QUELQUES DONNEES SUR L'ECOLOGIE DE LA VEGETATION DES DUNES ET SUR LA FONCTION DE L'ENRACINEMENT DANS L'EDIFICATION DES DUNES A LA COTE MEDITERRANEENNE DE LA FRANCE

I

PAR

A. J. BOTERENBROOD,
W. A. E. VAN DONSELAAR-TEN BOKKEL HUININK ET J. VAN DONSELAAR

(Communicated by Prof. C. E. B. BREMEKAMP at the meeting of October 30, 1954)

I. INTRODUCTION

Dans la végétation des dunes du Languedoc J. BRAUN-BLANQUET (1952) distingue trois associations, à savoir: 1) l'Agropyretum mediterraneum parmi et sur les premières dunes basses; 2) l'Ammophiletum arundinaceae sur les dunes plus hautes; et 3) le Crucianelletum maritimae dans les dépressions et en arrière des dunes. Or, il est établi que le développement de la première association et le passage de celle-ci à la deuxième sont accompagnés d'une édification de dunes, et que la troisième provient de la dégénérescence de la deuxième.

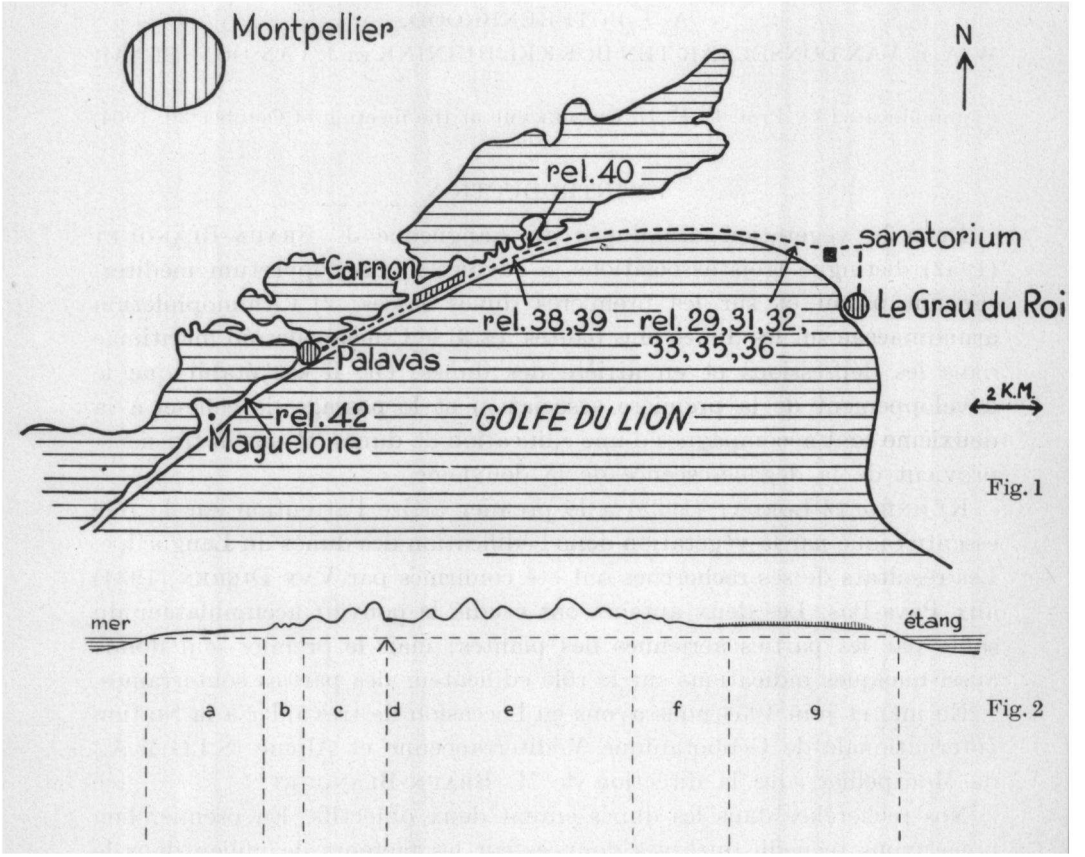
KÜHNHOLTZ-LORDAT (1923) a le premier attiré l'attention sur le rôle essentiel joué par la végétation dans l'édification des dunes du Languedoc. Les résultats de ses recherches ont été confirmés par VAN DIEREN (1934) aux Pays-Bas. Les deux auteurs ont étudié le pouvoir accumulateur du sable par les parties aériennes des plantes; mais le premier seul donne aussi quelques indications sur le rôle édificateur des parties souterraines.

En mai et juin 1954 nous avons eu l'occasion de travailler à la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine (S.I.G.M.A.) de Montpellier sous la direction de M. BRAUN-BLANQUET.

Nos recherches dans les dunes eurent deux objectifs. En premier lieu nous avons recueilli quelques données sur les facteurs de milieu dans le terrain où les associations en question s'étaient installées. Il s'entend que ces données se réfèrent exclusivement à la situation telle qu'elle se présentait pendant la période de nos recherches: pour obtenir de données complètes une année d'observations au moins eut été nécessaire. En second lieu nous avons étudié la manière d'enracinement d'un certain nombre d'espèces, et la signification de cet enracinement pour l'édification des dunes.

Nos observations ont été faites sur le lido entre Maguelone et le sanatorium situé à 2 K.M. au N.O. du Grau du Roi (voir fig. 1). La majeure partie des observations provient de l'Est de Carnon. Une coupe trans-

versale (du S.S.O. au N.N.E.) dans l'étroite bande de terre qui à cet endroit sépare l'étang de Mauguio de la mer, présente les aspects suivants: une plage assez large sans végétation (a); de jeunes dunes basses clairsemées avec végétation (b); des dunes jointes, allant en augmentant de hauteur, avec végétation clairsemée (c); la grand'route asphaltée (d); des dunes séparées par des vallées fixées couvertes d'un tapis végétal compact (e); un terrain plus ou moins plat couvert d'un tapis végétal compact (f), parfois suivi de champs de culture (g) s'étendant jusqu'à la végétation marginale de l'étang (voir fig. 2).



La fig. 2, dessinée de mémoire, donne une impression générale du transect. Les hauteurs sont légèrement exagérées pour rendre le dessin plus compréhensif.

II. LES ASSOCIATIONS ET LEUR ECOLOGIE

A. LA COMPOSITION DES ASSOCIATIONS

Avant de passer à la détermination des facteurs de milieu, nous avons pris un certain nombre de relevés que nous avons comparé aux descriptions de M. BRAUN-BLANQUET (1952).

1. *L'Agropyretum mediterraneum*

Les relevés pris dans l'Agropyretum se repartissent d'emblée sur deux groupes distincts.

Entre Palavas et Maguelone (rel. no. 42) nous avons trouvé la végétation la plus conforme à celle décrite par M. BRAUN-BLANQUET. La plage étroite (± 15 m.) y est presque entièrement couverte de galets et de coquilles. Une bande de terre avoisinante était occupée par la végétation décrite, séparée du terrain rudéral adjacant par des bosquets de tamarix et un sentier. Parmi les touffes des plantes il y avait beaucoup de galets, de coquilles, et toutes sortes de dépôts, indices d'immersions marines régulières. Il n'y a point de dunes. La végétation donnait l'impression d'une grande stabilité. Les plantes de l'Agropyron peu robustes et clairsemées, ne formaient pas de tapis denses.

A l'Est de Carnon où la plage est beaucoup plus large (± 50 m), des groupements végétaux de quelques étendue, beaucoup plus pauvres en espèces s'espaçaient. Sur les exhaussements peu élevés prédominaient l'Agropyron junceum et le Sporobolus arenarius (rel. no. 31 et 32). Mais en général on n'y voyait que de jeunes dunes basses, formées par l'Agropyron et couronnées de l'une ou de l'autre des espèces figurant dans les relevés no. 31 et 32.

En cet endroit nous n'avons pas rencontré Matthiola sinuata, Galilea mucronata, Diotis maritima, Polygonum maritimum et Calystegia soldanella, figurant dans le relevé no. 42.

Nos observations écologiques concernant l'Agropyretum mediterraneum se rapportent uniquement au terrain situé à l'Est de Carnon.

No. du relevé	42	31	32
date (1954)	30/5	9/5	9/5
inclinaison (°)	<5	0–5	0–5
exposition	N.N.O.	S.	S.
superficie (m²)	25	48	30
hauteur de la végétation (cm)	<60	<80	<60
couverture végétale totale (%)	30	10	5
Espèces caractéristiques de l'Association:			
Agropyron junceum (Juslen.) P.B. ssp. mediterraneum Simonet	2–2	2–3	1–2
Sporobolus arenarius (Gouan) Duv.-Jouve			2–1
Matthiola sinuata (L.) R.Br.	1–1		
Galilea mucronata (L.) Parl.	1–1		
Diotis maritima (L.) Cass.	1–2		
Polygonum maritimum L.	x–1		
Espèces caractéristiques de l'Alliance:			
Anthemis maritima L.	x–2		x
Medicago marina L.	1–2		x
Echinophora spinosa L.	1–2	x–2	x–1
Ammophila arenaria (L.) Link. ssp. arundinacea (Host)		x–2	x–2
Cutandia maritima (L.) Benth.	x–1	1–2	x–2

Espèces caractéristiques de l'Ordre:			
Euphorbia paralias L.	x—1		
Espèces caractéristiques de la Classe:			
Eryngium maritimum L.		x—1	
Calystegia soldanella (L.) R. et Sch.	x—2		
Salsola kali L.	x—1	x—1	x—2
Espèces compagnes:			
Cynodon dactylon (L.) Pers.	2—2		

En dehors de la surface délimitée:

Relevé no. 42: Ammophila arenaria (L.) Link. ssp. arundinacea (Host), Cakile maritima Scop. ssp. litoralis (Jord.), Malcolmia litorea (L.) R. Br., Artemisia campestris L. var. glutinosa Ten., Eryngium maritimum L.

Relevé no. 31 et 32: Cakile maritima Scop. ssp. litoralis (Jord.), Euphorbia paralias L., Cynodon dactylon (L.) Pers.

2. *L'Ammophiletum arundinaceae*

Les relevés pris sur les sommets et les pentes des dunes bien développées correspondent entièrement à la description de l'Ammophiletum arundinaceae donnée par M. Braun-Blanquet. Nous reproduisons ici comme exemples trois relevés pris à 500 m à l'Ouest du Sanatorium (no. 33, 35 et 36) et un relevé pris à l'Est de Carnon.

No. du relevé	33	35	36	38
date (1954)	9/5	9/5	9/5	12/5
inclinaison (°)	—	—	—	5—15
exposition	—	—	—	S.
superficie (m²)	20	24	40	50
hauteur de la végétation (cm)	<100	<80	<80	<100
couverture végétale totale (%)	50	40	30	70
Espèces caractéristiques de l'Association:				
Ammophila arenaria (L.) Link. ssp. arundinacea (Host)	3—3	3—2	3—2	2—3
Medicago marina L.	x—2	1—2	x—2	2—2
Echinophora spinosa L.		1—2	1—2	x—2
Cutandia maritima (L.) Benth.	x—2			1—2
Espèces caractéristiques de l'Alliance:				
Anthemis maritima L.	2—3	2—2	1—2	2—2
Malcolmia litorea (L.) R.Br.				1—2
Koeleria villosa Pers.				x—2
Crucianella maritima L.	1—2	x—2	1—2	3—3
Sporobolus arenarius (Gouan) Duv.-Jouve.				1—2
Agropyron junceum (Juslen.) P.B. ssp. mediterraneum Simonet	x—2			
Helichrysum stoechas (L.) D.C. var. maritimum (J. et F.) Rouy.			x—2	1—2
Pancratium maritimum L.				x—2

No. du relevé	33	35	36	38
Espèces caractéristiques de l'Ordre:				
Euphorbia paralias L.	x—2			
Espèces caractéristiques de la Classe:				
Salsola kali L.	x—1			

En dehors des surfaces délimitées on observe encore:
Eryngium maritimum L., Vulpia fasciculata (Forsk.) Fritsch.

3. *Le Crucianelletum maritimae*

Le Crusianelletum maritimae tel que M. Braun-Blanquet l'a décrit, ne se rencontre bien développé qu'à de rares endroits. Le relevé no. 40 fut pris au Nord de la route, à 4 K.M. à l'Est de Carnon, sur un terrain plat derrière les dunes. Mais il y a de nombreuses vallées au Sud de la route où l'Ammophiletum est dans un stade de dégénérence et représente un mélange entre l'Ammophiletum arundinaceae et le Crucianelletum maritimae (rel. no. 29 et 39). Cette partie de la côte a été fortifiée pendant la guerre et la végétation naturelle en a bien souffert.

No. du relevé	29	39	40
date (1954)	9/5	12/5	20/5
superficie (m²)	15	25	100
hauteur totale de la végétation (cm)	30—80	<100	<50
hauteur du tapis d'herbes 1 (cm)			50
hauteur du tapis d'herbes 2 (cm)			25
tapis de mousse			<1
couverture végétale totale (%)	60	80	90
Espèces caractéristiques de l'Association:			
Crucianella maritima L.	1—2	2—2	x—2
Teucrium polium L. var. maritimum Alb. et Jan.	2/3—2		3—3
Helichrysum stoechas (L.) D.C. var. maritimum (J. et F.) Rouy	2—3	x—2	x—2
Artemisia campestris L. var. glutinosa Ten.	1—2	x—1	2—2
Pancratium maritimum L.		1—2	x—2
Sceleropoa hemipoa (Del.) Parl.			x—1
Ononis ramosissima Desf.			x—1
Espèces caractéristiques de l'Alliance:			
Malcolmia litorea (L.) R.Br.	1—2	1—1	x—1
Anthemis maritima L.	1—2	2—2	x/1—2
Koeleria villosa Pers.		2—2	
Ammophila areniara (L.) Link. ssp. arundinacea (Host)	1—2	2—2	x—2
Medicago marina L.	2—2	2—2	
Echinophora spinosa L.	x		
Hypochoeris radicata L. var. salina Gren.		1—1	x—1
Agropyron junceum (Juslen.) P.B. ssp. mediterraneum Simonet		1—2	
Sporobolus arenarius (Gouan) Duv.-Jouve		x—2	
Espèces compagnes constantes:			
Silene italica L.		2—2	2—2
Silene conica L.		2—1	2—1
Clematis flammula L.	1—1		1—2

Espèces compagnes accidentelles et intruses:

Dans relevé no. 29: Erianthus ravennae P.B. x—2, Senecio gallicus Vill. x—1.

Dans relevé no. 39: Scolymus hispanicus L. x—1, Chondrilla juncea L. x—1.

Dans relevé no. 40: Chondrilla juncea L. x—1, Bromus rigidus Vandell 2—1, Medicago minima (L.) Grufb. 1—2, Ephedra distachia L. 1—2, Erodium cicutarium (L.) l'Herit 1—2, Helianthemum hirtum Pers. 2—2, Cynodon dactylon (L.) Pers. x—1, Erigeron canadensis L. x—1, Holoschoenus vulgaris Link. ssp. romanus (L.) Hay x—2, Agropyron acutum Roem et S. x—1., Centaurea aspera L. x—1, Orobanche cruenta Bert. x—1, Pleurochaeta squarrosa Lindb. x—3 (tapis de mousse).

La périodicité des espèces

Nous ajoutons ici quelques données sur le stade évolutif dans lequel les espèces les plus importantes furent rencontrées.

Des plantules des espèces suivantes furent notées: Agropyron junceum ssp. mediterraneum, Salsola kali, Cakile maritima ssp. litoralis, Polygonum maritimum, Euphorbia paralias, Echinophora spinosa, Eryngium maritimum, Anthemis maritima, Medicago marina, Malcolmia litoralis, Teucrium polium var. maritimum, Clematis flammula, Silene italica. Des plantules d'Ammophila arenaria ssp. arundinacea manquaient entièrement.

Jusqu'à 7 juin les espèces suivantes n'étaient pas encore fleuries: Sporo bolus arenarius, Cynodon dactylon, Diotis maritima, Polygonum maritimum, Echinophora spinosa, Eryngium maritimum, Salsola kali, Cakile maritima ssp. litoralis, Pancratium maritimum, Teucrium polium var. maritimum, Artemisia campestris var. glutinosa, Clematis flammula.

Dès le début de mai et jusqe'au 7 juin les espèces suivantes fleurissaient: Anthemis maritima, Malcolmia litorea, Helichrysum stoechas var. maritimum, Medicago marina, Silene italica, Silene conica, Matthiola sinuata, Galilea mucronata, Calystegia soldanella, ces trois dernières près de Palavas.

Fin mai commencait à fleurir: Ammophila arenaria ssp. arundinacea; au commencement de juin: Agropyron junceum ssp. mediterraneum, Euphorbia paralias et Crucianella maritima.

B. FACTEURS DE MILIEU

L'Agropyretum mediterraneum se place sur les jeunes dunes basses de la partie la plus élevée de la plage; l'Ammophiletum arundinaceae occupe les dunes plus hautes non stabilisées, le Crucianelletum maritimae le sable fixé parmi et derrière les dunes. Nous avons déterminé un certain nombre de facteurs locaux. Les résultats, surtout les résultats climatiques, n'ont qu'une valeur relative, ne se basant que sur des observations uniques.

Ci-dessous on trouve les résultats groupés dans l'ordre des facteurs de milieu, ce qui facilite la comparaison des associations entre elles.

Facteurs édaphiques

Granulometrie

Les différentes fractions furent séparées selon la méthode décrite par SIEGRIST (1931). Il n'y avait pas de grains plus gros que 2 mm et les fractions au-dessous de 0.02 mm pouvaient être négligées. Par conséquent le tableau suivant ne distingue que les fractions entre 2.0—0.2 et 0.2—0.02 mm.

	2.0—0.2 mm %	Ca %	0.2—0.02 mm %	Ca %	tot. Ca %
Agropyretum mediterraneum rel. no. 31	28	10	72	29	24
Ammophiletum arundinaceae rel. no. 33	15	18	85	34	31
Crucianelletum maritimae rel. no. 40	21	18	79	11	12

Composition chimique du sol

On sait (voir KÜHNHOLTZ-LORDAT 1923 et VAN DIEREN 1934) que l'Agropyretum mediterraneum est régulièrement immergé par l'eau de la mer. A une distance de 3 K.M. environ à l'Est de Carnon parmi les dunes plus élevées dans un vallonet (grau) Sporobolus arenarius dominait. Avec lui nous avons trouvé les espèces halophiles Obione portulacoides (L.) Moq. et Inula crithmoides L.

La détermination de la teneur en Ca a été faite selon la méthode de WIEGNER (1926); le tableau en donne les résultats. Il en résulte que les teneurs en Ca de l'Agropyretum et de l'Ammophiletum ne diffèrent pas beaucoup. Dans le Crucianelletum le lessivage du sol se fait sentir et la teneur en Ca est bien plus basse.

Facteurs climatiques

Le 21 mai nous avons établi les courbes journalières de quelques facteurs climatiques dans les trois associations. C'était une journée ensoleillée bienque le ciel ne fût pas constamment sans nuages. La direction du vent était O.S.O.

Les observations furent faites aux endroits suivants:

Agropyretum mediterraneum: à 3 K.M. à l'Est de Carnon à la hauteur de rel. no. 39, dans une touffe d'Agropyron junceum sur un petit monticule de sable.

Ammophiletum arundinaceae: à 4 K.M. à l'Est de Carnon, au Nord de la grand'route, à la hauteur de rel. no. 40, dans une touffe de Ammophila arenaria sur une pente septentrionale.

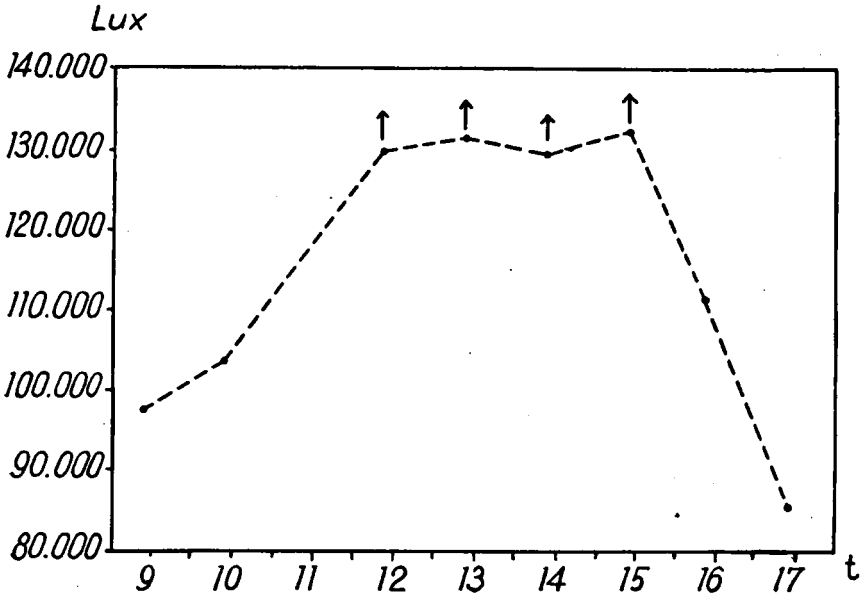
Crucianelletum maritimae: à 4 K.M. à l'Est de Carnon, voir rel. no. 40.

Pour pouvoir comparer nos observations microclimatiques avec celles du macroclimat des mesures furent également faites à 1.50 m au-dessus du sol sur le sommet du plus haut monticule (± 6 m) près des lieux d'observations microclimatiques.

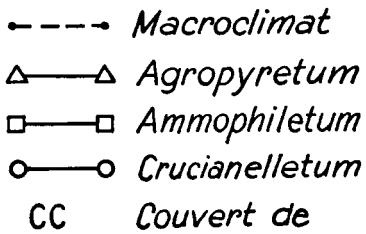
Les lectures eurent lieu à intervalles d'une heure.

Lumière

Appliquant strictement la méthode suivie par WAGNER (1938) à l'aide du même luxmètre dont il se servait, nous avons mesuré l'intensité lumineuse dans le cours d'une journée. Lorsque le soleil a été chaché par des nuages la lecture fut suspendue jusq'à ce que le soleil réapparut, afin d'obtenir de chiffres comparables.



Graph 1. La lumière

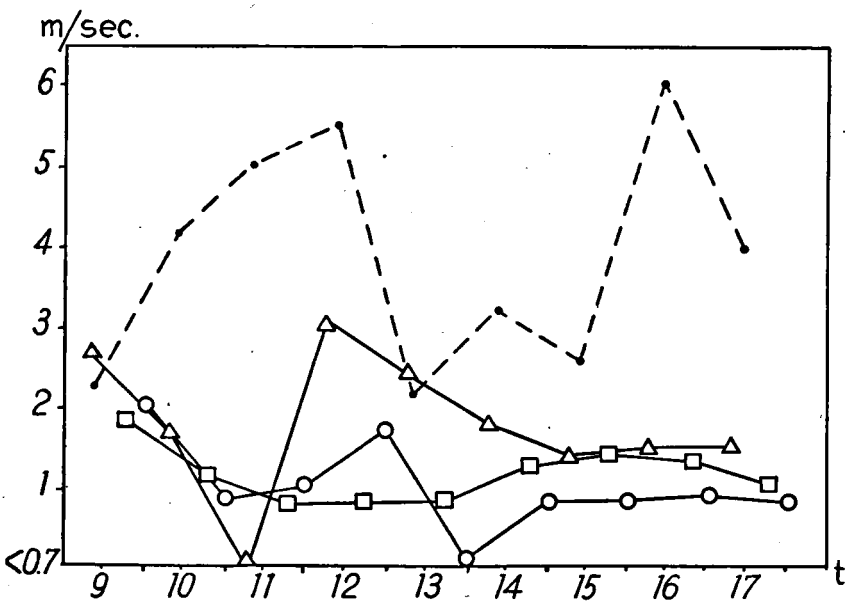


Légende pour les graphs 1, 2 et 4

En plein soleil l'intensité lumineuse se trouvait parfois au-dessus de la sensibilité maximale dudit luxmètre (100.000 lux), de sorte que la valeur obtenue fut trop basse. Les différences entre les courbes des différentes associations et celle du macroclimat sont insignifiantes. Graph. 1 ne donne que la dernière. Une petite flèche au dessus d'un point indique que la valeur réelle dépasse celle de la valeur notée (voir plus haut).

Vitesse du vent

La vitesse du vent fut mesurée au moyen d'un anémomètre simple. La vitesse minimale mesurable était de 0.7 m/sec. Graph. 2 donne les quatre courbes journalières.



Graph 2. La vitesse du vent

A l'intérieur des trois associations les valeurs sont toujours plus basses que celle du macroclimat, leurs stations étant plus ou moins abritées. L'intérieur du Crucianelletum, installé aux endroits les plus bas et ayant une végétation assez haute et assez dense, était le plus abrité. L'Agropyretum est le plus ouvert à l'action éolienne et par conséquent exposé aux plus grandes vitesses du vent.

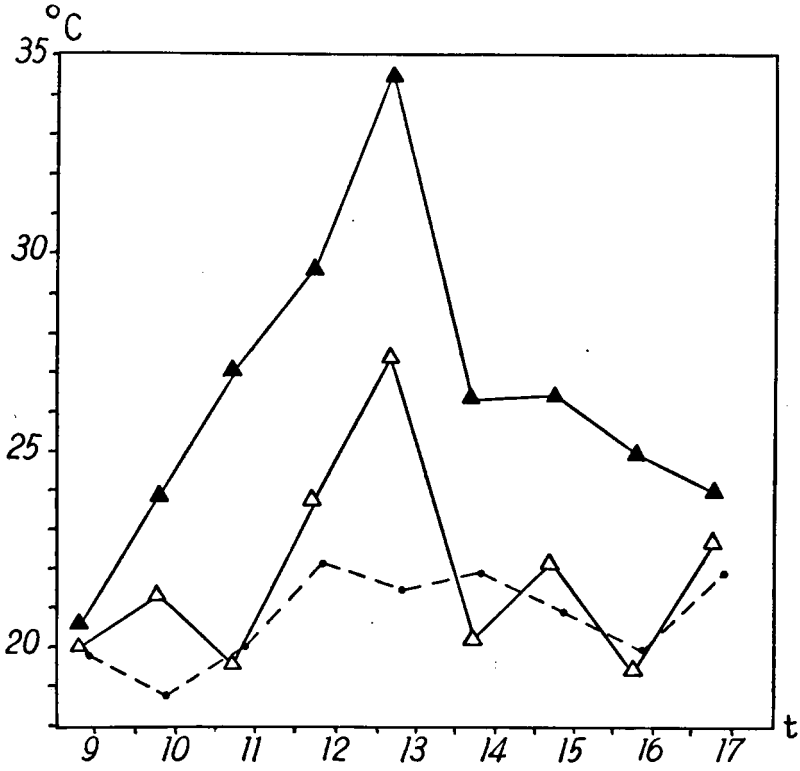
Température

Dans chaque association les températures furent enregistrées à 5 cm au-dessus de la surface du sol et à 1 cm de profondeur au moyen d'un thermomètre à mercure (voir graph. 3a, b et c).

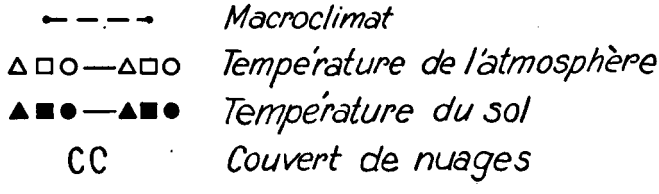
Dans l'Agropyretum la température de l'air voisine toujours celle du macroclimat; dans l'Ammophiletum et le Crucianelletum la température

de l'air s'élève davantage. Ce phénomène est sans doute dû à l'action du vent qui (nous l'avons mentionné plus haut) dans l'Agropyretum ouvert peut jouer plus librement.

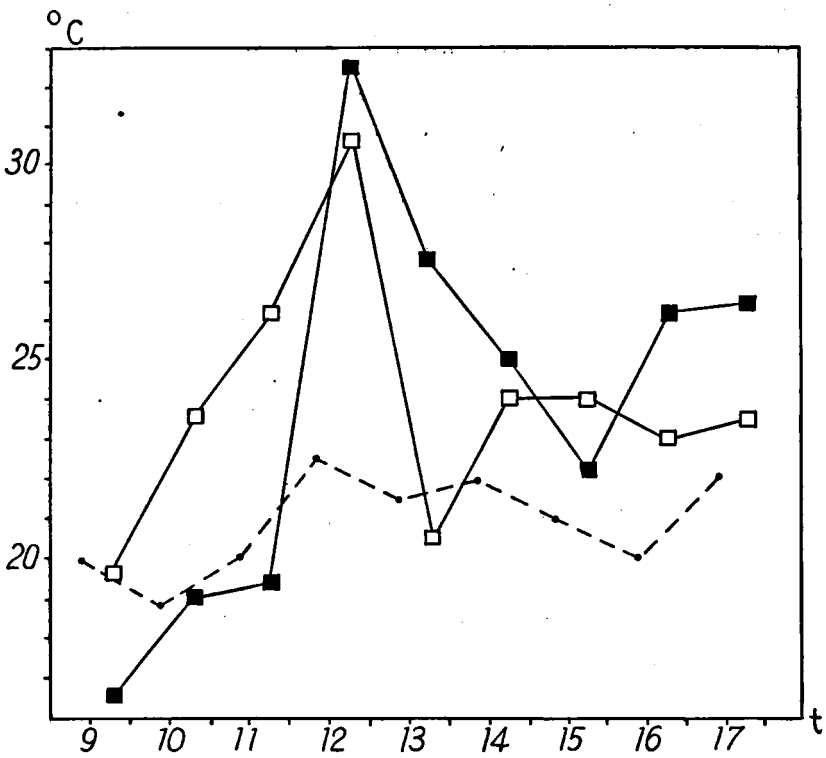
Dans l'Agropyretum la température du sol dépasse souvent de beaucoup celle de l'air. La végétation clairsemée n'y est qu'un obstacle insignifiant à la radiation de la chaleur solaire. La végétation compacte du Crucianelletum protège le sol de l'échauffement qui progresse lentement restant longtemps en dessous de celle de l'air. Dans l'Ammophiletum la température du sol ne dépassait celle de l'air qu'à partir du moment où les rayons du soleil touchaient plus directement la station située sur une pente septentrionale.



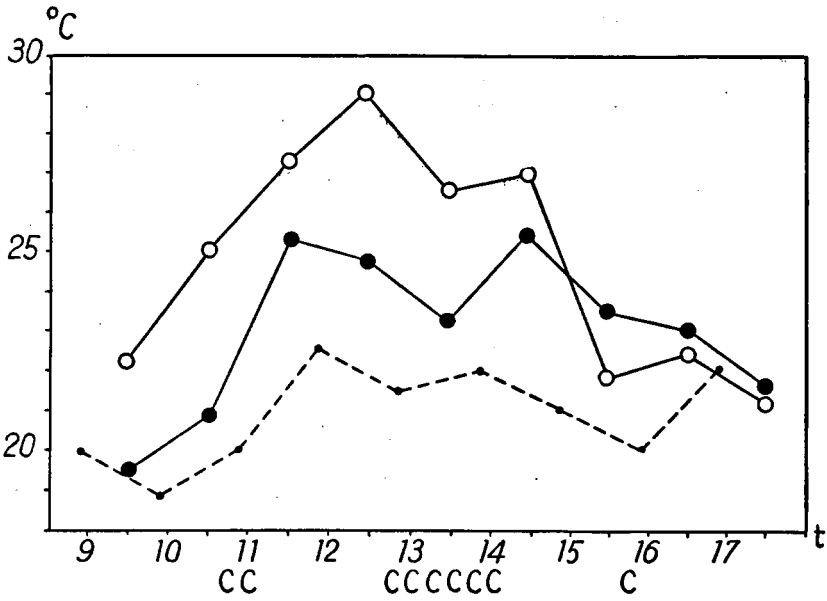
Graph 3a. La température. Agropyretum



Légende pour les graphs 3a, 3b et 3c



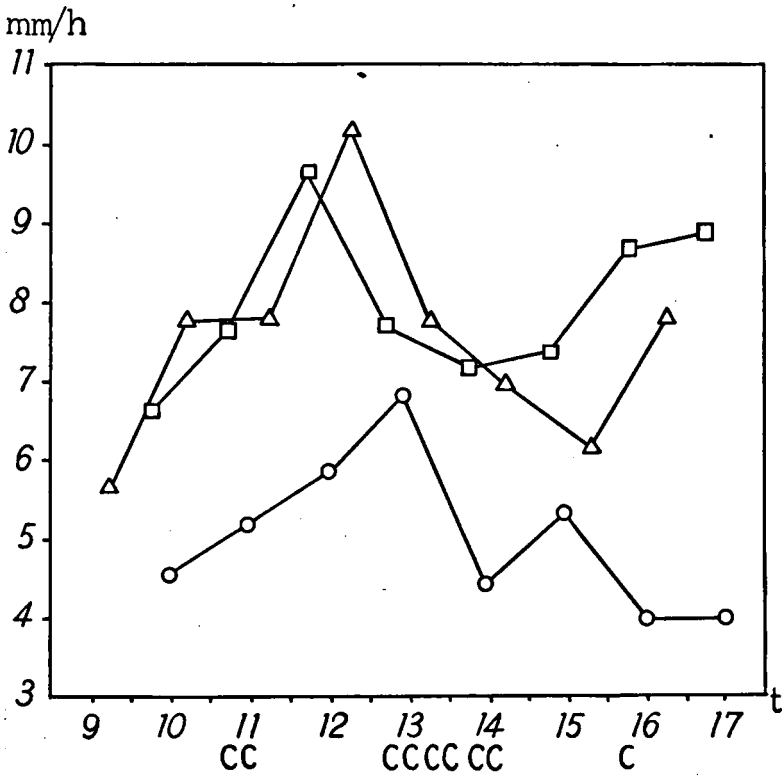
Graph 3b. La température. Ammophiletum



Graph 3c. La température. Crucianelletum

Evaporation

A l'aide d'un évaporimètre "Piche" (voir BRAUN-BLANQUET 1951) l'évaporation fut mesurée dans les trois associations en question. Graph. 4 en donne les résultats. Comme on pouvait s'y attendre, il montre que le déficit de saturation était le plus bas dans le Crucianelletum, ce qui s'explique, car la station abritée jouit d'une plus grande stabilité relative de la couche d'air.



Graph 4. L'évaporation