

Les naturalistes belges

47-2
février
1966

Publication mensuelle
publiée
avec le concours
du Ministère de
l'Éducation nationale
et de la Fondation
universitaire



LES NATURALISTES BELGES

Association sans but lucratif, 65, Av. J. Dubrucq, Bruxelles 2.

Conseil d'administration :

Président : M. C. VANDEN BERGHEN, professeur.

Vice-présidents : M. A. BREMER, docteur en médecine ; M. R. RASMONT, chargé de cours à l'Université de Bruxelles ; M. F. STOCKMANS, directeur de laboratoire à l'Institut royal des sciences naturelles et professeur à l'Université de Bruxelles.

Secrétaire et organisateur des Excursions : M. L. DELVOSALLE, docteur en médecine, 25, Avenue des Mûres, Linkebeek.

Trésorier : M. R. TOURNAY, assistant à l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, détaché au Jardin botanique de l'État.

Bibliothécaire : M^{lle} M. DE RIDDER, inspectrice.

Administrateurs : M^{lle} P. VAN DEN BREEDE, professeur, M. H. BRUGE, professeur, et J. DUVIGNEAUD, professeur.

Rédaction de la Revue : M. C. VANDEN BERGHEN, professeur, 65, avenue Jean Dubrucq, Bruxelles 2.

Organisation des conférences : M^{lle} G. ROOSE, professeur.

Secrétariat et adresse pour la correspondance : M. Pierre VAN GANSEN, 20, Av. De Roovere, Bruxelles 8, Tél. 23.23.40.

Local et bibliothèque, 31, rue Vautier, Bruxelles 4. — La bibliothèque est ouverte aux jours et heures où une activité est prévue au local. Bibliothécaires : M^{lles} DE RIDDER et DE REU.

But de l'Association : Assurer, en dehors de toute intrusion politique ou d'intérêts privés, l'étude, la diffusion et la vulgarisation des sciences naturelles, dans tous leurs domaines.

Avantages réservés à nos membres : Participation gratuite ou à prix réduit à nos diverses activités et accès à notre bibliothèque.

Cotisations des membres de l'Association pour 1966 :

Belgique :

Adultes, avec le service de la Revue 175 F

Étudiants (ens. supérieur, moyen et normal), non rétribués ni subventionnés, âgés au max. de 26 ans, avec le service de la Revue 125 F

Juniors, avec le service de 2 à 3 numéros de la Revue (après un an, les juniors sont priés de passer à la catégorie étudiants) 50 F

Allemagne fédérale, France, Italie, Luxembourg, Pays-Bas, avec le service de la Revue 175 F

Autres pays, avec le service de la Revue 200 F

Tous pays, sans le service de la Revue : personnes appartenant à la famille d'un membre adulte recevant la Revue et domiciliées sous son toit 25 F

Abonnements à la Revue pour 1966 :

Belgique :

Établissements d'enseignement, bibliothèques publiques 175 F

Autres cas 200 F

Allemagne fédérale, France, Italie, Luxembourg, Pays-Bas 200 F

Autres pays 225 F

**Pour les versements : C.C.P. n° 2822.28 Les Naturalistes belges,
20, Av. De Roovere, Bruxelles 8.**

Note : Les étudiants et les juniors sont priés de préciser l'établissement fréquenté, l'année d'études et leur âge.

LES NATURALISTES BELGES

SOMMAIRE

GILOT (E.), ANCIEN (N.), DEUMER (J. M.) et DOSSIN (J. M.). La datation par le radiocarbone	53
VANDEN BERGHEM (C.). Initiation à l'étude de la végétation (<i>suite</i>)	71
<i>Bibliothèque</i>	117

La datation par le radiocarbone

par

E. GILOT, N. ANCIEN (*), J. M. DEUMER (**) et J. M. DOSSIN (***)

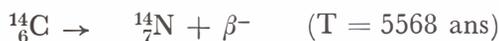
(Laboratoire de Carbone 14 de l'Université de Louvain, Parc d'Arenberg, Heverlee)

I. Principe de la méthode

Parmi les nombreux éléments chimiques, le carbone présente un intérêt tout particulier puisqu'il constitue la base de la nature vivante. Cet élément comprend trois isotopes : le carbone 12, le carbone 13 et le carbone 14.

Rappelons que les isotopes d'un même corps possèdent les mêmes propriétés chimiques mais diffèrent par certaines de leurs propriétés physiques. Dans le cas du carbone, les isotopes 12 et 13 sont stables, le 14 est radioactif.

Tout radioélément a la propriété de se détruire peu à peu de lui-même en donnant naissance à un ou plusieurs corps. Cette décroissance radio-active s'effectue selon une loi exponentielle ; la vitesse en est exprimée par la notion de période : temps nécessaire pour désintégrer la moitié des atomes initialement présents. Dans le cas du carbone 14, il y a transformation du carbone en azote par émission d'un rayonnement β^- ; la période de désintégration est de 5.568 ans.



(*) Actuellement aux Ets Colmant et Cuvelier, à Tournai.

(**) Actuellement à la Cie Fermière des Eaux et Bains de Spa.

(***) Actuellement aux Ets R.I.T., à Genval.

De 10 g de carbone 14 existant il y a 5568 ans, il en reste donc à l'heure actuelle 5 g et dans un même laps de temps il n'en restera plus que 2,5 g.

Dans la cellulose des arbres, le calcaire des coquillages, on a découvert la présence de carbone 14. Comme cet isotope ne peut venir ni des espaces extra-terrestres, ni d'un maillon des familles radioactives naturelles, et que sa période est courte comparée aux milliards d'années d'existence du monde, il faut en rechercher l'origine dans une formation continue. Elle est due au rayonnement cosmique. En pénétrant dans les couches supérieures de l'atmosphère, les rayons cosmiques, dont la majeure partie est composée de protons, rencontrent les noyaux d'azote et d'oxygène de l'air. Étant donnée leur grande énergie (plusieurs milliards d'eV), ils font exploser ces noyaux, dont les constituants se séparent, emportant chacun une fraction de l'énergie initiale. Le mécanisme se reproduit en cascade jusqu'au moment où l'énergie des neutrons libérés est telle qu'elle permet la réaction suivante :



Pour pouvoir affirmer que la production de C¹⁴ est constante il reste à poser l'hypothèse de la constance du rayonnement cosmique. Cette hypothèse, fondamentale pour la méthode, a été vérifiée notamment par les expériences effectuées sur les météorites.

Produit de cette façon dans l'atmosphère, le carbone 14 y réagit avec l'oxygène de l'air pour former de l'anhydride carbonique qui va diffuser dans tout le cycle atmosphérique et par là apparaîtra de façon homogène et continue à tous les stades du cycle du carbone.

Avec ses milliards d'années d'existence, la terre a depuis longtemps atteint pour le carbone 14 l'équilibre séculaire où la perte par désintégration compense exactement la vitesse constante de formation par le rayonnement cosmique. Il s'ensuit que pour tous les corps vivants la teneur en carbone 14 par rapport au carbone total est maintenue constante dans le temps et dans l'espace terrestre : elle est de l'ordre de 0,001 mg de carbone 14 par tonne de carbone stable.

Nous voyons ici apparaître une possibilité de datation qui en théorie est remarquablement simple. Lorsqu'un corps vivant meurt, l'assimilation se termine et il ne peut donc plus maintenir en équilibre la quantité de carbone 14 qu'il contient. Seul continue le processus de désintégration. Il suffira donc de déterminer l'appauvrissement en carbone 14 d'un échantillon pour pouvoir calculer le temps écoulé depuis sa mort. Comme nous le verrons par la suite, cette détermination se ramène à une mesure d'activité.

II. Historique de la méthode

Le rayonnement β émis par le carbone 14 est difficilement mesurable. D'une énergie maximum de 155 KeV, il est arrêté par une infime épaisseur de métal. On sera donc obligé d'introduire le carbone de l'échantillon à l'intérieur d'un compteur.

Les premières installations de mesure utilisèrent le carbone sous forme solide. L'échantillon de carbone était déposé sur la paroi cylindrique interne d'un compteur de Geiger. C'est de cette façon que Libby et Anderson (1) réalisèrent en 1947 à Chicago les premières datations.

Cependant ce procédé présente plusieurs inconvénients. Il nécessite une quantité importante d'échantillon (8 gr de carbone amorphe) qu'il faut répartir à l'intérieur du compteur de la façon la plus uniforme. En outre l'efficacité du compteur (activité mesurée par rapport à l'activité réelle) n'est environ que de 5 %. A l'heure actuelle, cette méthode est complètement abandonnée et l'échantillon est introduit sous forme de gaz dans un compteur proportionnel. Ce nouveau procédé nécessite beaucoup moins de matière, donne sans difficulté une répartition tout à fait homogène, supprime l'auto-absorption et permet une grande concentration de l'échantillon par remplissage du compteur à une pression de plusieurs atmosphères. Grâce à ces avantages, l'efficacité atteint 65 à 95 %. Parmi les gaz utilisés, citons : l'anhydride carbonique, le méthane et l'acétylène.

De préparation aisée, l'anhydride carbonique est le gaz le plus couramment employé. Il peut être utilisé sous une pression de plusieurs atmosphères, ce qui permet d'introduire plus de carbone dans le compteur et d'augmenter ainsi la sensibilité de la mesure. Par contre, il doit être d'une très grande pureté pour pouvoir servir de gaz de comptage : la teneur en impureté doit être inférieure à 10^{-6} .

L'acétylène nécessite une étape supplémentaire pour sa synthèse, mais il est beaucoup moins sensible aux impuretés. Il présente l'avantage de contenir deux fois plus de carbone par unité de volume ; le risque d'explosion n'en permet cependant guère l'emploi à une pression élevée.

Le méthane allie les excellentes caractéristiques de comptage de l'acétylène à l'avantage de l'anhydride carbonique de pouvoir être utilisé sous une pression de plusieurs atmosphères. Il nécessite cependant, lui aussi, une étape supplémentaire pour sa synthèse.

Cette méthode est utilisée au laboratoire de carbone 14 de l'Université de Louvain ; nous en reparlerons plus en détail.

Depuis un certain temps déjà, une troisième méthode a vu le jour : le comptage par scintillation. L'échantillon est transformé en un liquide scintillant qui émet des rayonnements lumineux sous l'effet des particules ionisantes. Les impulsions lumineuses, proportionnelles à l'énergie des particules, sont observées à l'aide de photomultiplicateurs. L'intérêt de la méthode réside dans la possibilité d'utiliser une quantité importante d'échantillon, ce qui permet des mesures encore significatives malgré une très faible teneur en carbone 14 ; par contre la synthèse du liquide scintillant présente de nombreuses difficultés. L'efficacité de cette méthode est de l'ordre de 50 %.

III. Préparation de l'échantillon

I. PRÉTRAITEMENT.

Les échantillons soumis au laboratoire de carbone 14 de l'Université de Louvain se divisent en deux groupes : d'une part les échantillons archéologiques (poutre de bois provenant de constructions, charbon de bois, etc.) et d'autre part les échantillons géologiques (tourbe, gyttja, etc.). Ces échantillons peuvent avoir séjourné plus ou moins longtemps dans le sol et ont donc pu y modifier leur teneur en carbone 14 en absorbant les carbonates des eaux de percolation ou le carbone organique des acides humiques.

Afin d'éliminer ces deux sources d'erreurs, les échantillons sont traités à l'acide chlorhydrique et à la soude caustique, qui solubiliseront respectivement les carbonates et les acides humiques. L'utilité du prétraitement est montrée par le tableau ci-après qui donne l'âge obtenu pour un même échantillon avec et sans prétraitement.

Échantillon de tourbe provenant d'une carrière le long de la route Rijkevorsel - Beerse - Province d'Anvers.
Profondeur 247,5 à 252,5 cm.

L v 7 5	sans prétraitement	8390 av. J.C.
L v 7 5 N	avec prétraitement	9800 av. J.C.

Comme on peut s'en rendre compte, cet échantillon était contaminé par des acides humiques de formation plus récente.

Après séchage, il doit rester au moins 10 à 20 g d'échantillon pour la transformation en méthane.

2. PRÉPARATION DU GAZ DE COMPTAGE.

La synthèse du méthane s'effectue en deux étapes : l'oxydation du carbone en anhydride carbonique et l'hydrogénation de ce dernier en méthane ; chacune de ces étapes est évidemment suivie d'une purification minutieuse. L'appareillage utilisé à Louvain est schématisé à la fig. 1.

Combustion : Après avoir réalisé un vide de l'ordre de 10^{-3} mm de mercure dans l'appareillage, l'échantillon introduit dans un tube en quartz est chauffé progressivement jusqu'à une température de

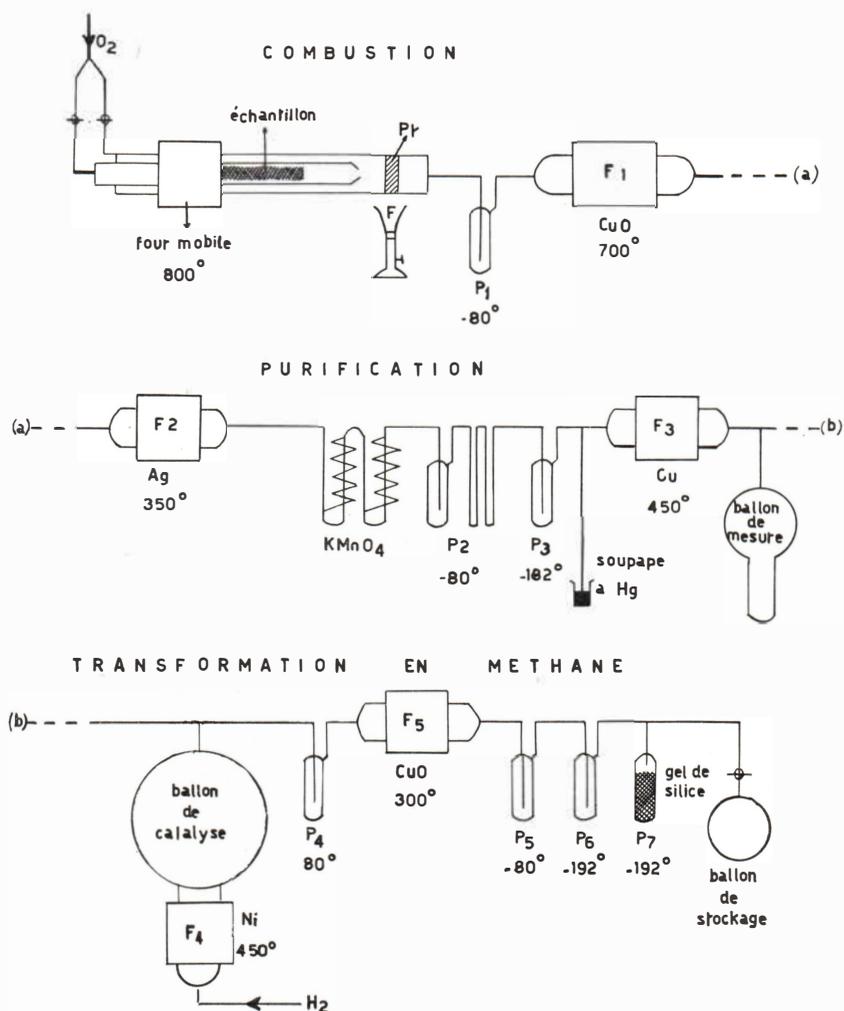


FIG. 1

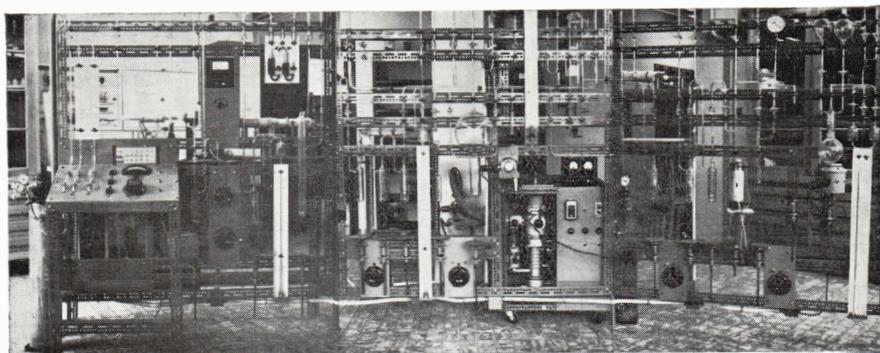


PHOTO 1. — Appareillage pour la préparation des échantillons depuis la combustion de l'échantillon solide (à gauche) jusqu'au stade de méthane (à droite).

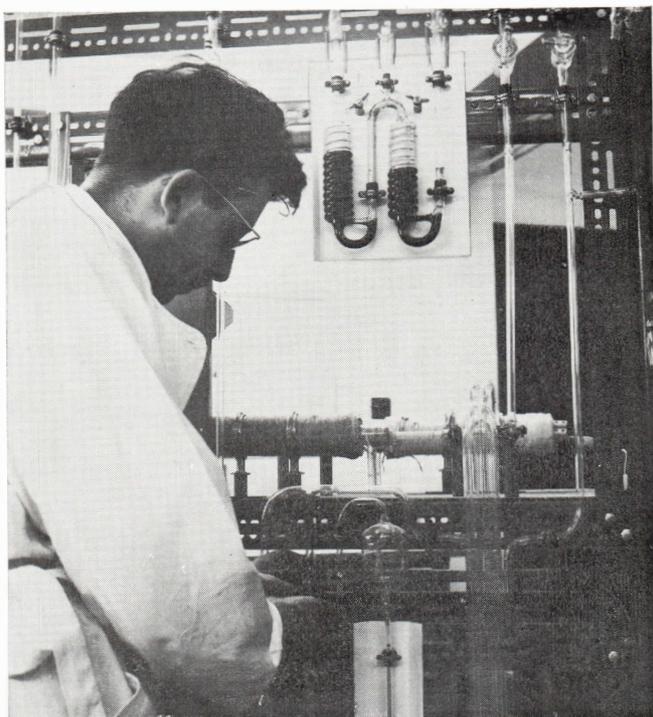


PHOTO 2. — Détails de l'appareillage :
four à argent (F 2) et four à oxyde de cuivre (F 1) ;
au-dessus le barboteur à permanganate.

l'ordre de 800°C , dans un courant d'oxygène pur. A la sortie du tube de combustion, une toile de platine chauffée au rouge favorise l'oxydation. On obtient ainsi, outre l'anhydride carbonique, une série de composés gazeux, tels que vapeur d'eau, oxydes d'azote et de soufre, halogènes, azote, et l'oxygène en excès. Ces gaz devront être systématiquement éliminés pour récolter l'anhydrique carbonique pur.

A cette fin, le courant gazeux passe d'abord dans un piège (P 1), refroidi à -80°C par un mélange acétone-neige carbonique, qui retient par congélation la vapeur d'eau, SO_3 , N_2O_4 , N_2O_5 ... A la sortie de ce piège, un four à oxyde de cuivre chauffé à 700°C (F 1) oxyde les dernières traces d'oxyde de carbone, puis un four à laine d'argent chauffé à 350°C (F2) arrête les halogènes par combinaison stable avec l'argent. Le mélange gazeux traverse ensuite un barboteur à KMnO_4 , qui oxyde SO_2 en SO_3 . Un second piège (P2) refroidi à -80°C congèle le SO_3 et la vapeur d'eau provenant de la solution de KMnO_4 . Un groupe de pièges (P3) refroidis à -182°C par l'oxygène liquide cristallise l'anhydride carbonique et les derniers oxydes d'azote, tandis que l'oxygène en excès s'échappe à l'air par une soupape à mercure. L'anhydride carbonique est alors réchauffé, envoyé dans un four à cuivre chauffé à 450°C

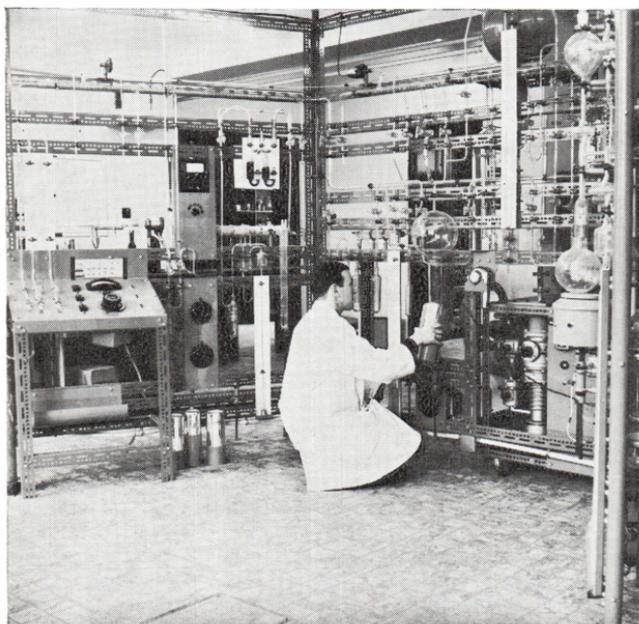
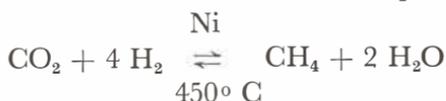


PHOTO 3. — Détails de l'appareillage :
condensation du CO_2 pur dans le ballon de mesure de 5 l.

(F3) pour y décomposer les oxydes d'azotes NO, N₂O, N₂O₃, et recristallisé à - 182° C. dans un ballon de mesure : l'oxygène reste dans le four 3 en combinaison stable avec le cuivre, tandis que l'azote libéré est éliminé par pompage.

L'anhydride carbonique ainsi obtenu est un gaz pur, qui pourrait déjà sous cette forme être employé comme gaz de comptage. Toutefois, pour les raisons exposées plus haut, il a été jugé préférable de poursuivre la transformation jusqu'au stade méthane.

Transformation en méthane. La réduction de l'anhydride carbonique en méthane est réalisée selon la réaction classique



L'anhydride carbonique pur est introduit avec 4,1 fois son volume d'hydrogène purifié dans un ballon de réaction dont une partie, remplie de pierre ponce imprégnée de nickel, est chauffée à 450° C. Après réaction une nouvelle purification s'avère nécessaire pour éliminer l'hydrogène en excès, l'anhydride carbonique non réduit et la vapeur d'eau formée.



PHOTO 4. — Stockage des échantillons de méthane dans des ballons de 3 l.

Un piège (P4) refroidi à -80°C congèle la vapeur d'eau. Il est suivi d'un four à oxyde de cuivre chauffé à 300°C (F5) où l'hydrogène sera oxydé en vapeur d'eau ; celle-ci est alors congelée dans un second piège (P5) refroidi également à -80°C . tandis que l'anhydride carbonique et le méthane sont captés dans un troisième piège (P6) refroidi à l'air liquide ($\simeq -192^{\circ}\text{C}$). Pour la séparation de ces deux gaz il est fait appel aux propriétés adsorbantes du gel de silice. A la température de l'air liquide, la tension de vapeur du méthane est voisine de 4 cm de mercure ; elle est nulle en présence de gel de silice à la même température. En mettant en communication les deux pièges (P6 et P7) refroidis tous les deux à -192°C , le second étant rempli de gel de silice, on provoque donc la rupture de l'équilibre liquide-vapeur pour le méthane condensé en P6. Celui-ci va progressivement s'adsorber en P7 sur le gel de silice. L'anhydride carbonique, dont la tension de vapeur est déjà nulle en P6, y reste cristallisé. Il suffit alors de laisser réchauffer le gel de silice pour désorber le méthane.

Avant d'être introduit dans le compteur, le méthane sera stocké pendant un mois afin d'éliminer par décroissance naturelle les effets d'une présence éventuelle de radon, ce gaz radioactif de courte période (3 1/2 jours) contenu en très faible proportion dans l'air.

IV. Mesure de l'activité

Nous avons vu précédemment qu'il suffit de connaître l'appauvrissement d'un échantillon en carbone 14 pour déterminer le temps écoulé depuis sa mort. La teneur en carbone 14 étant proportionnelle à l'activité, il nous suffira de déterminer celle-ci, c'est-à-dire de mesurer la fréquence des particules émises par l'échantillon dans le compteur.

Un compteur se compose essentiellement de deux conducteurs, isolés l'un de l'autre par une certaine épaisseur de gaz et auxquels on applique une différence de potentiel : il constitue donc un condensateur chargé. Généralement une des électrodes est cylindrique, l'autre un fil tendu dans l'axe du cylindre. Lorsqu'une particule chargée (alpha ou bêta) traverse le gaz de la chambre, elle laisse sur son passage un certain nombre d'ions positifs et d'électrons libres. Ces ions, sous l'effet du champ électrique qui règne dans le gaz, dérivent vers les électrodes et, si le champ est suffisant, les électrons peuvent acquérir une vitesse telle qu'ils deviennent à leur tour ionisants : on obtient ainsi une multiplication rapide et importante du nombre d'ions. En allant se décharger aux bornes du

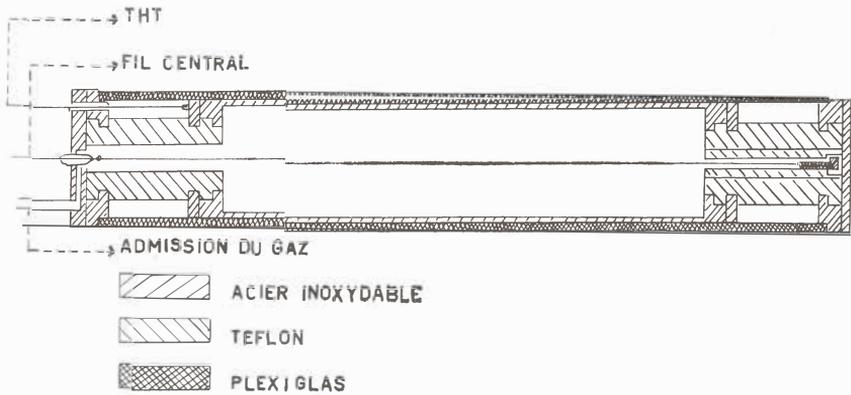


Fig. 2. — Compteur proportionnel.

compteur-condensateur, ces ions multipliés y créent une chute de potentiel mesurable (impulsion) dont la hauteur est proportionnelle à l'énergie du rayonnement incident (région proportionnelle). Toutefois à partir d'une certaine différence de potentiel appliquée aux électrodes, la hauteur d'impulsion devient indépendante de l'énergie de la particule incidente (région Geiger Muller).

Les mesures pour la détermination des âges seront faites de préférence dans la région proportionnelle, puisqu'il est possible d'y sélectionner les impulsions correspondant à la zone des énergies du rayonnement bêta du carbone 14. Par contre les compteurs auxiliaires seront utilisés dans la zone Geiger Muller, où la stabilité est meilleure.

Le compteur utilisé à Louvain (Fig. 2) pour mesurer l'activité du carbone 14 est constitué d'un fil en tungstène de 50 microns de diamètre tendu dans l'axe d'un cylindre en acier inoxydable de 5 cm de diamètre et de 31 cm de longueur. Le carbone de l'échantillon y est introduit sous forme de méthane sous une pression de trois atmosphères. La tension appliquée est de l'ordre de 8.000 V. Les impulsions créées sur le fil central sont enregistrées et totalisées par un appareillage électronique.

Lorsqu'un tel compteur est rempli d'un gaz provenant d'un échantillon d'anthracite (l'anthracite date de plusieurs millions d'années et ne contient pratiquement plus de carbone 14), l'activité mesurée est de l'ordre de 350 coups par minutes. (c.p.m.). Cette activité est due surtout aux rayonnements parasites extérieurs (bruit de fond ou back ground). Pour la diminuer, le compteur est placé en dessous du niveau du sol, dans une protection de 30 cm

d'acier et de 3 cm de plomb : l'activité est ainsi ramenée à 110 cpm. Ce taux de comptage est abaissé à un niveau plus bas encore par une protection électronique en anti-coïncidence. Le compteur à carbone 14 est complètement entouré par une couronne de compteurs fonctionnant en Geiger-Muller ; de la sorte, si une particule provenant de l'extérieur parvient à franchir la protection d'acier et de plomb, cette particule traverse nécessairement un des compteurs périphériques avant d'actionner le compteur central. Les deux compteurs seront donc actionnés en même temps et de ce fait l'appareillage électronique rejette du totalisateur l'impulsion créée. Par contre une particule bêta émise par le carbone 14 dans le compteur central et y provoquant donc une impulsion, ne peut traverser les parois de ce compteur, vu sa faible énergie (155 KeV maximum) ; elle ne

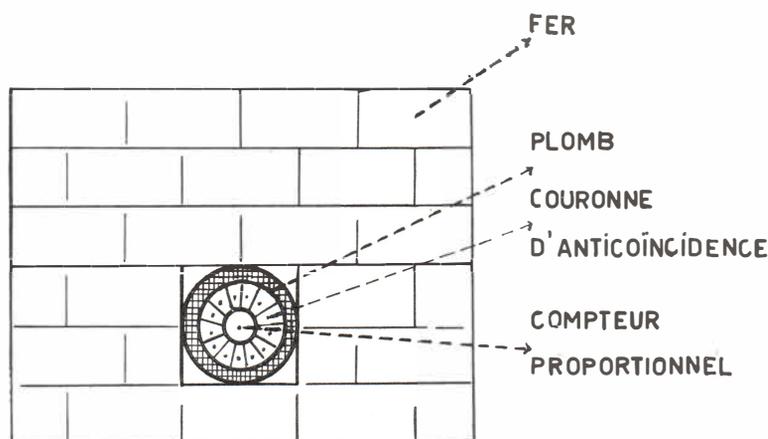


FIG. 3. — La protection du compteur proportionnel.

pourra donc actionner les compteurs périphériques et sera enregistrée au totalisateur. Il va de soi que toute particule n'actionnant que les compteurs périphériques n'a aucune action sur le totalisateur. Ces compteurs périphériques, au nombre de treize, sont constitués par une couronne cylindrique en cuivre, divisée en 13 quartiers par des plaques également en cuivre ; les fils centraux sont en tungstène de 50 microns de diamètre et le gaz de remplissage est un mélange argon-alcool dans un rapport 9 : 1 sous une pression de 10 cm ; la tension appliquée est de l'ordre de 900 V. Une telle protection parvient à abaisser le bruit de fond jusqu'à 6 cpm. (fig. 3).

V. Datation de l'échantillon

La radioactivité d'un corps décroît suivant une loi exponentielle de la forme

$$A_t = A_0 e^{-\lambda t}$$

A_t : activité au temps t

A_0 : activité à l'origine

λ : constante de désintégration = $\frac{\ln 2}{T}$

T : période du corps radioactif.

e : base des logarithmes népériens = 2,718...

Si on applique cette loi à la décroissance naturelle du carbone 14, il vient que :

A_t est l'activité actuelle de l'échantillon

A_0 est l'activité de l'échantillon au moment de sa mort, c'est-à-dire l'activité d'un corps vivant (constante par hypothèse dans le temps et dans l'espace terrestre).

t est le temps écoulé depuis la mort, c'est-à-dire l'âge de l'échantillon.

T est la période du carbone 14 (5568 ans).

Nous voyons qu'il suffit de mesurer A_t et A_0 pour déterminer t . Rappelons cependant que l'appareillage possède une activité parasite propre (le bruit de fond) qu'il faut déduire de toutes les mesures. Ce bruit de fond est contrôlé régulièrement par comptage d'échantillons d'antracite d'activité spécifique nulle.

L'âge de l'échantillon est donc donné par la formule suivante :

$$\hat{\text{âge}} = \frac{T}{\ln 2} \ln \frac{n_B - n_A}{n_E - n_A}$$

n_B : activité mesurée d'un corps vivant, y compris le bruit de fond

n_E : activité mesurée de l'échantillon, y compris le bruit de fond

n_A : activité du bruit de fond.

Le choix du corps vivant de référence présente une certaine difficulté. En effet depuis le début de ce siècle la combustion industrielle de quantités importantes de carbone fossile non actif (charbon et pétrole) a entraîné une diminution relative de la teneur atmosphérique en carbone 14 : effet Suess.

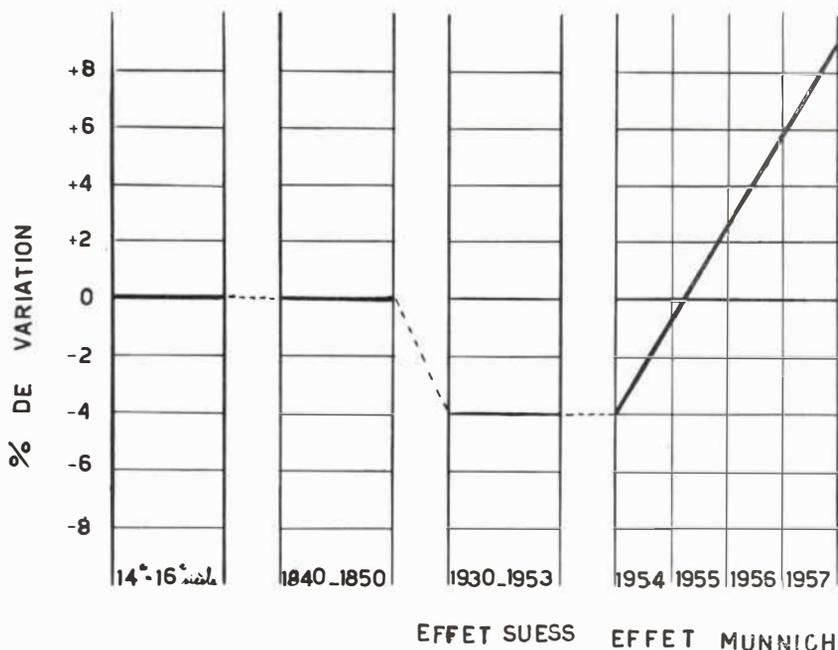


FIG. 4. — Variation en % de la teneur atmosphérique en C^{14}
(D'après MUNNICH et VOGEL).

Depuis 1945 par contre, à la suite des nombreux essais nucléaires, cette teneur a rapidement rattrapé et dépassé sa valeur normale : effet Munich (2). Fig. 4. Afin de se prémunir contre ces deux phénomènes, le laboratoire de datation de l'Université de Louvain a choisi comme corps vivant de référence les cernes d'un bois correspondant aux années 1870 à 1890. Cet échantillon a été prélevé par A. Munnaut sur un chêne abattu en 1960 dans le Parc d'Arenberg à Louvain.

La mesure de l'activité d'un échantillon est faite à deux reprises pendant 20 à 22 heures et les résultats sont relevés toutes les heures par un système photographique automatique. Ces mesures horaires permettent de calculer les fluctuations statistiques qui servent de base à la détermination de l'erreur. Le phénomène radioactif est en effet un phénomène statistique et est de ce fait soumis aux lois de cette discipline. Les résultats obtenus seront des résultats moyens, entachés d'une certaine imprécision due à la fluctuation statistique de chacun des facteurs intervenant dans le calcul de l'âge. On néglige cependant l'erreur statistique commise dans la détermination de la période du carbone 14 et dont l'importance relative

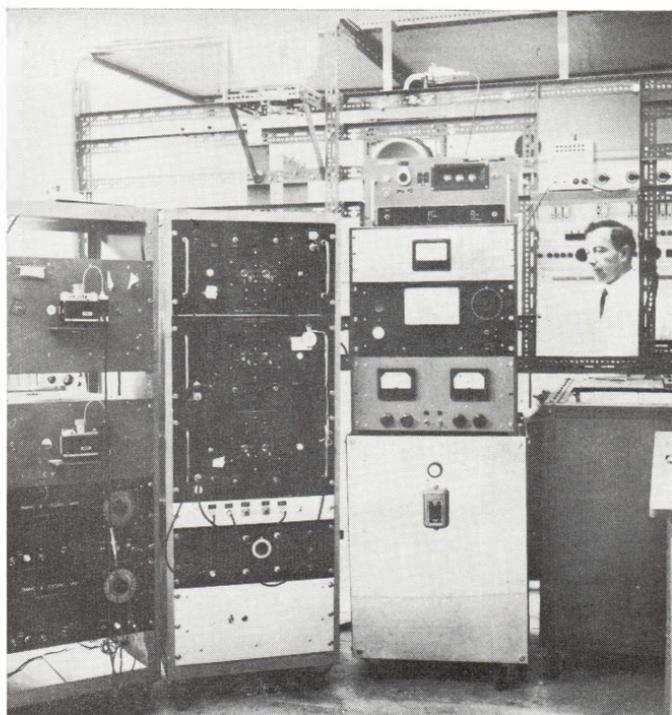


PHOTO 5. — Appareillage électronique pour la mesure des activités ;
à gauche les 2 appareils automatiques de photographie.

est pratiquement nulle. L'imprécision est exprimée par la notion de σ (sigma) calculé (3) selon la formule :

$$\sigma = \frac{T}{\ln 2} \sqrt{\frac{\sigma_E^2}{(n_E - n_A)^2} + \frac{(n_B - n_E)^2}{(n_E - n_A)^2} \frac{\sigma_A^2}{(n_B - n_A)^2} + \frac{\sigma_B^2}{(n_B - n_A)^2}}$$

Lorsque l'âge d'un échantillon est exprimé par $(t \pm \sigma)$, cela signifie donc que l'âge réel t_R de cet échantillon est situé probablement à l'intérieur d'une certaine période de temps centrée sur l'âge calculé t_M et que cette probabilité vaut :

68 %	si on considère la période comprise entre $t_M - \sigma$ et $t_M + \sigma$
95 %	$t_M - 2\sigma$ et $t_M + 2\sigma$
99,73 %	$t_M - 3\sigma$ et $t_M + 3\sigma$
99,99 %	$t_M - 4\sigma$ et $t_M + 4\sigma$

La figure 5 montre graphiquement la précision relative de la méthode.

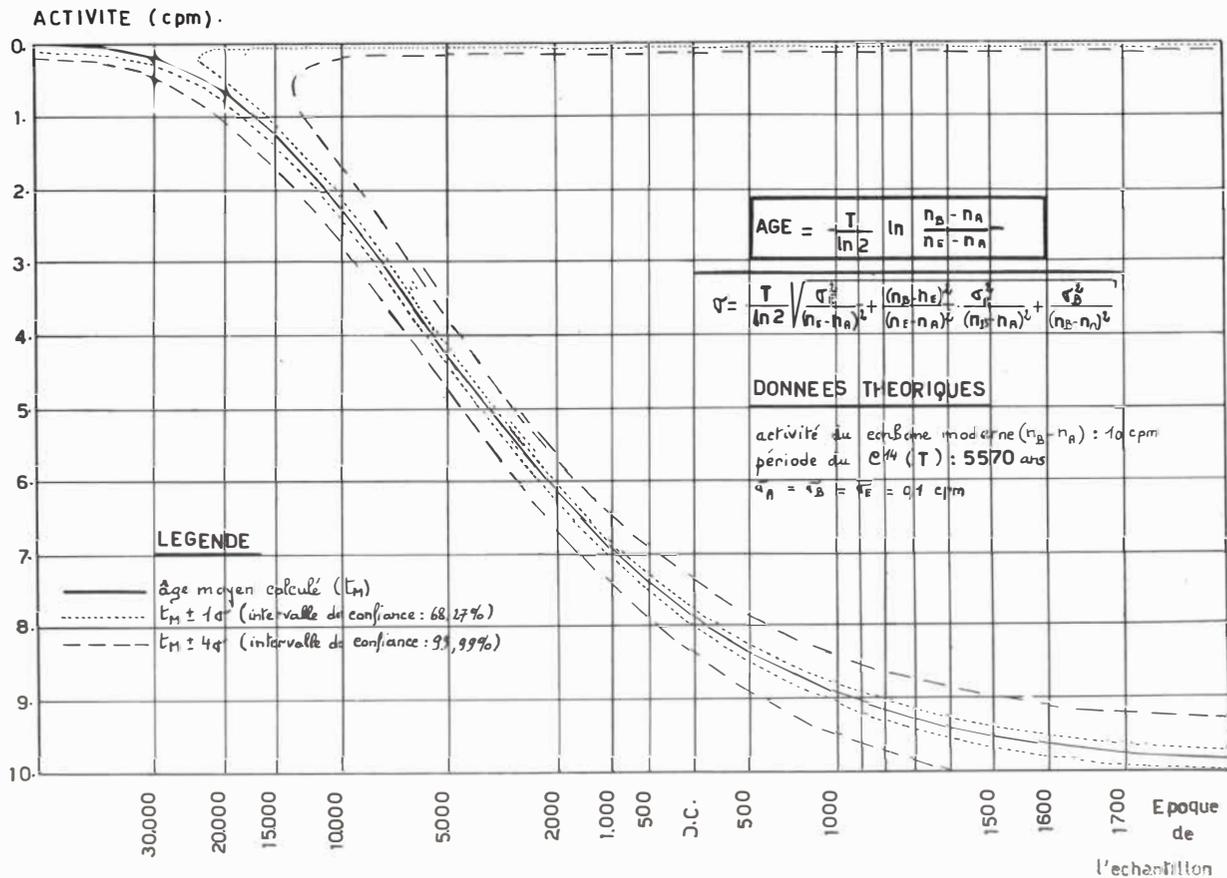


Fig. 5. — La relation entre l'âge et l'activité, et la signification réelle de l'âge déterminé par C^{14} .

VI. Résultats

Le laboratoire de l'Université de Louvain a déjà permis à l'heure actuelle d'assigner un âge à plus d'une centaine d'échantillons.

En offrir un catalogue complet serait fastidieux, d'autant plus que celui-ci a été publié régulièrement dans la revue américaine « Radiocarbon » (4) (5) (6). Nous nous contenterons de citer quelques exemples.

Une partie des échantillons soumis au laboratoire par les archéologues provient des différentes fouilles faites en Belgique et à l'étranger. Notamment :

L v 29	St Hubert	550 A.D. \pm 110
--------	-----------	--------------------

Charbon de bois provenant d'une couche d'incendie sous l'abbaye de St Hubert. Cette datation nous donne l'âge de la première occupation du site de St Hubert.

L v 42	Orval	1260 A.D. \pm 150
--------	-------	---------------------

Fragment de construction en bois à l'abbaye d'Orval. Cette datation nous donne des précisions sur le premier établissement dans ce site et confirme les résultats obtenus par les documents historiques et archéologiques.

D'autres datations d'échantillons servent surtout aux palynologues. Ces derniers, en effectuant une analyse microscopique d'un horizon de tourbe, pourront établir un spectre pollinique c'est-à-dire l'expression en pourcentage de la proportion de grains de chaque espèce dûs à la végétation contemporaine de l'horizon analysé. Superposant dans un graphique les différents spectres, proportionnellement à la profondeur des horizons respectifs, ils obtiennent un diagramme pollinique ; ce dernier représente schématiquement les variations subies par le paysage botanique au cours de siècles et de millénaires révolus (7). La datation de certains niveaux par le carbone 14 permet de fixer des âges sur ce diagramme pollinique. Cela a déjà été fait pour plusieurs tourbières. Relevons au passage un exemple :

SERIE DE LA DARSE 5

Tourbière sise à l'emplacement de la Darse 5 dans les Polders Austruweel, au port d'Anvers.

L v 94	Profondeur 162 cm Niveau subboréal	950 av. J.C. \pm 120
L v 95	Profondeur 180 cm Niveau subboréal	1330 av. J.C. \pm 150
L v 96	Profondeur 225 cm Limite atlantique-subboréale	1940 av. J.C. \pm 150
L v 108	Profondeur 263 cm Niveau atlantique.	3210 av. J.C. \pm 160

Dans quelle mesure peut-on considérer comme réellement sûres les dates obtenues par la méthode du carbone 14 ?

Nous avons vu sur quelles hypothèses peut s'appuyer la théorie. Par contre, les échantillons ne sont jamais à l'abri d'une contamination éventuelle surtout lorsqu'il s'agit de matériaux sujets à échange gazeux ou ionique. De plus on ne peut oublier que cette méthode est encore jeune et pourrait de ce fait comporter encore des risques d'erreur systématique lors des manipulations en laboratoire. Un test d'étalonnage, effectué à Louvain en 1961 et en 1963, en confirme cependant la validité :

L v 93	Deir el Bahari	
	1 ^{re} datation en 1961	710 av. J.C. \pm 130
	2 ^e datation en 1963	850 av. J.C. \pm 200

Morceau de bois provenant d'un sarcophage égyptien, trouvé à Deir el Bahari et conservé au musée biblique-Institut d'Archéologie à Louvain. Une datation par méthode historique, faite par J. Custers, donne un âge probable de 850 à 750 av. J.C.

Notons encore que si théoriquement la méthode ne connaît pas de limite, il n'en va pas de même en pratique. La détermination de l'âge repose en effet sur la mesure d'une différence entre deux activités soumises aux lois de la statistique, c'est-à-dire entachées d'une certaine fluctuation. Il est évident que lorsque la différence mesurée devient égale ou inférieure à la déviation, cette différence n'est plus significative. L'âge maximum que l'on peut déterminer à Louvain est voisin de 30.000 ans ; ce fut le cas pour un échantillon congolais.

Charbon de bois provenant d'un site de l'époque Lüpembienne, près de la rivière Basoko, dans la plaine de Léopoldville.

L'âge minimum déterminable est de l'ordre de 200 ans. Il n'y a cependant guère d'intérêt à essayer de dater par carbone 14 des échantillons de moins de mille ans. Pour ces époques trop récentes, l'imprécision est relativement très importante, alors que justement les historiens y exigent une précision de plus en plus grande : vouloir distinguer par la méthode du carbone 14 deux échantillons différant d'une cinquantaine d'années est une tâche actuellement inabordable.

Ces quelques exemples illustrent les possibilités et les limites d'un laboratoire de datation par carbone 14 et familiariseront quelque peu les chercheurs de diverses disciplines avec une méthode qui peut parfois leur rendre de grands services.

RÉFÉRENCES

- (1) W. F. LIBBY, Radiocarbon dating, 2d édition (1955). *University of Chicago Press*.
- (2) K. O. MÜNNICH und J. C. VOGEL, Durel Atomexplosionen erzeugter Radiokohlenstoff in der Atmosphäre. *Naturwissenschaften*, 45, 327-329 (1958).
- (3) E. H. CRÈVECEUR, A. VANDER STRICHT and P. C. CAPRON, Precision of the dating method. Standardization of the calculation of the errors and of the maximum age in the C 14 method. *Acad. Royale de Belgique. Bull. de la classe des sciences*, XLV, 9, 876-890 (1959).
- (4) J. M. DOSSIN, J. M. DEUMER, P. C. CAPRON, Louvain Natural Radiocarbon Measurements I. *Radiocarbon* 4, 95-99 (1962).
- (5) J. M. DEUMER, E. GILOT, P. C. CAPRON, Louvain Natural Radiocarbon Measurements II. *Radiocarbon* 6, 160-166 (1964).
- (6) E. GILOT, N. ANCION, P. C. CAPRON, Louvain Natural Radiocarbon Measurements III : *Radiocarbon* 7, 118-122 (1965).
- (7) W. MULLENDERS, La Paléontologie. *Les Naturalistes Belges*, 38, 2, 21-37 (1957).

Initiation à l'étude de la végétation

par C. VANDEN BERGHEN

(suite)

B. — DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION A GRANDE ÉCHELLE

1. — Les groupes écologiques.

a. — *Introduction.*

L'écologiste qui étudie le couvert végétal d'un territoire d'étendue restreinte et qui tente de mettre en évidence les rapports qui unissent la végétation au milieu ambiant ne peut se contenter de la notion assez sommaire de formation végétale, purement physionomique et qualitative. En Europe occidentale, par exemple, la forêt à feuilles caduques dominée par le hêtre est une formation qui apparaît sur les sols les plus variés, les uns sablonneux et fortement acides, les autres limoneux et profonds ou encore riches en calcaire et de faible épaisseur.

Il est donc utile de distinguer, dans les formations végétales, des unités de végétation plus fines, des groupements végétaux définis d'une façon plus précise, dont la présence est liée à celle d'un milieu bien déterminé.

■ D'un point de vue théorique, deux méthodes de travail s'offrent lorsqu'on tente de définir de pareils groupements végétaux. La première consiste à étudier d'abord les caractères de l'environnement et d'examiner ensuite la végétation qui se développe dans les différents types de milieux qui ont été distingués. La démarche de la seconde méthode est opposée à celle de la première ; l'analyse du couvert végétal précède celle des caractères du milieu. La plupart des botanistes de l'Europe continentale ont adopté la deuxième voie. Le jeu des différents facteurs qui règlent l'environnement des plantes est, en effet, d'une grande complexité ; de plus, nous le connaissons mal. Dans ces conditions, toute étude du milieu est forcément incomplète et il paraît imprudent de bâtir un système sur des bases incertaines. Le couvert végétal, par contre, est concret, visible sur le terrain, se prête à une analyse minutieuse, quantitative. A l'aide de critères floristiques, il sera éventuellement

possible d'y définir des groupements végétaux individualisés. La présence de ceux-ci devra évidemment être mise en rapport avec les facteurs de l'environnement, ce qui constitue une tâche ardue.

Pour étudier la végétation par la méthode floristique, il est indispensable de bien connaître la flore du territoire que l'on parcourt. Une connaissance purement floristique des espèces est d'ailleurs insuffisante. L'écologiste doit, en effet, être renseigné sur les exigences habituelles des différentes plantes en ce qui concerne les stations où elles croissent (*).

b. — *Les groupes écologiques.*

La connaissance des exigences stationnelles des végétaux s'acquiert d'abord par l'observation sur le terrain. La plupart des plantes ne croissent pas n'importe où. *Lamium galeobdolon* et *Arum maculatum*, par exemple, sont notés dans des forêts installées sur des sols de bonne qualité. *Vaccinium myrtillus* et *Teucrium scorodonia*, par contre, n'apparaissent jamais dans ces bois mais végètent dans des landes et dans des forêts claires établies sur un substrat pauvre en éléments nutritifs, stations où ne croissent pas *Lamium* et *Arum*.

Un groupe d'espèces croissant souvent ensemble et signalant un milieu particulier porte le nom de **groupe écologique**. C'est ainsi que *Corydalis solida*, *Allium ursinum*, *Gagea lutea*, *Leucoium vernum* et *Anemone ranunculoides*, géophytes fleurissant au début du printemps, sont les éléments d'un groupe écologique qui peut être appelé, avec ELLENBERG, le groupe à *Corydalis*. Il est fréquemment observé dans différents types de forêts et signale la présence d'un sol profond, frais mais bien aéré, riche en bases et en éléments chimiques biogènes.

c. — *La méthode du transect.*

Pour reconnaître des groupes écologiques dans la nature, le botaniste explore méthodiquement le couvert végétal. Il suit des itinéraires judicieusement choisis, recoupant, par exemple, les vallées. On donne souvent à cette méthode de travail le nom de **méthode du transect**, d'après un mot anglais signifiant 'coupe'.

(*) La **station** est le site où croît une plante. Cette notion de station est plus complexe que le concept purement topographique de **localité**, simple point sur une carte. Elle sous-entend que la plante n'est pas seule, qu'elle est soumise à la concurrence d'autres espèces végétales, qu'elle subit un certain climat, qu'elle puise sa nourriture dans un type de sol bien déterminé. On récolte une plante en une localité ; on décrit éventuellement la station où elle végète.

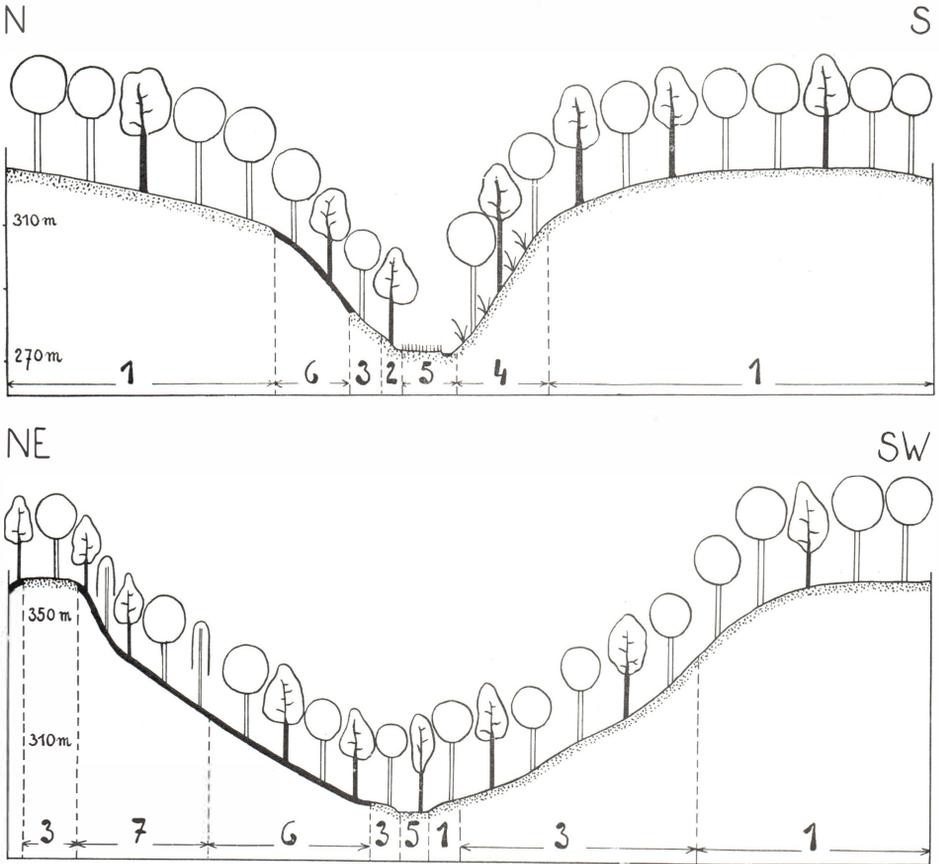


FIG. 14. — Représentation schématique de **transects** montrant la localisation de groupes écologiques dans deux vallons de la région de Virton (Belgique méridionale).

1 : Groupe écologique à *Deschampsia caespitosa*, sur des sols limoneux frais. — 2 : Groupe écologique à *Corydalis solida*, sur des colluvions fraîches. — 3 : Groupe écologique à *Lonicera periclymenum*, sur des sols présentant une réaction acide. — 4 : Groupe écologique à *Festuca silvatica*, sur de fortes pentes exposées au nord. — 5 : Groupe écologique à *Fraxinus excelsior*, sur des alluvions ; la forêt a été défrichée et est remplacée par une prairie dans le premier transect. — 6 et 7 : Groupe écologique à *Vaccinium myrtillus*, sur des sols très acides avec un horizon superficiel organique (cliché Soc. R. Bot. Belg.).

La figure 14 schématise deux transects notés en Lorraine septentrionale, dans la région de Virton (Belgique).

1. — Le groupe écologique à *Deschampsia caespitosa*, avec *Primula elatior*, *Stachys silvatica* et *Arum maculatum* signale des sols limoneux frais dont la réaction est très faiblement acide.

2. — Le groupe écologique à *Corydalis solida*, avec notamment *Anemone ranunculoides* et *Mercurialis perennis*, apparaît au bas des versants, sur des colluvions fraîches, riches en éléments biogènes.

3. — Le groupe écologique composé de *Lonicera periclymenum*, *Teucrium scorodonia*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella* et *Maianthemum bifolium* signale l'accumulation, à la surface du sol, d'un humus se décomposant mal et présentant une réaction acide.

4. — *Festuca silvatica* est lié aux parcelles en forte pente, exposées au nord et dont le microclimat est donc relativement froid.

5. — Le groupe écologique à *Fraxinus excelsior*, avec *Geum urbanum*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ribes grossularia* et *Viburnum opulus*, apparaît dans le fond des vallons sur des alluvions très fraîches, où la nappe phréatique est toujours proche de la surface du sol, et qui sont éventuellement inondées durant une partie de l'année. Le défrichement de la forêt signalée par ce groupe écologique donne naissance à une prairie de hautes herbes hygrophiles.

6 et 7. — Le groupe écologique à *Vaccinium myrtillus*, avec notamment *Pteridium aquilinum* et *Calluna vulgaris*, témoigne de la présence, à la surface du sol, d'un horizon organique épais et très acide.

L'étude, par la méthode du transect, de sites où plusieurs types de végétation occupent des surfaces grossièrement concentriques ou parallèles entre elles est souvent très instructive. La mise en évidence d'une **zonation** dans le tapis végétal permet éventuellement d'individualiser des groupes écologiques. Elle apporte aussi des précisions sur les rapports qui existent entre la composition du couvert végétal et la variation d'un facteur du milieu ou d'un petit nombre de facteurs.

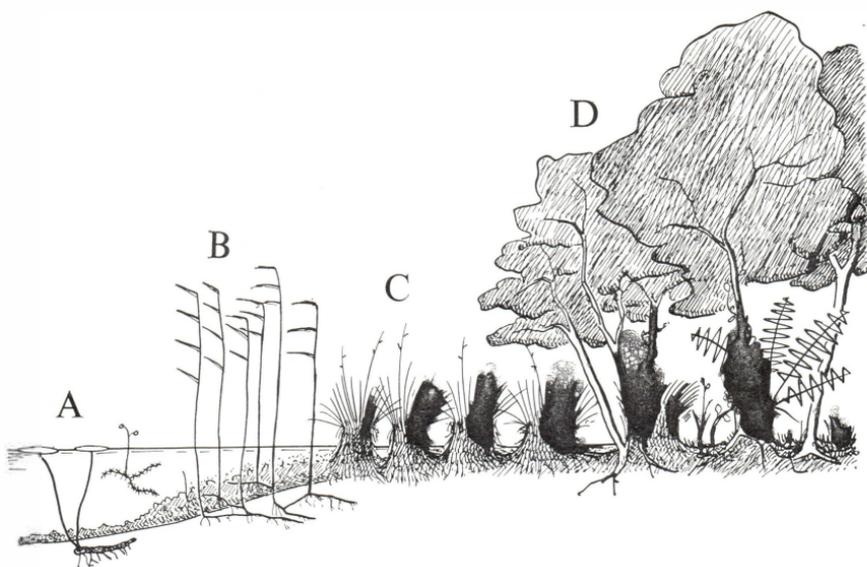


FIG. 15. — Représentation schématique de la zonation de la végétation observée autour d'un étang.

A : Eau libre avec des hydrophytes, les uns nageants, les autres enracinés. — B : Roselière. — C : Cariçaie. — D : Forêt fangeuse, avec *Salix* div. sp. et *Alnus glutinosa*, riche en plantes grimpantes et en fougères.

Voici deux exemples de pareilles zonations.

a. — Plusieurs ceintures de végétation, souvent bien caractérisées, sont fréquemment reconnues autour d'une pièce d'eau dont le centre est occupé par une végétation d'hydrophytes, les uns enracinés dans la vase, les autres flottant librement (fig. 15).

Tout autour de l'eau libre se dressent les hautes hampes d'une roselière, habituellement formée par un petit nombre d'espèces : *Phragmites communis*, *Typha latifolia*, *Sparganium ramosum*... Les bases de ces plantes vigoureuses baignent dans l'eau toute l'année ou durant la plus grande partie de l'année. Leurs organes morts s'accumulent sur le fond qui est ainsi progressivement exhaussé et enrichi en matières organiques.

En arrière de la roselière apparaît souvent une zone de végétation d'aspect nettement différent. Elle est principalement constituée de grands *Carex* qui croissent en grosses touffes ou qui forment des peuplements denses. Quelques plantes de la roselière subsistent dans cette cariçaie. Leur vitalité est pourtant nettement diminuée, ce qui se remarque à leurs tiges, moins hautes et moins florifères que celles des plantes qui participent à la végétation située près de l'eau libre. Le sol de la cariçaie est humide en toutes saisons mais n'est inondé qu'une partie de l'année. Il est constitué, en surface, par de la matière organique presque pure. Cette dernière observation suggère que les plantes du groupe écologique « cariçaie » ont supplanté celles du groupe « roselière » lorsque le niveau du sol a été suffisamment surélevé pour qu'il ne soit plus inondé durant toute l'année.

La cariçaie elle-même est souvent ceinturée d'un fourré de saules, de frangules et d'aulnes dont le couvert fait dépérir les plantes héliophiles.

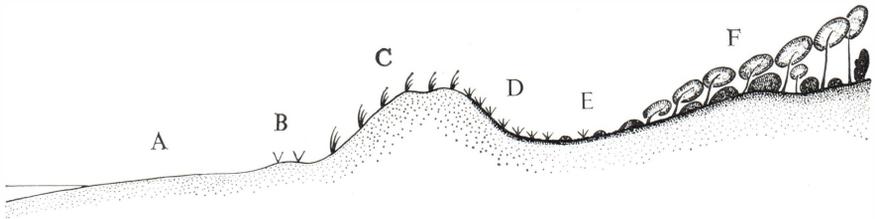


FIG. 16. — Zonation de la végétation, parallèlement à l'estran, dans les dunes du sud-ouest de la France (Département des Landes).

A : Plage. — B : Dunes initiales à *Agropyron junceiforme*. — C : Dunes mobiles à *Ammophila arenaria* et *Euphorbia paralias*. — D : Dunes fixées calcaires à *Helichrysum stoechas*. — E : Dunes fixées décalcifiées à *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia* et *Erica cinerea*. — F : Fourrés littoraux à *Quercus suber* (chêne-liège) et *Pinus pinaster* (pin maritime).

β. — En traversant un cordon de dunes maritimes, de l'estran vers l'intérieur des terres, le botaniste a l'occasion de parcourir une suite de terrains, parallèles entre eux, dont la végétation présente des aspects contrastés (fig. 16).

Le sommet de la plage est occupé par une végétation très ouverte signalée par un groupe de plantes qui croissent dans du sable enrichi en matières organiques et azotées apportées par les épaves qui échouent sur l'estran. Citons *Cakile maritima*, *Salsola kali*, *Atriplex* div. sp... (fig. 17).



FIG. 17. — Végétation de laisse de marée au pied des dunes qui bordent la Mer du Nord.
Au premier plan : *Cakile maritima*, en partie ensablé
(photo M. DE RIDDER).



FIG. 18. — L'oyat, *Ammophila arenaria*, au sommet d'une haute dune mobile,
le long de la Mer du Nord (photo M. DE RIDDER).

Les premières dunes, hautes de quelques décimètres à peine, portent également une végétation très ouverte. Une Graminée, *Agropyron junceiforme*, est particulièrement abondante.

Les hautes dunes littorales sont occupées par un groupe de plantes liées à la présence d'un sable calcaire, pulvérulent en surface. On remarque notamment *Ammophila arenaria* (fig. 18), *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*.

Une végétation toute différente colonise les dunes internes dont la surface est fixée par un tapis de Mousses et de Lichens. Les Graminées *Corynephorus canescens* et *Koeleria albescens* sont fréquemment présentes. Dans tout le sud-ouest de la France, *Helichrysum stoechas* est abondant dans cette zone de végétation.

Les dunes situées loin de la mer portent éventuellement une végétation dense de buissons et d'arbustes.

2. — Les relevés de la végétation et leur confrontation.

a. — La technique du relevé.

Pour comprendre le couvert végétal d'une région, il est évidemment indispensable de connaître sa flore et d'avoir repéré l'existence de groupes écologiques constitués de plantes ayant des exigences stationnelles communes. L'expérience ainsi acquise ne pourra être utilisée de façon fructueuse que si elle apparaît dans une documentation copieuse, aussi précise et aussi objective que possible, réunie à l'aide d'une méthode de travail efficace. Celle basée sur la technique du **relevé de la végétation**, introduite en écologie végétale durant la seconde moitié du XIX^e siècle et mise au point par BRAUN-BLANQUET et ses disciples, est d'une utilité certaine.

a. — Le point de départ est la reconnaissance sur le terrain d'une **surface** dont la végétation est relativement **homogène** et où donc, selon les apparences, les caractères du milieu ne varient pas dans l'espace ou ne varient que de façon insignifiante.

L'écologiste délimitera, dans cette surface homogène, une aire, un carré par exemple, dont les dimensions dépendront du type de formation étudiée. Elle sera souvent de 100 m² dans une prairie ou dans une pelouse. Sur une paroi rocheuse moussue, l'aire pourra éventuellement être réduite à un décimètre carré. Elle couvrira peut-être un hectare dans un semi-désert. Nous verrons plus loin comment il est possible de déterminer avec objectivité la surface adéquate au but poursuivi.

β. — La tâche suivante consiste à recenser toutes les espèces végétales présentes à l'intérieur de l'aire qui vient d'être circonscrite. C'est là dresser, à proprement parler, le relevé de la végétation.

Lorsque la formation étudiée comprend plusieurs strates de végétation, il convient d'évaluer, en pour cent, le recouvrement global



FIG. 19. — Végétation des vases salées à Tholen, en Zélande (photo L. DELVOSALLE).

La Graminée robuste, *Spartina townsendii*, présente un coefficient de quantité égal à 3 car elle recouvre moins de la moitié mais plus du quart de la surface photographiée à l'avant-plan. La Graminée de petite taille est *Spartina maritima*. La plante occupe plus de la moitié de la surface photographiée. Dans le relevé, son nom sera affecté du coefficient de quantité 4.

de chacune de ces strates. Nous aurons, par exemple, une prairie dont le tapis herbacé, fermé, recouvre 100 % de l'aire considérée mais dont la strate muscinale, très ouverte, n'en recouvre que 20 %. Dans les deux cas, le pourcentage indiqué représente la fraction de la surface du sol recouverte par la projection verticale de tous les organes aériens des plantes de la strate.

On procède maintenant à l'inventaire de la végétation strate par strate, en commençant par la strate la plus élevée. Les espèces dont la détermination immédiate est difficile reçoivent un nom provisoire. Un exemplaire de chacune de ces plantes est évidemment mis en herbier pour être examiné ultérieurement. Les Cryptogames, autant que possible, ne sont pas négligés.

Le nom de chacune des espèces notées dans la liste qui vient d'être dressée est affecté d'un coefficient qui indique, avec suffisamment de précision, son abondance relative et son degré de recouvrement. L'échelle habituellement utilisée pour chiffrer ce **coefficient d'abondance-dominance** ou, mieux, de **quantité**, est la suivante :

- 5 : Nombre d'individus quelconque, recouvrant plus des 3/4 de la surface.
- 4 : Nombre d'individus quelconque, recouvrant de la 1/2 aux 3/4 de la surface.
- 3 : Nombre d'individus quelconque, recouvrant du 1/4 à la 1/2 de la surface (fig. 19).
- 2 : Individus nombreux ou recouvrant au moins 1/20 de la surface (fig. 20).
- 1 : Individus peu nombreux avec un degré de recouvrement faible (fig. 21).
- + : Individus solitaires ou très peu nombreux avec un recouvrement insignifiant.

Il peut être important de préciser le **degré de vitalité** de certaines plantes notées dans le relevé. Si l'espèce est représentée par des exemplaires ne fleurissant pas ou fleurissant mal, sa vitalité réduite est signalée par le signe ° placé en exposant derrière son coefficient de quantité. Les espèces à vitalité exubérante sont mises en évidence par le signe •, également placé en exposant. L'absence de tout signe indique que la plante présente un aspect normal.

Le **degré de développement** de l'espèce au moment de la notation du relevé apparaît grâce aux symboles suivants :

- pl : L'espèce est représentée par des plantules.
- juv : L'espèce est représentée par des exemplaires très jeunes.
- fl : La plante fleurit.
- fr : La plante porte des fruits.



FIG. 20. — *Diotis maritima*, une Composée couverte d'un duvet blanchâtre, a été photographié dans les dunes mobiles du bord du Golfe de Gascogne (photo PERRICHON).

Son coefficient de quantité est 2 car les individus, relativement nombreux et robustes, recouvrent moins du quart de la surface de l'aire photographiée.



FIG. 21. — *Honckeya peploides*, avec un coefficient de quantité égal à 1, colonise une dune unitiale le long du Golfe de Gascogne (photo C. VANDEN BERGHEN).

Le degré de recouvrement de la plante est faible mais les individus sont relativement nombreux.



FIG. 22. — Quelques pieds d'*Aster tripolium* sont installés sur des vases salées, en Lorraine.
(photo M. DE RIDDER).

A l'avant-plan, le recouvrement de l'espèce, par rapport à la surface totale, est insignifiant ; dans un relevé, la plante serait affectée du coefficient de quantité +.

A l'arrière-plan, les plantes sont plus nombreuses mais le degré de recouvrement reste très faible ; le coefficient de quantité peut être estimé égal à 1.

Certains auteurs notent le **degré de sociabilité** de chacune des espèces représentées dans la végétation de l'aire relevée.

- 5 : La plante forme de grands peuplements recouvrant la plus grande partie de la surface. Exemple : *Calluna vulgaris* dans une lande sur sable acide.
- 4 : La plante forme de grandes colonies. Exemple : *Rubus caesius* dans une dune.
- 3 : La plante croît en petits peuplements serrés ou forme des coussinets denses. Exemples : *Thymus serpyllum* dans une pelouse sèche, *Erica tetralix* dans une lande humide.
- 2 : Les tiges sont groupées ; la plante croît en touffe. Exemples : *Carex paniculata* dans un marais, *Festuca ovina* dans une pelouse sèche.
- 1 : La plante possède des tiges isolées, dispersées sur l'aire étudiée. Exemples : *Orchis* div. sp. dans une pelouse, *Salicornia europaea* sur des vases salées.

Lorsque le nom de l'espèce est suivi, par exemple, des coefficients 3-4, cela signifie que la plante en question occupe une fraction du sol comprise entre le quart et la moitié de la surface totale (coefficient de quantité : 3) et que cette espèce forme de grands peuplements (le coefficient de sociabilité est 4).

De nombreux auteurs récents négligent de noter le degré de sociabilité des espèces qui figurent dans leurs relevés ou ne le notent que dans des cas particuliers. Ce caractère, en effet, varie peu pour une espèce donnée.

γ . — La partie floristique du travail étant achevée, l'écologiste collationne le plus grand nombre possible de renseignements se rapportant au milieu dans lequel vit la végétation qui vient d'être relevée. Il situe l'aire étudiée sur une carte topographique et note son altitude, l'importance de la pente, l'exposition de celle-ci. L'écologiste décrit de façon sommaire le profil du sol ; le pH des différents horizons est mesuré par un moyen simple, de campagne ; des échantillons de terre sont prélevés pour être analysés au laboratoire. Il essaie également d'obtenir des renseignements au sujet du traitement que l'homme fait subir à la parcelle étudiée. Dans le cas d'une prairie, par exemple, la date de la fauchaison et la durée d'un pacage éventuel peuvent avoir d'importantes incidences sur la composition floristique du groupement végétal.

Le relevé, tel qu'il vient d'être dressé, donne une image très fidèle d'une parcelle de végétation. L'élaboration de ce document supprime, en grande partie, le facteur subjectif lors de la description du tapis végétal. Ajoutons que la méthode du relevé astreint celui qui la pratique à une rigoureuse et salutaire discipline de travail.

b. — *L'aire minimale.*

Une méthode simple permet de déterminer la surface de l'aire dont il sera utile de relever la végétation. On délimite pour commencer une surface d'un mètre carré dans un tapis végétal dont l'homogénéité a été reconnue et on note le nom de toutes les espèces qui y croissent ; nous en trouvons, par exemple, 24. La liste est ensuite complétée en considérant la végétation d'une surface plus grande, par exemple de 16m². On obtient 38 espèces. On poursuit le recensement des espèces en augmentant chaque fois la surface inventoriée. Dans l'exemple choisi, 49 espèces croissent sur 100m², 51 sur 400 m²... On peut représenter ces résultats par un graphique en portant en abscisse les surfaces relevées et en ordonnée le nombre d'espèces notées. La courbe obtenue devient pratiquement parallèle à l'axe des abscisses à partir d'un point qui correspond approximativement, dans l'exemple considéré, à une surface de

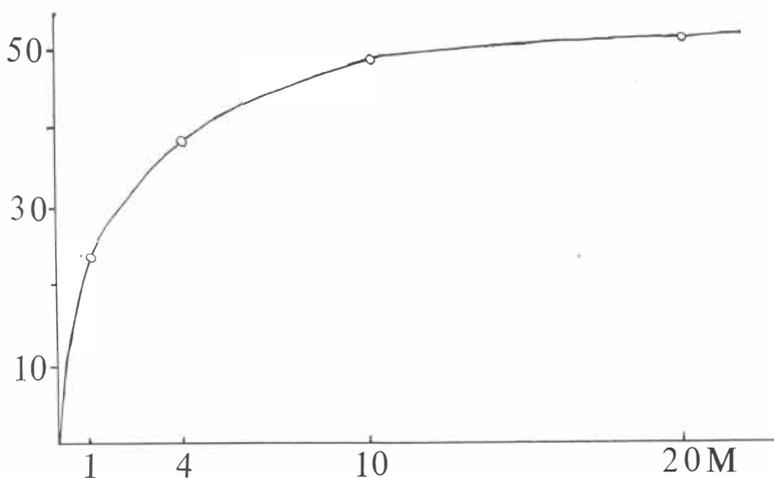


FIG. 23. — Établissement de l'aire minimale dans une pelouse à *Globularia willkommii* et *Cytisus decumbens* en Franche-Comté.

100 m² (fig. 23). Il suffit donc d'inventorier la végétation de cette aire, appelée **aire minimale** ; il est inutile, dans des cas analogues, de considérer une surface plus étendue.

La méthode de travail qui aboutit à établir l'aire minimale permet également de vérifier l'homogénéité de la végétation d'une surface déterminée. Cette végétation, en effet, manque d'homogénéité si le nombre d'espèces ne cesse d'augmenter, éventuellement par des sauts brusques, lorsque les dimensions des surfaces étudiées deviennent de plus en plus grandes.

c. — *Les tableaux provisoires et le tableau définitif.*

La notion de groupement végétal possédant une individualité floristique et écologique par rapport à d'autres groupements végétaux naît sur le terrain et est l'aboutissement d'observations effectuées avec discernement. Cette notion, d'abord vague, se concrétise par la confrontation de nombreux relevés. Pour faciliter les comparaisons, ceux-ci sont réunis dans des tableaux dont la confection demande essentiellement du bon sens et de la méthode.

On retire, de la série de relevés en notre possession, ceux notés dans des parcelles dont la végétation présente des similitudes, ceux provenant, par exemple, de landes humides dans lesquelles *Erica tetralix* joue un rôle physionomique important. Ces relevés sont d'abord groupés dans un **tableau provisoire**. Celui-ci est transformé en un tableau définitif si les relevés se ressemblent réellement, si l'impression se dégage qu'ils ont été notés dans des végétations appartenant à une même unité.

Le **tableau définitif** est obtenu en travaillant dans les deux sens les éléments du tableau provisoire, donc en modifiant l'ordre des colonnes et en déplaçant les lignes. L'examen des tableaux I, II et III, donne une idée de la technique utilisée. Cinq relevés notés dans les landes humides de la Campine, en Belgique septentrionale, ont été classés, simplement par ordre de date, dans le tableau I. Le tableau intermédiaire II a été obtenu en modifiant les lignes du tableau I, de façon à ce que les espèces appartenant aux mêmes groupes écologiques soient réunies. Pour arriver au tableau III, l'ordre des colonnes du tableau II a été bouleversé. Les relevés dans lesquels apparaissent un certain nombre d'espèces pionnières, colonisatrices d'un sol humifère nu, ont été placés à l'avant du tableau. Les derniers relevés sont ceux dans lesquels ces espèces manquent mais qui possèdent, par contre, quelques plantes signalisatrices d'un sol sec. Cette façon de procéder a l'avantage de mettre en évidence la présence de plantes indicatrices de stades soit initiaux, soit séniles.

TABLEAU I

N°	18	25	32	50	51
Surface inventoriée, en m ²	100	100	100	100	25
Recouvrement de la strate herbacée (%)	100	100	95	80	100
Recouvrement de la strate muscinale (%)	100	60	75	90	100
Date	3.8	6.8	20.8	2.9	2.9
<i>Erica tetralix</i>	3	4	3	4	3
<i>Molinia caerulea</i>	1	2	1	1	2
<i>Calluna vulgaris</i>	2	+	.	+	3
<i>Narthecium ossifragum</i>	2
<i>Scirpus caespitosus</i>	1	2	3	1	3
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	1	2	+	1
<i>Pinus sylvestris</i> juv	1	+	+	1	+
<i>Drosera intermedia</i>	.	1	1	+	.
<i>Rhynchospora alba</i>	.	+	+	+	.
<i>Rhynchospora fusca</i>	.	+	.	.	.
<i>Quercus pedunculata</i> pl	.	+	.	+	.
<i>Eriophorum polystachion</i>	.	.	1°	.	.
<i>Carex nigra</i>	.	.	+°	.	.
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	.	.	+	.	.
<i>Salix repens</i>	.	.	+	.	.
<i>Stellaria media</i>	.	.	.	+°	.
<i>Sphagnum compactum</i>	3	2	2	2	3
<i>Sphagnum molluscum</i>	3	1	3	.	3
<i>Cladonia impexa</i>	2	+	+	2	1
<i>Gymnocolea inflata</i>	1	1	2	3	3
<i>Odontoschisma sphagni</i>	1	.	.	.	1
<i>Cornicularia aculeata</i>	1	.	+	1	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	2	+	.	.

TABLEAU II

N°	18	25	32	50	51
Surface inventoriée, en m ²	100	100	100	100	25
Recouvrement de la strate herbacée (%)	100	100	95	80	100
Recouvrement de la strate muscinale (%)	100	60	75	90	100
<i>Espèces caractéristiques de la lande des sols humides :</i>					
Erica tetralix	3	4	3	4	3
Scirpus caespitosus	1	2	3	1	3
Drosera rotundifolia	1	1	2	+	1
Narthecium ossifragum	2
Sphagnum compactum	3	2	2	2	3
Gymnocolea inflata	1	1	2	3	3
Sphagnum molluscum	3	1	3	.	3
Odontoschisma sphagni	1	.	.	.	1
<i>Espèces relictés des sols étrépés (dénudés) :</i>					
Drosera intermedia	.	1	1	+	.
Rhynchospora alba	.	+	+	+	.
Rhynchospora fusca	.	+	.	.	.
<i>Espèces relictés des bas-marais :</i>					
Eriophorum polystachion	.	.	1°	.	.
Carex nigra	.	.	+°	.	.
<i>Espèces des prairies et des landes :</i>					
Molinia caerulea	1	2	1	1	2
Gentiana pneumonanthe	.	.	+	.	.
Salix repens	.	.	+	.	.
Calluna vulgaris	2	+	.	+	3
Cladonia impexa	2	+	+	2	1
Cornicularia aculeata	1	.	+	1	.
Hypnum cupressiforme	.	2	+	.	.
<i>Espèces pionnières des bois :</i>					
Pinus sylvestris juv	1	+	+	1	+
Quercus pedunculata pl	.	+	.	+	.
<i>Espèce accidentelle :</i>					
Stellaria media	.	.	.	+°	.

TABLEAU III. — *Ericetum tetralicis*

N°	1	2	3	4	5	P.	F. biol.	G. phytog.
Surface inventoriée, en m ²	100	100	100	25	100			
Recouvrement, strate herbacée (%)	95	100	80	100	100			
Recouvrement, strate muscinale (%)	75	60	90	100	100			
<i>Espèces caractéristiques de la lande des sols humides :</i>								
<i>Erica tetralix</i>	3	4	4	3	3	V	Ch	Atl.
<i>Scirpus caespitosus</i>	3	2	1	3	1	V	H	Eurosib.
<i>Drosera rotundifolia</i>	2	1	+	1	1	V	H	Eurosib.
<i>Narthecium ossifragum</i>	2	I	H	Atl.
<i>Sphagnum compactum</i>	2	2	2	3	3	V	.	Eurosib.
<i>Gymnocolea inflata</i>	2	1	3	3	1	V	.	Eurosib.
<i>Sphagnum molluscum</i>	3	1	.	3	3	IV	.	Eurosib.
<i>Odontoschisma sphagni</i>	.	.	.	1	1	II	.	Subatl.
<i>Espèces relictés des sols étrepés :</i>								
<i>Drosera intermedia</i>	1	1	+	.	.	III	H	Subatl.
<i>Rhynchospora alba</i>	+	+	+	.	.	III	H	Eurosib.
<i>Rhynchospora fusca</i>	.	+	.	.	.	I	H	Subatl.
<i>Espèces relictés des bas-marais :</i>								
<i>Eriophorum polystachion</i>	1°	I	G	Eurosib.
<i>Carex nigra</i>	+°	I	H	Eurosib.
<i>Espèces des prairies et des landes :</i>								
<i>Molinia caerulea</i>	1	2	1	2	1	V	H	Eurosib.
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1	I	H	Subatl.
<i>Salix repens</i>	+	I	N	Eurosib.
<i>Calluna vulgaris</i>	.	+	+	3	2	IV	Ch	Subatl.
<i>Cladonia impexa</i>	+	+	2	1	2	V	.	Eurosib.
<i>Cornicularia aculeata</i>	+	.	1	.	1	III	.	Eurosib.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	2	.	.	.	II	.	Subcosm.
<i>Espèces pionnières des bois :</i>								
<i>Pinus sylvestris juv</i>	+	+	1	+	1	V	N	Eurosib.
<i>Quercus pedunculata pl</i>	.	+	+	.	.	II	Ch	Eur.
<i>Espèce accidentelle :</i>								
<i>Stellaria media</i>	.	.	+°	.	.	I	T	Subcosm.

Cinq relevés de la végétation de landes tourbeuses à *Erica tetralix* notés en Belgique septentrionale (Kalmphout : 1, 2 et 3 ; Beerse : 4 ; Vieux-Turnhout : 5). — P : Présence. — F. biol. : Formes biologiques. — G. phytog. : Groupes phytogéographiques. — N : Nanophanéophytes, Ch : Chamaephytes, H : Hémicryptophytes, G : Géophytes, T : Thérophytes. — Eurosib. : Espèces eurosibériennes, Eur. : Espèces européennes, Atl. : Espèces atlantiques, Subatl. : Espèces subatlantiques, Subcosm. : Espèces subcosmopolites.

d. — *Les degrés de présence.*

Les espèces recensées dans le tableau définitif ne figurent pas toutes dans chacun des relevés. On constate, en réalité, une grande variabilité en ce qui concerne la **présence** des différentes espèces, c'est à dire le pourcentage de relevés dans lesquels ces plantes ont été notées par rapport au nombre total de relevés inclus dans le tableau.

Certaines **espèces** méritent le nom de **constantes**. Elles sont représentées, avec des coefficients de quantité variables, dans plus de 80 % des colonnes du tableau. Ces plantes forment évidemment le noyau du groupement végétal reconnu sur le terrain et dont les relevés fixent la composition floristique. D'autres plantes n'ont été recensées que dans moins de 20 % des relevés. Elles peuvent être considérées comme des **espèces accidentelles**. Les **espèces accessoires** sont celles qui ne sont ni constantes, ni accidentelles.

Une subdivision en cinq classes de présence est souvent adoptée ; elle est évidemment plus précise que celle dont il est question plus haut.

- V : Espèce constante, présente dans plus de 80 % des relevés.
- IV : Espèce présente dans 60 à 80 % des relevés.
- III : Espèce présente dans 40 à 60 % des relevés.
- II : Espèce présente dans 20 à 40 % des relevés.
- I : Espèce accidentelle, présente dans moins de 20 % des relevés.

3. — **La notion d'association végétale.**

a. — *Introduction.*

Les documents de base, pour une étude sérieuse de la végétation d'un territoire d'étendue restreinte, sont les relevés de la végétation. Rappelons que ceux-ci ont été notés sur des aires dont le couvert est homogène. A partir de ces documents, éléments concrets, groupés en tableaux, il s'agit maintenant de dégager, de définir, des groupements végétaux de nature plus abstraite, les *associations végétales*.

Un premier problème se pose. Faut-il envisager à part, dans le cas d'une végétation de structure complexe — une forêt, par exemple —, chacune des strates de végétation ou, au contraire, avoir une vision plus synthétique et considérer qu'un seul groupement peut être constitué de plusieurs strates ? La question est pertinente car les strates présentent parfois une certaine indépendance l'une par rapport à l'autre. Sous la strate arborescente d'une chênaie installée sur un sol acidifié, on observe, par exemple, une végétation de

fougères-aigles, *Pteridium aquilinum*, et de bruyères, *Calluna vulgaris*. Or, cette deuxième strate de végétation est également présente en dehors de la forêt, où elle constitue une lande.

L'école scandinave, dont nous parlerons plus loin, adopte le point de vue de la séparation des strates. Les écologistes de cette tendance ont introduit le terme de **synusie** pour désigner un groupement constitué par les éléments d'une seule strate de végétation. Dans l'exemple choisi, la végétation de la chênaie est constituée d'une synusie arborescente à *Quercus sessilis* et d'une autre synusie, formée de plantes basses, avec deux espèces codominantes, *Pteridium aquilinum* et *Calluna vulgaris*. La synusie à *Quercus sessilis* se retrouve dans de nombreux types forestiers. De même, la synusie à *Pteridium* et *Calluna* apparaît éventuellement sous des bouleaux, sous des pins ou même sans la présence d'une strate arborescente ou arbustive. Cette façon de procéder, très analytique, n'a pas été adoptée par la plupart des écologistes européens. Ceux-ci considèrent qu'un groupement végétal peut être constitué de plusieurs strates de végétation.

Le deuxième problème est celui du choix des critères qui définissent un groupement végétal.

Les écologistes de l'école scandinave, dont nous savons qu'ils considèrent les synusies comme des groupements indépendants, utilisent principalement les critères de **dominance** et de **constance** pour définir les unités qu'ils reconnaissent dans la nature. Rappelons qu'une espèce dominante possède un degré de recouvrement très élevé. Une espèce constante est notée dans plus de 80 % des relevés du groupement en question. Nous aurons, par exemple, dans une lande, un groupement dominé par *Calluna vulgaris*, dans lequel *Nardus stricta* est une espèce constante. Un groupement également dominé par *Calluna*, mais avec *Agrostis vulgaris* comme espèce constante, sera une unité de végétation distincte de la première.

Cette méthode de travail, proposée par DU RIETZ et ses disciples, convient parfaitement à l'analyse minutieuse de la végétation de régions dont la flore est pauvre en espèces. Elle est, par contre, impraticable dans des territoires à flore riche où aucune espèce nettement dominante n'apparaît dans la végétation de vastes surfaces. De plus, l'homogénéité physiologique, due à l'espèce dominante, n'est pas l'indice certain d'un milieu homogène. C'est ainsi que le groupement à *Calluna* et *Nardus* occupe ici un sol sablonneux, ailleurs un substrat tourbeux.

Ces considérations expliquent le peu de succès des méthodes scandinaves en Europe centrale et occidentale.

La plupart des auteurs de notre continent partagent les conceptions de BRAUN-BLANQUET et des écologistes de son école quant à la définition des 'associations' végétales. Cette définition repose principalement sur la notion de **fidélité**.

b. — *Les degrés de fidélité.*

Comparons entre eux les tableaux dans lesquels nous avons réuni les relevés de groupements végétaux reconnus dans un même type de formation, dans des landes, par exemple. A côté d'un tableau qui nous donne la composition floristique de la lande des sols humides, plaçons un autre tableau dans lequel sont groupés des relevés notés dans des landes installées sur des sables secs ; considérons aussi un troisième tableau qui collationne des relevés de la végétation

LES DEGRÉS DE FIDÉLITÉ

	Ass. D	Ass. B	Ass. A	Ass. C	Ass. E
1					
2		---		---	
3					
4					
5	---				
6					
7			---		---
8	---				

Représentation schématique des **degrés de fidélité** en rapport avec l'amplitude écologique (inspiré de SCAMONI). — 1 : **Espèce caractéristique exclusive** de l'association A (Ass. A). — 2 : **Espèce caractéristique préférante** de l'association A (la plante apparaît également dans les associations B et C mais y est peu fréquente, peu abondante et de moindre vitalité). — 3 : **Espèce différentielle** des associations B et A par rapport à l'association. C. — 4 : **Espèce différentielle** des associations C et A par rapport à l'association B. — 5 : Espèce différentielle de l'association B par rapport aux associations A et C. — 6 : Espèce caractéristique du groupe d'associations A, B et C, donc de l'alliance qui comprend ces associations. — 7 : **Espèce** relevant de l'association E mais présente de façon **accidentelle** dans l'association A. — 8 : **Espèce indifférente**, participant à un grand nombre d'associations.

buissonnante basse des tourbières en voie d'assèchement. Tous les relevés dont il est question ici ont été notés dans une même région naturelle.

La confrontation des tableaux met en évidence le degré de fidélité des espèces à un groupement végétal donné (*).

.— Les plantes strictement liées à un groupement ou, du moins, y croissant avec une vitalité optimale, sont appelées **espèces caractéristiques exclusives** ou d'**espèces caractéristiques préférantes**. En Belgique septentrionale, *Sphagnum compactum* et *Sphagnum molluscum* sont, par exemple, des espèces caractéristiques exclusives de la lande installée sur des sables humides. *Erica tetralix*, par contre, croît également parfois dans les tourbières et n'est donc qu'une caractéristique préférante de la lande des sols humides.

.— Les **espèces différentielles** sont des plantes présentes dans plusieurs groupements mais qui manquent dans d'autres. Ces espèces ne caractérisent donc pas un groupement bien déterminé mais elles permettent de différencier certains groupements végétaux par rapport à des unités affines. C'est ainsi que *Sphagnum papillosum* manque dans les landes installées sur un sol minéral, humide ou sec, mais est présent dans la lande qui occupe un substrat tourbeux. Cette espèce n'est pourtant pas caractéristique de ce dernier type de lande car elle apparaît, avec une meilleure vitalité, dans des tourbières à *Eriophorum vaginatum* où la formation de la tourbe se poursuit activement. *Sphagnum papillosum* est donc une espèce différentielle de la lande des sols tourbeux par rapport aux autres catégories de landes.

.— Certaines plantes prospèrent dans les groupements végétaux les plus variés car elles possèdent une amplitude écologique très large. Elles peuvent être qualifiées d'**espèces indifférentes**. *Molinia caerulea* en est un exemple. Cette Graminée végète, en effet, dans différents types de landes, dans des marécages — que leur eau soit acide ou alcaline —, dans certaines forêts.

.— Une **espèce étrangère** ou **accidentelle** est une plante dont la présence au sein du groupement est fortuite. Sa vitalité est souvent réduite ; elle sera probablement rapidement éliminée sans laisser de descendance. *Stellaria media*, noté dans un relevé du tableau III, est une plante croissant habituellement sur un sol riche en

(*) Plusieurs auteurs ont tenté de donner à cette confrontation une base aussi objective que possible en utilisant les méthodes du calcul statistique (voir notamment GUINOCHE).

nitrate. Elle ne fait pas partie du cortège floristique normal de la lande des sables acides humides et doit être considérée comme une intruse dans ce groupement végétal.

c. — *L'association végétale.*

L'examen critique des tableaux de la végétation et leur confrontation permettent tout d'abord de vérifier la validité des groupements végétaux reconnus intuitivement sur le terrain. En effet, l'individualité de toutes les unités retenues après le travail d'approche ne sera peut-être pas confirmée. C'est ainsi que l'absence d'espèces de grande fidélité à un groupement peut être l'indice d'une erreur d'interprétation. De même, un tableau que l'on croyait être le reflet d'un groupement fondé sur des bases floristiques fermes s'avèrera parfois contenir des relevés notés dans des groupements végétaux distincts.

L'évaluation du degré de fidélité des différentes espèces aux groupements permet de dégager la notion d'**association végétale**. Celle-ci est l'unité principale que l'on peut reconnaître dans la végétation. Elle a été définie lors du Congrès international de botanique de Bruxelles, en 1910, comme « un groupement végétal de composition floristique déterminée, présentant une physionomie uniforme et croissant dans des conditions stationnelles également uniformes ». Ajoutons, avec ALLORGE, que c'est dans les limites d'une aire donnée que la composition floristique doit être relativement constante.

L'association végétale, telle quelle vient d'être définie, est une unité abstraite. Sur le terrain, existent des parcelles de végétation dont la composition floristique se rapproche de celle du type idéal. On donne parfois le nom d'**individus d'association** à ces communautés végétales concrètes.

L'analyse de la composition floristique d'une association, laquelle se reflète dans le tableau d'association, montre qu'un pareil groupement végétal est constitué d'un ensemble de plantes appartenant à des groupes écologiques distincts. Le groupe principal, formé des espèces caractéristiques de l'association et des plantes présentant une grande fidélité à celle-ci, est intriqué avec d'autres groupes dont le rôle est subordonné. Dans l'association à *Erica tetralix* (tableau III), les espèces de la lande des sols humides croissent, par exemple, en compagnie de plantes des sols acides récemment dénudés, de plantes des bas-marais, d'espèces des prairies et même des forêts. On donne le nom d'espèces compagnes ou de **compagnes** aux plantes appartenant à des groupes écologiques secondaires. Leur présence ap-

porte souvent des indications sur des particularités du milieu, sur le passé de la végétation des parcelles relevées, éventuellement sur les transformations qui affecteront probablement le tapis végétal dans l'avenir.

d. — *Les associations vicariantes.*

La fidélité d'une espèce végétale à une association donnée a rarement un caractère absolu. Hors d'un cadre local ou régional, les espèces les plus fidèles à une association, les espèces caractéristiques, peuvent se comporter de façon toute différente. La cause principale des fluctuations dans le degré de fidélité est évidemment la variation, dans l'espace, des exigences stationnelles des espèces. Celles-ci deviennent, en effet, plus étroites, plus précises, lorsque la plante croît vers les limites de son aire de dispersion. Une plante méditerranéenne participe, par exemple, à un grand nombre d'associations végétales en Europe méridionale. Cette espèce n'y caractérise aucun groupement en particulier et manifeste une grande indifférence. Plus au nord, par contre, la même espèce peut être strictement liée à une association de plantes thermophiles et avoir la valeur de caractéristique exclusive de ce groupement. Le noisetier, *Corylus avellana*, apparaît, en Europe centrale, dans les types forestiers les plus variés et ne montre aucune fidélité à une association déterminée. L'arbuste évite seulement les sols les plus acides et les plus fangeux. Le même noisetier végète exclusivement, dans la Région méditerranéenne, dans des forêts hygrophiles à *Populus alba* localisées dans les plaines alluviales. Dans la partie septentrionale de son aire, en Scandinavie, le noisetier croît uniquement dans des forêts qui occupent des sites au microclimat relativement tempéré.

Une espèce dont l'aire de dispersion est très vaste peut, dans certains cas, caractériser deux ou plusieurs **associations** dites **vicariantes**. Ces associations présentent des compositions floristiques distinctes par suite de causes historiques, le peuplement végétal s'étant effectué différemment. Elles ont pourtant des exigences stationnelles comparables et sont liées, par exemple, à un même type de climat et de sol. La plupart des espèces amphiatlantiques, c'est à dire croissant des deux côtés de l'Océan Atlantique, participent ainsi en Europe et en Amérique à des associations distinctes mais vicariantes.

Par suite de la variabilité du degré de fidélité des espèces aux groupements végétaux, la notion d'association ne peut avoir qu'une valeur locale ou régionale. Chaque association occupe une aire déterminée, au delà de laquelle d'autres associations, vicariantes géographiques, peuvent éventuellement la relayer.

e. — *La dénomination des associations.*

Les associations végétales reçoivent un nom. Certains auteurs utilisent la langue vulgaire pour dénommer les groupements végétaux qu'ils définissent. Ils parlent par exemple, de la *Lande à Erica tetralix des sables humides de l'Europe occidentale*. Une pareille dénomination est, en même temps, une courte diagnose de l'unité de végétation. L'usage du latin s'est pourtant imposé. Très généralement, le nom de l'association est forgé à partir du nom générique d'une espèce dominante ou caractéristique auquel on ajoute la terminaison *-etum* ; l'épithète spécifique est mise au génitif. La lande à *Erica tetralix* devient ainsi l'*Ericetum tetralicis*. Le nom de l'association est parfois composé. C'est le cas, par exemple, pour le *Querceto-Carpinetum*, un groupement forestier à *Quercus pedunculata* et *Carpinus betulus*.

Les variantes que l'on distingue éventuellement au sein de l'association peuvent également être dénommées. La terminaison *-etosum* leur est réservée. L'*Ericetum tetralicis sphagnetosum* est une lande à *Erica tetralix* riche en sphaignes.

f. — *Le système phytosociologique.*

Plusieurs auteurs ont tenté de classer les associations végétales dans un système hiérarchisé. Celui proposé par BRAUN-BLANQUET est fréquemment employé.

Les associations qui possèdent un grand nombre d'espèces en commun et dont les exigences écologiques sont comparables ont été groupées dans une unité d'ordre supérieur à l'association, l'**alliance**. Le nom de celle-ci est terminée par *-ion*. L'*Ericion tetralicis* est l'alliance dans laquelle est classée l'*Ericetum tetralicis* en compagnie d'autres associations reconnues dans les landes des sols humides.

Les alliances sont groupées dans des **ordres** définis par des espèces appelées caractéristiques de l'ordre. Le nom d'un ordre se termine par *-alia*. L'*Ericion tetralicis* est une alliance subordonnée à l'ordre des *Ericeto-Sphagnetalia*.

Les ordres, à leur tour, dépendent de **classes**, chacune de celles-ci réunissant souvent l'ensemble des associations reconnues dans une formation végétale. La terminaison *-ea* est réservée au nom d'une classe. Les *Oxycocco-Sphagnetea* groupent les ordres distingués dans la végétation des landes tourbeuses et des tourbières à sphaignes non boisées. Les *Ericeto-Sphagnetalia* sont un de ces ordres.

Dans le système de BRAUN-BLANQUET, les différentes unités de végétation sont classées par ordre de complexité croissante. Les groupements à une seule strate de végétation sont cités en premier lieu tan-

dis que les classes groupant des associations reconnues dans les forêts à nombreuses strates de végétation sont placées à la fin du système.

Pour fixer les idées au sujet de la systématique des groupements végétaux, nous publions ci-dessous le tableau des unités supérieures, classes et ordres, tel qu'il a été construit pour les plaines de l'Europe occidentale par BRAUN-BLANQUET et ses disciples.

Lemnetea. Végétation aquatique flottante, non enracinée.

Hydrocharitetalia. Associations aquatiques composées de plantes flottant librement. *Lemna* div. sp., *Utricularia* div. sp., *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*...

Potametea. Végétation aquatique enracinée.

Zosteretalia. Associations aquatiques des eaux saumâtres ou salées. *Zostera* div. sp., *Ruppia* div. sp....

Potametalia. Associations aquatiques des eaux douces ou très faiblement saumâtres. *Potamogeton* div. sp., *Elodea canadensis*, *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Ranunculus fluitans*, *R. aquatilis*...

Littorelletea. Végétation amphibie des berges des pièces d'eau à niveau variable.

Littorelletalia. Associations de plantes amphibies. *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, *Isoetes* div. sp., *Baldellia ranunculoides*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Hypericum elodes*, *Eleocharis multicaulis*...

Isoeto-Nanojuncetea. Végétation pionnière des sols récemment exondés.

Cyperetalia fuscii. Associations des sols humides dénudés. *Juncus bufonius*, *Gnaphalium uliginosum*, *Cyperus fuscus*, *Cicendia filiformis*, *Isolepis setacea*, *Peplis portula*...

Phragmitetea. Végétation de grandes herbes au bord des eaux.

Nasturtio-Glycerietalia. Associations du bord des eaux vives et peu profondes. *Glyceria fluitans*, *Sparganium neglectum*, *Veronica beccabunga*, *Sium erectum*...

Phragmitetalia. Associations des roselières en eau profonde. *Phragmites communis*, *Scirpus* div. sp., *Rumex hydrolapathum*, *Typha* div. sp., *Cladium mariscus*...

Magnocaricetalia. Associations des cariçaies des eaux peu profondes. *Carex paniculata*, *C. elata*, *C. gracilis*, *C. riparia*, *C. vesicaria*...

Montio-Cardaminetea. Végétation fontinale.

Montio-Cardaminetalia. Végétation des sources d'eau pauvre en calcaire. *Montia rivularis*, *Cardamine amara*, *Stellaria alsinea*...

Cardamino-Cratoneuretalia. Associations des sources d'eau calcaire. *Cratoneurum commutatum*...

Thero-Salicornietea. Végétation pionnière des vases salées.

Thero-Salicornietalia. Associations de plantes annuelles colonisatrices des substrats salés. *Salicornia europaea* s.l. ...

Cakiletea maritimae. Végétation nitrophile des vases et des sables salés.

Cakiletalia maritimae. Associations de plantes annuelles occupant les accumulations de laisses de marées, les vases et les sables riches en matières organiques azotées. *Cakile maritima*, *Salsola kali*, *Atriplex littoralis*, *Suaeda maritima*...

Bidentetea tripartiti. Végétation des vases exondées riches en nitrates, non salées.

Bidentetalia tripartiti. Associations de plantes annuelles colonisant les vases exondées le long des rivières et autour des étangs. Bidens div. sp., Ranunculus sceleratus, Roripa islandica...

Chenopodietea. Végétation de plantes annuelles occupant des sites riches en nitrates et influencés par l'homme.

Sisymbrietalia. Associations rudérales constituées de plantes annuelles. Hordeum murinum, Sisymbrium officinale, Erigeron canadensis...

Polygono-Chenopodietalia. Associations commensales des cultures sarclées. Polygonum persicaria, Chenopodium polyspermum, Euphorbia helioscopia, Lamium purpureum, Mercurialis annua, Oxalis stricta, Echinochloa crus-galli...

Secalinetea. Végétation commensale des moissons de céréales.

Aperetalia spica-venti. Associations commensales des moissons installées sur des sols pauvres en calcaire, principalement dans les régions atlantiques de l'Europe. Apera spica-venti, Scleranthus annuus, Rumex acetosella, Spargula arvensis, Anthoxanthum aristatum, Papaver argemone, Matricaria chamomilla, Aphanes arvensis...

Secalinetalia. Associations commensales des moissons installées sur des sols riches en calcaire, souvent argileux, principalement développées en Europe centrale et méridionale. Ranunculus arvensis, Caucalis div. sp., Adonis div. sp., Delphinium div. sp., Legousia speculum-veneris, Linaria spuria...



FIG. 24. — Banc de vase salée colonisé par *Spartina townsendii*, à marée basse.

Nieuport, Belgique

(photo P. VAN DEN BREEDE).

Epilobietea angustifolii. Végétation des coupes forestières.

Atropetalia. Associations des coupes forestières. *Atropa belladonna*, *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Galeopsis tetrahit*, *Fragaria vesca*...

Artemisietea. Végétation herbacée vivace des sites, riches en nitrates, influencés par l'homme.

Artemisietalia. Associations de grandes herbes vivaces apparaissant dans les sites rudéralisés. *Artemisia vulgaris*, *Urtica dioica*, *Onopordon acanthium*, *Melilotus* div. sp., *Verbascum* div. sp., *Carduus nutans*, *Cynoglossum officinale*, *Tanacetum vulgare*, *Ballota nigra*, *Arctium minus*...

Convolvuletalia sepium. Associations de grandes herbes vivaces, souvent lianeuses, apparaissant le long des rivières. *Convolvulus sepium*, *Thalictrum flavum*, *Cuscuta europaea*...

Plantaginetea majoris. Végétation naturelle des lisières des prés salés et des marais, apparaissant aussi sur des sols piétinés.

Plantaginetalia majoris. Associations des sols soumis à de grandes fluctuations des facteurs du milieu. *Potentilla anserina*, *Plantago major*, *Lolium perenne*, *Ranunculus sardous*, *Coronopus* div. sp. ...

Asteretea tripolii. Végétation fermée des prés salés.

Spartinetalia. Associations de plantes vivaces colonisatrices des vases salées. *Spartina* div. sp. (fig. 24).

Glauceto-Puccinellietalia. Associations des prés salés. *Puccinellia* div. sp., *Glaux maritima*, *Aster tripolium*, *Triglochin maritimum*, *Halimione portulacoides*, *Armeria maritima* (fig. 25), *Artemisia maritima*, *Plantago maritima*, *Limonium vulgare*...



FIG. 25. — Le gazon d'Olympe, *Armeria maritima*

(photo M. DE RIDDER).

Molinio-Arrhenatheretea. Végétation des prairies.

Molinetalia. Associations des prairies non amendées, fauchées, à niveau phréatique élevé durant une partie de l'année, souvent sur des sols relativement pauvres en éléments biogènes. *Molinia caerulea*, *Scorzonera humilis*, *Carex panicea*, *C. pulicaris*, *Selinum carvifolia*, *Juncus acutiflorus*...

Deschampsietalia caespitosae. Associations des prairies non amendées, fauchées, sur des sols relativement riches en éléments biogènes. *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia caespitosa*, *Lychnis flos-cuculi*, *Caltha palustris*, *Cirsium oleraceum*, *Polygonum bistorta*...

Arrhenatheretalia. Associations des prairies régulièrement entretenues, fauchées ou pâturées. *Arrhenatherum elatior*, *Crepis biennis*, *Cynosurus cristatus*, *Phleum pratense*, *Geranium silvaticum*, *Trisetum flavescens*...

Scheuchzerio-Caricetea fuscae. Végétation des bas-marais.

Scheuchzerietalia palustris. Associations pionnières des substrats tourbeux inondés ou mouillés. *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora div. sp.*, *Drosera intermedia*...

Caricetalia fuscae. Associations des bas-marais aux eaux acides. *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Viola palustris*, *Carex canescens*, *C. stellulata*, *C. vulgaris*, *Juncus filiformis*...

Tofieldietalia. Associations des bas-marais aux eaux alcalines. *Tofieldia calyculata*, *Juncus obtusiflorus*, *Eriophorum latifolium*, *Epipactis palustris*, *Schoenus nigricans*...

Oxycocco-Sphagneteta Végétation des tourbières bombées à sphaignes et des landes tourbeuses.



FIG. 26. — La linaigrette, *Eriophorum polystachion*, Campine, Belgique
(photo M. DE RIDDER).

Ericeto-Sphagnetalia. Associations des tourbières bombées et des landes tourbeuses du domaine atlantique. *Sphagnum* div. sp., *Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera rotundifolia*,...

Asplenietea rupestris. Végétation des fentes des rochers, surtout bien développée dans les régions montagneuses.

Potentilletalia caulescentis. Associations des fentes des rochers calcaires. *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Ceterach officinarum*, *Biscutella levigata*...

Androsacetalia vandellii. Associations des fentes des rochers siliceux. *Asplenium septentrionale*...

Thlaspeetea rotundifolii. Végétation des éboulis rocheux, surtout développée dans les régions montagneuses.

Thlaspetalia rotundifoliae. Associations des éboulis calcaires. *Rumex scutatus*, *Dryopteris robertiana*...

Androsacetalia alpinae. Associations des éboulis siliceux. *Allosurus crispus*...

Myricarietalia. Associations des bancs de galets déposés par les torrents. *Myricaria germanica*, *Epilobium dodonaei*...

Crithmo-Staticetea. Végétation des rochers maritimes.

Crithmo-Staticetalia. Associations des fentes et des replats des falaises maritimes. *Crithmum maritimum*, *Limonium binervosum*...

Ammophiletea. Végétation pionnière des sables mobiles du littoral maritime.

Elymetalia arenariae. Associations des sables mobiles. *Agropyron junceiforme*, *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius*, *Eryngium maritimum*, *Euphorbia paralias*...

Koelerio-Corynephoretea. Végétation pionnière des sables plus ou moins fixés et des surfaces rocheuses nues.

Corynephoretalia canescentis. Associations pionnières des sables secs. *Corynephorus canescens*, *Jasione montana*, *Teesdalia nudicaulis*, *Aira praecox*...

Sedo-Scleranthetalia. Associations pionnières des substrats rocheux calcaires. *Sedum* div. sp., *Sempervivum* div. sp. ...

Sedo-Festucetalia. Associations pionnières des substrats rocheux siliceux. *Potentilla argentea*, *Trifolium striatum*, *Tunica prolifera*...

Festuco-Brometea. Pelouses sèches thermophiles.

Brometalia erecti. Associations des pelouses installées sur des sols riches en calcaire, dans des régions au climat relativement océanique. *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Ophrys* div. sp., *Cirsium acaule*, *Helianthemum nummularium*, *Hippocrepis comosa*...

Festucetalia vallesiaca. Associations des pelouses installées sur des sols riches en bases, en des régions au climat relativement continental. *Festuca vallesiana*, *Stipa* div. sp., *Veronica spicata*, *Silene otites*, *Potentilla arenaria*, *Aster linosyris*...

Nardo-Callunetea. Végétation herbeuse ou buissonnante des sols pauvres en éléments biogènes et très humifères en surface.

Nardetalia. Associations, principalement développées dans les montagnes, des pelouses sèches installées sur des sols à horizon superficiel organique. *Nardus stricta*, *Antennaria dioica*, *Galium saxatile*...

Calluno-Ulicetalia. Associations des landes des régions atlantiques. *Erica cinerea*, *Genista anglica*, *Sieglingia decumbens*, *Viola canina*, *Ulex* div. sp...

Vaccinio-Genistetalia. Associations des landes de l'Europe septentrionale et centrale. *Empetrum nigrum*, *Cladonia* div. sp. ...

Alnetea glutinosae. Forêts fréquemment inondées.

Alnetalia glutinosae. Associations des forêts fréquemment inondées. *Alnus glutinosa*, *Calamagrostis lanceolata*, *Humulus lupulus*, *Solanum dulcamara*, *Carex elongata*...

Quercu-Piceetea. Fourrés et forêts d'arbres à feuilles caduques et forêts de résineux installés sur des sols pauvres en éléments biogènes et à horizon superficiel organique acide.

Franguletalia. Associations arbustives des lisières forestières et des haies, sur des sols relativement pauvres en éléments biogènes. *Frangula alnus*, *Salix aurita*, *Rubus* div. sp., *Sarothamnus scoparius*, *Myrica gale*...

Quercetalia roboris. Associations des forêts à humus brut. *Teucrium scorodonia*, *Vaccinium myrtillus*, *Blechnum spicant*, *Maianthemum bifolium*, *Deschampsia flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Carex pilulifera*...

Quercu-Fagetea. Fourrés et forêts caducifoliées installées sur des sols relativement riches en éléments biogènes, basiques, neutres ou légèrement acides.

Prunetalia spinosae. Associations arbustives des lisières forestières et des haies, sur des sols relativement riches en éléments biogènes. *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*, *Rosa canina*, *Crataegus* div. sp., *Clematis vitalba*...

Quercetalia pubescentis. Associations des fourrés et des forêts thermophiles. *Quercus pubescens*, *Cornus mas*, *Viburnum lantana*, *Berberis vulgaris*, *Sorbus aria*, *Hypericum montanum*, *Campanula persicifolia*...

Populetalia albae. Associations des fourrés et des forêts apparaissant dans les plaines alluviales de l'Europe méridionale sur des sols minéraux, éventuellement inondés lors des crues, riches en éléments biogènes, notamment en azote. *Salix* div. sp., *Bryonia dioica*, *Rubus caesius*, *Anthriscus silvestris*, *Alliaria officinalis*, *Saponaria officinalis*...

Fagetalia silvaticae. Associations des forêts installées sur des sols de bonne qualité. *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Brachypodium silvaticum*, *Scilla non-scripta*, *Primula* div. sp., *Stellaria holostea*, *Melica uniflora*, *Asperula odorata*...

II. ÉCOLOGIE EXPLICATIVE

La variété des climats à la surface de la terre explique l'individualisation des zones et des étages de végétation. Chacune de ces grandes unités géographiques est loin de présenter une physionomie uniforme. Leur tapis végétal est, en réalité, très bariolé et l'écologiste y reconnaît de nombreuses associations dont la composition floristique dépend d'une multitude de facteurs. Il est commode de classer ceux-ci en quatre groupes principaux : les facteurs historiques, relatifs notamment au peuplement végétal, les facteurs géographiques, les facteurs de concurrence ou d'aide mutuelle entre

des plantes croissant ensemble et, enfin, les facteurs du milieu. Ceux-ci ne sont pas exclusivement des facteurs physiques et chimiques. Les animaux et l'homme influencent également, de façon parfois décisive, la composition du couvert végétal.

A. — LES FACTEURS HISTORIQUES ET GÉOGRAPHIQUES

La composition floristique d'une association quelconque dépend évidemment de l'histoire de la végétation au cours des temps géologiques, en particulier des modalités du peuplement végétal durant le Quaternaire. On sait que les forêts de l'Amérique du Nord présentent, dans l'ensemble, une composition beaucoup plus riche que celle des forêts homologues de l'Europe. L'histoire ancienne de la végétation est responsable de ces différences alors que les sols et que les climats sont très comparables entre eux. Les chaînes de montagnes principales du continent américain étant orientées du nord vers le sud, la végétation a pu migrer avec une facilité relative lors des périodes glaciaires récentes. Les plantes thermophiles ont trouvé des refuges lors de la dernière avancée des glaces et, à partir de ceux-ci, ont pu remonter vers le nord lorsque le climat s'est réchauffé. En Europe, par contre, les montagnes s'allongent de l'est vers l'ouest. De plus, la Mer Méditerranée empêche tout déplacement vers le sud de la végétation liée à un climat chaud. Dans ces conditions, beaucoup d'espèces délicates n'ont pu trouver un refuge lors des refroidissements du climat et ont irrémédiablement disparu de la flore de notre continent.

A une autre échelle que celle des temps géologiques, des facteurs historiques récents ont une grande influence sur la composition floristique du couvert végétal. C'est ainsi que les taillis de chênes et de bouleaux, avec une flore herbacée très pauvre, qui occupent une grande partie des plateaux de l'Ardenne, témoignent d'une activité humaine poursuivie durant des siècles : la mise en culture temporaire de parcelles forestières préalablement brûlées. Nous montrerons plus loin que la composition floristique de nombreuses associations végétales actuelles est ainsi conditionnée par les actions de l'homme dans le passé.

Pour qu'une association végétale héberge une espèce, il est évidemment nécessaire que celle-ci ait pu atteindre le territoire occupé par l'association en question. Si certaines plantes produisent des semences facilement distribuées sur de grandes étendues, d'autres espèces, par contre, forment des graines dont le pouvoir de dispersion est faible. Les premières auront souvent une aire de distribution

très vaste tandis que les secondes resteront confinées dans une région d'étendue limitée, parfois même dans une île, dans une vallée ou sur un pic rocheux. Un facteur géographique explique ainsi que la végétation de deux vallées alpines puisse différer. Ce sont les massifs élevés situés entre les deux dépressions qui rendent chacune des vallées inaccessible aux semences de certaines plantes croissant dans l'autre vallée.

B. — CONCURRENCE ET AIDE MUTUELLE

1. — Amplitude physiologique et amplitude écologique.

Il est possible d'établir, par des cultures, l'**amplitude physiologique** d'une espèce végétale, de connaître ses conditions de vie optimales, de préciser, pour certains facteurs du milieu, les valeurs limites en deçà et au delà desquelles la plante cesse de vivre.

Chose étonnante, les conclusions auxquelles aboutit l'étude expérimentale du comportement des espèces ne se vérifient que rarement dans la nature !

Agropyron junceiforme, le chiendent des dunes, germe et croît de façon parfaite sur un sol totalement dépourvu de chlorure de sodium (BENECKE). Or, cette Graminée, le long de la Manche et de la Mer du Nord, est strictement localisée aux dunes initiales dont le sable est humidifié par une eau contenant en solution une certaine quantité de sel marin (fig. 27).



FIG. 27. — *Agropyron junceiforme* dans des dunes initiales au bord du Golfe de Gascogne.
(photo C. VANDEN BERGHEM).

La vitalité d'*Aster tripolium* est maximale lorsque la plante est cultivée dans un sol contenant de l'eau douce. La croissance de la plante se ralentit progressivement lorsqu'on ajoute du chlorure de sodium en quantités croissantes et s'arrête lorsque la concentration en sel correspond aux 3/4 de celle de l'eau de mer (ELLENBERG). Le comportement d'*Aster*, en culture pure, est donc différent de celui que l'on peut observer sur le terrain. On sait, en effet, que la Composée végète exclusivement dans des prés salés, souvent dans des groupements végétaux fréquemment submergés par de l'eau de mer.

La jacinthe sauvage, *Scilla non-scripta*, croît de façon optimale lorsqu'elle est cultivée en pleine lumière. La plante, dans ces conditions, porte des inflorescences fournies et produit un nombre maximal de graines. Or, dans le Brabant, l'espèce végète exclusivement dans les bois et dans les haies, donc en des sites où la lumière est tamisée ! La vitalité de ces plantes spontanées est d'ailleurs nettement moindre que celle des pieds transportés dans les jardins et placés en des endroits non abrités.

ELLENBERG a étudié durant plusieurs années le comportement de trois Graminées banales, *Bromus erectus*, *Arrhenatherum elatius* et *Alopecurus pratensis*, cultivées dans un grand bac en béton rempli d'une terre bien homogénéisée. Le seul facteur qui variait d'un point à l'autre de la culture était l'humidité du sol ; à une extrémité du bac, le substrat était très humide ; à l'autre extrémité, il était maintenu sec ; tous les états intermédiaires se rencontraient entre les deux situations extrêmes. Dans une première partie du bac, trois couloirs étaient délimités depuis l'extrémité humide jusqu'à l'extrémité sèche. Les graines des trois graminées y furent semées, une espèce par couloir. Après quelques années, il fut constaté que les trois plantes se comportaient de façon presque identique. Leur vitalité, optimale vers le milieu du couloir, diminuait progressivement vers les deux extrémités du bac, donc lorsque la terre était trop sèche ou trop humide. Ce comportement ne correspond pas du tout à celui que l'on observe dans la nature puisque *Bromus erectus* est habituellement confiné aux substrats secs tandis qu'*Alopecurus pratensis* est une plante des prairies humides. L'explication de ces anomalies apparentes fut donnée par les résultats obtenus dans un quatrième couloir. Les graines des trois Graminées y furent semées en mélange. Après quelques temps, le peuplement des trois plantes n'était plus homogène. *Bromus erectus* était particulièrement abondant dans la partie sèche du couloir, tandis qu'*Alopecurus pratensis* était relégué dans la partie humide et qu'*Arrhenatherum*

elator occupait principalement la zone médiane. Cette répartition, conforme à celle fréquemment notée dans la nature, ne peut évidemment être expliquée que par l'apparition d'un facteur nouveau : la concurrence qui s'établit entre des espèces exploitant un même substrat.

L'**amplitude écologique** d'une espèce, telle qu'on l'observe dans la nature, diffère donc souvent de son amplitude potentielle, de son amplitude physiologique. Une espèce peut ne pas occuper tous les types de stations qui lui conviendraient à priori ! Cette constatation a une incidence importante en ce qui concerne la composition floristique des associations végétales. En effet, l'amplitude écologique d'une espèce dépendant de la concurrence interspécifique, le comportement de cette espèce peut varier d'une région à l'autre. Dans l'une son extension sera éventuellement inhibée par la présence d'une espèce agressive ; ailleurs, cette compétition n'existera peut-être pas. *Agropyron junceiforme*, par exemple, est la plante dominante du groupement végétal, pauvre en espèces, qui colonise les dunes les plus jeunes le long de la Mer du Nord. Le même *Agropyron* est rare dans les dunes homologues du littoral de la Mer Baltique car elle y est supplantée par *Elymus arenarius* et par *Ammophila arenaria*. Ces deux Graminées robustes végètent dans les dunes initiales des bords de la Baltique, dont l'eau est peu salée, alors qu'elles sont éliminées des dunes les plus jeunes des bords de la Mer du Nord parce que le sable du sommet de la plage y est mouillé par de l'eau riche en chlorures.

La notion de « concurrence », mise en évidence par les différences, souvent considérables, notées entre l'amplitude physiologique et l'amplitude écologique d'une espèce, doit évidemment être précisée. D'une façon plus générale, il est nécessaire de rechercher la nature des relations qui lient entre elles les plantes croissant sur une même parcelle de sol, que ces plantes appartiennent à une même espèce ou à des espèces différentes. Il a été reconnu que ces relations peuvent être directes ou indirectes.

2. — Relations directes entre deux plantes : parasitisme, hémiparasitisme, symbiose

a. — Une espèce végétale peut être complètement inféodée à une autre. C'est le cas des Phanérogames dépourvues de chlorophylle, ou n'en possédant qu'en quantité insuffisante, qui parasitent de façon totale une plante hôte. Certains de ces **parasites** enfoncent des suçoirs dans les organes aériens de la plante sur laquelle



FIG. 28. — Une plante parasite : *Orobanche* sp.

(photo M. DE RIDDER).



FIG. 29. — Une plante parasite : *Lathraea clandestina*

(photo M. DE RIDDER).

ils se développent. Les cuscutes de nos régions sont dans ce cas. D'autres parasites, comme les *Orobanche* (fig. 28) et les *Lathraea* (fig. 29), prélèvent les substances organiques dont ils ont besoin à partir des organes souterrains de leur hôte. La morphologie de ces Phanérogames parasites est souvent très aberrante par rapport à celle des espèces menant une vie normale, autotrophe. Les racines, très réduites, ne possèdent pas de poils absorbants et fonctionnent souvent comme des suçoirs ; parfois elles sont absentes. Les feuilles, lorsqu'elles existent, sont réduites à de petites écailles. La tige régresse fortement jusqu'à disparaître. C'est ce qui se produit chez certains parasites des régions équatoriales appartenant à la famille des Balanophoracées et à celle des Rafflésiacées. Ces plantes ne possèdent plus d'appareil végétatif différencié en organes ; il se constitue une espèce de tubercule, de tumeur, formé des tissus de l'hôte et de son parasite, étroitement imbriqués. C'est sur cette tumeur qu'apparaissent les fleurs, parfois énormes, de ce dernier.

Un cas particulier est celui des Phanérogames saprophytes, également dépourvues de chlorophylle, qui vivent dans l'humus des forêts. Les filaments mycéliens d'un champignon entourent étroitement les racines de la Phanérogame ou pénètrent dans ses tissus. L'Orchidée nid d'oiseau, *Neottia nidus-avis* (fig. 30), et le sucepin, *Monotropa hypopithys*, sont deux Phanérogames saprophytes répandues dans nos régions.

b. — De nombreuses Scrofulariacées, appartenant notamment aux genres *Euphrasia*, *Rhinanthus* (fig. 31), *Odontites*, *Melampyrum* et *Pedicularis*, ainsi que les espèces du genre *Thesium* de la famille des Santalacées, présentent un appareil végétatif aérien normal avec des tiges et des feuilles bien développées dont les cellules contiennent des chloroplastes. Si l'on déterre une de ces plantes, on est surpris de l'apparence des racines. Elles sont courtes et ne portent pas de poils absorbants. On y remarque, par contre, de nombreux suçoirs par lesquels la plante s'applique sur les racines d'une plante hôte. Ces Scrofulariacées et Santalacées sont des plantes **hémiparasites**. Elles assimilent le carbone et synthétisent la plupart des matières organiques dont elles ont besoin. Ces plantes ont perdu, par contre, la possibilité de retirer du sol l'eau et les sels minéraux qui y sont dissous. Ces substances leur sont fournies par la plante hôte.

L'hémiparasitisme du gui, *Viscum album*, et d'autres espèces de la famille des Loranthacées, est évident. Ces plantes possèdent, en effet, des feuilles vertes parfaitement développées mais enfoncent des suçoirs dans les organes aériens de leurs hôtes.

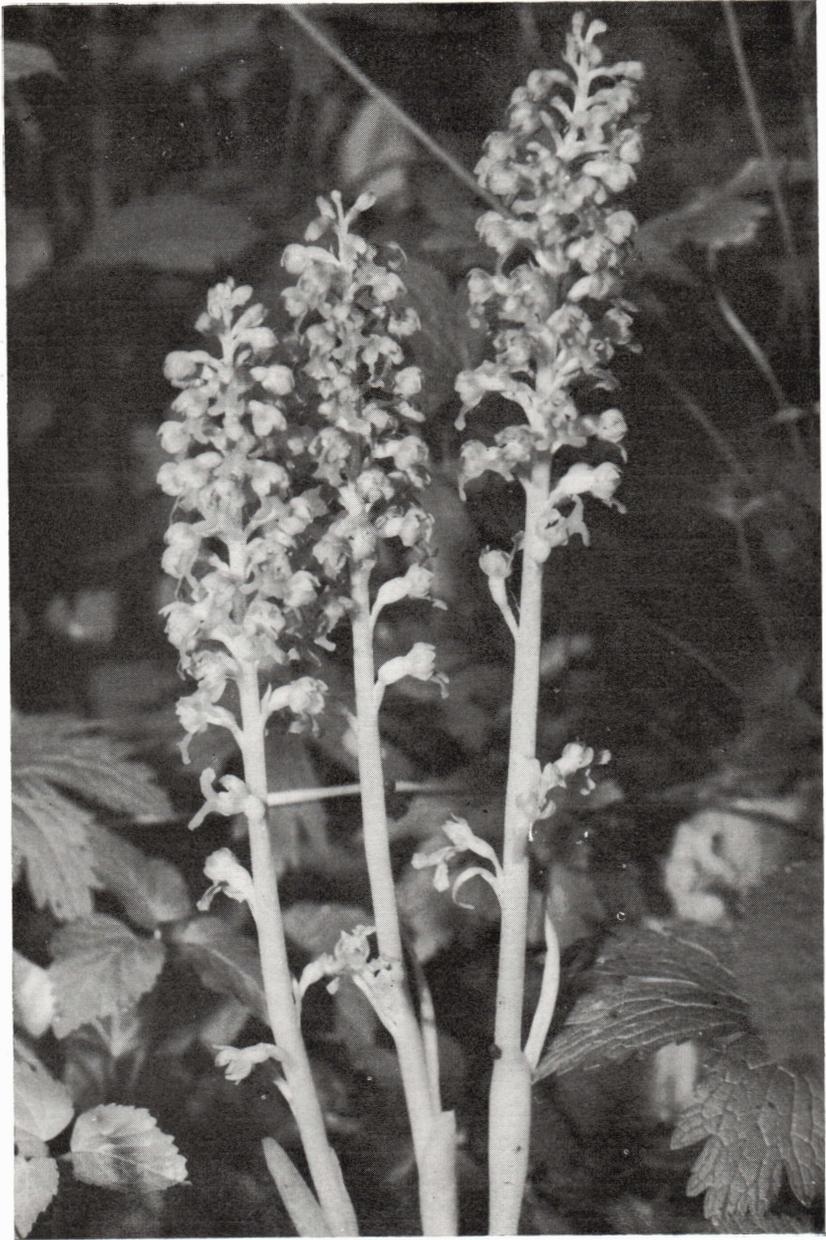


FIG. 30. — Les organes aériens de l'Orchidée *Neottia nidus-avis* sont totalement dépourvus de chlorophylle. La plante parasite un champignon installé dans ses racines
(photo M. DE RIDDER).



FIG. 31. — Une **plante hémiparasite** : *Rhinanthus* sp.

(photo M. DE RIDDER).

c. — De nombreux végétaux chlorophylliens, notamment dans nos bois et dans nos landes, sont étroitement associés à des micro-organismes, Champignons ou Bactéries. Une véritable symbiose s'établit souvent entre deux végétaux de rang systématique très différent. Elle aboutit à la formation de mycorhizes et de bactériorhizes.

Une **mycorhize** résulte de la vie en commun d'une racine de plante supérieure avec les filaments mycéliens d'un Champignon. L'association entre les deux partenaires est plus ou moins parfaite. En effet, les hyphes du Champignon peuvent simplement croître dans la « rhizosphère » d'une Phanérogame ou d'une Cryptogame vasculaire, c'est à dire dans la terre parcourue par les racines de la plante supérieure, sans qu'il y ait contact entre ces racines et les filaments mycéliens. On parle de **mycorhizes ectotrophes** lorsque les hyphes tissent un manchon autour de la racine ; le mycélium ne pénètre pas à l'intérieur des tissus de celle-ci ou se faufile éventuellement *entre* les cellules des assises superficielles. La **mycorhize** est **endotrophe** lorsque les hyphes pénètrent *dans* les cellules de la plante supérieure. Tous les cas intermédiaires existent, bien entendu, entre ceux qui viennent d'être définis. Un grand nombre de plantes possèdent des mycorhizes : la plupart des arbres de nos forêts, de nombreuses Orchidées, Ericacées, Gentianacées... Les espèces à mycorhizes sont particulièrement abondantes dans les sites où de l'humus brut s'accumule à la surface du sol.

On peut se demander quel est le rôle de chacun des partenaires dans la symbiose qui les unit. On sait depuis longtemps que la croissance de la plante supérieure est stimulée par l'apparition de mycorhizes. Il a été prouvé que cet effet favorable était du au fait que les hyphes qui croissent à la périphérie de la mycorhize fonctionnent comme de véritables poils absorbants et accélèrent l'absorption des ions du sol, notamment les ions potassium et phosphate. Les sels minéraux, libérés de façon massive immédiatement après la chute des feuilles sur le sol, sont rapidement absorbés par la mycorhize sans qu'il y ait de pertes. Une grande partie de ces substances est mise en réserve dans la gaine mycélienne et est ensuite distribuée à la plante supérieure au fur et à mesure des besoins. Les mycorhizes fonctionnent donc comme de véritables accumulateurs d'ions minéraux. En ce qui concerne l'autre partenaire, le développement de nombreuses espèces de Champignons paraît dépendre, de façon absolue, d'une plante supérieure. C'est le cas notamment pour plusieurs Bolets. On présume que la croissance de ces organismes est stimulée par des substances, du type des vitamines, fournies par une Phanérogame.

La symbiose dans laquelle vivent les Phanérogames de la famille des Légumineuses et certaines Bactéries assimilatrices d'azote est bien connue. Il se forme sur les racines de la plante supérieure des **bactériorhizes**, des nodosités bactériennes. Ces organes de nature double jouent un rôle important dans le cycle de l'azote en fixant d'importantes quantités de cet élément.

De nombreuses espèces végétales n'appartenant pas à la famille des Légumineuses possèdent aussi des nodosités sur leurs racines. Ces tumeurs sont des bactériorhizes au sens strict du mot ou hébergent des Actinomycètes. Dans les deux cas, les micro-organismes ont la propriété de pouvoir assimiler l'azote de l'atmosphère du sol. L'aulne des forêts inondables, *Alnus glutinosa*, l'argousier des dunes, *Hippophae rhamnoides*, et *Myrica gale* possèdent de pareilles nodosités.

3. — Relations indirectes entre deux plantes.

Les cas de parasitisme et d'hémiparasitisme actuellement connus ainsi que la mise en évidence de relations symbiotiques entre des végétaux supérieurs et des Champignons ou des Bactéries, montrent que des rapports de dépendance directe peuvent s'établir entre des végétaux croissant ensemble. A côté de ces rapports directs, dans lesquels la vie d'une plante dépend de façon stricte de la présence d'un autre individu, il en est d'autres, indirects, qui jouent un rôle important quant à la composition du tapis végétal.

Les rapports entre deux végétaux sont indirects lorsque l'un d'eux modifie le milieu dans lequel vit l'autre. Ces rapports indirects sont essentiellement des rapports de concurrence, parfois d'entre-aide. Ils sont actifs lorsqu'une plante libère dans le milieu des substances qui inhibent ou, au contraire, favorisent le développement d'autres organismes. Une concurrence passive s'établit entre des plantes croissant ensemble lorsque la somme des exigences de chacune d'entre elles, en ce qui concerne notamment l'énergie lumineuse, l'eau et les sels minéraux, dépasse ce que le milieu peut fournir.

a. — *Les sécrétions des plantes.*

De nombreuses plantes secrètent diverses substances dans le milieu, notamment, chez les Phanérogames, par leurs feuilles et par leurs racines.

a. — Deux expériences de FRÖSCHEL mettent en évidence l'émission de « substances inhibitrices » par de jeunes plantules.

Des semences de betterave sont placées sur une bande de papier poreux parcourue par un courant d'eau lent et continu, allant toujours dans un même sens. On constate que les semences placées à proximité de la source d'eau germent normalement tandis que celles situées de plus en plus loin de cette source germent de plus en plus mal. C'est ainsi, par exemple, que 100 semences de betterave sont disposées en 10 colonnes comprenant chacune 10 semences.

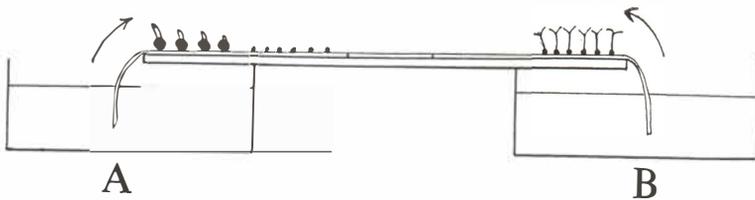


FIG. 32. — Expérience de FRÖSCHEL mettant en évidence l'émission de substances freinantes par les semences de la betterave durant leur germination.

A droite (B), un papier buvard portant des graines de trèfle plonge dans un récipient rempli d'eau ; les graines germent de façon normale. A gauche (A), le papier buvard porte des semences de betterave et, plus en arrière, des graines de trèfle ; l'eau qui mouille celles-ci passe d'abord par le papier sur lequel sont posées les semences de betterave ; les graines de trèfle ne germent pas.

Le courant d'eau va de la colonne 1 vers la colonne 10. Après un certain temps, environ 50 % des semences des colonnes 1 à 6 ont germé tandis qu'aucune semence des colonnes 7 à 10 n'a donné naissance à une plantule. Tout se passe comme si une substance

diffusait à partir des semences en cours de germination, qu'elle était entraînée par l'eau qui parcourt le papier poreux et qu'elle inhibait fortement le développement des semences de la même espèce en contact avec elle. La réalité de l'existence de pareilles substances inhibitrices, solubles dans l'eau, a pu être démontrée, non seulement chez la betterave mais aussi chez les graines de nombreuses autres espèces.

On fait germer des graines de trèfle rouge, *Trifolium pratense*, sur du papier buvard maintenu humide par un lent courant d'eau ; environ 88 % de ces graines germent. Des semences de betterave et des graines de trèfle, ces dernières provenant du même lot que les graines utilisées dans la première expérience, sont placées sur une autre feuille de papier buvard, également parcourue par un courant d'eau. La disposition des semences est telle que l'eau passe près des semences de betterave avant d'arriver aux graines de trèfle. Dans ce cas, seulement 4 % des graines de trèfle germent. Ce résultat montre qu'il est hautement probable que les semences de la betterave secrètent des substances qui inhibent la germination des graines de trèfle.

Des expériences de ce genre font admettre que les graines tombées sur le sol dans des conditions naturelles se font mutuellement concurrence lorsqu'elles germent. Il est possible que certaines espèces ne puissent se développer par suite de la présence, à proximité, de semences « agressives ».

β. — Les agriculteurs savent depuis longtemps qu'on ne peut cultiver, plusieurs années de suite, sans interruption, une même espèce végétale sur une même parcelle de terre. Si l'on s'obstine, par exemple, à semer du seigle au même endroit, on verra les rendements baisser d'année en année, même lorsque le sol reçoit des engrais en quantités suffisantes. La cause principale de cette « fatigue des terres cultivées » est généralement attribuée à l'accumulation dans le sol de substances toxiques secrétées par les racines de la plante cultivée, substances qui auraient la propriété d'inhiber le développement des plantes de la même espèce.

L'étude des substances freinantes ou inhibitrices secrétées par les racines des plantes cultivées a fait découvrir un phénomène plus général. De nombreux chercheurs ont prouvé que le sol contient des substances variées, les unes favorables à la végétation, les autres défavorables, secrétées soit par les organes souterrains des plantes supérieures, soit par les organismes qui vivent dans le sol, Champignons et Bactéries notamment. Les relations entre les plantes d'une même espèce ou d'espèces différentes, lorsqu'elles occupent

un même volume de sol, sont donc d'une grande complexité. Certaines espèces peuvent être éliminées par les sécrétions des racines des plantes voisines. D'autres espèces sont éventuellement favorisées.

γ. — Les organes aériens de nombreux végétaux secrètent des substances très variées, minérales et organiques, dont certaines paraissent exercer une influence sur le développement des plantes situées à proximité de la plante émettrice. Ces substances sortent de la feuille par des glandes spécialisées, comme celles observées chez les espèces halophiles du genre *Limonium*, par les stomates ou, plus simplement, par la cuticule.

L'expérience suivante a été réalisée par FUNKE. Des plantes d'absinthe, *Artemisia absinthium*, sont cultivées les unes à côté des autres et forment une haie longue de 4 m, orientée de l'ouest vers l'est. Des graines de plusieurs espèces végétales sont semées le long de lignes, également longues de 4 m, tracées perpendiculairement à la haie d'absinthes. Les moitiés de chacune de ces lignes, orientées du sud vers le nord, sont situées de part et d'autre de la haie d'absinthes. On a ainsi une ligne avec *Salvia sclarea*, une autre avec *Lepidium sativum*, une troisième avec *Calendula arvensis*, etc. Une ligne a été réservée à *Artemisia absinthium*. Les résultats de cette expérience furent particulièrement frappants. Le développement des plantules des espèces semées est inhibé de façon énergique par l'absinthiine, un alcaloïde sécrété par les feuilles de l'absinthe et que les pluies font tomber sur le sol à proximité de la plante qui le produit. En effet, les plantules situées à plus de 1,5 m de la haie d'absinthes, aussi bien au nord qu'au sud de celle-ci, ont un aspect normal. Par contre, les plantules qui se développent à moins de 1,5 m de la ligne des absinthes sont de plus en plus chétives au fur et à mesure qu'elles sont plus proches de la source d'absinthiine. Les graines semées à proximité immédiate de la haie ne germent pas ou donnent naissance à des plantules qui meurent très rapidement. Seules, les plantules d'*Artemisia absinthium* font exception ; elles se développent de façon normale et ne paraissent pas souffrir de la proximité de plantes appartenant à la même espèce qu'elles.

Des processus d'inhibition de la croissance, semblables à ceux mis en évidence par l'expérience qui vient d'être décrite, se déroulent très probablement dans des conditions naturelles, au sein de groupements végétaux spontanés.

Dans certains cas, les sécrétions des feuilles de plantes de grande taille peuvent avoir des effets bénéfiques pour la végétation basse. On sait notamment que l'eau de pluie récoltée dans une forêt,

sous les couronnes des arbres, est toujours nettement plus riche en éléments minéraux que l'eau de pluie recueillie à l'air libre. C'est ainsi que des échantillons d'eau de pluie, analysés en Belgique par DENAYER-DESMET, présentent les teneurs suivantes en K^+ et Ca^{2+} , les quantités étant exprimées en mg par litre :

	A l'air libre	Sous le couvert forestier
Teneur en K^+	0,1 à 2,2	2,5 à 42,0
Teneur en Ca^{2+}	4,0 à 14,0	9,1 à 53,0

On a pu évaluer que l'eau de pluie tombée sur un hectare de chênaie située aux environs de Bruxelles avait apporté, à la strate herbacée et au sol, approximativement 19 kg de K^+ et 36 kg de Ca^{2+} en quatre mois.

Les poussières d'origine atmosphérique accumulées sur les feuilles jouent probablement un rôle dans l'enrichissement de l'eau de pluie sous le couvert de la forêt. De nombreux auteurs pensent toutefois qu'une partie de ces éléments minéraux provient d'exsudations enlevées aux feuilles lorsque celles-ci sont « lessivées » par la pluie. Dans les forêts des régions tempérées, c'est plus particulièrement en automne, lorsque les frondaisons sont jaunies, que des quantités importantes d'éléments minéraux sont enlevées aux feuilles pour être restituées au sol par les pluies.

δ. — Les Sphaignes occupent de grandes surfaces dans de nombreuses régions marécageuses ; elles jouent un rôle important dans l'édification des tourbières. Ces Bryophytes ont la propriété d'acidifier le milieu dans lequel elles vivent. C'est ainsi que l'eau d'extraction de Sphaignes comprimées est plus acide que l'eau de la mare d'où on a retiré les plantes. En France occidentale, par exemple, LEMÉE a noté que l'eau d'expression d'une touffe de Sphaignes avait un pH de 4,6 alors que le pH de l'eau libre était de 5,3. Dans une culture expérimentale de *Sphagnum magellanicum* installée dans un flacon d'eau de pluie, le pH de cette eau est passé de 5,1 à 4,2 en vingt-quatre heures (BEYERINCK). Jadis, on s'imaginait que les Sphaignes étaient capables de sécréter des substances acides. Actuellement, l'opinion prévaut que leurs membranes possèdent la propriété de décomposer les sels en libérant des acides. Quoi qu'il en soit, cette propriété remarquable des Sphaignes explique l'existence d'une végétation hautement spécialisée dans les stations où ces Bryophytes abondent et où l'acidité du milieu devient extrême (fig. 33).



FIG. 33. — Bosse de Sphaignes hygrophiles (*Sphagnum papillosum*) sur laquelle rampe *Oxyccocos palustris*, une espèce caractéristique des associations des tourbières bombées. Ardenne française (photo M. DE RIDDER).

b. — *La concurrence passive entre les plantes.*

Les plantes qui croissent ensemble sont en compétition dès que leurs feuillages se gênent mutuellement, dès que leurs racines parcourent le même volume de terre. Les plus forts l'emportent dans cette lutte pour l'existence ; les plus faibles sont inexorablement éliminés. Les buts de la compétition sont essentiellement l'accaparement de l'énergie lumineuse rayonnée par le soleil, le prélèvement de l'eau présente dans le sol, l'assimilation des éléments minéraux indispensables à l'existence des végétaux.

a. — Tous les végétaux autotrophes chlorophylliens ont besoin de la lumière solaire puisque sans elle les pigments nécessaires à la photosynthèse ne se forment pas et que l'assimilation du carbone ne peut avoir lieu. Les exigences des différentes espèces végétales sont pourtant des plus variées et il est commode de distinguer les **héliophytes**, amis de la lumière, des **sciaphytes** qui peuvent croître en des sites peu éclairés.

Dans une forêt, seule la surface supérieure de la strate arborescente est éclairée au maximum. Les plantes de la strate herbacée ne reçoivent qu'une fraction très faible de cette énergie. Sous le couvert

des arbres d'une vieille futaie d'Europe, 2 % environ de la lumière totale arrivent seulement au sol. Toutes les plantes du sous-bois sont ainsi, obligatoirement, des sciaphytes.

La disposition des végétaux en strates recevant de moins en moins de lumière peut paraître harmonieuse. En réalité, elle est le résultat d'un processus de sélection qui a provoqué la mort d'un nombre énorme de plantes et, l'élimination de très nombreuses espèces. Une végétation pionnière, colonisant un substrat vierge, est, en effet, essentiellement constituée d'héliophytes. La plupart de ceux-ci disparaissent progressivement lorsqu'une structure apparaît dans le couvert végétal, lorsque des strates de végétation se différencient, que des plantes de taille de plus en plus élevée ombragent celles qui végètent au niveau du sol.

Les phénomènes biologiques ne sont pourtant jamais simples. Certaines plantes de la strate herbacée de la forêt peuvent être de faux sciaphytes, des plantes ayant une très grande amplitude en ce qui concerne leurs exigences en lumière mais qui recherchent le microclimat humide du sous-bois. C'est ainsi que la fougère *Phyllitis scolopendrium* croît exclusivement dans les forêts de ravin en Europe centrale alors qu'elle végète en pleine lumière dans des régions très humides comme la Bretagne occidentale.

β. — Une autre compétition se déroule sous la surface du sol. Il s'agit de prélever l'eau indispensable à la vie et les éléments biogènes qui s'y trouvent. Lorsque les racines de deux plantes exploitent le même volume de sol, la plus vigoureuse, celle dont les radicelles s'allongent le plus rapidement et dont les poils absorbants ont la force de succion la plus élevée, finit par l'emporter sur l'autre. Cette dernière reste chétive et finit souvent par mourir...

L'aboutissement de ce processus, répété mille fois, est l'apparition d'une stratification des organes souterrains. Les plantes qui peuvent croître ensemble sont complémentaires en ce sens que les domaines parcourus par leurs racines sont distincts. Un exemple nous est donné par la disposition des racines des plantes d'une lande. Celles de *Festuca ovina* ne s'enfoncent pas à plus de 15 cm de profondeur. Les radicelles de *Calluna vulgaris* exploitent une couche de sol située immédiatement plus bas. Les organes souterrains de *Vaccinium myrtillus* s'enfoncent sous le niveau parcouru par les racines de la bruyère (fig. 34).

c. — *L'importance des plantes dominantes.*

Une seule espèce végétale ou un petit nombre d'espèces l'emportent fréquemment dans le combat aveugle que se livrent les plantes

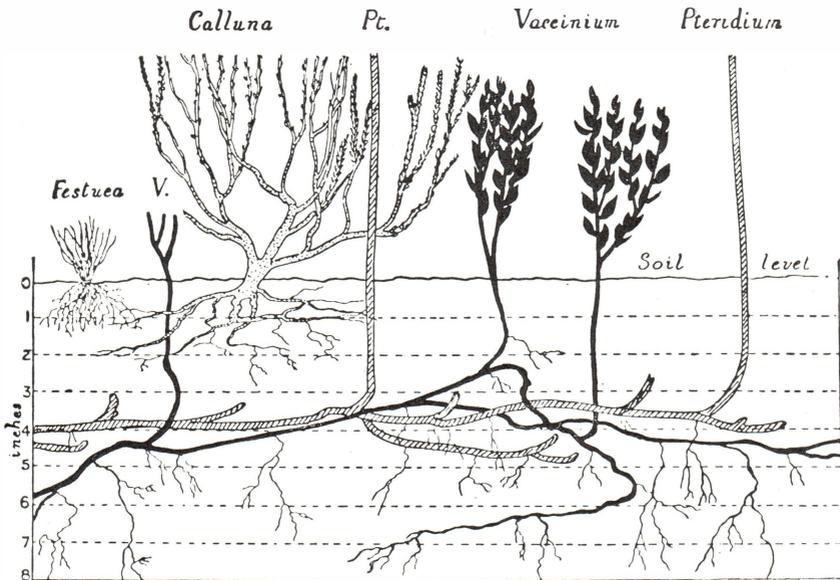


FIG. 34. — Stratification des racines sous une lande anglaise, d'après W. LEACH.

Les racines de *Festuca ovina* exploitent la partie superficielle du sol. Celles de *Calluna vulgaris* plongent plus profondément. Enfin, les organes souterrains de *Pteridium aquilinum* et de *Vaccinium myrtillus* descendent encore plus bas.

qui apparaissent sur une même parcelle de sol. Le rôle d'une espèce devenue dominante ou d'espèces codominantes ne peut être sous-estimé. Elles influencent, en effet, généralement de façon décisive la composition de la communauté végétale dont elles font partie et règlent toute son existence.

Les hêtres qui constituent la strate supérieure d'une vieille futaie sont responsables, par leur présence, du climat particulier qui règne dans le sous-bois et qui est plus tempéré, plus humide et moins lumineux que le climat général. Les héliophytes ne peuvent s'en accommoder mais il avantage les sciaphytes et les plantes aux tissus délicats qui seraient brisées par les vents si elles croissaient en dehors des massifs boisés. Les hêtres agissent également sur la végétation par les sécrétions de leurs feuilles et de leurs racines qui influencent la croissance des espèces compagnes. Ce sont pourtant les débris qui tombent des arbres, écaillés et stipules au printemps, fanes et brindilles en automne, qui jouent souvent un rôle capital. Dans le cas d'une hêtraie installée sur un sol pauvre en bases, les organes morts se décomposent mal ; ils se tassent en un horizon d'humus brut

acide qui devient de plus en plus épais. Le substrat minéral est ainsi isolé de l'atmosphère par un revêtement organique qui a la propriété d'inhiber ou d'empêcher la germination des graines de certaines espèces, notamment celles du hêtre lui-même. La forêt ne peut se régénérer ; la hêtraie se tue elle-même.

Nous pourrions multiplier les exemples qui mettent en évidence l'importance écologique des espèces dominantes. En voici encore un.

Le sable des dunes maritimes situées à l'abri des vents violents est colonisé par des Mousses, souvent par *Tortula ruraliformis*. La présence des Bryophytes modifie considérablement les propriétés du sol en immobilisant la pellicule de sable superficiel et en enrichissant le substrat en composés organiques. Le tapis muscinal est ainsi responsables de la disparition de certaines espèces des dunes mobiles et de l'apparition de plantes nouvelles, qui caractérisent la végétation des dunes fixées.

(à suivre)

Avis

Foire Universitaire Scientifique et Didactique. ULB 1966

Une importante exposition de matériel scientifique et didactique aura lieu du 21 au 26 mars 1966 à l'Université Libre de Bruxelles, Grande Salle de la Cité, 22 av. P. Héger, Bruxelles 5.

Les organisateurs entendent montrer au monde professoral, scientifique, ainsi qu'aux étudiants les progrès actuels de la science, tant théorique qu'appliquée.

L'exposition (accès gratuit de 10 à 18 heures) montrera particulièrement les dernières nouveautés en matière de matériel de laboratoire, machines à calculer, équipement mécanographique, livres scientifiques, matériel de bureau, etc...

Renseignements et détails sur simple demande : CDS-ULB, 22 av. Héger, Bruxelles 5.

Bibliothèque

Nous avons reçu :

Ami de la nature (I'), août-septembre 1965.

A propos d'une sortie — Aux calanques et falaises de Cassis — Le nécrophore...

Annales de Limnologie, T. I, fasc. 2, 1965.

Le peuplement thécamoebien de la région d'Oredon — Une méthode de prélèvement quantitatif en écologie aquatique — Note faunistique sur les Plécoptères du Massif Central...

Aquariumwereld, n° 5, aug. 1965.

De paradijsvis — Guppen — Op speurtocht in de Middellandse Zee...
Id., n° 6, sept. 1965.

Potamogeton spec. — Wageniavissers — Kogelvissen...

Aves, Vol. 2, n° 1, 1965.

Un intéressant colloque ornithologique à Lyon — Observations pendant l'été 1964...

Bulletin des Naturalistes parisiens, N.S., T. 21, n° 1, 1965.

Notions essentielles en nomenclature zoologique et botanique — Notes sur *Euphorbia maculata* et *E. humifusa* — Notes spéciales et locales...

Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique, T. 98, 2, 1965.

Gamuellia, nouveau genre de Papilionacée pour le Congo — Note sur la cytologie de quelques espèces de *Portulaca* — Contribution à la phytogéographie de la forêt Caspienne — La végétation de l'île Hoëdic...

Bulletin 1954 des Réserves naturelles et ornithologiques de Belgique.

Flash sur la réserve de Genk — Originalité et rôle de la Réserve de Camargue — Le Conseil international pour la protection des Oiseaux...

Bulletin des Amis de la forêt de Soignes, n° 3, 1965.

Les Insectes et les Araignées de la forêt de Soignes — La Pie-grièche écorcheur — Retour à la Semois...

Bulletin U.I.C.N., N.S., n° 15, avril-juin 1965.

Réunion spéciale de la commission baleinière internationale — Activités du conseil international pour la protection des oiseaux — Nouvelle — Zélande — Finlande...

Bulletin de l'équipe spéléo de Bruxelles, n° 23

L'apothéose des cavernes — Géologie des cavernes — Quelques grottes touristiques des États-Unis...

Bulletin de la société spéléologique de Namur, n° 1, mai 1964-juin 1965.

A propos de la grotte de Lascaux — Eau et relief — Une plongée inédite au gouffre de Belvaux...

Bulletin de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing et du Massif de Fontainebleau, T. XLI, n° 8-9, 1965.

Excursions — Premières observations des migrateurs de printemps en 1965 — 50 ans de travaux hydrologiques dans la massif de Fontainebleau et la basse vallée du Loing...

Bulletin de la société entomologique du Nord de la France,

De la nécessité des déterminations précises — La préparation des chenilles.

Bulletin de l'Association des Professeurs de biologie et de géologie, n° 2, 1965.

Organisation des classes terminales scientifiques — Le congrès international 1966 en Hollande — Quelques remarques sur la digestion « in vitro » de « l'ovalbumine » par la « pepsine du commerce »...

Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, 2^e série, T. 37, n° 1, 1965.

Compte-rendu sommaire d'une mission ichtyologique au Cambodge — Mollusques terrestres de Madagascar — Observations stratigraphiques et paléontologiques de l'Est de la province de Terual (Espagne)...

Bulletin Suisse de mycologie, n° 8, 1965.

Studien zu *Cortinarius* — Journée d'étude mycologique romande...
id., n° 9, 1965.

Studien zu *Cortinarius* (suite et fin) — Vereinsmitteilungen...

Chromny Przygode Ojczysta, mai-juin 1965.

Essti Loodus, n° 4, 1965.

Endeavour, vol. 24, n° 92, 1965.

La formation scientifique des jeunes — La catalyse hétérogène — La faune des océans — Induction à la floraison...

Lacerta, n° 10-11, 1965.

De Cubaanse maskerleguaan — Tropische landschildpadden verzorgen — Beginselen van de wetenschappelijke naamgeving...

Id., n° 12, 1965.

Beginselen (II) — Mijn ervaringen met enige Zuidamerikaanse reptielen — Over de kweek van huiskrekels...

Lejeunia, N.S., n° 33, mars 1965 et n° 34, avril 1965.

Contribution à la microbiologie du sol, 3 et 4.

Levende Natuur (de), n° 7/8, 1965.

Onderzoek voor het natuurbehoud — Het trappelen van voedselzoekende meeuwen — Gegevens over kleine zoogdieren in het waterschap Botshol...

Mededelingenblad P.M.G. der B.J.N., n° 1.

Het P.W.G.-kamp te St. Jan in Eremo — De korstmossen te Mont — Enkele omerkingen omtrent de Nardetalia...

Natura, n° 7, 1965.

De schoonheid van het zeeuwse land — De taal der honigbijen — Dolen in hoven...

Natural History, june-july 1965.

Trinidad and Bat research — Insect's scales are asset in defense — The new conservation...

Id., aug-september 1965.

Mechanics of a turnover — Channal Island Skunk — Desert Nomad's economy depends on Camel — Evolution of nest building...

Naturaliste Canadien (le), n° 3-5, 1965.

Quelques données sur la biologie de l'éperlan du St. Laurent — Les pâturages semi-naturels à *Festuca rubra* sur certains sols dérivés de matériaux calcaires — Note sur la présence d'Antennaires au lac St. Jean...

id., n° 6, 1965.

l'Île Bonaventure et sa flore...

Natur und Museum, Bd. 95, n° 1, 1965.

Beobachtungen bei der Aufzucht von *Limulus* — Was ist normale Winterwitterung — Mikroklimatische Beobachtungen ohne Instrumente...

n° 2, 1965.

Ein Falter mit falschem Kopf — Zur Ökologie der Foraminiferen — Reise zum Roten Meer...

n° 3, 1965.

Weiszfische als Trabanten des Höckerschwans — Neue Funde von Urmenschen — Resten in Ostasien — Die Bewegungsweise der Geigenrochen aus funktioneller und stammesgeschichtlicher Sicht...

n° 4, 1965.

Die Spinnenfauna des Harzes — Spinnen im Meer — *Hypochilus*, ein « lebendes Fossil » unter den Spinnen...

Natuur en Landschap, 19^e année, n° 2, 1965.

Gooi en Vechtstreek — De eeuw van Thyse — Aménagement et nature...

Natuurhistorisch maandblad, n° 7-8, 1965.

De natuur in — Over enkele insekten die de stengels van *Clematis vitalba* bewonen — Sur la présence du genre *Plagiochasma* (Echinoïdes) dans les tuffeaux maastrichtien et dano-montien aux environs de Maastricht.

Oiseaux (nos), n° 301, août 1965.

A propos de la parade du Tétraz lyre — Notes sur une population de Bouvreuils — Notes brèves...

Parcs nationaux, Vol. 20, fasc. 2, 10/65.

Quelques observations d'intérêt biologique sur le plateau de Losheimergraben — A l'entente nationale pour la protection de la nature...

Pêcheur belge (1e)

n° 8, 1965 : La vase vivante — Mise en valeur des eaux à truites — De l'eau plus claire dans les rivières et les fleuves...

n° 9, 1965 : Un tunnel électronique compte les poissons d'une rivière — Essais de contrôle de la végétation submergée — La sensibilité olfactive chez l'anguille...

n° 10, 1965 : Les pisciculteurs français découvrent l'Amérique — La mise en valeur des eaux à truite (suite)...

Revue verviétoise d'Histoire naturelle, 22^e année, 7-8-9 1965.

Colias palaeno L. (suite et fin) — Chasse en Gaume en 1964 — Les bonnes captures...

Schakel, 3^e année, n° 3, sept. 1965.

Bijdrage tot de studie van de *Melitaeinae* (Lep. *Nymphalidae*) van het Franse Midd. Zee-gebied — Springstofproducerende kevers — Is er nog werk ?

Schweizer Naturschutz, XXXI, n° 4, 1965.

Binnenschiffahrt und Gewässerschutz — Die Bemühungen um die Erhaltung der Reuslandschaft — L'enfant et les animaux...

Terre et la vie (la), n° 3, 1965.

La réserve de Baluran (Java-Est) — Ecologie de la Marmotte des Alpes — Diminution récente des effectifs de Rapades en France...

Vie et milieu, T. XV, fasc. 3, 1965.

Données récentes sur quelques groupes de larves planctoniques de la rade de Villefranche-sur-Mer — Note préliminaire sur les Araignées cavernicoles des environs de Marseille — Résultats du baguage de Chauve-souris dans les Pyrénées-Orientales de 1945 à 1959 — Note botanique sur l'île de la Planasse...

Zeepaard (het), 25^e année, n° 5, 1965.

Invaliditeit bij strandkrabben (III) — De oesterput van Van Dort te Bergen-op-Zoom.

Id., n° 6, 1965.

Een bryozoëninvasie in Ymuiden — CS-feuilleton — Bespreking : fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegaten...

Zoo, 31^e année, n° 1, mai 1965.

Les singes — Les Cotingas — Le nouveau local des Manchots...

n° 2, octobre 1965.

Les tatous géants et leurs apparentés — La tuberculose des singes — Part prise par les jardins zoologiques dans la conservation de la nature...

Avis

La mésange à moustaches, *Panarus biarmicus* (LINNÉ) est apparue brusquement cet automne dans plusieurs parties de notre pays.

Monsieur P. HOUWEN, (adresse : Réserve Naturelle « De Blankaart » à Woumen/West Vlaanderen) qui s'est proposé d'étudier ce phénomène et d'en faire un article pour *Le Gerfaut*, nous prie de bien vouloir lui communiquer toutes les observations concernant cette espèce.

Voyage en Yougoslavie septentrionale

Les Naturalistes Belges ont l'intention d'organiser un voyage de 16 jours dans les Alpes juliennes et dans la région du Karst. Le départ est fixé au 2 juillet. Les déplacements se feront en train et en car. Les **inscriptions provisoires** sont reçus dès à présent par M. L. DELVOSALLE, Avenue des Mûres, 25, à Linkebeek.

VOYAGE DE JUILLET EN YOUGOSLAVIE :

Avant-programme : Départ le samedi 2/7 en train vers 9 h. : Wagon lit touriste (facultatif entre Munich et Zagreb : 265 F.). Arrivée à Zagreb à 10 h., le 3/7 et départ en car vers le littoral croate via Plitvice où le repas de midi est prévu.

Arrivée en fin de journée à Senj, sur la côte.

5 jours de pension complète avec excursions prévues en car le long de la côte ainsi que dans le massif du Velebit ; éventuellement, excursions en bateau vers les îles de Rab et de Krk.

Le 9/7, départ en car vers le Karst et logement à Postojna (visite des grottes).

Le 10/7, départ en car vers les Alpes Juliennes ; station de séjour : Bled ou environs. Là, 6 jours en pension complète avec diverses excursions à pied ou en car dans les Alpes Juliennes (slovènes).

Le dimanche 17/7 au matin transfert en car jusqu'au train ; nuit en couchettes (facultatives : 150 F.) entre Munich et Bruxelles : arrivée le lundi à 8 h.

Prix : environ (selon le nombre de participants) 7 300 F, avec séjour dans de bons hotels + les cars, mais pas les couchettes et WL.

Nombre de participants limité à 30, tous membres des N.B.

Inscription provisoire : Verser avant le 1 mai la somme de 2 000 F au CCP 24 02 97 de L. DELVOSALLE en indiquant au talon si l'on désire 1 WL et ou 1 couchette.

Chambres d'une personne : un nombre assez limité sera sans doute disponible ; le montant du supplément n'est pas encore fixé ; si l'on désire une chambre pareille, en faire mention également au talon.

Remboursement de l'acompte de 2 000 F : ne sera possible que si d'autres membres prennent la place des premiers.

Les instructions détaillées parviendront aux seules personnes ayant versé le montant de l'inscription provisoire.

Pour tout renseignement complémentaire s'adresser à L. DELVOSALLE, 25, avenue des Mûres, Bruxelles 18, Tél. 74.68.90.

INSTITUT DES HAUTES ÉTUDES DE BELGIQUE

65, rue de la Concorde
BRUXELLES

CONFÉRENCES

M. R. GORENFLOT, du Laboratoire de biologie végétale de la Faculté des sciences d'Orsay, fera le **mardi 29 mars à 20 h. 30** une conférence sous ce titre :

« Quelques aspects de la biosystématique du genre *Plantago* »
(projections)

M. E. SAUVAGE, de l'Institut botanique de Montpellier, fera le **jeudi 31 mars à 20 h. 30** une conférence intitulée :

« La végétation du Maroc » (projections)

LES NATURALISTES BELGES A.S.B.L.

Local : 31 rue Vautier - Bruxelles 4.

PROGRAMME DES PROCHAINES ACTIVITES

CONSEIL

Mercredis 9 mars et 30 mars.

CAUSERIES, CONFÉRENCES, EXCURSIONS

Vendredi 11 mars, à 18 h. 15, à la Fondation Universitaire, rue du Champ de Mars. Commémoration du cinquantenaire de la fondation des Naturalistes belges.

Lundi 21 mars, à 20 h. 30, à la Faculté de Médecine, Bd de Waterloo, entrée rue Héger-Bordet, dans l'auditoire Bordet. Quatrième conférence du cycle consacré à la Préhistoire. M. F. TWIESSELMANN, professeur à l'Université libre de Bruxelles : *Les civilisations et les hommes au Paléolithique, en Belgique.*

Dimanche 27 mars. Excursion ornithologique et biologique le long de l'Escaut en aval d'Anvers (Kieldrecht et Doel). Départ à 8 h. 30 précises devant la centrale JOC, boulevard Poincaré, à Bruxelles. Un arrêt est prévu à Saint-Nicolas (grand'place) vers 9 h. 10.

Pour participer à cette excursion, versez 115 F avant le 20 mars au CCP 24 02 97 de L. DELVOSALLE, 25, Avenue des Mûres, Bruxelles 18. Au départ de Saint-Nicolas, le prix est fixé à 50 F.

Lundi 28 mars, à 20 h., au local, rue Vautier, Bruxelles 4. M^{lle} DULIEU, MM. JOSENS et NOËL présentent une série de diapositives touristiques prises en Yougoslavie et en Ardèche (France).

Publications vendues à nos membres

Nous avons le plaisir de mettre en vente les deux nouvelles publications suivantes :

Les migrations des Oiseaux, par M. DE RIDDER, au prix de 50 F ;

Pesticides, biocénoses et chaînes trophiques, par J. L. RAMAUT, au prix de 60 F.

Pour se procurer ces ouvrages, il suffit d'en verser la valeur au C.C.P. 28 22 28 des Naturalistes Belges, 20, avenue De Roovere, Bruxelles 8. Les frais de port sont compris dans les prix indiqués. Ces prix sont réservés aux membres de l'association.

Le cinquantenaire des Naturalistes Belges

Notre association, fondée en 1916 par le Dr ROUSSEAU, fête cette année-ci son cinquantième anniversaire. A cette occasion, nous organisons une séance commémorative dans le grand auditoire de la **Fondation universitaire**, 30, rue du Champ de Mars, Bruxelles 5, le **vendredi 11 mars, à 18 h. 15.** Prendront la parole :

M. R. TOURNAY : Le cinquantenaire des Naturalistes Belges.

M. J. P. HARROY : Responsabilités nouvelles des Naturalistes.

Notre couverture

Beroë cucumis, un cténophore, photographié vivant, grossi 5 fois (photo G. GAROT),
