



HAL
open science

ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE IV. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Jean-Jacques Corre

► **To cite this version:**

Jean-Jacques Corre. ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE IV. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION CONCLUSIONS GÉNÉRALES. Vie et Milieu , 1978, pp.291 - 314. hal-02999014

HAL Id: hal-02999014

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02999014v1>

Submitted on 10 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE
DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC
ET EN CAMARGUE**

**IV. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION
CONCLUSIONS GÉNÉRALES**

par Jean-Jacques CORRE

*Laboratoire de systématique et écologie méditerranéennes
Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet,
34000 Montpellier, France*

ABSTRACT

The variability of climatic factors acts upon the main characteristics of the edaphic environment. The environmental unpredictability resulting from this situation leads to modifications in the equilibrium of plant communities. It is in those years where climatic characteristics strongly deviate from the mean that the climatic pattern is particularly important for the status of the vegetation.

INTRODUCTION

L'étude que nous avons entreprise dans des articles précédents (CORRE, 1976-1977, 1978) ne tient pas compte des possibilités d'évolution de la végétation au cours du temps. Nous avons montré, dans la première partie (CORRE, 1976), que les facteurs écologiques dominants (eau, sels solubles) qui, dans ces milieux, régissent la composition du tapis végétal sont étroitement liés aux fluctuations des conditions climatiques. On peut donc s'attendre à ce

que d'une année sur l'autre, la variabilité du climat, particulièrement accusée en région méditerranéenne, induit des transformations du couvert végétal.

1. — DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

1.1. MÉTHODES D'ÉTUDES.

Dans une communauté biologique en évolution, les éléments qui se modifient sont de plusieurs sortes. ODUM (1969) en a dressé une liste. En nous limitant à la communauté végétale, nous nous intéresserons surtout à la composition spécifique et à la structure.

L'étude de la composition floristique prendra en compte l'évolution de la liste floristique des espèces présentes, ainsi qu'une évaluation de leur importance dans la communauté. Nous l'exprimerons au moyen des fréquences relatives. Les observations ont été faites selon la méthode du relevé linéaire (GODRON, 1966 b) (CORRE, 1961-1962 et 1970). Les fréquences relatives correspondent au pourcentage de présence d'une espèce dans un nombre donné de segments contigus.

La structure d'une communauté végétale et ses variations au cours du temps peuvent être mises en évidence de plusieurs manières, GREIG-SMITH (1952) préconise l'étude de la variance dans des carrés contigus disposés le long d'une ligne. D'après cette méthode, l'auteur définit le caractère aléatoire, régulier ou contagieux de la répartition des espèces. En regroupant les carrés deux par deux, il peut évaluer la taille et la netteté des agrégats. BRERETON (1971) a appliqué ces conceptions, pour construire un modèle d'évolution de la structure de la végétation, au cours des premiers stades de colonisation de la frange côtière, dans la zone de balancement des marées. Il a montré ainsi, qu'après une phase pionnière, où la distribution des individus est aléatoire, il se forme des agrégats dont la taille augmente et la netteté diminue avec le temps. Lorsque plusieurs espèces entrent en concurrence le schéma d'évolution se modifie. La taille des agrégats se réduit, par suite d'une délimitation plus rigoureuse des niches écologiques. De plus, si chaque espèce, par action sur le milieu, améliore, là où elle est implantée, ses conditions de vie, la structure redevient plus nette.

Une autre méthode, permettant la mise en évidence de la structure, a été élaborée par GODRON (1966 a et b). D'après elle, on peut calculer, le long d'une ligne échantillonnée par segments,

unités de surface ou de volume contigus, et de nombre S , la quantité d'information liée à la répartition d'une espèce de fréquence A

$$I_A = \log_2 C \frac{A}{S} = \log_2 \frac{S!}{A!(S-A)!}$$

Cette quantité est nulle lorsque $A = 0$ ou S , c'est-à-dire lorsque l'espèce est présente ou absente sur tous les segments de la ligne. Celle-ci est alors parfaitement homogène. A l'opposé, la quantité I_A est maximale pour $A = S/2$.

Pour n espèces, la quantité d'information recueillie devient :

$$I_T = I_A + I_B + \dots + I_J$$

A, B, \dots, J représentent les n espèces inventoriées.

I_T sera d'autant plus petit que la végétation sera plus homogène, si l'on admet, avec RAUNKIAER (1918), qu'une communauté végétale est d'autant plus homogène que le pourcentage d'espèces ayant une fréquence voisine de 50 % est plus réduit. Par cette méthode, il est possible de délimiter le long d'une ligne Z où une espèce A présente une répartition hétérogène, deux unités X et Y ayant une plus grande homogénéité (GODRON, 1972). La position optimale de la limite sera atteinte lorsque l'information (I_{AX} et I_{AY}) relative à l'espèce A dans les segments X et Y sera minimale. L'information I_A relative à l'espèce, sur l'ensemble de la ligne, restant constante, on peut calculer une valeur I_R telle que

$$I_R = I_A - (I_{AX} + I_{AY})$$

ait une valeur maximale.

La mise en œuvre de la méthode consiste à déplacer la limite entre les deux unités supposées, de segments en segments, d'un bout à l'autre de la ligne et à calculer les différentes valeurs de I_R . La valeur maximale correspondra à la limite optimale cherchée.

Il n'y aurait qu'une limite optimale si l'espèce se localisait préférentiellement à l'une ou l'autre des extrémités de la ligne. En fait c'est rarement le cas et il est possible de mettre en évidence plusieurs « pics » qui délimitent les éléments de la mosaïque dessinée par l'espèce.

Dans une ligne comprenant plusieurs espèces, on peut calculer les différentes valeurs de I_R pour chacune d'entre elles. En faisant la moyenne arithmétique de I_R pour l'ensemble des espèces, à chaque position de la césure, on peut tracer une courbe qui présente une série de pics mettant en évidence la structure de la végétation sur la ligne et permettant de délimiter des unités qui auront le maximum d'homogénéité.

La valeur de I_R est fonction a priori de la position de la césure. Pour pallier cet inconvénient, GODRON et BACCOU (1975) prévo-

nisent le calcul de l'espérance mathématique I_R en fonction de cette position. On représente alors le rapport

$$I_R \text{ calculé} / I'_R \text{ « espéré ».}$$

Cette modification a comme principal avantage de mieux faire ressortir les pics qui se manifestent en début ou en fin de ligne et de rendre comparables les valeurs de I_R correspondant aux différents « pics ». Elle n'influe pas sur leur position.

A défaut d'un programme de calcul adapté à nos données, nous avons utilisé une version antérieure qui ne tient pas compte, sans inconvénient majeur, de la modification proposée par GODRON et BACCOU. Toutefois, pour faire apparaître les césures de début et de fin de ligne, nous avons découpé cette dernière en segments et nous les avons traités séparément, selon la première version de la méthode.

1.2. RÉSULTATS.

Sur le plan descriptif, on pourra schématiquement distinguer une structure verticale et une structure horizontale. La structure verticale est fonction de la répartition en strates de la végétation. Dans les milieux que nous avons étudiés, elle joue un rôle secondaire, aussi nous la négligerons. Par contre, la structure horizontale joue un rôle plus important puisqu'elle peut servir à caractériser des unités de végétation (CORRE).

Selon la taille des éléments structuraux, on distingue une macrohétérogénéité et une microhétérogénéité. La macrohétérogénéité répond, en général, à des différences floristiques importantes au sein de l'ensemble végétal. La microhétérogénéité répond plutôt à des particularités dans la répartition des individus, à l'intérieur du groupement.

Sur le plan fonctionnel, la structure peut avoir une origine autogène : elle est liée au mode de développement et de dispersion des espèces, ou avoir une origine allogène. Dans ce dernier cas, elle est en relation avec la structure du milieu.

Nous avons réalisé des observations sur quatre stations : trois en Camargue et une en Languedoc. Nous présenterons ici les résultats obtenus sur les deux plus anciennes : au bord d'un étang en Camargue, sur sol limono-argileux, (Salin de Badon) et un complexe dunaire en Languedoc, (la Figueirasse).

Pour évaluer les changements subis par la végétation, nous avons, en premier lieu, exprimé pour les parties vivantes, les varia-

tions de fréquences relatives par « poste d'observation » (1), en été et en automne, puis vérifié leurs conséquences sur la structure de la végétation et, en particulier, sur les limites des faciès. Les résultats en sont donnés sur les figures 1 et 2, pour Salin de Badon et les figures 3 et 4, pour la Figueirasse.

1.2.1. Variations de la composition floristique.

1.2.1.1. Exemple d'un d'étang temporaire sur sol limono-argileux (Salin de Badon).

La végétation appartient au groupement à *Salicornia radicans* (*Salicornietum radicans*) et présente plusieurs faciès. Nous les avons décrits (CORRE, 1977 b, Tab. I) pour l'été 1968. Leurs limites, à cette époque, sont représentées sur la Fig. 2.

Pendant la durée des observations (de septembre 1966 à septembre 1973) les conditions climatiques, déduites des données du poste météorologique de la Tour du Valat, et particulièrement la pluviosité, ont varié. Après deux années relativement sèches 1966-1967 et 1967-1968, est venue une série d'années humides (CORRE, 1976, Fig. 3 d), le maximum se situant en 1969. La répartition saisonnière des pluies n'est pas régulière, le maximum de précipitations pouvant se situer soit en début (automne-hiver) soit en fin de saison froide (hiver-printemps).

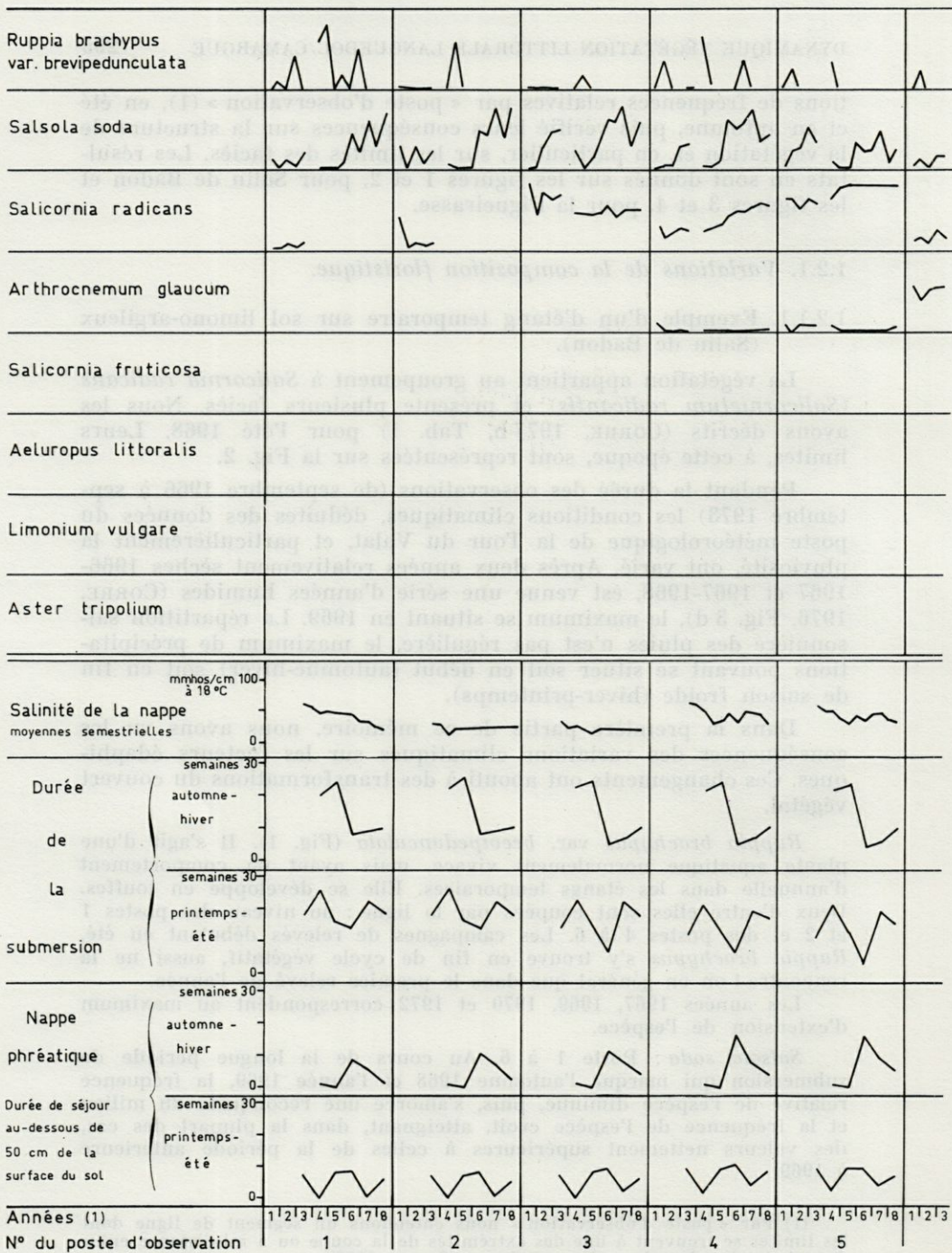
Dans la première partie de ce mémoire, nous avons vu les conséquences des variations climatiques sur les facteurs édaphiques. Ces changements ont abouti à des transformations du couvert végétal.

Ruppia brachypus var. *brevipedunculata* (Fig. 1). Il s'agit d'une plante aquatique normalement vivace, mais ayant un comportement d'annuelle dans les étangs temporaires. Elle se développe en touffes. Deux d'entre elles sont coupées par la ligne : au niveau des postes 1 et 2 et des postes 4 à 6. Les campagnes de relevés débutant en été, *Ruppia brachypus* s'y trouve en fin de cycle végétatif, aussi ne la rencontre-t-on en général que dans le premier relevé de l'année.

Les années 1967, 1969, 1970 et 1972 correspondent au maximum d'extension de l'espèce.

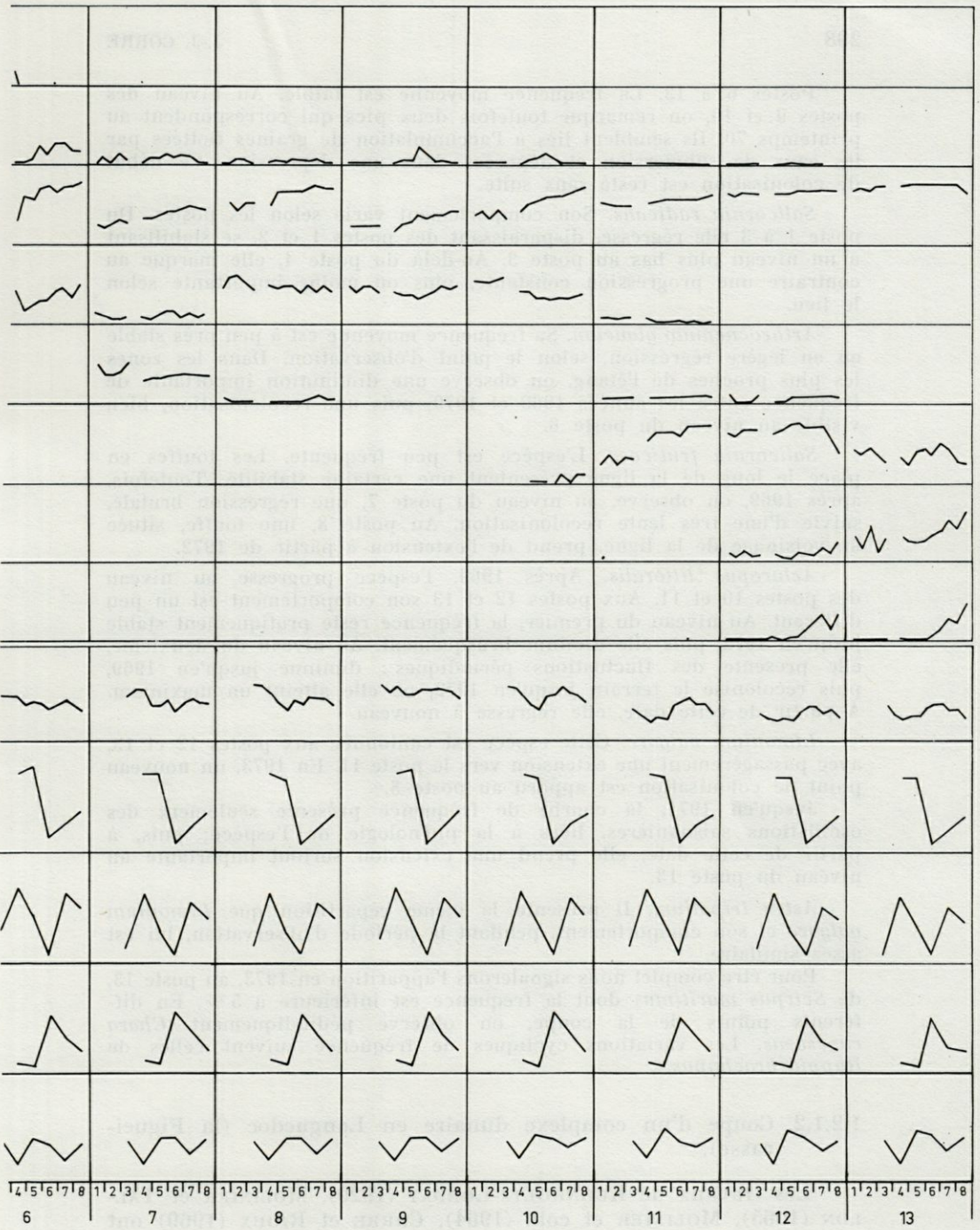
Salsola soda : Poste 1 à 6. Au cours de la longue période de submersion qui marque l'automne 1968 et l'année 1969, la fréquence relative de l'espèce diminue, puis, s'amorce une reconquête du milieu et la fréquence de l'espèce croît, atteignant, dans la plupart des cas, des valeurs nettement supérieures à celles de la période antérieure à 1969.

(1) Par « poste d'observation » nous entendons un segment de ligne dont les limites se trouvent à une des extrémités de la coupe ou à mi-distance entre deux batteries de tubes piézométriques (CORRE, 1976).



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.

1 : 1966 2 : 1967 3 : 1968 4 : 1969



5 : 1970 6 : 1971 7 : 1972 8 : 1973.

FIG. 1. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à Salin de Badon.

Postes 6 à 13. La fréquence moyenne est faible. Au niveau des postes 9 et 10, on remarque toutefois deux pics qui correspondent au printemps 70. Ils semblent liés à l'accumulation de graines flottées par les eaux de submersion et déposées dans une dépression. Ce début de colonisation est resté sans suite.

Salicornia radicans. Son comportement varie selon les postes. Du poste 1 à 3 elle régresse, disparaissant des postes 1 et 2, se stabilisant à un niveau plus bas au poste 3. Au-delà du poste 4, elle marque au contraire une progression constante, plus ou moins importante selon le lieu.

Arthrocnemum glaucum. Sa fréquence moyenne est à peu près stable ou en légère régression, selon le point d'observation. Dans les zones les plus proches de l'étang, on observe une diminution importante de fréquence entre les années 1969 et 1970, puis une recolonisation, bien visible au niveau du poste 6.

Salicornia fruticosa. L'espèce est peu fréquente. Les touffes en place le long de la ligne présentent une certaine stabilité. Toutefois, après 1969, on observe, au niveau du poste 7, une régression brutale, suivie d'une très lente recolonisation. Au poste 8, une touffe, située au voisinage de la ligne, prend de l'extension à partir de 1972.

Aeluropus littoralis. Après 1969, l'espèce progresse au niveau des postes 10 et 11. Aux postes 12 et 13 son comportement est un peu différent. Au niveau du premier, la fréquence reste pratiquement stable jusqu'en 1972, puis elle diminue brusquement. Au niveau du deuxième, elle présente des fluctuations périodiques : diminue jusqu'en 1969, puis recolonise le terrain jusqu'en 1972, où elle atteint un maximum. A partir de cette date, elle régresse à nouveau.

Limonium vulgare. Cette espèce est cantonnée aux postes 12 et 13, avec passagèrement une extension vers le poste 11. En 1973, un nouveau point de colonisation est apparu au poste 8.

Jusqu'en 1971, la courbe de fréquence présente seulement des oscillations saisonnières, liées à la phénologie de l'espèce; puis, à partir de cette date, elle prend une extension surtout importante au niveau du poste 13.

Aster tripolium. Il présente la même répartition que *Limonium vulgare* et son comportement, pendant la période d'observation, lui est assez similaire.

Pour être complet nous signalerons l'apparition en 1973, au poste 13, de *Scirpus maritimus* dont la fréquence est inférieure à 5 %. En différents points de la coupe, on observe périodiquement *Chara canescens*. Les variations cycliques de fréquence suivent celles de *Ruppia brachypus*.

1.2.1.2. Coupe d'un complexe dunaire en Languedoc (la Figuerasse).

Les travaux de KUHNHOLTZ-LORDAT (1929), MOLINIER et TALON (1965), MOLINIER et coll. (1964), CORRE et RIOUX (1969) ont

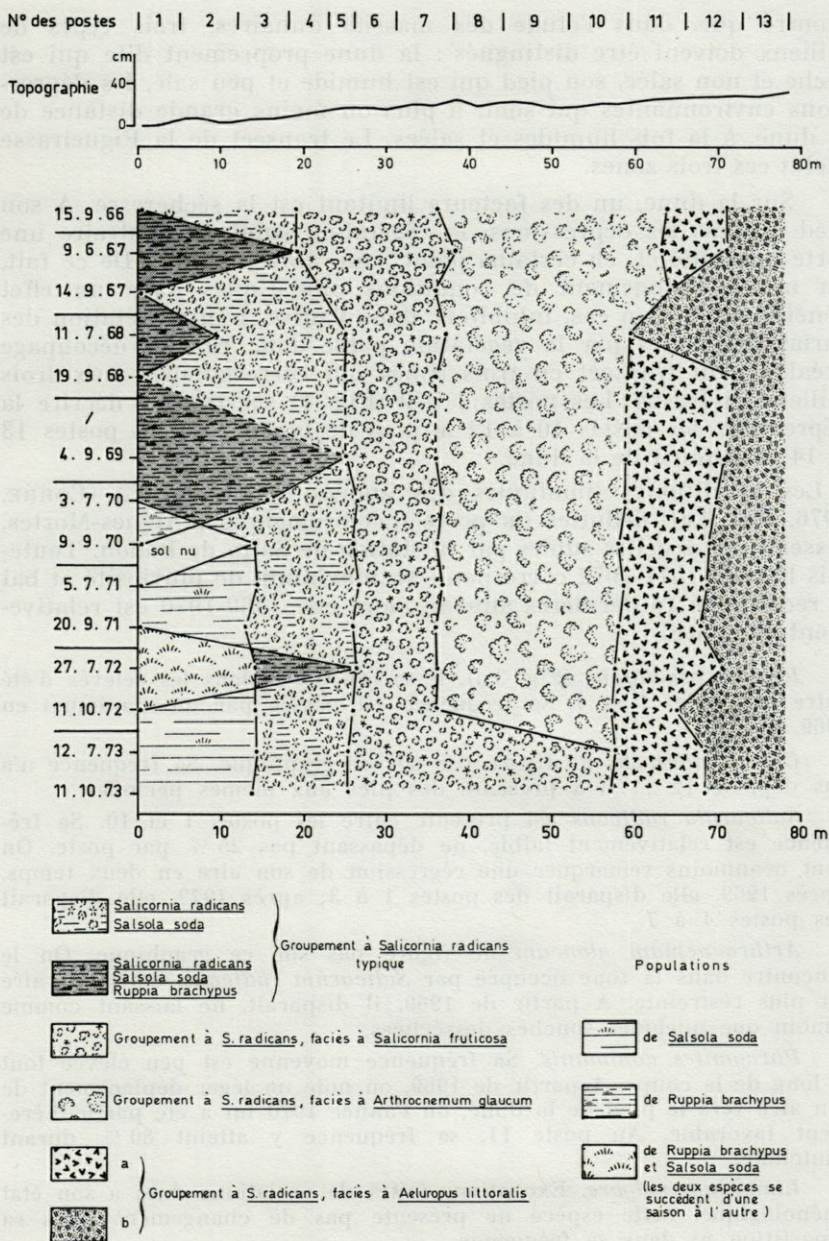


FIG. 2. — Variations des limites de groupements à Salin de Badon.

montré que, dans l'étude des massifs dunaires, trois types de milieux doivent être distingués : la dune proprement dite qui est sèche et non salée, son pied qui est humide et peu salé, les dépressions environnantes qui sont, à plus ou moins grande distance de la dune, à la fois humides et salées. Le transect de la Figueirasse inclut ces trois zones.

Sur la dune, un des facteurs limitant est la sécheresse. A son pied et dans les dépressions, la végétation subit au contraire une forte humidité et, en certains points, une forte salinité. De ce fait, un même changement de conditions climatiques aura un effet bénéfique dans un cas, inhibiteur dans l'autre. L'interprétation des variations subies par la végétation passe donc par un découpage préalable du transect en trois zones qui correspondent aux trois milieux ci-dessus. Les postes 1 à 9 (Fig. 4) serviront à décrire la dépression, les postes 10 à 12 le pied de la dune et les postes 13 et 14 le sommet de la dune.

Les conditions climatiques des années 1967 et 1973 (CORRE, 1976, Fig. 3 c), déduites du poste météorologique d'Aigues-Mortes, ressemblent à celles subies par la station de Salin de Badon. Toutefois l'année 1971-1972 correspond au maximum de pluviosité et bat le record des 16 dernières années, alors que 1969-1970 est relativement plus sec.

Ruppia brachypus (Fig. 3 a). Il se rencontre dans les relevés d'été entre les postes 1 et 4. Sa fréquence est passée par un maximum en 1969 et 1972.

Chara canescens ne figure pas sur ce graphique. Sa fréquence n'a pas dépassé 12 %. Il a présenté des pics aux mêmes périodes.

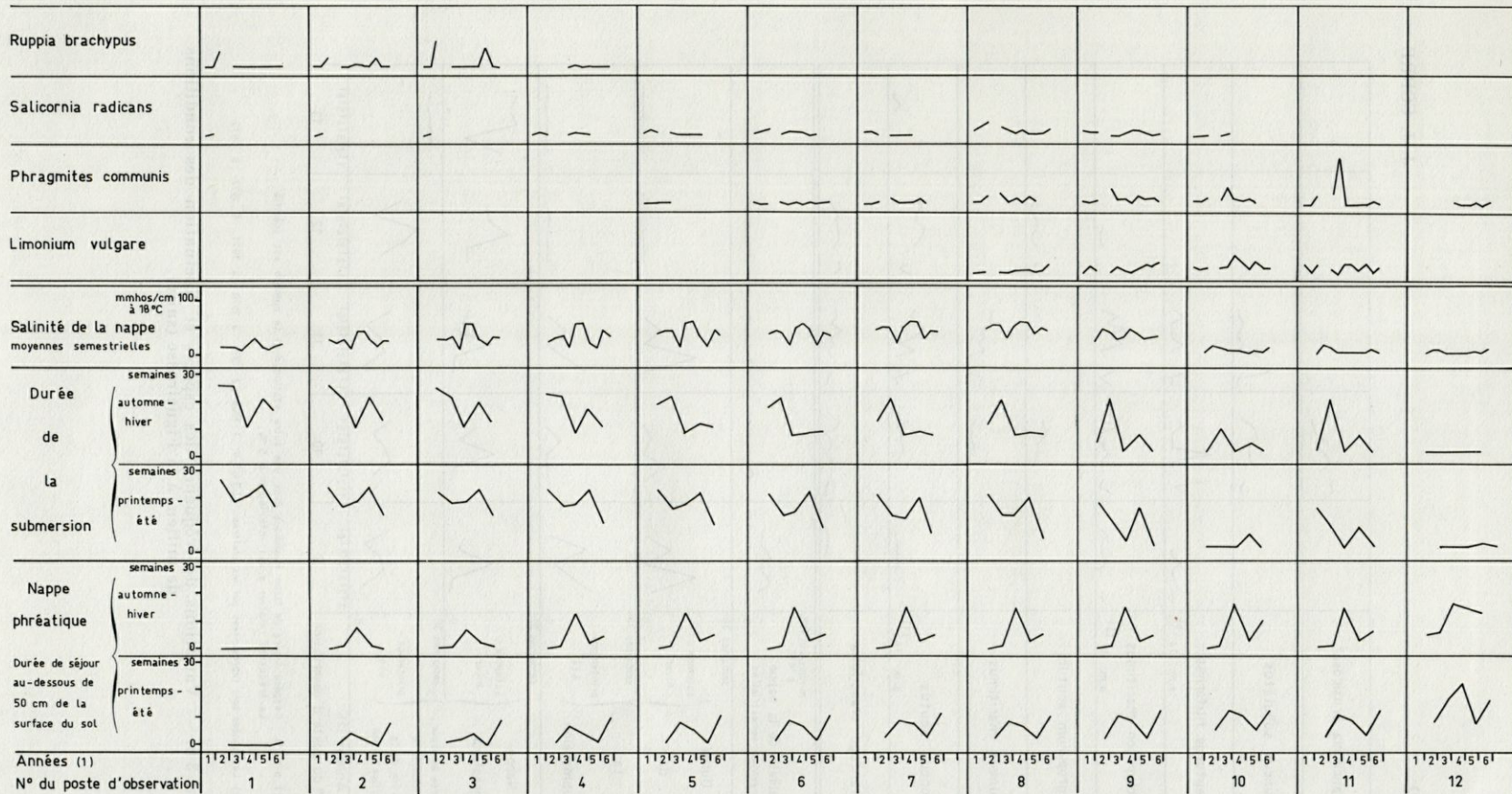
Salicornia radicans est présente entre les postes 1 et 10. Sa fréquence est relativement faible, ne dépassant pas 25 % par poste. On peut néanmoins remarquer une régression de son aire en deux temps. Après 1969, elle disparaît des postes 1 à 3; après 1972, elle disparaît des postes 4 à 7.

Arthrocnemum glaucum ne figure pas sur ce graphique. On le rencontre dans la zone occupée par *Salicornia radicans*, mais son aire est plus restreinte. A partir de 1969, il disparaît, ne laissant comme témoin que quelques souches desséchées.

Phragmites communis. Sa fréquence moyenne est peu élevée tout le long de la coupe. A partir de 1969, on note un léger déplacement de son aire vers le pied de la dune, où l'année 1970 lui a été particulièrement favorable. Au poste 11, sa fréquence y atteint 80 % durant l'automne.

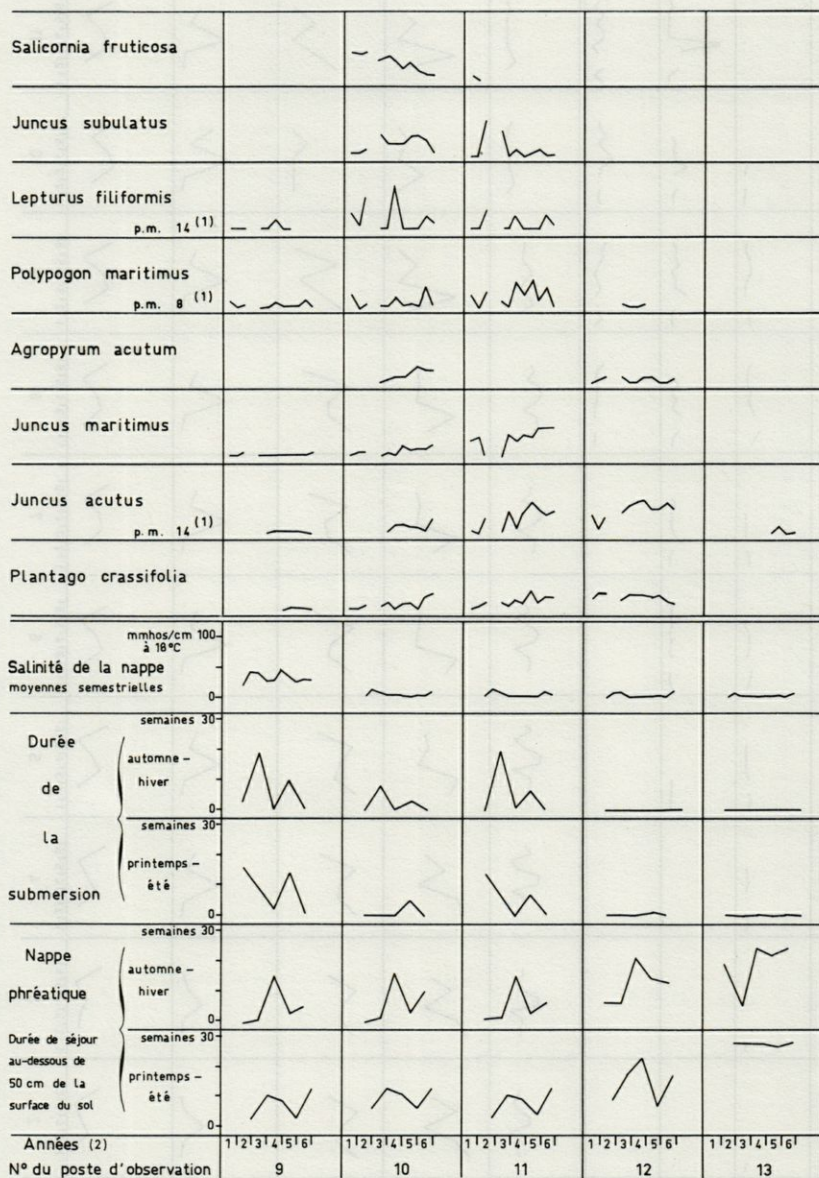
Limonium vulgare. Exceptions faites de variations dues à son état phénologique, cette espèce ne présente pas de changement dans sa répartition ni dans sa fréquence.

Phragmites communis et *Limonium vulgare* font la transition entre la baisse et le pied de la dune. A ces deux espèces il faut ajouter



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6. 1 : 1968 2 : 1969 3 : 1970 4 : 1971 5 : 1972 6 : 1973

Fig. 3 a. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figueirasse.



(1) p.m. 14 : l'espèce figure de façon épisodique dans une autre station dont le numéro est spécifié. La fréquence relative y est inférieure à 5%.

(2) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6. 1 : 1968 2 : 1969 3 : 1970 4 : 1971 5 : 1972 6 : 1973.

FIG. 3b. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figueirasse (suite).

Suaeda maritima et *Limonium bellidifolium*. Leur fréquence relative est trop basse pour donner lieu à une interprétation poste par poste, mais l'étude de leur fréquence absolue, cumulée sur toute leur aire, du poste 6 ou poste 10, montre d'années en années, des variations qui méritent notre attention. Sur le tableau I, on peut distinguer 3 pics de fréquence : en 1968, de 1970 à 1971 et en 1973.

TABLEAU I

Variations de fréquence absolue de *Limonium bellidifolium* et *Suaeda flexilis* le long du transect de la Figueirasse.

	5/68	9/68	7/69	6/70	9/70	7/71	9/71	7/72	10/72	7/73	10/73
<i>Limonium bellidifolium</i>	0	2	0	0	1	4	2	0	1	6	3
<i>Suaeda flexilis</i>	2	10	0	0	5	5	5	1	0	0	12

Les espèces qui occupent le pied de la dune sont représentées sur la figure 3 b. Ce sont :

Salicornia fruticosa. Sa fréquence a diminué tout au long de la période d'observation.

Juncus subulatus. Les années 1969-70 et 1972 correspondent à son maximum d'extension.

Lepturus filiformis et *Polypogon maritimus* sont deux espèces annuelles, présentant des variations de fréquence périodiques très accusées, en partie liées à leur cycle phénologique. Leur développement a été gêné à deux époques (sauf au poste 1 pour *Polypogon maritimus*), ce qui se traduit par une fréquence réduite en 1970 et 1972.

Agropyrum acutum. Il progresse au niveau du poste 10. Au poste 12, il fluctue autour d'une valeur moyenne stable. L'automne 1970 et le printemps 1972 correspondent au maximum de régression. Chacune de ces périodes est suivie d'une phase de reconquête.

Juncus maritimus et *Juncus acutus* progressent, tout en présentant des fluctuations passagères dont certaines sont liées au cycle phénologique. Chez *Juncus acutus* l'augmentation de fréquence s'accompagne d'un élargissement de son aire.

Plantago crassifolia. Chez cette espèce on observe une augmentation de fréquence, sauf au niveau du poste 12 où elle est stable.

Sur la figure 3 c nous avons représenté les caractéristiques propres à deux groupes d'espèces. Le premier est constitué par *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaurium umbellatum*, *Crepis bulbosa*, *Odontites lutea*, *Chlora imperfoliata* et *Scirpus romanus*. Il caractérise aussi bien le pied que le sommet de la dune. Le deuxième groupe comprend *Helichrysum stoechas*, *Phleum arenarium* et *Ammophila arenaria*. Il se localise au flanc et au sommet de la dune.

Parmi les espèces du premier groupe, il est nécessaire de réserver une place à part pour *Scirpus romanus* et pour *Chlora imperfoliata*.

La position de la première, au pied de la dune, correspond à une extension de son aire, à partir de 1970. La seconde est en régression et ne se trouve plus, en 1973, qu'aux postes 11 et 14.

Les cinq autres espèces (*Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa*, *Odontites lutea*) régressent au pied de la dune en 1969 ou 1972 et colonisent par contre, le point le plus élevé (poste 13). La fréquence de chacune d'entre elles varie beaucoup selon les saisons et l'année. Au sommet de la dune, l'année 1972 paraît leur être assez favorable. Au pied, il semble que ce soit plutôt l'année 1971 et pour certaines 1968. A mi-pente (poste 12) *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Odontites lutea* trouvent leur meilleur développement en 1971, tandis que *Centaureum umbellatum* et *Crepis bulbosa* sont plus fréquents en 1972.

Dans le deuxième groupe, *Ammophila arenaria* et *Phleum arenarium* sont en régression. *Saccharum ravennae* et *Helichrysum stoechas* fluctuent autour d'une valeur de fréquence moyenne stable. A la fin de l'été 1970, elles régressent, puis reconquièrent le terrain perdu.

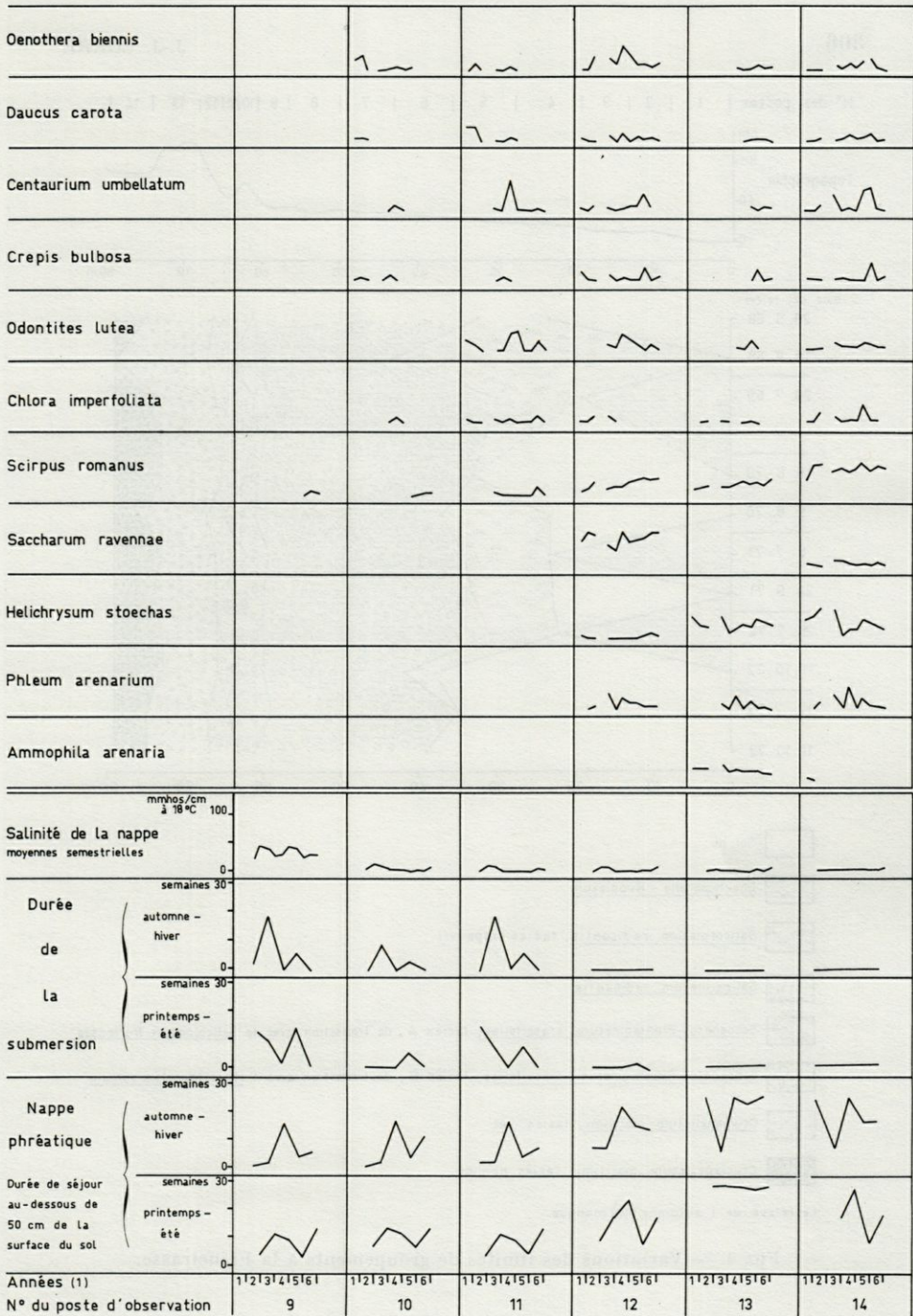
1.2.1.3. Conclusions sur les variations de composition floristique.

A la suite de ce cycle d'observations nous avons pu aboutir aux premières constatations suivantes.

a) Il est possible de classer les espèces en différents groupes selon le mode de variations de leur répartition ou de leur fréquence. Pour certaines les variations sont cycliques, pour d'autres elles sont monotones pendant la période d'observation. Les variations monotones correspondent selon leur sens, soit à une colonisation du milieu par une espèce nouvelle pour la station, soit à une élimination progressive. Nous ne devons cependant pas oublier que le caractère monotone peut n'être qu'apparent et cacher un cycle de période supérieure à celle des observations.

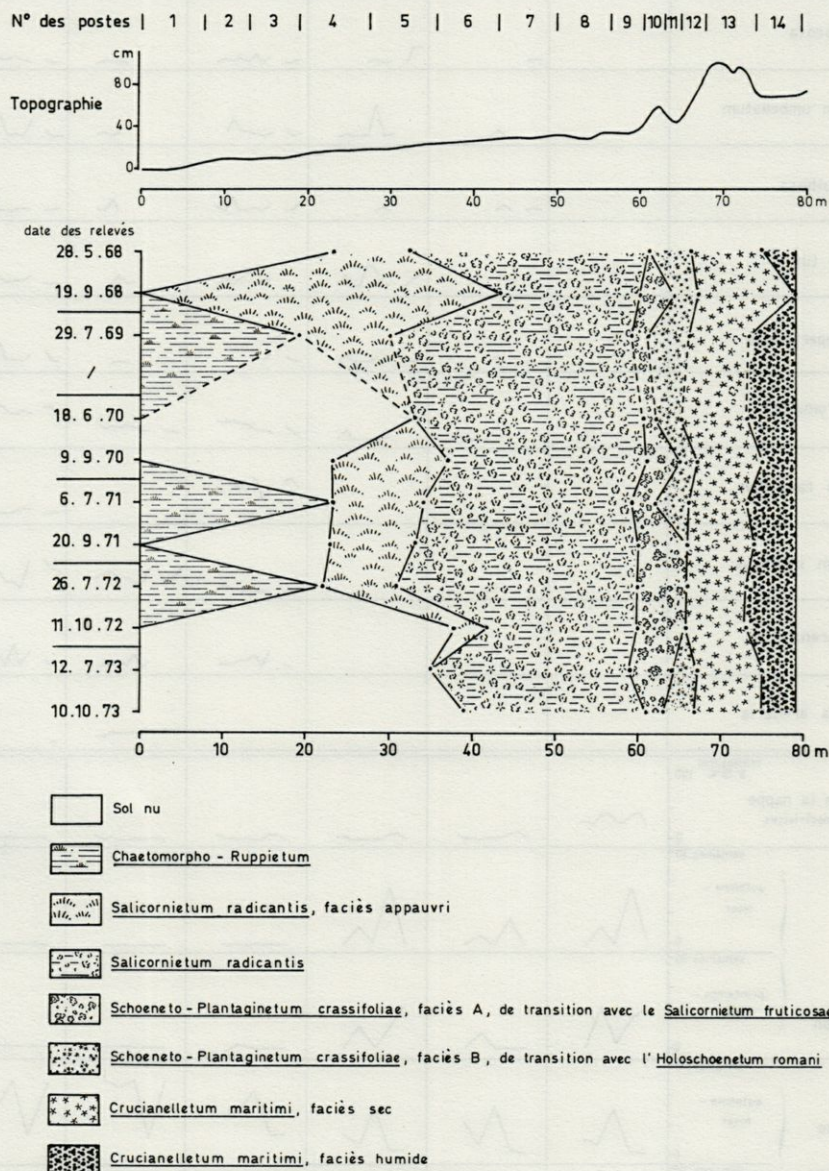
Parmi les espèces ayant présenté des variations cycliques, nous pouvons citer : *Ruppia brachypus*, *Salsola soda*, *Lepturus filiformis*, *Helichrysum stoechas*, *Saccharum ravennae*, etc. Parmi celles qui manifestent des variations monotones, certaines régressent. Ce sont, à la Figueirasse : *Salicornia radicans*, *Arthrocnemum glaucum*, *Salicornia fruticosa*, *Ammophila arenaria*, *Phleum arenarium*. D'autres marquent une progression plus ou moins nette. Tel est le cas de *Scirpus romanus*, *Juncus acutus* et *Juncus maritimus*, à la Figueirasse, *Aeluropus littoralis*, *Statice limonium* et *Aster tripolium*, à Salin de Badon.

Il est intéressant de noter, qu'à l'occasion d'une variation du milieu, une identité de comportement peut se manifester chez plusieurs espèces de la biocoenose, ce qui fournit un argument supplémentaire à la notion de groupe écologique. L'exemple d'*Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa* et *Odontites lutea* est typique à cet égard.



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1:1968 2:1969 3:1970 4:1971 5:1972 6:1973

FIG. 3 c. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figuerasse (suite).



Le relevé de l'automne 1969 manque.

FIG. 4. — Variations des limites de groupements à la Figueirasse.

b) Bien que ce type de milieu soit considéré comme azonal, l'évolution de la communauté végétale est guidée par le climat. Par exemple, à Salin de Badon, la stabilité ou même la régression d'*Arthrocnemum glaucum*, espèce caractéristique des milieux à très forte salure, l'apparition de nouveaux points de colonisation pour certaines espèces moins tolérantes (ou résistantes) vis-à-vis du sel, telles qu'*Aeluropus litoralis*, *Limonium vulgare* ou *Salicornia fruticosa*, dans des zones où *Arthrocnemum glaucum* était seul présent, doivent être mises en parallèle avec la diminution générale des salinités. Elle se traduit par un nivellement de leurs valeurs, conséquence probable de la plus forte pluviosité observée depuis 1969.

Les valeurs maximales des fréquences absolues de *Suaeda flexilis* et de *Limonium bellidifolium* sont également à mettre en corrélation avec les caractéristiques climatiques propres aux années 1968, 1970, 1971 et 1973 qui furent relativement plus sèches, ce qui détermina une moindre submersion.

Les variations observées dans le couvert végétal sont souvent fonction de la station considérée. Par exemple, à Salin de Badon, *Salicornia radicans* régresse sur une partie de la coupe (postes 1 à 3) et progresse sur l'autre (postes 4 à 13). A la Figueirasse : *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa* disparaissent au pied de la dune, alors qu'ils colonisent son sommet. Ce déplacement de leur aire de répartition peut être considéré comme une conséquence des fluctuations des conditions climatiques. En effet, au bas de la dune, dans un milieu où prévaut l'excès d'humidité, les années sèches leur sont favorables (1968, 1971), alors qu'en années humides elles se réfugient sur le sommet de la dune devenu moins xérique. La colonisation du sommet par *Odontites lutea* et la disparition de *Chlora imperfoliata* au pied de la dune est un phénomène du même genre.

c) Pour comprendre le comportement de certaines espèces, il est nécessaire de tenir compte du synchronisme entre les cycles mésologiques saisonniers et le rythme phénologique des espèces. Les cycles de submersion nous ont fourni plusieurs exemples qui illustrent cette règle. Ainsi, *Ruppia brachypus* a une fréquence d'autant plus élevée que la submersion printanière est plus prolongée. A la Figueirasse, bien que les années 1968-1969 et 1969-1970 aient des durées de submersions annuelles comparables, la fréquence de *Ruppia brachypus* est plus importante en 1968-1969, où la submersion printanière était plus longue. En 1971-1972, les mêmes conditions se retrouvent au printemps et la fréquence de cette espèce présente un nouveau pic. Il n'en est cependant pas toujours ainsi. A Salin de Badon, la fréquence de *Ruppia brachypus* est, en 1970, pour certains postes, supérieure à celle de 1969 bien que la submersion printanière soit de plus courte durée. Ceci

est une conséquence des conditions locales de submersion qui régnaient pendant l'été de 1969 et ont permis à l'espèce de passer le cap critique de cette saison, à l'état de vie active. Elle a alors retrouvé son statut de vivace, ce qui l'a considérablement avantagée.

Phragmites communis est par contre plus favorablement influencé par les submersions automnales. Sa fréquence la plus élevée se situe à la Figueirasse, après l'automne 1969, alors que la submersion de 1972, mieux répartie tout au long de la saison froide, a été sans action appréciable.

Enfin, au pied de la dune de la Figueirasse, *Polypogon maritimus* et surtout *Lepturus filiformis* voient leurs peuplements réduits par les submersions, surtout lorsqu'elles se situent en automne car leurs jeunes plantules sont détruites lorsqu'elles sont recouvertes par l'eau.

d) Les années dont les caractéristiques climatiques diffèrent beaucoup de la moyenne jouent un rôle important sur le devenir de la végétation. Les conditions momentanées qui se manifestent alors agissent directement ou indirectement sur le végétal.

A Salin de Badon, la disparition de *Salicornia radicans* dans les parties les plus basses de la coupe, en 1969, la diminution de fréquence de *Salicornia fruticosa* et d'*Arthrocnemum glaucum* la même année, sont des exemples typiques de l'action directe des submersions prolongées de 1969. A la Figueirasse, ce sont également les très fortes submersions de 1969 et 1972 qui ont amené la régression de *Salicornia radicans* et d'*Arthrocnemum glaucum*.

En ce qui concerne les actions indirectes, nous nous référons à un travail d'HELWANI (1971) sur l'activité biologique du sol au niveau de la coupe de terrain de Salin de Badon. Il y montre qu'en 1970, à la suite de l'hécatombe de coquillages qui suivit le retour à des conditions hydriques plus habituelles, l'activité micro-biologique a été exceptionnellement forte dans la partie basse du transect. Il s'ensuivit un enrichissement du substrat en substances azotées qui a profité à la végétation et en particulier à *Salsola soda* dont le développement est plus vigoureux à partir de cette époque.

e) Les changements dans les conditions de milieu entraînent une modification des conditions de concurrence entre espèces. La diminution de fréquence d'*Aeluropus littoralis* aux postes 12 et 13 et l'augmentation dans le même temps de celle d'*Aster tripolium* et de *Limonium vulgare* paraissent bien en être la conséquence. Les mêmes relations peuvent être invoquées à la Figueirasse entre *Salicornia fruticosa* et *Agropyrum acutum*, cette dernière prenant la place de la Salicorne.

L'augmentation de fréquence des Joncs semble avoir un effet bénéfique sur *Plantago crassifolia*. Cette action est indirecte : les joncs protégeant le plantain qui est très pâturé par les lapins.

1.2.2. Variations de structure de la végétation.

Sur les figures 2 et 4, nous avons représenté les limites des unités de végétation telles qu'elles ressortent de la détermination des « limites optimales » (GODRON, 1972).

1.2.2.1. Pour Salin de Badon.

Les résultats les plus marquants sont :

— la réduction d'étendue du faciès typique du *Salicornietum radicans*, à partir de 1969, et son remplacement par une population de *Salsola soda* que relaie saisonnièrement une population de *Ruppia brachypus* var. *brevipedunculata*;

— la réduction d'étendue jusqu'en 1968 du faciès à *Salicornia fruticosa* puis, à nouveau son extension, à partir de 1972, par atténuation des différences avec le faciès voisin à *Arthrocnemum glaucum*;

— la progression du faciès à *Aeluropus littoralis* aux dépens de celui à *Arthrocnemum glaucum*.

1.2.2.2. Pour la Figueirasse.

Du fond de la dépression vers le sommet de la dune, on peut mettre en évidence un certain nombre d'unités. Nous en avons établi la diagnose dans une communication au Congrès international sur les dunes (CORRE, 1971).

— La limite inférieure du *Salicornietum radicans*, faciès appauvri, correspond à la limite d'extension de *Salicornia radicans*. Les variations d'étendue que subit ce faciès sont la conséquence des périodes de submersion de 1969 et 1972.

— Les limites d'extension de *Phragmites communis* et de *Suaeda flexilis*, ainsi qu'une différence de structure de la population de *Salicornia radicans*, déterminent la limite entre les deux faciès du *Salicornietum radicans*. Cette coupure présente des fluctuations qui sont à l'image de celles des populations qui servent à définir ces deux unités de végétation.

— La situation du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* le long de la coupe est à peu près stable, mais l'étendue prise par l'un ou l'autre de ses faciès varie. Le faciès A l'emporte sur le faciès B lorsque la salinité augmente.

— Les deux faciès du *Crucianelletum maritimi* ont également une limite stable hormis l'éclipse, à la fin de l'été 1968 du faciès humide, due à une faible pluviosité annuelle.

1.2.2.3. Conclusion.

La structure que nous venons de décrire, tant à la Figueirasse qu'à Salin de Badon, correspond à des différences du milieu extérieur, aussi est-elle à considérer comme allogène.

Les limites entre unités de végétation varient d'autant moins que les facteurs qui déterminent la structure du milieu sont stables et que la communauté est plus riche en espèces, particulièrement en vivaces.

A la Figueirasse, la structure du milieu est déterminée par la topographie. Dans la dépression, les unités de végétation sont définies à partir d'un petit nombre d'espèces. De plus, elles sont soumises à des durées de submersion très dépendantes des conditions climatiques de l'année, ce qui explique la variabilité de leurs limites. Au niveau de la dune, les conditions de milieu sont liées à un relief bien marqué permettant une meilleure individualisation des milieux. Le modelé dunaire est resté, tout au long de la période d'observation à peu près constant, aussi les fluctuations spatiales du *Crucianelletum maritimae* et du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* sont-elles plus atténuées que celles du *Salicornietum radicans*, d'autant que le nombre d'espèces y est plus important. Les caractéristiques climatiques annuelles, agissant sur les conditions d'aridité au sommet de la dune ou sur l'importance des écoulements d'eau douce ou peu salée à son pied, amènent par contre, des fluctuations plus importantes de la limite des faciès.

A Salin de Badon, les unités de végétation sont toutes floristiquement pauvres. La structure de la végétation traduit des conditions de milieu liées d'une part à la diversité des nappes phréatiques, conséquence de l'hétérogénéité sédimentologique de la station, d'autre part des conditions de surface (submersion) liées à la topographie. Dans la partie amont de la coupe, les caractéristiques de la nappe constituent le principal facteur limitant. Les variations observées sont dues d'une part à la tendance vers un nivellement des salinités par adoucissement du milieu, d'autre part à la pauvreté spécifique des unités de végétation, ce qui fait qu'un petit nombre d'espèces peut en modifier considérablement les caractéristiques. Dans la partie basse de la coupe, l'effet des conditions de surface domine. Comme pour la dépression à la Figueirasse, la topographie étant peu accusée et le nombre d'espèces réduit, la répartition des communautés varie avec une grande amplitude, au gré des conditions climatiques de l'année.

En résumé, l'étude dans le temps montre que la biocoenose peut présenter des fluctuations de composition floristique et qu'elle se comporte comme un système ouvert échangeant des espèces avec les communautés voisines.

Un « instantané » du tapis végétal fixe les différentes phases de cette évolution que l'on retrouve dans les tableaux d'association. Ceci explique le flou qui apparaît dans les diagnoses et le grand nombre de faciès, variantes ou sous-associations de transition. On peut alors se demander si, dans certains cas, « l'association » ne doit pas être considérée comme cet ensemble de subdivisions. Chacune d'entre elle ne représenterait qu'un des aspects de l'association, au cours de variations passagères du milieu.

2. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES A L'ÉTUDE DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE

Ce travail a eu pour but de décrire sur des bases floristiques et écologiques, la structure et l'évolution de biocoenoses végétales dans les milieux salés du Languedoc et de Camargue. Les méthodes employées permettent de justifier de nouvelles affinités entre groupements végétaux et de mettre en évidence les facteurs ayant une importance majeure dans leur répartition et leur évolution.

Résumant les correspondances et les subordinations entre unités climatiques et unités de végétation, EMBERGER (1971) écrivait : « Guidée par de tels principes, la géographie botanique devient une science rationnelle. Les véritables homologues peuvent être dégagées, car on est conduit à ne comparer que ce qui est vraiment comparable, à unir ce qui est réellement apparenté, sans que l'on soit égaré par la diversité floristique. C'est, en effet, la conformité plus ou moins grande des milieux qui est le critère permettant de faire des rapprochements phytogéographiques rationnels et de grouper l'ensemble des faits en un corps de doctrine unique ». Cette conception reste valable même si le climat n'est pas le facteur discriminant. La recherche de ce « corps de doctrine unique » a été le fil conducteur de notre travail. Elle suppose l'établissement d'une hiérarchie des facteurs jouant un rôle sur la répartition de la végétation. La mise en évidence des groupes écologiques et des espèces indicatrices a eu pour but de favoriser cette approche.

Les enganes, les prés salés, les roselières, les prairies humides, faiblement salées sont les principales unités de végétation qui bordent les étangs littoraux. Chacune possède une individualité écologique liée à des caractéristiques édaphiques propres. Des ensembles de groupes écologiques ou d'espèces indicatrices les traduisent. Aux enganes correspondent les écailles de salinité 1 à 3, aux prés salés l'écaille 5, aux prairies humides, faiblement salées l'écaille 6, aux roselières l'écaille 4 (CORRE, 1977 (a), Tabl. XI). Entre chacune de ces unités existent des liaisons qui se matérialisent par des groupes écologiques ou des espèces indicatrices de transition. Le groupe à *Agropyrum elongatum* marque un passage entre les enganes et les prés salés. Entre les enganes, les prés salés et les roselières se situe le groupe à *Aeluropus littoralis* et, parmi les espèces indicatrices, *Juncus maritimus*, *Atriplex hastata*, *Limonium vulgare*. Entre les prés salés et les roselières, nous avons : *Agrostis maritima* et le groupe à *Althaea officinalis*. Enfin, entre les prés salés et les prairies humides, faiblement salées nous trouvons le groupe à *Daucus carota*.

A une échelle plus grande apparaissent les groupements qui correspondent à une combinaison originale des groupes écologiques et d'espèces indicatrices. Chaque groupement traduit une particularité du milieu. Là aussi des liaisons existent entre groupements. Elles se manifestent par des groupes ou des espèces communes.

Ce sont ces nouvelles bases de classification qui nous ont amené à revoir certaines affinités entre associations végétales et à proposer de nouvelles subdivisions.

La constitution d'un groupe écologique n'est valable que dans certaines limites. Tous les auteurs qui ont employé la notion de groupe écologique reconnaissent sa valeur « régionale ». Cela tient à l'hétérogénéité des populations d'une même espèce ou à des différences régionales de facteurs limitants abiotiques ou biotiques.

Une autre limite à la définition du groupe tient à l'échelle d'échantillonnage. Pour établir des groupes, nous avons toujours comparé des échantillons prélevés sur l'aire minimale de l'individu de phytocoenose, ce qui nous a conduit à comparer entre elles des « stations », au sens écologique du terme. Nous avons ainsi mis l'accent sur des similitudes ou des différences de milieu. Si nous étudions la végétation avec une unité d'échantillonnage de plus petite taille, par exemple, le segment de lecture de certaines de nos coupes (10 cm), nous mettrons en évidence, d'un segment à l'autre, non plus tellement des différences de biotopes, qu'un mode de distribution des individus, lié à leur morphologie, à leur mode de reproduction ou de dispersion. Le sujet étudié et les faits mis en

évidence sont totalement différents et il est bien normal qu'on ne puisse décrire des groupes écologiques en comparant des échantillons aussi petits.

La structure de la végétation littorale ne peut être entièrement comprise par une analyse statique. L'examen de son évolution permet de mettre en évidence le rôle, généralement indirect, joué par le climat. Deux éléments doivent être pris en compte :

— les cycles pluviothermiques pluriannuels qui orientent l'évolution et dont la concordance avec les cycles phénologiques détermine les possibilités de vie des espèces;

— les années exceptionnelles qui bouleversent la structure des écosystèmes et de ce fait les rajeunissent sans cesse.

Les modifications de composition floristique déterminées par ces fluctuations climatiques nous conduisent à penser que « l'association » doit être définie en prenant en considération cet aspect de la dynamique de la végétation. Bien des variantes, faciès ou sous-associations correspondraient alors à l'expression floristique des oscillations passagères d'un type de milieu qu'elle caractérise.

RÉSUMÉ

La variabilité des conditions climatiques agit sur les caractéristiques du milieu édaphique. L'instabilité du milieu qui en résulte provoque des modifications de l'équilibre des biocoenoses végétales. Les données dont les caractéristiques climatiques s'écartent fortement de la moyenne jouent un rôle particulièrement important sur le devenir de la végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- BRERETON, A.J., 1971. The structure of the species populations in the initial stages of salt-marsh succession. *J. Ecol.* (G. B.), **59** (2) : 321-338.
- CORRE, J. J., 1961 et 1962. Une zone de terrains salés en bordure de l'étang de Mauguio. Etude du milieu et de la végétation. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, série B, **6** (2) : 105-151 et **7** (1) : 9-48.
- CORRE, J. J., 1970. La méthode des « transects » dans l'étude de la végétation littorale. *Bull. Acad. Soc. lorraine sci.*, **9** (1) : 59-79.
- CORRE, J. J., 1971. Etude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen. Structure et dynamique du milieu et de la végétation. Coll. phytosocio. I. Dunes. Paris, Cramer éd. : 201-24.
- CORRE, J. J., 1976. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu. *Vie Milieu*, **26** (2 c) : 179-245.

- CORRE, J.J., 1977 (a). Ibid. II. Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes. *Vie Milieu*, 27 (1 c) : 1-49.
- CORRE, J.J., 1977 (b). Ibid. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 1^{re} partie : les enganes. *Vie Milieu*, 27 (2 c) : 177-213.
- CORRE, J.J., 1978. Ibid. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 2^e partie : près salés, roselières. *Vie Milieu*, 28-29 (1 c) : 123-150.
- CORRE, J.J. & J.A. RIOUX, 1969. Recherches phytoécologiques sur les milieux psammiques du littoral méditerranéen français. *Oecol. Plant.*, 4 (2) : 177-194.
- EMBERGER, L., 1971. Travaux de botanique et d'écologie. Masson et Cie, Paris, 520 p.
- GODRON, M., 1966 (a). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. Plant.*, 1 (2) : 187-197.
- GODRON, M., 1966 (b). Essai d'application de quelques éléments simples de la théorie de l'information à l'étude de la structure et de l'homogénéité de la végétation. *Thèse de docteur-ingénieur, Univ. Montpellier*, 67 p. ronéo.
- GODRON, M., 1972. Echantillonnage linéaire et cartographie. *Invest. Pesq.*, 36 (1) : 171-174.
- GODRON, M. & A. M. BACCOU, 1975. Sur les limites « optimales » séparant deux fractions d'une biocénose. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Ecologie), 8 (1) : 317-324.
- GREIG-SMITH, P., 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the plant communities. *Ann. Bot. (Lond.) N. S.*, 16 : 293-316.
- HELWANI, H., 1971. Contribution à l'étude de l'activité biologique des sols salés littoraux. *Thèse de docteur-ingénieur, Montpellier, C.N.R.S.* n° A. O. 5930 : 89 p.
- KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1929. Essai de géographie botanique sur les dunes du Golfe du Lion. Les Presses universitaires de France, Paris, 307 p.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1965. Etudes botaniques en Camargue. I. La Camargue pays de dunes. II. Vers la forêt en Camargue. *Terre Vie*, 1-2 : 1-192.
- MOLINIER R., J. VIANO, C. LEFORESTIER & J. P. DEVAUX, 1964. Etudes phytosociologiques et écologiques en Camargue et sur le plan du Bourg. *Ann. Fac. Sci. Mars.*, 36 : 1-100.
- ODUM, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science N. Y.*, 164 : 262-270.
- RAUNKIAER, C., 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.*, 1 : 3.

Reçu le 7 juillet 1978