sera publiée en deux articles. Le premier, plus spécialement rédigé par M. G. PARENT, décrit le tapis végétal du site et parle de son évolution dynamique. Le second, dont l'auteur principal est M. J. BURNY, traite des relations entre l'avifaune et la végétation. Il paraîtra dans un prochain bulletin.

(2) Coordonnées de Greenwich : 3°20'07" à 3°20'35" E × 51°21'30" à 51°22'20" N ; coordonnées LAMBERT : 78,5 à 81 × 228 à 229,5 ; coordonnées UTM : fuseau 31 : 89-91 × 22-26 ; coordonnées I.F.B.L. (Institut floristique belgo-luxembourgeois) : B2-34.



Vlaams Instituut voor de Zee  
Flanders Marine Institute

UNIV. DE LIÈGE

No

Le présent travail s'efforce :

1. de caractériser écologiquement la réserve naturelle du Zwin, en définissant l'état actuel de son tapis végétal ;
2. d'en pressentir l'évolution historique ancienne d'après les données de la littérature et l'évolution récente par l'analyse de la dynamique de la végétation en soulignant en particulier le rôle des interventions humaines ;
3. de donner une esquisse écologique établissant des corrélations entre l'avifaune et le tapis végétal, à l'exemple de ce que J.-Cl. RUWET (1960 et 1963) a réalisé dans la réserve naturelle de Genk et L. HOFFMANN (1958 et 1959) en Camargue ;
4. de formuler à la lumière des données précédentes quelques suggestions relatives à la gestion de la réserve.



FIG. 1. — Photo aérienne récente (vers 1969) de la réserve et de ses abords. Ce document met clairement en évidence la dégradation d'origine anthropique de plusieurs secteurs de la réserve : érosion dunaire, destruction du tapis végétal en bordure des sentiers, dépôts de sables et de vases draguées, surcreusement artificiel indispensable du chenal, création d'étangs au détriment d'un schorre étendu (Photo reproduite avec l'autorisation de l'Institut Géographique National du 18 novembre 1977).

Photo I. G. N.

Une large partie de l'information ainsi rassemblée répond en fait au programme d'étude des sites «Jean MASSART: (le Zwin est le site B2) préconisé par le P.B.I. (Programme Biologique International : sous-comité de la Conservation des Communautés Terrestres).

Les normes de publication ont contraint les auteurs à réaliser un certain nombre de suppressions : le texte a un caractère plus synthétique qu'analytique, les relevés floristiques sont omis et les observations ornithologiques sont privées de leur contenu anecdotique (dates, localisations, observations éthologiques particulières).

Cette esquisse écologique n'épuise pas le sujet. Le Zwin est en effet une entité en voie d'évolution dont la dynamique incessante nécessitera à brève échéance de nouveaux ajustements écologiques, les uns au niveau des limites des associations végétales retenues, les autres au niveau des fluctuations qualitatives et quantitatives de la faune en fonction de l'évolution, spontanée ou provoquée, du tapis végétal. De plus, le Zwin constitue un terrain privilégié pour les investigations éthologiques, sujet également volontairement omis de ce travail. Enfin, seule l'avifaune a été prise en considération, à part quelques mentions occasionnelles de mammifères, toujours cités en rapport avec l'avifaune.

Le travail est le fruit de la collaboration d'un botaniste (G. H. P.) et d'un ornithologue (J. B.) dont la présence fréquente, tout au long de l'année, au sein de la réserve, a permis de rassembler un grand nombre d'observations qui s'échelonnent de mai 1970 à septembre 1973. Une partie de l'information ornithologique est extraite d'un travail inédit couronné par le prix Jacques KETS en 1973 (BURNY, 1973).

Ce travail vise en somme à compenser une lacune dans la connaissance que nous avons de l'avifaune du Zwin. En effet, si l'on disposait de nombreuses notes relatives à l'observation d'espèces accidentelles, de comptes rendus d'excursions, d'actes annuels de gestion de la réserve, d'inventaires qualitatifs et de dénombrement de certaines espèces, il n'existait paradoxalement aucune synthèse écologique présentant les espèces par biotope.

Le texte a été rédigé en 1977 ; pour des raisons indépendantes de la volonté des auteurs, il n'a pu être publié jusqu'ici. Depuis cette date, la situation du Zwin a quelque peu évolué, notamment près de l'estuaire. D'autre part, de nouvelles conceptions taxonomiques relatives au genre *Salicornia* ont été publiées (voir la 3<sup>e</sup> note infrapaginale au § 3.3.).

La nomenclature botanique est celle de la deuxième édition de la Nouvelle Flore de Belgique (1978), les noms d'auteurs n'étant cités que dans les cas indispensables (genre *Salicornia* par exemple). Pour la partie ornithologique, la règle suivante a été adoptée : les noms latins des oiseaux

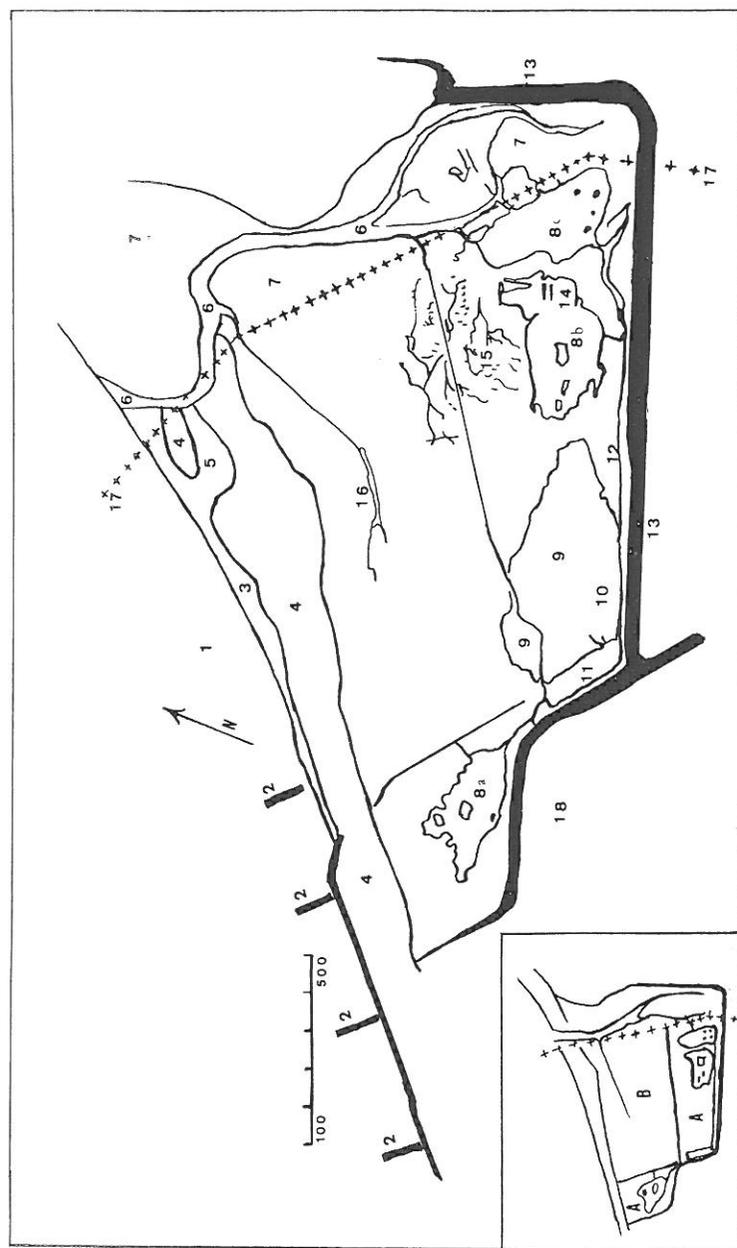


FIG. 2. — Carte du Zwin, à l'époque où fut faite la présente étude, basée sur des photos aériennes, sur les cartes topographiques et sur une carte stencillée inédite de W. VAN COTTHEM (1967).

1. La Mer du Nord ; 2. les brise-lames ; 3. l'estran ; 4. le cordon dunaire ; 5. la panne à l'extrémité orientale du cordon dunaire (voir la photo de couverture) ; 6. le chenal ; 7. le Zwin hollandais ; 8. les étangs, avec les îles et presque îles (en 8a, deux petites îles ont été aménagées fin 1971) ; 9. les dunes internes ; 10. la «plaine des avocettes» ; 11. la «slikke des avocettes» ; 12. le chenal longeant la Digue Internationale ; 13. la Digue Internationale ; 14. la slikke à l'est du deuxième étang ; 15. les chenaux naturels sous le schorre à *Halimione portulacoides* ; 16. la petite slikke de la partie accessible ; 17. la frontière belgo-hollandaise ; 18. le parc didactique avec l'entrée officielle de la réserve.  
Dans le cartouche : A : zone accessible au public ; B : zone non accessible.

sont cités lors de la première mention de l'espèce dans le texte, ce qui en facilite la lecture aux étrangers non familiarisés avec les noms vernaculaires français.

## 2. Aperçu sur l'évolution historique du Zwin

2.1. *L'évolution historique ancienne* (AMERYCKX, 1953, TAVERNIER & AMERYCKX, 1970, carte dans AMERYCKX, 1959 reproduite dans OZER, 1976).

Du deuxième siècle avant J.-C. jusqu'au premier siècle de notre ère, donc au Subatlantique, la transgression marine du Dunkerquien I ou Transgression Eo-romaine pénétrera à l'intérieur des terres sur 7 km environ, atteignant Veurne et Brugge. Elle est responsable de dépôts alternés de sables et d'argiles. Le cordon dunaire littoral est évidemment entièrement érodé.

Du premier au quatrième siècle se produit la Régression romaine qui doit son nom aux objets romains trouvés dans les couches de sol d'origine végétale de cette époque. Des dunes subrécentes sont également façonnées.

Du quatrième au huitième siècle, la Transgression du Dunkerquien II affecte toute la côte belge, mais son ampleur est plus grande que celle de la transgression précédente et elle atteint par exemple Diksmuide. Après une phase d'érosion, elle sera responsable de la formation d'un vaste schorre parcouru de chenaux («kreken») qui isoleront des buttes («donken»). Des dépôts de sable, puis d'argile provoqueront une inversion de relief par un mécanisme qui a été clairement décrit dans la littérature spécialisée (TAVERNIER, 1947 ; TAVERNIER & AMERYCKX, 1970).

Du huitième au onzième siècle se produit la Régression carolingienne responsable de la formation des dunes récentes dont le cordon occupe à peu près l'emplacement actuel et de prés salés.

La Transgression du Dunkerquien IIIa se produit au début du onzième siècle. Dans sa phase la plus ancienne (IIIa) elle engendre le Zwin, véritable bras de mer à l'origine. Elle inonde aussi tout le bassin de l'Yser.

On construit les premières digues et notamment celle qui reliait Blankenberge à Brugge. L'inondation semble avoir été de courte durée, car des documents historiques prouvent la réapparition de villages comme Lissewege et Uitkerke dès 1060 (AMERYCKX, 1953).

La Transgression du Dunkerquien IIIb débuta vers 1130-1135. Elle inonde une nouvelle fois le Zwin qui avait alors une embouchure large de 4 km. Le chenal le plus important atteignait Damme, village créé en 1180. Les bateaux n'atteignaient déjà plus Brugge, occupé par une zone d'estran. A partir du quinzième siècle, Damme à son tour ne sera plus accessible

aux navires. Sluis le restera jusqu'en 1864. C'est du Dunkerquien IIIb que datent les grands endiguements : ils permirent de récupérer les terres couvertes d'alluvions du Zwin. Les créations de polders se succédèrent, interrompues seulement par une inondation stratégique pendant la guerre de Quatre-vingts ans où le Zwin servit à séparer les armées de Maurice de Nassau de celles de l'Archiduc Albert, et par diverses petites transgressions responsables de ce que l'on appelle les «polders d'irruption», fréquents dans la région du Zwin (AMERYCKX, 1953). La chronologie des endiguements médiévaux a été étudiée par VERHULST (1959). Pour les plus récents qui furent réalisés surtout après le Traité de Munster (1648), citons à partir de 1627 le Vieux Polder du Hazegras, de 1784 le Nouveau Polder du Hazegras, de 1872, suite à la construction de la digue internationale, le Polder Willem-Leopold. Le Zwin actuel constitue le reliquat de ce vaste bras de mer.

Les répercussions historiques de ces fluctuations du littoral dans la région du Zwin furent synthétisées par DE SMET (1933-34, 1939a-b) et par CHASTELAIN (1949).

## 2.2. L'évolution historique récente (XX<sup>e</sup> siècle)

2.2.1. L'aspect du paysage du Zwin au début du siècle nous est connu notamment par les photographies publiées par Jean MASSART. La topographie générale du site est restée la même. On devine la pelouse à *Puccinellia*, le pré à *Limonium* déjà bien étendu et, au premier plan, les dunes internes non altérées. Les dunes littorales, sur leur revers intérieur, ne sont pas encore entièrement fixées. Dans l'ensemble, la physionomie paraît plus sauvage qu'actuellement, plus homogène et avec un relief moins marqué (1912 : fig. 79, p. 98).

L'une des photographies (1908 : photo 100 A ; 1912 : fig. 80, p. 99) montre une extension considérable des peuplements de *Juncus maritimus*. Actuellement cette espèce est beaucoup plus localisée (cf. 3.4.1.). MASSART insistait sur l'opportunité de la préservation de ce faciès. La rudéralisation du pied des dunes internes, flagrante aujourd'hui, n'est pas visible sur ces documents.

Enfin, les chenaux sont particulièrement larges ; leurs dimensions se réduiront régulièrement au cours du xx<sup>e</sup> siècle.

2.2.2. De 1900 à 1940, le site ne subit pas, à notre connaissance, d'influence humaine marquée. D'après la tradition orale, la zone d'influence et la fréquence des marées auraient été comparables à ce qu'elles sont actuellement.

Insistons sur la présence constante, pendant toute cette période, de troupeaux de moutons qui ne disparurent qu'au cours des années

soixante. Une photo de P. VANDEN BREEDE en a été publiée (VANDEN BERGHEN, 1964 : p. 106, fig. 45).

La physionomie du Zwin avant-guerre nous est connue par les photos prises en 1938 et en 1939 par P. VANDE VYVERE (1958 : photos 2, 3, 4 et 5).

2.2.3. C'est au cours de la deuxième guerre mondiale que furent édifiés les bunkers du cordon littoral dunaire. Une certaine rudéralisation de la végétation s'observe sur leur pourtour. Contrairement à ceux de la réserve naturelle du Westhoek (De Panne), ils ne furent pas détruits récemment, ce qui aurait eu pour conséquence un étalement de leurs débris et une extension certaine de la flore rudérale. Celui qui se trouve à l'embouchure du chenal du Zwin est récemment «descendu» sur la plage, par suite de l'érosion provoquée par le déplacement spontané vers l'ouest du dernier méandre du chenal.

Un dépôt de chars de combat existait également au pied du cordon dunaire littoral, dans le schorre. Son emplacement est encore repérable sur les photos aériennes récentes : un tracé en forme de Z est bien visible (fig. 8). Le camouflage de cet équipement militaire nécessita un étrépage extensif pratiqué sur de vastes surfaces du schorre. C'est à l'emplacement de cette pratique que se sont développés les tapis les plus homogènes de *Limonium vulgare*. Ils furent considérés par MÖRZER BRUIJNS & al, comme des stades de dégradation du *Puccinellietum*. Deux étapes de dégradation furent décrites, physionomiquement discernables par le degré d'ouverture de la végétation (1953 : 105 et fig. 19 et 20). Des traces de ces zones étrépees, sous la forme de sillons disposés à angle droit, étaient encore parfaitement visibles en 1952, mais de nos jours, elles ont généralement disparu. Par endroits, certaines de ces zones sont occupées par l'association à *Juncus gerardii*.

2.2.4. En 1949, le chenal de l'estuaire du Zwin, alors entièrement situé en territoire hollandais, fut fermé à la suite d'une décision unilatérale hollandaise qui souleva l'indignation des autorités belges et l'inquiétude de ceux qui se préoccupaient du devenir du schorre du Zwin (voir par exemple DELMELLE, 1950 et 1951). Avant même que les accords belgo-néerlandais puissent être pris pour porter remède à ce litige, la tempête catastrophique du premier février 1953 détruisait la digue qui obstruait le chenal et permettait à nouveau l'inondation périodique du Zwin par la mer.

C'est à la suite de cette tempête catastrophique qu'il fut décidé de rehausser la digue internationale de 1870 de 6 à 9 mètres pour l'aligner sur les normes hollandaises, dictées en outre par l'élévation du niveau des marées dans cette région du littoral à la suite des travaux du plan Delta. Ce

rehaussement de la digue fut réalisé en 1959 aux Pays-Bas et en 1960 en Belgique. Le prélèvement des matériaux de remblais nécessaires se fit dans le Zwin, ce qui permit au Comte Léon LIPPENS, gestionnaire du Zwin, qui suivait l'évolution quotidienne de ces travaux, de donner aux sites ainsi créés une vocation ornithologique accrue. Trois grands étangs furent créés et des îlots aménagés. La fixation du sable fut assurée par la plantation d'oyats et par la technique de fixation de branchages. On veilla à permettre, par le creusement de chenaux, une pénétration en profondeur de l'eau de mer et la formation de nouvelles slikkes en bordure des étangs à l'emplacement occupé, avant les travaux, par un schorre évolué.

Des matériaux étrangers furent également apportés à la même époque pour aménager certains sentiers et pour construire de petits ponts. Des plantes rudérales, dont certaines étaient totalement étrangères à la flore du Zwin, firent leur apparition dans la réserve.

2.2.5. L'épidémie de myxomatose, qui sévit à partir de 1954, entraîna deux conséquences principales au niveau du tapis végétal. La fixation des sables des dunes internes s'est accélérée en raison de la diminution du broutage par les lapins. L'entrée des terriers s'effondra et une flore caractéristique des sols tassés (*Poa annua*, *Plantago* div. sp.) s'installa. La fixation du sable des dunes littorales fut aussi favorisée par suite de l'augmentation de vigueur d'*Agropyrum junceiforme* (comparer avec WHITE, 1961).

Actuellement, les effectifs de lapins fluctuent d'une année à l'autre, non seulement dans la réserve naturelle mais sur tout le territoire de Knokke.

2.2.6. Ce n'est que récemment que des désherbants chimiques furent employés dans les dunes littorales et continentales pour tenter d'enrayer l'extension massive de plantes nitrophiles, en particulier les chardons et les orties.

2.2.7. La formation du cordon dunaire littoral a été un phénomène lent et continu. Ces dunes atteignaient l'emplacement du fort Saint-Paulus en 1850, puis un point situé deux km plus à l'Est en 1912 et l'estuaire dès 1936 (MÖRZER BRUIJNS & al., 1953 : 83, 86 ; VAN DE VYVERE, 1958). Un deuxième cordon, plus littoral, s'est constitué à partir de 1933 et surtout de 1938, parallèlement au précédent.

Le dépôt de sable a été favorisé par diverses interventions humaines : oyats, clayonnages et même pose de barbelés pendant la deuxième guerre mondiale.

Cependant, le phénomène est localement contrecarré par l'érosion marine et sur territoire hollandais par exemple, des techniques élaborées de fixation du sable ont dû être utilisées.

### 3. Le tapis végétal actuel

#### 3.1. Les données de la littérature

Le tapis végétal du Zwin a été décrit par plusieurs auteurs. P. VANDE VYVERE en a dressé fort clairement la synthèse (1957 et 1958). Rappelons les travaux de F. CRÉPIN (1878), de J. MASSART (1908, 1912). La première étude à caractère phytosociologique est celle de H. J. VAN LANGENDONCK (1933).

Le paysage végétal, tel qu'il apparaît à travers les descriptions de ce dernier auteur reste assez confus, ce qui nous oblige à tenter d'établir une synonymie avec la classification des groupements végétaux adoptée ici. C'est ainsi que sa variante riche en *Suaeda* du *Salicornietum* correspond à notre *Suaedetum*. Son *Staticetum limonii* type est un groupement hétérogène qui couvre en réalité deux associations distinctes : d'une part le *Plantagini Limonietum* et d'autre part l'*Agropyretum* ou *Artemisietum maritimae*. La forme riche en *Salicornia herbacea* ne constitue en fait qu'un stade de transition. La variante à *Suaeda* et celle à *Glaux* sont identiques, comme le montrent les relevés publiés ; toutes deux correspondent à une phase d'ensablement. L'association à *Scirpus maritimus* et *Phragmites communis* correspond bien à cette association [3.2.] mais les relevés publiés prouvent qu'on y a associé en fait des espèces caractéristiques des laisses des marées [4.1]. Les associations 4 (à *Juncus maritimus* et *Plantago coronopus*), 5 (à *Carex distans*) et 6 (à *Agrostis «alba»*) de VAN LANGENDONCK sont très voisines et le nombre d'espèces communes est élevé. Apparemment, les associations 5 et 6 doivent être mises en synonymie, mais il est difficile de définir exactement le groupement, car les relevés semblent avoir été effectués dans des zones hétérogènes. Il est paradoxal qu'il n'y ait aucune mention de *Juncus gerardii*, pourtant abondant, ni de *Carex extensa*, dans le travail de VAN LANGENDONCK, qui par contre accorde un coefficient d'abondance 5 à *Agrostis «alba»*, ce qui paraît difficile à imaginer au Zwin, même en 1932. Ceci nous amène à penser que l'auteur a pu confondre *Juncus gerardii* avec *Agrostis stolonifera* var. *salina* et de même *Carex distans* et surtout *Carex flava*, totalement improbable ici, avec *C. extensa*. L'association 4 de VAN LANGENDONCK correspondrait alors à l'association à *Juncus gerardii* et *Carex extensa* [2.2.], étape importante de l'ensablement où *Glaux maritima* trouve précisément son optimum.

L'équivalence avec notre système serait donc la suivante :

1a *Salicornietum*, type : [1.1.2.].

1b *Salicornietum*, variante riche en *Suaeda* : [1.1.3.].

2a *Staticetum limonii*, forme 1 : [1.2.3.].

TABEAU I  
Tableau comparatif des associations végétales décrites du Zwin par divers auteurs

Associations (désignations synthétiques)	classement personnel	MASSART	VAN LAN- GENDONCK	MÖRZER, BRUIJNS & <i>alii</i>	VANDE VYVERE	VANDER VEKEN & VAN COTTHEM
« <i>Spartinetum</i> »	1.1.1.	1	1a	II <sub>3</sub> II <sub>3</sub> p.p. : p. 97, rel. 11, p. 122, tab. 14 III <sub>4</sub> (B) : var. du <i>Puccinellietum p.p.</i> cf. p. 101, tab. 6, rel. 9, D		BI
« <i>Salicornietum</i> »	1.1.2.					
« <i>Suaedetum</i> »	1.1.3.					
« <i>Halinionetum</i> »	1.2.1.	3	2 p.p.			
« <i>Puccinellietum</i> »	1.2.2.	2	2 p.p.	III <sub>4</sub> (A) : p. 101, tab.6, rel. 17, 7 : p. 107, tab. 7, stade II : p. 119, tab. 10, A + D : p. 120 III <sub>4</sub> (C) : p. 99, tab. 5, rel. 2 : p. 101, tab. 6, rel. 5, C, 18 : p. 107, tab. 7, stade I : p. 119, tab. 10 : B + C : p. 121, tab. 13 III <sub>3</sub> : p. 110, p. 112, tab. 9 : rel. 19, 20 cf. tab. 9 : 3 (stade de dégénération II = transitoire)		BII
« <i>Limonietum</i> »	1.2.3.	4	2 p.p.			? cf. BII ?
« <i>Artemisietum</i> »	1.2.4.	5	2 p.p. cf. 2a <sub>1</sub>			BIII <sub>2</sub>
« <i>Agropyretum pungentis</i> »	1.2.5.		2 p.p. : cf. 2a <sub>2</sub>			
Associations (désignations synthétiques)	classement personnel	MASSART	VAN LAN- GENDONCK	MÖRZER, BRUIJNS & <i>alii</i>	VANDE VYVERE	VANDER VEKEN & VAN COTTHEM
« <i>Juncetum gerardii</i> »	2.1.		2 p.p. : cf. 2d	IV <sub>6</sub> , tab. 9 : 14a, 14b ; p. 121, tab. 12 cité mais sans relevé	×	BIII <sub>1</sub>
<i>Juncus-Caricetum extensis</i>	2.2.		cf. 4			
<i>Saginetum maritima</i>	2.3.				×	
<i>Tortulo-Phlegetum</i>	2.4.			V		A.4.2.
Ass. à <i>Agrostis siolo- nifera</i> et <i>Trifolium fragiferum</i>	2.5.		5,6 cf. 3 p.p.	III <sub>4</sub> , stade A		
<i>Ruppisetum</i>	3.1.				×	
<i>Scirpetum maritimi</i>	3.2.		3 p.p. ?		×	
<i>Althaeo-Calyslegietum</i>	3.3.				×	
« <i>Atriplicetum</i> »	4.1.		3 p.p.	cité, mais sans relevé		(avec 5.1.!) IIA <sub>1</sub> (avec 4.1.!) IIA <sub>1</sub> IIA <sub>2</sub> IIA <sub>3</sub> — IIA <sub>5</sub>
« <i>Cakiletum</i> »	5.1.		I <sub>1</sub>			
« <i>Agropyretum junciforme</i> »	5.2.		I <sub>2a</sub>			
« <i>Ammophiletum</i> »	5.3a.		I <sub>2b</sub>			
s/ass. <i>festucetosum</i>	5.3b.					
<i>Sambuco-Hippophaetum</i>	5.4.			tab. 2, p. 95, cf. VI <sub>8</sub>		

*Stacietum limonii*, forme 2 : [1.2.5.].

*Stacietum limonii*, variante riche en *Salicornia* : transition.

*Stacietum limonii*, variante riche en *Suaeda maritima* : transition vers [2.2.].

*Stacietum limonii*, variante riche en *Glaux maritima* : idem.

3 association à *Scirpus maritimus* et *Phragmites communis* : [3.2.] + [4.1.] et p.p. : [2.5.].

4 association à *Juncus maritimus* et *Plantago coronopus* : [2.2.].

5 association à *Carex distans*.

6 association à *Agrostis alba* (sic). } Ces deux dernières : [2.5.].

Le travail de référence pour l'étude de la végétation du Zwin reste l'étude de MÖRZER BRUIJS & al. (1953) réalisé en 1951-52. VANDE VYVERE (1957) en a publié un résumé auquel il a joint quelques considérations personnelles.

En 1970, dans le cadre de l'étude des sites Jean MASSART, le professeur VAN DER VEKEN et W. VAN COTTHEM ont présenté un rapport stencillé, resté inédit, sur le site. Il convient de relever les points suivants : on cite *Puccinellia rupestris* (page 4) qui est connu de Flandre zélandaise mais pas du Zwin ; certaines associations n'ont pas été dissociées, comme le montre le tableau comparatif qui suit ; on admet la présence de l'*Hippophaeto-Ligustretum*, alors qu'il s'agit plutôt du *Sambuceto-Hippophaetum* ; on énumère 6 associations relevant du *Galio-Koelerion*, alors qu'une seule semble présente au Zwin.

### 3.2. Classification des associations

La classification des associations végétales (synsystématique) des prés salés et des dunes a connu de nombreuses et importantes mises au point au cours des dernières années. Rappelons-en les propositions majeures :

1. séparation des groupements à suédas de ceux à salicornes ; les premiers furent d'abord rangés, selon les auteurs, dans les *Cakiletalia*, ou dans les *Thero-Suaedetalia* et reprirent leur position initiale dans le *Salicornion* ;

2. séparation des groupements à salicornes annuelles (*Thero-Salicornietea* devenu *Salicornietea strictae*) de ceux à salicornes perennes (*Salicornietea fruticosae* devenu *Arthrocnemetea fruticosae*) ;

3. distinction des peuplements de salicornes selon l'espèce dominante (*Salicornion strictae* et *Salicornion ramosissimae*) ;

4. inféodation du groupement à *Halimione portulacoides* aux *Arthrocnemetea fruticosi* ;

5. abandon de la classe des *Agropyretea pungentis* proposée par GÉHU (1968b) et rangement des associations dans l'ordre de l'*Agropyron* inféodé aux *Asteretea tripolii* (GÉHU, 1975) ;

6. distinction au niveau des ordres des groupements dunaires à affinité septentrionale (Mer du Nord et Baltique : *Elymo-Ammophiletalia arenariae*) de ceux à affinité méridionale (Atlantique nord : *Euphorbio-Ammophiletalia arenariae*) ;

7. distinction au niveau des alliances des groupements pionniers de fixation des dunes (*Agropyron boreoatlanticum*) des groupements des dunes jeunes (*Ammophilon borealis*) ;

8. création parallèlement à l'alliance de l'*Agropyro-Rumicion crispi* qui caractérise la transition «humide-sec» de l'alliance du *Loto-Trifolion* qui caractérise la même transition sur sols moyennement salés. Cette alliance occupe donc une position intermédiaire entre l'*Agropyro-Rumicion* et le *Saginion maritimi* dans le gradient de salinité. En raison précisément de ce continuum et du fait que les binômes écologiques déterminants «humide-sec», «oligotrophe-eutrophe» se superposent au cline «teneur en NaCl», la délimitation de ces alliances soumises à des influences plurifactorielles s'avère délicate. Nous avons donc adopté une solution provisoire en faisant une sous-alliance du *Loto-Trifolion*, suivant en cela WESTHOFF et DEN HEID (1969 : 107-108).



FIG. 3. — Colonie de *Spartina townsendii* associée aux salicornes dans un marigot proche de l'embouchure.

Photo G. H. Parent.

9. abolition du clivage artificiel entre le *Saginetum maritimae* autrefois rattaché à l'*Armerion* et du *Cochlearietum danicae* autrefois rattaché au *Koelerion*, avec création de la classe des *Saginetum maritimae* (WESTHOFF & al., 1961) réalisant la transition «sable-pré salé» en milieu encore franchement halophile :

10. inféodation des associations à argousiers et sureau à l'alliance du *Salicion arenariae* au lieu de la sous-alliance du *Sambuco-Berberidion* VAN LEEUW & DOING KRAFT (cf. DELELIS-DUSOLLIER & GÉHU, 1974).

Le système adopté ici est basé sur les classements de l'école allemande (R. TÜXEN, 1950, TÜXEN & HULBUSCH, 1971, TÜXEN & WESTHOFF, 1963, R. TÜXEN, 1974), hollandaise (BEEFTINK, 1962, 1966, 1968, WESTHOFF & DEN HELD, 1969) et française (J.-M. & J. GÉHU, 1969, J.-M. GÉHU, 1975, GHESTEM, 1972, DELELIS-DUSOLLIER & GÉHU, 1974).

1. Classe : *Ruppiaetea* J. TÜXEN 1960.  
Ordre : *Ruppiaetalia* J. TÜXEN 1960 em. DEN HARTOG & SEGAL 1964.  
Alliance : *Ruppion maritimae* BR.-BL. 1931.  
Association : *Ruppia-Zannichellietum* FROEDE 1949 (= *Ruppiaetum maritimae* HOCQUETTE 1927) : [3.1.].
2. Cl. : *Salicornietea strictae* R. TÜXEN 1954.  
O. : *Salicornetalia strictae* R. TÜXEN 1954.  
All. : *Salicornion strictae* BR.-BL. 1933 em. R. TÜXEN 1954.  
Assoc. 1 : *Salicornietum strictae* (= *S. dolichostachyae*) KNAUER 1952 : [1.1.2.].  
Assoc. 2 : *Astero-Suaedetum macrocarpae* (DE LIT. & MALCUIT 1927) J.-M. & J. GÉHU 1969 : [1.1.3.].
3. Cl. : *Spartinetea maritimae* (R. TÜXEN 1961) BEEFTINK, GÉHU, OHBA, R. TÜXEN 1971.  
O. : *Spartinetalia maritimae* (CONARD 1935) BEEFTINK, GÉHU, OHBA, R. TÜXEN 1971.  
All. : *Spartinion maritimae* (CONARD 1935) BEEFTINK, GÉHU, OHBA, R. TÜXEN 1971.  
Assoc. : *Spartinetum townsendii* (TANSLEY 1939) CORILLION 1953 : [1.1.1.].
4. Cl. : *Arthrocnemetea fruticosi* BR.-BL. & R. TÜXEN 1943.  
O. : *Arthrocnemetalia fruticosi* BR.-BL. 1931.  
All. : *Halimionion portulacoidis* GÉHU 1975.  
Assoc. : *Halimionetum portulacoidis* KUHNHOLTZ-LORDAT 1927 em. DES ABBAYES & CORILLION 1949 : [1.2.1.].
5. Cl. : *Asteretea tripolii* WESTHOFF & BEEFTINK 1962.  
O. : *Glaucopuccinellietalia* BEEFTINK & WESTHOFF 1962.  
All. 1 : *Puccinellion maritimae* CHRISTIANSEN 1927 p.p. em. R. TÜXEN 1937.  
Assoc. : *Halimionopuccinellietum maritimae* GÉHU 1975 : [1.2.2.].

All. 2 : *Armerion maritimae* BR.-BL. & DE LEEUW 1936.

Assoc. 1 : *Plantagini-Limonietum* WESTHOFF & SEGAL 1961 : [1.2.3.].

Assoc. 2 : *Juncetum gerardii* WARMING 1906 : [2.1.].

Assoc. 3 : *Junco-maritimi-Caricetum extensae* (CORILLION 1953) PARRIAUD 1975 : [2.2.].

Assoc. 4 : *Artemisietum maritimae* (HOCQUETTE 1927) BR.-BL. & DE LEEUW 1936 : [1.2.4.].

All. 3 : *Agropyron pungentis* GÉHU 1968 em. 1973.

Assoc. : *Beto-Agropyretum pungentis* (ARÈNES 1933) CORILLION 1953 : [1.2.5.].

6. Cl. : *Cakiletea maritimae* R. TÜXEN & PREISING 1950.

O. : *Cakiletalia maritimae* R. TÜXEN apud OBERD. 1949 (= *Atriplicetalia littoralis* SISSINGH 1946).

All. 1 : *Atriplicion littoralis* (NORDH. 1940 p.p.) R. TÜXEN 1950.

Assoc. : *Atriplicetum littoralis* WARMING (1906) WESTHOFF & BEEFTINK 1950 (= *Beto-Atriplicetum littoralis* GÉHU 1975) : [4.1.].

All. 2 : *Salsolo-Honckenyon peploidis* R. TÜXEN 1950.

Assoc. : *Cakiletum friscum* (HOCQUETTE 1927) R. TÜXEN 1950 (= *Cakiletum maritimae* VAN DIJEN 1934) : [5.1.].

7. Cl. : *Saginetum maritimae* WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI 1961.

O. : *Saginetalia maritimae* WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI 1961.

All. : *Saginion maritimae* WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI 1961.

Assoc. : *Sagino maritimae-Cochlearietum danicae* (R. TÜXEN 1937) R. TÜXEN & GILLNER 1957 : [2.3.].

8. Cl. : *Bolboschoenetea maritimi* VICH. & R. TÜXEN 1969.

O. : *Bolboschoenetalia maritimi* HEJNY 1962 mscr.

All. : *Bolboschoenion maritimi* SOO (1945) 1947.

Assoc. : *Scirpetum maritimi* (BR.-BL. 1931) R. TÜXEN 1937 : [3.2.].

9. Cl. : *Koelerio-Coryneporetea* KLİKA apud KLİKA & NOVAK 1941.

O. : *Festuco-Sedetalia (acris)* R. TÜXEN 1951.

All. : *Galio-Koelerion* (R. TÜXEN 1937) DEN HELD & WESTHOFF 1969.

Assoc. : *Tortulo-Phleetum arenarii* (MASSART 1908) BR.-BL. & DE LEEUW 1936 : [2.4.].

10. Cl. : *Plantaginetum majoris* R. TÜXEN & PREISING 1950.

O. : *Plantaginetalia majoris* R. TÜXEN (1947) 1960.

All. : *Agropyro-Rumicion crispis* NORDH. 1940 em. R. TÜXEN 1950.

Sous-All. : *Loto-Trifolion* WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI 1962.

Assoc. : Association à *Agrostis stolonifera* var. *salina* et *Trifolium fragiferum* WESTHOFF 1947 : [2.5.].

11. Cl. : *Artemisietum vulgare* LOHM., PREISING & R. TÜXEN 1950 em. LOHM. & alii 1962.

O. : *Convolvuletalia sepium* R. TÜXEN 1950.

All. : *Angelicion littoralis* R. TÜXEN (1950) 1962 apud LOHM. & alii 1962.

Assoc. : *Althaeo-Calystegietum sepium* BEEFTINK 1965 : [3.3.].

12. Cl. : *Ammophiletea* BR.-BL. & R. TÜXEN 1943.  
 O. : *Elymo-Ammophiletalia arenariae* J.-M. & J. GÉHU (= *Elymetalia arenarii* BR.-BL. & R. TÜXEN 1943).  
 All. 1 : *Agropyron boreo-atlanticum* J.-M. & J. GÉHU 1969 (= *Agropyron Honckeneyion* (= *Minuartion*) *peplidis* R. TÜXEN 1945 apud BR.-BL. & R. TÜXEN 1952).  
 Sociation à *Agropyrum junceiforme* J.-M. & J. GÉHU 1969 : [5.2.].  
 Assoc. : *Elymo-Agropyretum junceiforme* R. TÜXEN 1955 (= *Agropyretum boreo-atlanticum* (WARMING 1909) BR.-BL. & DE LEEUW 1936 em. R. TÜXEN 1952 : [5.2. Annexe].  
 All. 2 : *Ammophilion borealis* R. TÜXEN 1945, 1952, 1955 em.  
 Sociation à *Ammophila arenaria* J.-M. & J. GÉHU 1969 : [5.3.].  
 Assoc. : *Elymo-Ammophiletum arenariae* (WARMING 1909) BR.-BL. & DE LEEUW 1936 em. R. TÜXEN 1952 : [5.3. annexe].

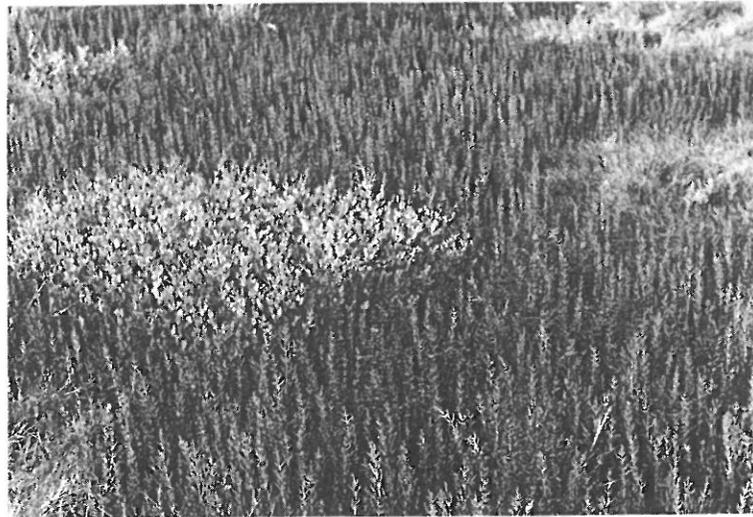


FIG. 4. – Envahissement de la haute slikke à salicornes par une plante caractéristique du schorre, *Halimione portulacoides*, qui forme l'îlot circulaire en voie d'extension.  
 Photo G. H. Parent.

13. Cl. : *Rhamno-Prunetea* RIVAS GODAY & BORJA CARBONNELI. 1961.  
 O. : *Prunetalia spinosae* R. TÜXEN 1952.  
 All. : *Salicion arenariae* R. TÜXEN 1952.  
 Assoc. : *Sambuco-Hippochaetum rhamnoidis* (MEITZER 1941) BOERBOOM 1960 : [5.4.].

### 3.3. Description des principales associations

Une numérotation indépendante est adoptée ici, que l'on distinguera de celle du plan du travail grâce aux crochets. Le rangement adopté cette fois est physionomique et écologique.

Quelques milieux sont dépourvus de végétation phanérogame. Il s'agit de la partie inférieure de l'estran et des brise-lames. N'ont pas été pris en considération les groupements végétaux d'origine anthropique tels que la digue herbeuse, les prairies des polders, les taillis situés derrière la digue internationale, les lieux piétinés, etc. Seules interviennent ici les associations naturelles et semi-naturelles, c'est-à-dire des formes de dégradation dues à l'homme qui peuvent directement être mises en rapport avec les associations naturelles.

Nous adoptons le terme de «haute slikke» plutôt que «slikke», suivant en cela les conceptions de JACQUET (1947) pour qui il faut réserver le terme de «slikke» à la zone inondée à chaque marée (même conception chez J. MASSART, 1908) et dont la couverture végétale est composée d'algues et de phanérogames marines tels les *Zostera*, tandis que le terme de «haute slikke» désigne le milieu caractérisé par des phanérogames telles que les spartines et les salicornes, qui est normalement inondé journallement. Le schorre n'est inondé que lors des marées de vives eaux. L'équivalence avec les désignations anglaises est la suivante : slikke = tidal flat ; schorre = salt marsh (laisse de marée = tidal drift). En fait il faut adopter une définition encore plus souple et parler pour la slikke et la haute slikke de la zone qui subit des inondations régulières alors que le schorre est la zone qui n'est qu'exceptionnellement inondée.

La haute slikke est composée des trois premiers groupements [1.1.1. à 1.1.3.], le schorre des cinq suivants [1.2.1. à 1.2.5.]. Le troisième groupement [1.1.3.] est en fait exactement à la limite entre la haute slikke et le schorre. Ensemble, ces groupements constituent la série halophile. Ils sont classés d'après la teneur en sel du substrat. On peut considérer que les deux premiers forment le schorre inférieur [1.2.1. et 1.2.2.] et les deux derniers le schorre supérieur [1.2.4. et 1.2.5.].

Les autres groupements sont classés de manière à rendre les étapes de l'ensablement [2.1. à 2.5.]. Les deux premiers font encore partie du schorre et forment avec [1.2.3.] le schorre moyen. Trois associations caractérisent les milieux humides : [3.1. à 3.3.]; une association halonitrophile est rangée à part : [4.1.]. Enfin la série sèche concerne le milieu dunaire littoral : quatre associations indiquent les phases de fixation du sable et de la colonisation des dunes : [5.1. à 5.4.].

[1.1.1.] L'association à Spartine de Townsend, *Spartina townsendii*.

Ce groupement monospécifique forme des touffes compactes d'un demi mètre de hauteur, ovales ou allongées, n'excédant pas au Zwin 3 mètres carrés, localisés dans des chenaux sur vase pure, dans les endroits inondés par la mer journalièrement ou bien dans de petites dépressions où l'eau stagne pendant plusieurs semaines. Il s'agit d'un groupement pionnier qui caractérise la haute slikke.

Des salicornes et suédas peuvent être voisins et parfois même associés à la spartine, cette dernière caractérisant toutefois les zones les plus déprimées. Les colonies sur sable vaseux dans l'estuaire du Zwin et ses abords restent rares.

Selon VANDE VYVERE (1957 : 9), l'installation de l'espèce se situerait entre 1933 et 1936. Une photo prise en 1938 montre déjà son implantation localisée (VANDE VYVERE, photo 4).

Dans les prés salés de l'estuaire de l'Escaut, la spartine est rarement présente en populations homogènes : c'est le cas à Baarland et au s' Gravenpolder.

[1.1.2.] L'association à Salicornes, *Salicornia* spp.

Cette association pionnière, généralement très ouverte, occupe la partie supérieure de la slikke, inondée fréquemment, ainsi que les chenaux parfois étroits qui la prolongent. Des exemplaires mal développés se rencontrent dans les cuvettes où l'eau de mer n'arrive pas régulièrement.

Le recouvrement varie : de 5 à 80%. On observe les plages les plus denses dans les cuvettes où l'eau de mer se retire entièrement et, inversement, des populations clairsemées là où l'eau de mer stagne longtemps.

Le groupement est rarement monospécifique au Zwin. On l'observe dans ces conditions en bordure des grands étangs de la partie orientale de la réserve et dans les dépressions fréquemment inondées par l'eau de mer, principalement situées dans le même secteur. Ailleurs, le groupement de salicornes est rapidement envahi par la suéda : [1.1.3.].

VANDE VYVERE avait déjà noté que la superficie de ces peuplements de salicornes était en régression.

Les divergences d'opinion entre les spécialistes du genre *Salicornia* sont telles qu'aucune conclusion définitive ne peut actuellement être formulée quant au statut taxonomique des salicornes du Zwin et, à plus forte raison, quant au classement synsystématique des groupements végétaux auxquels ces plantes participent.

Le lecteur intéressé par le problème gagnera à négliger les flores auxquelles on se réfère traditionnellement, car le traitement taxonomique proposé résulte

presque toujours d'une compilation criticable surtout du point de vue de la nomenclature et du point de vue des figures proposées qui ne rendent pas compte de la variabilité des plantes. Il consultera plutôt les travaux suivants que nous rangerons en deux catégories selon les conceptions de base défendues :

1. D. KÖNIG : *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem.*, N.F. 8 : 5-58, 21 fig., 1960 ; P. AELLEN in G. HEGI : *Ill. Flora v. Mitteleuropa*, ed. 2, III, 2, Lief. 4 : 723-734, ill. (traitement dont s'inspire la Nouvelle Flore de la Belgique ... de DE LANGHE & alii, 1973 : 107-109) ;

2. P. W. BALL & T. G. TUTIN : *Watsonia*, 4 : 193-205, 4 fig., 1959 (avec traitement identique dans A. R. CLAPHAM, T. G. TUTIN & E. F. WARBURG : *Flora of the Brit. Isles*, Cambridge Univ. Press, 1962 : 286-289 et reproduction de la clef dans P. AELLEN, *opus citée*) ; P. W. BALL : *Feddes Repert.*, 69 (1) : 1-8, 1964 (avec traitement identique dans *Flora Europaea*, 1 : 101-102, Cambridge Univ. Press, 1962/4) ; P. W. BALL & K. G. BROWN : *Watsonia*, 8 : 27-40, 12 fig., 1970 pour la variabilité de *S. europaea* et de *S. dolichostachya* ; St. ROSS-CRAIG, *Drawings of the Brit. Flora*, XXV : Pl. 30 à 33, 1968.



FIG. 5. – Zone à *Carex extensa* formant la transition entre le pré salé à *Limonium vulgare* et la dune interne fixée.

Photo G. H. Parent.

On consultera en outre les travaux français suivants de valeur et d'intérêt inégaux :

P. BINET et J. LANGLOIS : *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 108 (9) : 387-393, 1961 ; J. LANGLOIS : *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10 (2) : 160-174 et 261-276, 1961 ; R. CORILLON : *Bull. Mayenne Sci.*, 1961 : 57-62, 1963 ; M. GODEAU : *Bull. Soc. Sci. natur. W. Fr.*, 74 (1) : 6-8, 1976 ; M. GROUZIS, A. BERGER & G. HEIM : *Oecol. Plant.*, 11 (1) : 41-52, 1976 ; A. KNOERR : *Ann. Soc. Sci. nat. Arch. Toulon*, 14 : 91-

103, 1962 et *Monde des Plantes* : 61, 352 : 4-6, 1966 et *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 28 : 189-203, 1968 : H. PARRIAUD : *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 104 A, 8 : 2 p., 1967 et *Vie & Milieu*, suppl. 22 : 243-251, 1971 (reprint : *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 23).

Pour les techniques de récolte et de conservation : P. F. BALL : *Proceed. Bot. Soc. Br. Isles*, 3 (4) : 392-393, 1960. Pour les techniques de mensuration : D. H. DALBY : *Watsonia*, 5 : 150-162, 1962.

Nous rattachons les salicornes du Zwin aux taxons suivants :

1. *Salicornia dolichostachya* Moss. subsp. *dolichostachya*

Cette salicorne dressée, généralement ramifiée en buisson, a une teinte verte à vert-jaunâtre qui ne devient plus jaune ou plus pâle qu'en fin de saison. Les étamines se voient fort bien dès la fin du mois d'août. L'épi terminal est particulièrement long et effilé.

Elle est abondante au Zwin où elle colonise les vases durcies et les vases sableuses des hautes slikkes, parfois directement au bord de l'eau, les dépressions et les chenaux dans le schorre et les talus vaseux provenant du dragage des drains. Elle forme souvent des peuplements serrés et denses où elle est associée à *Suaeda maritima* dans l'association suivante [1.1.3.]. Elle est caractéristique de la transition entre la slikke et le schorre et nous l'avons même vue associée à *Artemisia maritima* au Zwin.

Ce taxon correspond au *S. stricta* KÖNIG, à *S. herbacea* L. var. *stricta* MEYER.

2. *Salicornia fragilis* P. W. BALL & TUTIN

Cette salicorne dressée, n'ayant que des rameaux primaires courts, a une teinte vert sombre et mate, qui se conserve en automne ou qui vire au vert jaunâtre. C'est, des trois salicornes reconnues au Zwin, celle qui est de loin la moins fréquente. Elle forme des peuplements purs sur vases très humides dans la partie inférieure des slikkes et au bord des grands chenaux de la zone réservée proche de l'estuaire, où on l'observe parfois à un niveau inférieur à celui occupé par les spartines. C'est la salicorne qui subit la durée d'immersion la plus longue.

Elle s'observe aussi dans les cuvettes au sein du schorre et dans les chenaux profonds, mais elle reste localisée. Nous l'avons notée également aux prés salés du 's Gravenpolder, sur la rive droite de l'Escaut et du Paulina Haven, sur la rive gauche.

Ce taxon correspond au *S. stricta* (non KÖNIG, nec MEYER, nec ? DUMORT.) et au *S. herbacea* [non (L.) L.] de nombreux auteurs occidentaux.

3. *S. ramosissima* J. WOODS

Cette salicorne est généralement prostrée et abondamment ramifiée dès la base, mais elle présente parfois un port soit intermédiaire, soit même dressé et elle peut aussi avoir des axes simples lorsqu'elle pousse en peuplements serrés, ce qui est rare. Son taux de ramification semble proportionnel à la teneur en sable du substrat (= *S. brachystachya* fa. *prostrata* KÖNIG ; syn. : fa. *humifusa* AELL.).

Sa teinte vert sombre vire au rouge violacé foncé dès le début de l'automne, surtout les années sèches. Ce phénomène peut affecter toute la colonie qui se repère ainsi à distance.

Elle est abondante au Zwin, où elle occupe de vastes surfaces autour des étangs de la zone réservée orientale et dans la «slikke des avocettes» (Fig. 2 : 11). Elle colonise des vases sableuses, parfois durcies, souvent dans des dépressions d'origine artificielle, à l'extrémité des chenaux, loin de l'estuaire, ou encore les talus des drains formés des vases sableuses provenant du dragage des drains, ou enfin des sables recouverts d'une mince pellicule de vase. Elle forme généralement des peuplements ouverts bien différents de ceux des deux espèces précédentes.

Sur vase sableuse sèche, elle est souvent associée à *Glaux maritima* et *Suaeda maritima* et elle forme autour des étangs une frange caractéristique.

Des trois salicornes du Zwin, c'est celle qui subit la durée d'immersion la plus courte.

Ce taxon correspond au *S. brachystachya* (G. F. W. MEYER) subsp. *brachystachya*, au *S. prostrata* div. auct. non PALLAS, au *S. appressa* DUMORT., au *S. smithiana* Moss et au *S. pusilla* auct. non WOODS. Les rapports taxonomiques de cette espèce diploïde avec *Salicornia europaea* L. également diploïde [= *S. herbacea* (L.) L., *S. brachystachya* (G. F. W. MEYER) subsp. *gracilis* (G. F. W. MEYER), KÖNIG, *S. patula* DUVAL-JOUVE, cf. *S. stricta* DUMORT.] ne sont pas évidents et certains auteurs défendent l'opinion que ces deux espèces ne forment qu'une seule entité taxonomique au sein de laquelle n'existeraient que des clones qui s'expliquent par la fréquence de la cléistogamie et par l'apomixie (cf. G. CRISTOFOLINI & L. CHIAPARELLA : *Bot. Ital.*, 104 : 91-115, 1970 et G. CRISTOFOLINI : *Inform. Bot. Ital.*, 3, 3 : 185, 1971). Des plantes que l'on pourrait rapporter à *S. europaea* ont été récoltées au Zwin parmi les *Limonium vulgare* autour des étangs de la zone réservée occidentale, mais elles sont reliées par des intermédiaires au *S. ramosissima* plus proche des étangs (cline morphologique). Les salicornes récoltées dans des cuvettes situées au sein des *Armeria maritima* dans la partie orientale du Zwin, vers le chenal qui traverse la réserve intégrale, sont des *S. ramosissima* de petite taille.

Nous avons pu constater au Zwin que ce nanisme est lié aux années sèches (1976 et 1977). Cette forme naine a également été observée à Cadzand, dans le Verdrongen Zwarte Polder, associée à *Halimione pedunculata*, dans la réserve naturelle du Kwade Hoek à Goeree où elle colonise du sable pratiquement dépourvu d'argile et à Baarland sur la rive droite de l'Escaut en Flandre zélandaise, où elle est associée à *Triglochin maritimum* et *Puccinellia maritima* et forme un tapis ras et continu.

Des formes dressées de *S. ramosissima* ont également été notées au bord du chenal reliant les grands étangs de la zone intégrale orientale de la réserve du Zwin et dans les marigots perpendiculaires à ce chenal. Elles étaient associées à des formes typiques de *S. ramosissima* dans le chenal principal (2).

(3) Selon J.-M. et J. GÉHU (*Docum. Phytosoc.*, IV : 349-358, 1979) *S. europaea* relaie en Belgique et aux Pays-Bas *S. ramosissima*, dont la limite septentrionale est fixée, par ces auteurs, au Cotentin (voir aussi *Docum. Florist.*, 2 (1) : 25-44, 8 cartes, 1979).

[1.1.3.] L'association à Suéda maritime. *Suaeda maritima* et *Aster* maritime. *Aster tripolium*.

Ce groupement est rarement élevé au rang d'association et il est généralement considéré comme un faciès de l'association à salicornes, ou bien rangé parmi les associations du schorre inférieur. Nous avons constaté l'existence de peuplements homogènes de *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* occupant la zone intermédiaire entre l'association à salicornes et les groupements à *Halimione portulacoides* ou, beaucoup plus rarement, à *Agropyrum pungens*.

Il s'agit d'un groupement de transition entre la haute slikke et le schorre. Au sein du groupement apparaissent des pieds épars de *Halimione portulacoides*, jouant apparemment un rôle pionnier et annonçant l'invasissement généralisé par cette espèce. GHESTEM a également considéré (1972 : 7) qu'il s'agissait d'une bonne association. Ses observations, en baie de Canche, l'amenaient à conclure que ce groupement à suéda pouvait précéder le stade à salicorne, ce qui n'est vraisemblablement pas le cas au Zwin, mais un comportement identique, où la suéda prend le pas sur les salicornes, a été constaté sur le littoral du Cotentin, notamment dans les havres de Portbail et de Régniéville.

*Suaeda maritima* colonise également les chenaux occupés par *Salicornia dolichostachya*. BEEFTINK (1962, 1965, 1966) signalait que cette association caractérisait les zones de transition entre les boues argileuses (sensu : slikke) et les prés salés (sensu : schorre), surtout dans les criques basses («low creek banks») et au pied des digues dans des zones peu élevées, ou dans des criques non atteintes lors des marées. C'est bien ce que l'on observe dans la réserve du Zwin.

Parfois, quelques pieds de *Limonium vulgare* et de *Glaux maritima* peuvent être associés. Ces peuplements sont caractéristiques des secteurs situés à la limite de la haute slikke et des zones sableuses. Y succède, en direction des dunes internes, un groupement à *Carex distans*. C'est le cas par exemple au sud-est des dunes internes dans la partie réservée, dans la zone désignée sous le nom de «plaine aux avocettes». L'origine de cette cuvette est liée à la présence d'une écluse de retenue de l'eau de mer. Lors des très fortes marées uniquement, l'eau de mer déborde du chenal et inonde toute cette plaine. L'association qu'on y observe est donc installée sur un dépôt d'alluvions marines superposées au sable. L'inondation ne se produit pas lors des marées moyennes, ce qui fait que l'apport de sel reste faible. Dans ces conditions, la suéda ne se développe pas beaucoup, alors que dans les cuvettes où l'eau de mer stagne assez longtemps, elle peut atteindre 60 cm de haut.

*Spergularia marina* est liée le plus souvent à cette association, mais l'espèce s'observe également dans la zone à salicornes. Elle est pionnière

des substrats sablonneux et vaseux et s'observe notamment sur les «plages» des étangs, mais de manière ponctuelle, ainsi que dans la «plaine aux avocettes». *Spergularia media* par contre, dont la floraison est plus étalée dans le temps, a une écologie moins stricte : elle peut être associée à l'espèce précédente ou bien s'observer dans le schorre dans les associations à *Halimione portulacoides* ou à *Juncus gerardii* notamment.



Fig. 6. – *Halimione pedunculata*, plante très rare qui n'existe en Belgique qu'au Zwin. La photo est prise dans la zone non accessible au public.

Photo G. H. Parent.

Les deux formes d'*Aster tripolium* s'observent : celle à capitules dépourvus de fleurs ligulées (var. *discoideus*) est deux fois plus abondante que la forme typique, que l'on observe surtout pendant les années humides, ce qui s'explique par le dessalement local. C'est également le var.

*discoideus* qui domine largement dans les prés salés de l'estuaire de l'Escaut : Paulina Haven, Hellegat au NE de Zaamslag (Camperhoek), Zeedorp près d'Ossensisse, Ellewoutsdijk, Baarland et Scheldeoog, Bath (à l'ouest de —), Waarde (à l'est du radar de —), Philipsland. Par contre c'est exclusivement la variété typique, à fleurs ligulées, qui s'observe sur les terres draguées du nouveau bassin de Zandvliet (Antwerpen, Belgique) et dans le pré salé du Kwade Hoek à Goeree (Pays-Bas).

C'est au sein de cette association qu'on observe *Triglochin maritimum*, assez localisé au Zwin, alors qu'il est localement abondant dans certains prés salés du bord de l'Escaut, par exemple à Waarde.

Cette association existe dans le Zwin hollandais où elle est fort bien représentée et dans le Zwin belge, où elle est localisée au sud-est des grands étangs.

Elle est fort bien représentée dans la plupart des prés salés de l'embouchure de l'Escaut, où elle constitue même souvent l'association dominante. On peut l'observer notamment au Hellegat (au NE de Zaamslag), à Ellewoutsdijk (alors qu'elle est paradoxalement localisée dans le pré salé pourtant adjacent de Baarland), à Philipsland et à l'est du radar de Waarde, où l'on peut constater de manière évidente que l'association est favorisée par l'absence de pâturage.

Cette association transitoire entre la haute slikke et le schorre a également été signalée en baie d'Authie (HOCQUETTE & al., 1965), en baie de Canche (GHESTEM, 1972) et à la Pointe d'Arçay (LAHONDÈRE, 1972).

#### [1.2.1.] Le groupement à Obione, *Halimione portulacoides*.

Il s'agit d'un groupement fermé, étendu, à caractère pionnier dans le schorre dont il occupe la partie inférieure plus humide et plus salée.

Il est le plus souvent homogène, étouffant les autres plantes, les seules espèces associées étant *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima*, *Atriplex hastata* et *Aster tripolium*, toutes restant rares.

#### [1.2.2.] L'association à Atropis maritime, *Puccinellia maritima* et Obione, *Halimione portulacoides*.

Il s'agit d'une prairie halophile horizontale caractérisée par la présence de *Puccinellia maritima* qui domine et de *Suaeda maritima* et *Aster tripolium*.

Les relations dynamiques qui existent entre ce «*Puccinellietum*» et l'«*Halimionetum*» restent controversées. Pour GHESTEM (1972), le *Puccinellietum* succède vers le haut du pré salé à l'*Halimionetum*, tandis que pour VANDEN BERGHEN, d'après des observations faites en Frise, le *Puccinellietum* précéderait l'*Halimionetum*. Il semble que ce soit le pâturage qui favorise le *Puccinellietum* (VANDEN BERGHEN, 1964 : 107) par

rapport à l'*Halimionetum* et même par rapport au pré à *Agropyrum pungens* ou au groupement à spartines (RANWELL, 1972 : 208). TÜXEN (1967 : 176) et BEEFTINK (1966) considèrent également que l'association à *Halimione portulacoides*, à caractère méditerranéen-atlantique, s'intercale entre le pré à *Puccinellia* et celui de l'*Armerion*.

En fait, ce que l'on observe au Zwin n'est pas le *Puccinellietum* spontané qui s'observe normalement à la limite de la haute slikke et du schorre, généralement sous la forme d'une frange étroite. Il s'agit en fait d'un groupement secondaire, provenant d'une dégradation d'origine artificielle de l'*Halimionetum*. Celle-ci est réalisée soit par le pâturage, soit par le piétinement d'origine touristique : *Puccinellia* forme au Zwin de petites clairières au sein de l'*Halimionetum* et des bandes étroites le long des pistes piétinées, toujours au sein de l'*Halimionetum*. Une situation comparable a été décrite récemment en baie de Somme (GÉHU & al., 1975).

On assiste aujourd'hui au retour à l'*Halimionetum*, par suite de l'abandon du pâturage. Ainsi, une photographie prise dans le coin NE du pré salé en 1938 par VANDE VYVERE (1958, photo 5) montre clairement l'envahissement de la pelouse rase à *Puccinellia maritima* par des colonies circulaires d'*Halimione portulacoides*. Dans le pré salé à l'est de Waarde, au bord de l'Escaut, dont une vaste portion est pâturée, on observe très bien le processus inverse.

#### [1.2.3.] L'association à Plantain maritime, *Plantago maritima* et Statice, *Limonium vulgare*.

L'individualité de cette association a été contestée par certains auteurs et le fait d'y rapporter les variantes riches en «Statice» du *Puccinellietum*, avec lequel ce groupement est souvent associé, n'a pas été admis par tous. BEEFTINK (1962) par exemple refuse d'admettre l'existence de cette association dans le sud-est des Pays-Bas et il considère qu'elle relève du *Puccinellietum*. Une conception identique se retrouve chez MÖRZER BRUIJNS & al. (1953 ; tabl. 7 , p. 107) qui distinguent deux stades de dégradation du *Puccinellietum*.

Ce groupement traduit, selon nous, le début de l'ensablement. Il est caractérisé par l'abondance de *Limonium vulgare* et par la présence de *Plantago maritima*. *Halimione pedunculata* peut s'y observer.

Y succèdent, soit des plages nettement ensablées, soit, ce qui est beaucoup plus général, l'association à *Juncus gerardii* ([2.1.]). Rappelons que cette association occupe les zones qui furent étrepées par l'armée allemande en 1940-45. Elle se trouve donc sur un substrat soit plus proche du sable sous-jacent à l'argile, soit franchement enrichi en sable. Si ce microrelief est actuellement peu perceptible et les limites du groupement

peu nettes, il n'empêche qu'il est légitime d'élever les deux groupements au rang d'association. Une zonation comparable s'observe dans certains prés salés du NW de la France. Ainsi, au havre de Portbail, sur la côte occidentale du Cotentin, le *Puccinellietum* relaie vers le haut le *Limonietum* : le phénomène est tellement net qu'il est facile à photographier.

Au Zwin, le pré salé à *Limonium vulgare* est souvent adjacent à la pelouse à *Juncus gerardii*. On passe insensiblement d'un groupement à l'autre, la composition floristique restant la même, tandis que la proportion de *Limonium* augmente peu à peu. Aucune différence de niveau ne s'observe entre les deux associations.

Cette association qui forme l'un des principaux attraits touristiques de la plaine du Zwin existe également dans d'autres prés salés d'Europe occidentale, par exemple en baie d'Authie (HOCQUETTE & al., 1965), à la Pointe de Gauseau située à l'extrémité méridionale de l'île d'Oléron, où l'on peut facilement constater que la vitalité des *Statices*, dépend directement de l'humidité du substrat, et enfin à Ronces les Bains, au Galon d'Or, en Charente Maritime où l'association couvre une surface importante (LAHONDÈRE, 1972).

[1.2.4.] La pelouse à Fétuque rouge, *Festuca rubra* L. subsp. *litoralis* (4) et Armoise maritime, *Artemisia maritima* (5).

C'est une association du haut du schorre où l'on note *Armeria maritima*, très rare, *Juncus gerardii*, non dominant ici (cf. [2.1.]), *Limonium vulgare*, non dominant non plus, et *Glaux maritima*, souvent très abondant. La Fétuque rouge domine.

Au Zwin, le groupement semble localisé et n'a été observé qu'en trois endroits. Il peut se trouver en limite de la zone à *Agropyrum pungens* et de la zone à *Suaeda* (avec *Glaux*, *Limonium*, *Spergularia media*).

Il ne s'agit pas de l'association de l'*Armerieto-Festucetum litorale*, BR.-BR. & DE LEEUW 1936 qui est synonyme de l'association à *Juncus gerardii*.

[1.2.5.] Le pré à Chiendent littoral, *Agropyrum pungens*.

L'association occupe la limite supérieure du schorre et se trouve donc en contact avec les dunes continentales où se déposent les laisses des

(4) Syn. : *F. rubra* L. var. *litoralis* MEYER ; pour une synonymie complète, consulter AUQUIER, 1968.

(5) On trouve au Zwin les deux variétés (var. *maritima* et var. *pseudo-gallica*) qui conservent leurs caractères en culture (DE COEN, 1970).

marées, ce qui explique la présence de divers *Atriplex* au sein de ce groupement et, d'autre part, le mélange d'espèces du schorre et des dunes.

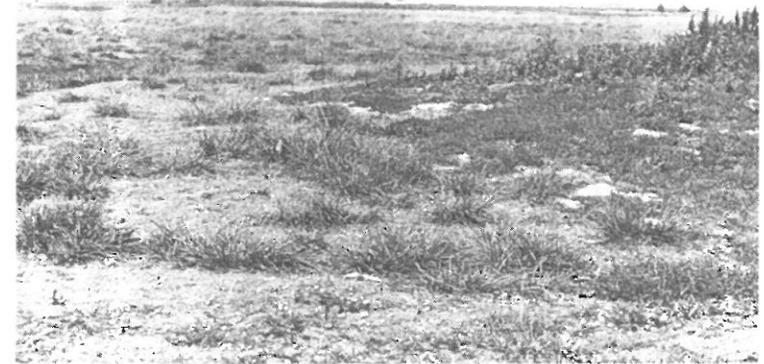


FIG. 7. – Partie orientale des petites dunes internes : bosquets de sureaux noirs au faite des dunes qui sont complètement sapées par d'innombrables terriers de lapins.  
Photo G. H. Parent.

C'est dans ce groupement qu'il y aurait lieu de rechercher *Beta maritima*, connu du Zwin hollandais, où nous l'avons revu en 1973.

Il paraît légitime de séparer d'une part l'*Agropyretum pungentis*, qui représente le terme supérieur de l'évolution de l'halosère, et d'autre part l'*Atriplicetum* ([4.1.]), qui est lié aux laisses des marées. Sur le terrain, les deux associations se mélangent, ce qui explique le nom donné traditionnellement à l'association.

Le rang phytosociologique de ce groupement est controversé. WESTHOFF & DEN HEID (1969 : 123) le rangent dans l'alliance de l'*Angelicion litoralis* R. TÜXEN (1950) 1962 apud LOHMEYER & al. 1962, soit dans la classe des *Artemisietea vulgaris* LOHM., PREISING & R. TÜXEN 1950 em. LOHM. & al. 1962. BEEFTINK (1962) en fait par contre une association de l'alliance de l'*Agropyro-Rumicion crispi* (NORDHAGEN 1940) R. TÜXEN 1950, soit dans une autre classe que celle des *Plantaginetea majoris* R. TÜXEN & PREISING 1950.

Nous avons ici suivi les conceptions de GHESTEM (1972) et de GEHU (1968b).

[2.1.] La pelouse à Jonc de Gérard, *Juncus gerardii*.

Cette association se substitue sur sable frais à l'association à *Festuca rubra* subsp. *litoralis* et *Artemisia maritima* ou directement au *Puccinellietum*.

*Glaux maritima* se présente parfois en plages localement denses, mais il n'atteint son optimum que dans l'association suivante.

MÖRZER, BRUIJNS & al. (1953) n'ont pas reconnu l'autonomie de cette association. Les relevés qu'ils publient de l'*Armerion maritimae* (tab. 9, p. 112) relèvent de notre association [1.2.5.] (relevés 19, 20 et 3) ou de cette association-ci (14 a et 14 b). Le relevé 2 (tab. 7, p. 107) du stade I de dégénérescence du *Puccinellietum* constitue un exemple de transition entre le *Puccinellietum* ([1.2.2.]) et cette association-ci.

L'importance relative de cette association dans le tapis végétal est directement proportionnelle à l'importance de l'ensablement. Le milieu peut se dessécher en été, mais il conserve en général une certaine fraîcheur. C'est ce qui explique la présence au sein de cette association du crapaud calamite, *Bufo calamita*.

[2.2.] La pelouse à Jonc maritime, *Juncus maritimus* et Laïche étirée, *Carex extensa*.

C'est un groupement de transition entre les associations de pré salé et celles des milieux dunaires continentaux, ainsi que des associations relevant de l'hydrosère. L'ensablement est bien plus marqué que pour l'association précédente et le sol est parfois légèrement en relief par rapport au milieu précédent. La salinité doit être faible.

*Glaux maritima* trouve ici son optimum.

Cette association ne semble pas avoir été identifiée par MÖRZER BRUIJNS & al. (1953); bien qu'elle figure dans la liste des associations (p. 92), aucun relevé n'est publié. VANDE VYVERE (1957 : p. 12) semble être le premier à avoir pressenti l'existence de cette association. Elle reste fort localisée au Zwin, où elle est généralement enclavée au sein de la pelouse à *Juncus gerardii* ([2.1.]). VANDE VYVERE la signalait «non loin de l'accès NW à la surface clôturée».

Le «*Juncetum maritimi*» décrit par LAHONDÈRE (1972) dans plusieurs prés salés de Charente maritime est identique à cette association. *Carex extensa* est associé au jonc dans 50% des relevés.

[2.3.] Le groupement à Sagine maritime, *Sagina maritima*.

Ce groupement pionnier sur sable nettement sec, parfois encroûtant, succède à l'association à *Festuca rubra* subsp. *litoralis* ([1.2.4.]). Il est caractérisé par la présence de la sagine maritime et forme la transition vers

les associations dunaires [2.4.]. Il présente la physionomie d'une pelouse très rase où subsiste la fétuque rouge et où l'on note la présence de *Plantago coronopus*, *Carex distans* var. *vikingensis* (sous-association typique); des vestiges de la pelouse à *Juncus gerardii*, avec laquelle elle est souvent en contact, subsistent comme par exemple *Juncus gerardii*, *Agrostis stolonifera* var. *salina*, *Plantago maritima* (sous-association à *Juncus gerardii* : cf. R. TÜXEN & WESTHOFF, 1963).

Cette association comporte en outre *Cochlearia danica*, apparemment signalé pour la première fois par VANDE VYVERE, et *Parapholis strigosa*, dont le même auteur pressentait déjà l'extension, également récente. C'est dans les mêmes stations qu'il conviendrait de rechercher par priorité *Catapodium marinum*.

[2.4.] L'association pionnière des dunes internes, à Fléole des sables, *Phleum arenarium*.

C'est le groupement bien connu des dunes littorales où la fixation du sable superficiel est assurée par deux mousses, *Tortula ruraliformis* et *Camptothecium lutescens*, qui forment des tapis envahis par quelques phanérogames : *Koeleria* cf. *albescens*, *Phleum arenarium*, *Carex arenaria*, *Galium verum*, *Cerastium semidecandrum*, *Erodium glutinosum*, *Leontodon nudicaulis*, *Plantago lanceolata*, *Erodium cicutarium*, *Lotus corniculatus*, *Poa annua* (6), *Taraxacum* sp., *Bromus* cf. *mollis*.

Le groupement est fortement rudéralisé et l'on observe notamment l'abondance de *Rumex angiocarpus*, *Holcus lanatus*, *Dactylis glomerata*, *Cirsium arvense*, *C. vulgare*, *Sonchus asper*, *Urtica dioica*.

[2.5.] L'association à Trèfle fraise, *Trifolium fragiferum* et *Agrostis* blanc, *Agrostis stolonifera* var. *salina*.

Ce groupement est localisé notamment entre l'entrée de la réserve naturelle et les dunes internes et à la limite du pré salé et des dunes littorales dans la partie occidentale de la réserve. Outre les deux espèces caractéristiques citées, il comporte *Trifolium repens*, *Lotus corniculatus* subsp. *tenuifolius*, *Leontodon autumnalis*, *Carex distans* var. *vikingensis*, *Potentilla anserina*, *Sonchus arvensis*, *Plantago coronopus*, *Centaureum vulgare*.

Il dériverait par suite du piétinement des deux associations à *Juncus gerardii* ([2.1. et 2.2.]). Il est marqué par l'influence conjointe des principaux facteurs écologiques qui affectent la dynamique du Zwin : ensablement, halophilie réduite et nitratisation. Ils en déterminent la localisation tandis que le pâturage en favorise l'apparition, probablement

(6) A ne pas confondre avec *Poa pratensis* var. *maritima* = *P. humilis*.

par suite du tassement du sable dû au piétinement. Notons l'absence apparemment d'*Ononis spinosa*. *Carex distans* est localement abondant sur le versant méridional des dunes continentales en direction de la «plaine des avocettes» (Fig. 2 : 10). Dans les dunes internes peu étendues qui bordent l'étang de la zone clôturée à l'ouest de la réserve, *Carex distans* est associé à *Limonium vulgare* dans les petites dépressions des dunes.

[3.1.] L'association d'eau libre à Ruppie maritime, *Ruppia maritima*.

Ce groupement très localisé n'a été observé que dans une mare circulaire d'eau stagnante au sein des dunes internes, où la plante a été signalée par VANDE VYVERE (1948 : 74) qui l'identifie comme *Ruppia maritima* L. (sensu stricto). Ce peuplement que l'un des auteurs avait encore vu en 1958 n'a pas été repéré en 1973.

[3.2.] Le groupement à Scirpe maritime, *Scirpus maritimus*.

Il s'agit de plages de *Scirpus maritimus* var. *compactus* formant des peuplements homogènes en bordure de dépressions humides d'eau plus ou moins saumâtre. Généralement seul, le scirpe peut être accompagné du roseau qui envahit peu à peu le groupement : c'est la sous-association à *Phragmites communis* qui assure la transition vers l'association suivante.

Dans le vaste pré salé qui subsiste à l'ouest de Bath, au bord de l'Escaut, où cette association est fort bien représentée, la transition est assurée par un stade à *Aster tripolium*, *Triglochin maritimum* et *Scirpus maritimus*.

A la conception traditionnelle, défendue par exemple par WESTHOFF & DEN HEID qui rangent cette association dans la classe des *Asteretea tripolii*, nous avons préféré la conception de R. TÜXEN et HUIBUSCH (1971) où l'association rentre dans la classe des *Bolboschoenetetea maritimi*.

[3.3.] La roselière à Oenanthe de Lachenal, *Oenanthe lachenalii*.

Cette roselière ceinture une cuvette inondée, à eau relativement peu saumâtre, dont l'alimentation est assurée par les précipitations.

Le groupement est fort localisé et est facilement repérable dans les dunes continentales de la partie accessible au public près de l'entrée.

[4.1.] Les laisses de marées à Arroches, *Atriplex* div. sp.

Il s'agit d'une végétation nitrophile qui colonise les laisses des marées qui inondent le Zwin plusieurs fois par an. La localisation de ces laisses varie d'une année à l'autre : elles dessinent une bande étroite facilement repérable dans le paysage, au niveau de la limite supérieure du schorre, ce qui explique que ces espèces accompagnent souvent les plantes de l'*Agropyretum pungentis* ([1.2.5.]).



FIG. 8. – Zonation intéressante dans une tranchée creusée pendant la deuxième guerre mondiale au pied des dunes littorales, sur lesquelles on constate, aux deux extrémités, la dégradation du tapis végétal causée par le surpiétinement touristique.

Photo G. H. Parent.

Deux espèces dominent : *Atriplex hastata* et *Atriplex littoralis*. Elles restent généralement stériles. D'autres espèces d'arroches sont à rechercher dans ce même biotope.

Ce groupement ne constitue pas vraiment la transition dynamique entre la pelouse à *Festuca rubra* subsp. *littoralis* ([1.2.4.]) et l'*Agropyretum pungentis* ([1.2.5.]), mais elle en occupe la place : transition stationnelle apparente due au microrelief mais non transition dynamique.

Jusqu'ici la bette maritime, *Beta vulgaris* subsp. *maritima*, n'a pas été observée dans le Zwin belge, mais la plante existe dans le Zwin hollandais sur la laisse des marées et sur la digue bordant le chenal.

Les peuplements de Chénopodiacées (*Atriplex* div. sp., *Chenopodium rubrum*, etc.) s'observent dans les sites suivants :

1. sur les laisses des marées, souvent enclavées au sein de l'*Agropyretum pungentis* ;
2. sur les îles et presqu'îles où les populations coïncident avec les zones de nidification des Laridés et caractérisent des milieux riches en guano ;
3. occasionnellement au sein de zones à *Suaeda* et *Salicornia*, où les *Atriplex* sont presque toujours mal développés.

Dans le premier et le troisième cas, leur présence s'explique par le charriage des akènes par l'eau, tandis que dans le deuxième cas, les plantes ont été introduites par ornithochorie.

[5.1.] La végétation de l'estran : sociation à Cakilier, *Cakile maritima*.

Il s'agit du groupement pionnier qui occupe le haut de l'estran, où sont généralement associés au cakilier, *Salsola kali* subsp. *kali*, *Honckenya peploides* et *Agropyrum junceiforme*.

Au Zwin, ce groupement n'existe plus en place, c'est-à-dire au sommet de l'estran, où il a été éliminé surtout par suite du piétinement, principalement des chevaux. En 1972-73, le cakilier n'a pu être observé sauf au sein des *Agropyrum junceiforme*, dans les dunes embryonnaires.

*Salsola kali* subsiste dans les dunes belges au sein de la dépression située entre les deux cordons dunaires. Il y joue un rôle de pionnier, notamment dans les zones riches en «pierres de sable». Dans le Zwin hollandais, la plante s'observe dans l'estuaire, au pied de la dune-digue couverte d'argousiers. Elle y forme des colonies étendues.

*Honckenya peploides*, très rare, n'a été observé que derrière le cordon dunaire le plus littoral, près de l'estuaire du Zwin, sur territoire belge. Il y colonisait des sables poussés par le vent.

Cette association pourrait également figurer dans notre tableau des associations sous le numéro [4.3.] car il s'agit d'une association liée aux laisses des marées, donc riche en nitrates. Cependant, son envahissement par *Agropyrum junceiforme* nous incite à la placer ici, c'est-à-dire comme stade préalable à la formation des jeunes dunes.

[5.2.] L'association des dunes mobiles du front de mer à Agropyre à feuilles de joncs, *Agropyrum junceiforme*.

En ce qui concerne la position phytosociologique de ce groupement, la conception traditionnelle (par exemple WESTHOFF & DEN HELD, 1969 : 101-102) et la conception de J.-M. & J. GÉHU (1969 : 150-152) sont évidemment synonymes jusqu'au niveau de l'alliance. Celle de GÉHU paraît préférable car *Elymus arenarius* n'a pas été observé sur territoire belge au Zwin, mais il existe sur territoire hollandais, dans les dunes littorales et le long de l'estuaire du Zwin, où l'on est en droit de parler d'une association de l'*Elymo-Agropyretum junceiforme* R. TÜXEN 1955 (= *Agropyretum boreo-atlanticum* (WARMING 1909), BR.-BL. & DE LEEUW 1939 em. R. TÜXEN 1952).

C'est le groupement pionnier qui assure la fixation du sable mobile des dunes.

[5.3.] La végétation des dunes mobiles à Oyat, *Ammophila arenaria*.

C'est la dune aux oyats bien connue, dont il existe une sous-association *festucetosum* R. TÜXEN 1937 caractérisée par la présence de *Festuca rubra* subsp. *rubra* var. *arenaria* (Syn. : *F. rubra* subsp. *dumetorum*) qui caractérise les versants des dunes orientées vers l'intérieur des terres, donc abritées des vents dominants.

Ce n'est que dans le secteur hollandais que se développe l'association de l'*Elymo-Ammophiletum arenariae* (WARMING 1909) BR.-BL. & DE LEEUW 1936 em. R. TÜXEN 1952.

Le cordon dunaire littoral du Zwin, d'origine récente, de faible largeur, exposé aux effets de l'érosion, est de plus rudéralisé en raison des installations militaires qui y furent érigées pendant la deuxième guerre mondiale (Mur de l'Atlantique), de la forte pression touristique et de l'abondance des lapins. Ce n'est qu'en dehors des limites de la réserve, vers Knokke et au-delà, qu'apparaissent quelques espèces thermophiles comme *Eryngium maritimum* (encore cueilli par les touristes malheureusement) et *Calystegia soldanella* qui permettent de rattacher la végétation de ce versant interne des dunes à l'ordre de l'*Euphorbio-Ammophiletalia* J.-M. & J. GÉHU 1969 (= *Elymetalia arenarii* BR.-BL. & TÜXEN 1943 p.p.). *Euphorbia paralias* n'existe que dans la moitié occidentale de la côte belge.

La difficulté du classement phytosociologique des associations végétales du Zwin provient du fait que les dunes de la région du Zwin tombent dans une zone de transition entre groupements à affinité méridionale et groupements à affinité septentrionale (pour plus de détails, consulter : WESTHOFF & DEN HELD, 1969 : 101-102 et TÜXEN & GÉHU, 1976).

[5.4.] Le fourré d'Argousier, *Hippophae rhamnoides* et de Sureau, *Sambucus nigra*.

Ce fourré constitue le terme de l'évolution de la végétation dans les dunes et est surtout représenté du côté hollandais. Il s'agit d'un groupement plus nitrophile que l'habituelle association de l'*Hippophae-Ligustretum* MELTZER 1941 em. BOERBOOM 1960 qui n'existe pas au Zwin.

L'argousier manque dans le cordon dunaire littoral belge, sauf en direction de Knokke, mais en dehors des limites de la réserve. Dans le Zwin hollandais, sa présence sur la digue est partiellement due à des plantations, de même que celle du troène.

La présence de nodosités radiculaires chez l'argousier est responsable de la nitratisation du substrat et de la présence d'une flore nitrophile qui comporte notamment *Urtica dioica*, *Marrubium vulgare*, *Hyoscyamus niger* (cité par VANDE VYVERE) et les fourrés de *Sambucus nigra*. Dans le

Zwin belge, où l'argousier manque, la végétation nitrophile est due à l'abondance des lapins, tout comme dans les dunes continentales.

### 3.4. Dynamique de la végétation

#### 3.4.1. Aperçu synthétique

Le tableau suivant (Tabl. 2) s'efforce de résumer les principales séquences dynamiques qui affectent le tapis végétal du Zwin : des désignations synthétiques sont utilisées pour désigner les associations.

Ce tableau a été composé de manière à mettre en évidence les principaux facteurs écologiques déterminants, à savoir :

1. l'ensablement ;
2. la teneur en NaCl ;
3. la distinction entre milieux terrestres et milieux aquatiques ;
4. la présence de nitrates.

Sont indiquées avec une flèche plus épaisse les principales étapes des deux phases de transition auxquelles on assiste actuellement :

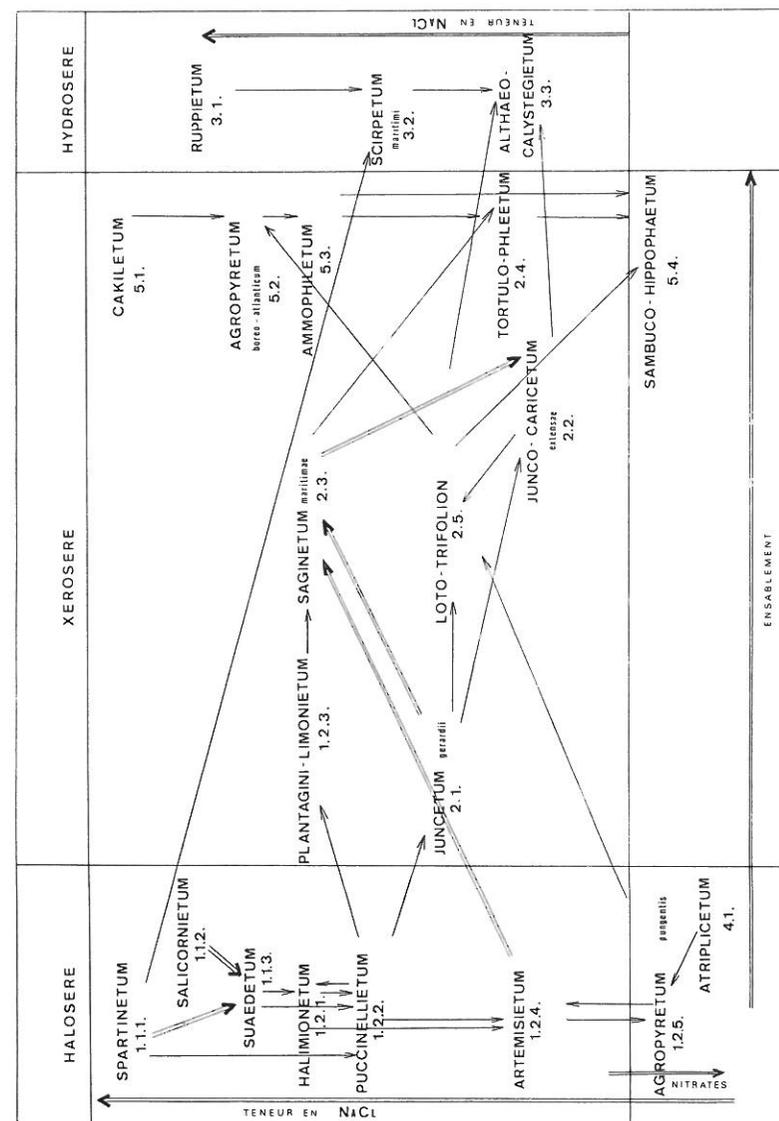
1. passage de la slikke au schorre ;
2. passage du milieu halophile au milieu sableux.

Les remarques particulières suivantes doivent être formulées :

1. Les relations dynamiques entre le «*Puccinellietum*» et l'«*Halimionetum*» restent controversées, comme nous l'avons mentionné plus haut : 3.3. : [1.2.2.].
2. Le passage de la slikke au schorre et l'ensablement des associations halophiles devraient faire l'objet d'une étude détaillée à l'aide de carrés permanents pour en préciser les modalités exactes.
3. L'*Agropyretum pungentis* est volontairement incendié dans la partie mise en réserve, ceci afin de contrarier la multiplication des Laridés. La végétation régresse ainsi vers l'association à *Festuca rubra* var. *litoralis*.
4. La position dans le tableau de l'association du haut de l'estran à *Cakile maritima* est dictée par un critère dynamique, comme nous l'avons expliqué plus haut.
5. Les peuplements actuels de *Juncus maritimus* du Zwin belge se trouvent dans le complexe des dunes internes, où ils forment des plages circulaires où l'on note *Glaux maritima*, *Atriplex hastata*, *Carex distans*, *Poa annua*, *Limonium vulgare*, *Puccinellia maritima*.

Les photos publiées au début du siècle par J. MASSART montrent une extension plus grande de *Juncus maritimus*. Ce jonc peut être associé comme compagne fréquente à des associations relevant de l'*Agropyro-*

TABEAU 2  
Essai de synthèse de la dynamique de la végétation du Zwin



*Rumicion crispus* NORDH. 1940 em. R. TÜXEN 1950 (cf. WESTHOFF & DEN HELD, 1969 : 107, 110, 113) mais faisant la transition vers l'*Armerion maritima*. Il serait alors associé à des espèces comme *Trifolium fragiferum*, *Agrostis stolonifera* var. *salina*, *Carex distans* var. *vikingensis*, *Juncus gerardii*, *Plantago coronopus*, *Armeria maritima*, c'est-à-dire à des associations qui dérivent, par suite du pâturage, de l'association à *Juncus gerardii* et de celle à *Juncus maritimus* et *Carex extensa* (id. : 113). La raréfaction de *Juncus maritimus* peut donc être interprétée comme l'effet de la réduction du pâturage dans le Zwin.

#### 3.4.2. Le recul de la slikke et l'ensablement récent

La prépondérance nette des associations de l'*Armerion* et du *Puccinellion* par rapport aux associations caractéristiques de la haute slikke et la réduction de la surface occupée par ces dernières avaient déjà été soulignées dans les publications de MÖRZER BRUIJNS & al. (1953) et de VANDE VYVERE (1957 : 9). Ce dernier souligne le fait que la surface occupée par *Agropyrum pungens* a augmenté à partir de 1930 et que des plantes caractéristiques des vases salées, comme par exemple *Triglochin maritimum*, se raréfient (1957 : 11, 12).

Le groupement transitoire entre la haute slikke et le schorre, représenté par l'association à *Suaeda maritima* ([1.1.3.]) n'a pas été retenu par les auteurs anciens qui ne l'avaient pas cartographié ni même cité. Or ce groupement est actuellement fort bien représenté et occupe des surfaces non négligeables par exemple au bord de la grande mare dans la zone réservée du Zwin et dans la «plaine des avocettes» (Fig. 2 : 10). On peut croire qu'il s'agit là d'une phase transitoire récente qui traduit l'envahissement de la haute slikke par le schorre.

Toutefois, l'évolution inverse peut parfois se produire, à la faveur d'interventions humaines. Ainsi, les travaux réalisés en 1958, à l'occasion du rehaussement de la digue internationale, ont provoqué un «rajeunissement» du tapis végétal. Le dépôt de vases a déterminé l'apparition d'un *Suaedetum* étendu au SE des dunes internes, là où s'étendait, d'après la carte de MÖRZER BRUIJNS & al., une pelouse de l'*Armerieto-Festucetum* avec *Agropyrum pungens*. De même, dans la zone des étangs, on observe des stades pionniers à salicornes, à suéda et aster maritime, là où s'étendait autrefois une pelouse de l'*Artemisietum* dont il ne reste que des fragments peu étendus.

Quant à l'ensablement, il est prouvé par l'apparition d'espèces comme *Parapholis strigosa* (déjà cité par VANDE VYVERE 1957 : 12), *Sagina maritima* (cf. [2.3.]), *Cochlearia danica*, *Carex extensa*, *Spergularia media*. Dans le même ordre d'idées, il faut noter la présence à plusieurs endroits de l'association de *Juncus maritimus* et *Carex extensa* ([2.2.]), qui

devait être très rare ou inexistante en 1951-52 puisque MÖRZER BRUIJNS & al., n'en publient pas de relevés.

Il semble aussi que la pelouse à *Juncus gerardii* ([2.1.]) occupe actuellement des surfaces plus importantes qu'en 1951-52, bien qu'il soit difficile de se faire une idée précise à ce sujet, étant donné que MÖRZER BRUIJNS & al. n'ont pas individualisé ce groupement sur leur carte. Il est cependant très mal représenté dans leurs relevés. Or cette association est spécialement liée à des milieux en voie d'ensablement.

*Carex distans*, déjà signalé par VAN LANGENDONCK, s'observe actuellement en plusieurs endroits et principalement d'une part en bordure d'une mare où elle forme la transition entre la roselière et le schorre, dans une zone qui échappe au pâturage par les lapins, d'autre part dans la partie réservée du schorre et dans le pré à *Juncus gerardii* où il a un port plus compact.

Une preuve directe du processus d'ensablement a été fournie par l'examen d'un secteur repéré en 1962 et revu en 1972-73, situé non loin de la clôture de la zone réservée, près du chenal, à la limite entre la zone à *Limonium vulgare* et la zone sablonneuse. On note un recul très net du pré salé à *Limonium*, envahi par le sable. Des observations plus précises à ce niveau devraient permettre de suivre l'évolution du processus qui nous semble rapide.

Enfin la présence au Zwin de l'*Halimione pedunculata* et son abondance locale ont une signification écologique précise bien mise en évidence par GÉHU (1968a : 3, 4), qui souligne :

1. que son développement est optimal dans les phases terminales du *Puccinellietum maritima* ;
2. qu'il est lié à des milieux déchlorurés partiellement mais non totalement ;
3. qu'il occupe des substrats sableux recouverts seulement d'une mince pellicule de vase, avec un pourcentage élevé de colloïdes ;
4. qu'il se trouve dans des zones abritées : «fonds de baies, anses abritées ..., extrémités de dédales de pannes saumâtres ... où s'accumulent les diaspores».

La description de l'autécologie de cette espèce faite par GÉHU pour les stations du nord de la France s'applique parfaitement au site du Zwin ainsi qu'au pré salé du Verdrongen Zwarte Polder, à Cadzand, en Flandre zélandaise (GÉHU, 1968a, GÉHU & MESLIN, 1968).

*Halimione pedunculata* est une plante à éclipses. Il est impossible d'en observer le moindre pied certaines années. Ce fut le cas en 1947 lors de l'herborisation de la Société royale de Botanique de Belgique (VANDE

VYVERE, 1948), sans doute en raison de la date trop précoce, la plante ayant un développement automnal. Ce fut également le cas en 1965.

On constate que MÖRZER BRUIJNS & *al.* signalent cette espèce dans plusieurs relevés de l'*Agropyretum pungentis*. Nos observations récentes ne nous ont pas permis de l'y retrouver. Le fait pourrait être interprété comme l'indice d'un dessalement accru de cette association. *Halimione pedunculata*, bien que doué d'une grande tolérance vis-à-vis de la teneur en sel, disparaît lorsqu'il vient à manquer (GÉHU, 1968a).

La persistance de cette espèce, dans la plaine du Zwin, montre bien que le processus d'ensablement, compensé par des inondations périodiques d'eau salée, n'est pas un phénomène récent mais qu'il réalise une alternance périodique. Cette dernière est facile à démontrer en procédant un sondage pédologique ou en examinant les matériaux ramenés en surface près des quelques terriers qui s'ouvrent dans la slikke : une alternance de vase et de sable s'observe fréquemment.

à suivre

#### Errata

M. J. SOUWEINE, auteur de l'article «La reproduction en captivité du triton alpestre, *Triturus alpestris* (L.)» (tome 61, 1980), nous signale que quelques corrections n'ont pas été faites avant le tirage du bulletin.

P. 259, 2<sup>e</sup> paragraphe : *pot de fleurs* et non «pot à fleurs».

P. 260, 17<sup>e</sup> ligne à partir du bas : *développe* au lieu de «manifeste».

P. 263, dernière ligne : *approche prudente* au lieu de «lente».

P. 265, dernière ligne : *apprivoisement* au lieu de «approvisionnement».

P. 266, 9<sup>e</sup> ligne à partir du bas : membres *antérieurs* au lieu de «postérieurs».

## Section «Orchidées d'Europe» Bilan d'une saison d'activités

par F. COULON (1)

La section «Orchidées d'Europe» a été créée le 24 novembre 1979. Ses activités ont été réparties entre des séances de travail pendant l'hiver et des excursions au cours de la saison de floraison des orchidées.

\*

\*\*

Les **séances de travail** ont été axées sur les thèmes suivants.

24.11.1979. – Problèmes de détermination, en particulier en ce qui concerne les *Dactylorhiza*. Exposé de N. DELARGE (avec dias) qui s'est penché sur le problème de la validité de *D. maculata* subsp. *arduennensis*.

28.1.1980. – Les *Epipactis* de nos régions : exposé de P. TOUSSAINT, illustré par les aquarelles de E. TOUSSAINT-KLOPPFENSTEIN.

1.3.1980. – Les orchidées des îles Oland et Gotland (Suède) : exposé (avec dias) de D. TYTECA. Les hybrides chez les orchidées : exposé (avec dias) de P. DELFORGE.

Ces exposés qui témoignaient de la connaissance approfondie des sujets traités ont permis à tous de mieux comprendre certains problèmes relatifs aux orchidées d'Europe.

\*

\*\*

Les **excursions** ont été à l'origine de nombreuses observations.

17.5.1980. – Prospection systématique des pelouses dolomitiques de la région de Merlemont-Franchimont (guide : J. DUVIGNEAUD). Malgré la date précoce de cette excursion, les participants ont eu la chance de pouvoir repérer les diverses espèces d'orchidées de la région, soit en fleurs, soit en boutons ou encore à l'état végétatif, et de pouvoir apprécier la richesse des différents sites visités.

1. Franchimont, pelouse à la Haye Wayon : abondance de *Listera ovata*, de *Neottia nidus-avis* et de *Platanthera chlorantha* (non fleuri) :

(1) COULON, Françoise : 64, Drève Pittoresque, B-1640 Rhode-Saint-Genèse, Belgique.