

Bulletin - Société languedocienne de géographie

Source gallica.bnf.fr / Bibliothèque nationale de France

Société languedocienne de géographie. Bulletin - Société languedocienne de géographie. 1878-1997.

1/ Les contenus accessibles sur le site Gallica sont pour la plupart des reproductions numériques d'oeuvres tombées dans le domaine public provenant des collections de la BnF. Leur réutilisation s'inscrit dans le cadre de la loi n°78-753 du 17 juillet 1978 :

*La réutilisation non commerciale de ces contenus est libre et gratuite dans le respect de la législation en vigueur et notamment du maintien de la mention de source.

*La réutilisation commerciale de ces contenus est payante et fait l'objet d'une licence. Est entendue par réutilisation commerciale la revente de contenus sous forme de produits élaborés ou de fourniture de service.

Cliquer [ici pour accéder aux tarifs et à la licence](#)

2/ Les contenus de Gallica sont la propriété de la BnF au sens de l'article L.2112-1 du code général de la propriété des personnes publiques.

3/ Quelques contenus sont soumis à un régime de réutilisation particulier. Il s'agit :

*des reproductions de documents protégés par un droit d'auteur appartenant à un tiers. Ces documents ne peuvent être réutilisés, sauf dans le cadre de la copie privée, sans l'autorisation préalable du titulaire des droits.

*des reproductions de documents conservés dans les bibliothèques ou autres institutions partenaires. Ceux-ci sont signalés par la mention Source gallica.BnF.fr / Bibliothèque municipale de ... (ou autre partenaire). L'utilisateur est invité à s'informer auprès de ces bibliothèques de leurs conditions de réutilisation.

4/ Gallica constitue une base de données, dont la BnF est le producteur, protégée au sens des articles L341-1 et suivants du code de la propriété intellectuelle.

5/ Les présentes conditions d'utilisation des contenus de Gallica sont régies par la loi française. En cas de réutilisation prévue dans un autre pays, il appartient à chaque utilisateur de vérifier la conformité de son projet avec le droit de ce pays.

6/ L'utilisateur s'engage à respecter les présentes conditions d'utilisation ainsi que la législation en vigueur, notamment en matière de propriété intellectuelle. En cas de non respect de ces dispositions, il est notamment passible d'une amende prévue par la loi du 17 juillet 1978.

7/ Pour obtenir un document de Gallica en haute définition, contacter reutilisation@bnf.fr.

REMARQUES SUR L'ÉTUDE DES GROUPEMENTS DE PLANTES

Par Josias BRAUN et Ernst FURRER

On s'est beaucoup occupé, depuis quelques années, surtout dans les pays de langue allemande, de travaux phytogéographiques, et en particulier du groupement méthodique des végétaux. Plusieurs siècles de travail constant ont été nécessaires pour résoudre une quantité de problèmes systématiques et floristiques, relatifs aux végétaux supérieurs de nos pays. Ainsi armés, les botanistes, observant directement la nature, ont pu s'intéresser à l'ensemble de la végétation, rechercher les conditions suivant lesquelles elle se groupe et se répartit.

L'étude des groupements de plantes (la *synécologie*) envisage quatre points de vue principaux :

- 1° La *synécologie descriptive* étudie la composition floristique des groupements végétaux ;
- 2° La *synécologie physiologique*, l'écologie au sens restreint, explique les relations de cause à effet entre les groupements et les facteurs externes (climatiques, édaphiques et biotiques) ;
- 3° La *synécologie géographique* s'occupe de la répartition des groupements et de leurs différences régionales et altitudinales ;
- 4° La *synécologie génétique*, enfin, recherche les relations

entre les groupements actuels des plantes et leur passé. Elle s'occupe donc de l'évolution des groupements.

La seule base solide de toute étude de cet ordre est la connaissance parfaite de la composition floristique de l'unité *synécologique*. Cette unité a reçu son nom. C'est l'*association* (1) (association en anglais, Assoziation ou Bestand en allemand, associazione en italien): L'association définie « est un groupement végétal de composition floristique déterminée, présentant une physionomie uniforme, croissant dans des conditions stationnelles uniformes » (Flahault et Schröter), et possédant une ou plusieurs espèces caractéristiques.

Nous avons cru devoir introduire dans cette définition la notion des espèces *caractéristiques* (Charakterflanzen, Leitpflanzen de Gradmann). Ce sont des espèces localisées exclusivement ou à peu près dans une association donnée ; elles peuvent être considérées comme l'expression floristique la plus certaine de l'écologie du groupement.

La notion des caractéristiques n'est pas nouvelle : mais elle a été subordonnée, jusqu'à présent, à celle des espèces dominantes. Or, les dominantes sont souvent des ubiquistes, croissant dans des stations très différentes (*Nardus stricta*, *Poa alpina*, *Carex curvula* des Alpes et des Pyrénées ; *Corylus Avellana*, *Calluna vulgaris*, etc.) ; dès lors, elles nous instruisent peu sur le caractère écologique.

Il en est autrement lorsqu'il s'agit des espèces caractéristiques. Quelqu'un nous parlera-t-il de l'*Aristida pungens*, de *Cardamine alpina*, de l'*Epipogon aphyllum*, de *Vaccinium Oxycoccus* et de *Carex pauciflora* ; nous savons tout de suite qu'il s'agit d'une association de sable mouvant, des combes à neige, de l'épicéa, des tourbières à *Sphagnum*. Pourquoi ? Parce qu'il a nommé des caractéristiques de ces associations.

(1) FLAHAULT et SCHRÖTER. Nomenclature phytogéographique, Rapports et propositions, III^e Congrès internat. de Bruxelles, 1910. — Moss (C.-E.). fundamental units of vegetation. *The new Phyt.* 1910.

Inutile de dire que les caractéristiques peuvent être en même temps dominantes (*Festuca varia*, *Pinus montana* f. *pumilio* des Alpes, *Festuca ESKIA* des Pyrénées, *Ammophila arenaria* des dunes littorales, *Salicornia sarmentosa* des prés salés, etc.).

Chaque station présentant des conditions de vie uniformes, et portant un ou plusieurs espèces caractéristiques, réalise, suivant nous, une association définie. L'association peut être une communauté organisée, dont chaque membre tire profit ; elle ne l'est cependant pas nécessairement. Il nous est tout à fait impossible de constater jusqu'où s'étend la concurrence entre les espèces, comme il est impossible de déterminer la valeur du lien utilitaire, qui réunit les individus. Les rochers abrupts, considérés souvent comme un milieu de végétation ouvert, sont parfois tapissés de lichens, d'algues, de mousses (1), formant avec quelques Phanérogames, vivant dans les touffes des mousses ou dans les fentes des rochers, une étroite communauté soumise aux lois générales de l'association. Les études écologiques approfondies de M. OETTLI (2) et M. HESS (3) prouvent suffisamment que la lutte pour la place se manifeste aussi bien dans les associations ouvertes (rochers, éboulis) que dans les associations fermées. L'équilibre entre la concurrence des végétaux d'une part et les facteurs externes actuels de l'autre marque ce stade, plus ou moins durable, qui caractérise une association constituée. La durée de l'état d'équilibre, du développement optimum de l'association, varie beaucoup. Cette durée est à peu près indéfinie pour les associations dues au climat (4) (en particulier

(1) Cfr. M. SCHADE. Pflanzenekologische Studien aus den Felswänden der Sächsischen Schweiz. *Engl. Bot. Jahrb.*, 1912.

(2) OETTLI (Max.). Beiträge z. Oekologie der Felsflora. *Jahrb. St. Gall. Natf. Ges.*, 1903.

(3) HESS (Eug.). Über Wuchstformen der alpinen Geröllpflanzen. *Beih. Bot. Zentralbl.*, 1909.

(4) Cfr. SCHIMPER (W.). *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*, 1898, pp. 175-176.

associations des pays arctiques et des hauts sommets [gazon à *Carex curvula*, combes à neige], elle est éphémère pour certaines associations transitoires (association de *Myricaria* et des saules sur les alluvions de fleuves), et surtout pour des associations culturales et semiculturales (champs de blé, de lin, de chanvre, etc., clairières de bois). La présence des caractéristiques, qui apparaissent en général seulement après l'établissement complet de l'association, et disparaissent les premières, dès que les conditions de vie subissent un changement, nous permet de considérer l'association comme définitivement établie. Nous pouvons citer comme exemple le haut marais avec ses éléments absolument caractéristiques (*Carex pauciflora*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Malaxis paludosa*, *Saxifraga Hirculus*). On trouvera d'autres exemples dans un travail récemment publié par l'un de nous (1).

Citons encore un exemple démonstratif. Les parties élevées de l'Aigoual (Cévennes) sont couvertes de taillis et de futaies de hêtres d'âge très variable. Les jeunes taillis, spontanément reconstitués sur de grandes surfaces, appartiennent bien à l'association du hêtre ; mais l'association ne se révèle avec ses caractères définitifs et ses caractéristiques que dans les anciennes futaies. Dans les jeunes taillis, *Genista purgans*, *G. pilosa*, *Calluna*, *Senecio adonidifolius* et même *Luzula spicata*, éléments héliophiles d'associations diverses, tiennent une grande place. A mesure que les arbres se développent, ces ubiquistes disparaissent jusqu'à manquer absolument dans la futaie, l'association pleinement constituée du hêtre. Dans la futaie seulement se montrent, par contre : *Dentaria pinnata et digitata*, *Asperula odorata*, *Luzula maxima*, *Corydalis solida*, *Allium ursinum*, et d'autres caractéristiques de premier ordre.

Elargissons notre cadre : considérons aussi les associations

(1) BRAUN (Josias). Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch Lepontischen Alpen. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.*, Bd. 48, 1913.

culturales et semiculturales ; nous voyons que, là encore, en dépit de l'homme qui a si bien réussi à jeter le désordre dans la végétation naturelle, les associations définies se dégagent clairement des peuplements quelconques créés par lui. Ce sont encore les espèces caractéristiques qui nous servent de fils conducteurs. Toutes les anciennes formes de cultures, telles que les vignobles, les champs de blé et de lin, la châtaigneraie, les vergers, sont devenues de véritables associations culturales (1). Chacune possède, par conséquent, ses espèces, adaptées exclusivement ou à peu près à l'association donnée. Citons, pour les vignobles du Bas-Languedoc : *Fumaria micrantha* et *parviflora*, *Aristolochia Clematilis*, *Ranunculus parviflorus* et *sardons* comme caractéristiques de premier ou de second ordre. Pour les champs de blé : *Agrostemma*, *Centaurea cyanus*, *Adonis*, diverses espèces, *Veronica acinifolia*, *Ceratocephalus falcatus*, etc. : pour les champs de lin : *Lolium linicola*, *Camelina dentata*, *Silene linicola*. Plus l'introduction d'une culture est récente, plus, en général, les caractéristiques lui font défaut. Les champs de pommes de terre qui existent dans les montagnes de la Suisse depuis peu de siècles n'ont guère que des espèces caractéristiques de second ordre, comme le *Melandryum noctiflorum*. Nos prés, semés dru, constituent souvent un peuplement dense d'une seule espèce (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Lolium italicum*), sans aucune plante caractéristique. Ce sont, dans ce cas, non pas des associations culturales fixées, mais des peuplements purs, purement artificiels (kunstliche Reinbestände, Herden), qui, cependant, peuvent devenir des associations définies, si on leur laisse le temps d'évoluer.

Un peuplement est capable de se transformer, même sous nos yeux, en association définie. M. Warming (cit. in An-

(1) Cfr. aussi ANDERSSON (Gunnar), *Entwicklungsgeschichte der skandinav. Flora*, 1906.

dersson, Gunnar, *l. c.*) en mentionne un exemple. Les forêts de Conifères, plantées il y a 100 à 150 ans en Danemark et en Scanie, ont peu à peu acquis, par immigration du nord, les espèces caractéristiques de l'association naturelle, telles que :

<i>Linnaea borealis.</i>	<i>Pyrola chlorantha</i>
<i>Goodyera repens</i>	<i>Pyrola umbellata</i>
<i>Pyrola uniflora</i>	<i>Pyrola media</i>

Un autre exemple d'un peuplement en train de se constituer en une association est relevé par M. Negri (1). La *Robinia pseudacacia*, essence introduite de l'Amérique du Nord, se répand dans la vallée du Pô d'une façon extraordinaire. Plusieurs espèces, également, introduites de l'Amérique : *Phytolacca decandra*, *Amorpha fruticosa*, *Oenothera biennis*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Solidago glabra*, recherchent de préférence les peuplements de *Robinia* ; ils apparaissent ainsi comme quelque chose de particulier dans la végétation du pays. M. Negri n'hésite pas à appeler ces peuplements « une association acclimatée ».

Il va sans dire qu'une ou plusieurs espèces caractéristiques d'une association en une région donnée peuvent ne pas l'être ailleurs, pour peu que le climat soit différent. Une espèce caractéristique de deuxième ordre, peut devenir de premier ordre lorsqu'elle se rapproche des limites de son aire : *Betula nana*, strictement localisé sur nos hauts marais du Jura et des préalpes, où il trouve sa limite méridionale, croît un peu partout, dans les montagnes de Norvège et de la Laponie, où elle est abondante. Les caractéristiques du Curvuletum, à la limite supérieure dans les Alpes Rético-Lépontiennes : *Leontodon pyrenaicus*, *Veronica bellidifolia*, *Avena versicolor*, ne sont plus caractéristiques pour celle

(1) NEGRI. La vegetazione del Bosco Lucedio, 1911.

association, au centre de leur extension altitudinale (entre 2.200 et 2.600 mètres).

L'étude géographique comparée des associations doit révéler ces faits et nous faire connaître en même temps les espèces absolument caractéristiques, ne dépassant jamais l'aire de l'association.

Il est évident qu'on ne peut distinguer *toutes* les associations possibles par le moyen des seules espèces caractéristiques. Cela n'est pas possible lorsqu'il s'agit : 1° *des groupements passagers*, associations en voie de fixation, ne possédant pas de traits caractéristiques; 2° *des associations mixtes*, formées de la pénétration réciproque de plusieurs associations. Ces associations mixtes couvrent parfois des surfaces considérables (*Hygro-Curvuletum* des Alpes Lépointiennes, *Uebergangsmoor* de la Prusse (1) : la première est une convergence du gazon de *Carex curvula* et de la combe à neige, due au climat pluvieux ; la seconde le stade intermédiaire entre le haut et le bas marais (*associations mixtes de chêne vert et de chêne pubéscents* dans les Cévennes). Les combinaisons sont innombrables, et le phytogéographe peut se contenter de décrire les plus apparentes de ces associations mixtes, celles qui recouvrent une surface plus ou moins étendue. Ne perdons pas de vue que le premier but de l'étude des groupements n'est pas l'inventaire de chaque motte de terre, mais la recherche d'une *unité comparable à l'espèce*, pouvant servir de base aux travaux de géographie botanique comparée et aux investigations synécologiques. L'expérience que nous avons acquise en divers pays nous fait espérer qu'en suivant notre interprétation de l'association, en la perfectionnant au besoin, on arrivera à des résultats positifs comparables. Certes, cette interprétation exige une étude attentive et beaucoup d'expérience ; elle ne se fait pas en parcourant le pays en quelques jours.

(1) ABROMEIT (Joh.). Die Vegetationsverhältnisse von Ostpreussen, etc. *Engl. Bot. Jahrb. Beibl.* z. N° 106, 1912.

L'étude de l'association exige qu'on tienne compte, non seulement des espèces caractéristiques, mais de l'inventaire complet de sa flore, ce qu'a fait remarquer M. *Flahault* dès 1900 (1).

L'inventaire floristique de l'association comprend des espèces caractéristiques de premier et de second ordre (*Charakterpflanzen*), des constantes (*Konstanten* de *Brockmann-Jerosch* (2), apparaissant au moins dans la moitié des relevés d'une même association : des espèces accessoires, rencontrées encore dans un quart des relevés des espèces plus ou moins accidentelles. Pour désigner la densité de chaque espèce dans l'association, on emploie les termes *solitariae*, *sparsae*, *coposae*, *gregariae* et *sociales*, introduits par *Drude* (3), ou bien les chiffres de 1 à 10. Le chiffre 10 désigne la dominance absolue d'une espèce dans un peuplement fermé.

Les peuplements purs ne comprennent qu'une seule espèce ; on pourra les appeler *Herden* en allemand. Un grand nombre de végétaux sont capables de former des peuplements purs, ou peu s'en faut (par exemple : *Hippuris*, *Scirpus lacustris*, *Allium ursinum*, *Horminum pyrenaicum*, *Bellis perennis*, *Crepis bursifolia*, mousses, lichens, etc.). A l'intérieur d'une même association, nous constatons parfois plusieurs peuplements purs (par exemple dans l'association du hêtre dans les combes à neige, dans le *Hochstauden-Lager*). Il faut se garder de les confondre avec les associations.

Dans la méthode à suivre, pour connaître les associations, pour les individualiser et les délimiter, deux procédés se présentent pour le débutant, qui ne connaît pas encore d'espèces caractéristiques.

(1) FLAHAULT (Ch.). *Projet de Nomencl. phytogéogr.*, 1900.

(2) DRUDE (O.). *Handbuch der Pflanzengeographie*, 1890.

(3) BROCKMANN JEROSCH (H.). *Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen I. Teil. Die Flora des Puschlar und ihre Pflanzengesellschaften*, 1907.

Un premier moyen, *floristique*, consiste à délimiter provisoirement des peuplements donnés, grâce à une ou plusieurs espèces dominantes. Rien de plus facile que de distinguer ces peuplements et de les délimiter. On recherche ensuite les espèces caractéristiques de chacun de ces peuplements, qu'il s'agisse d'une forêt d'épicéa, d'une prairie à *Nardus stricta*, d'un étang à nénuphars, d'un groupement de *Quercus cocci-fera*, d'un haut marais de *Sphagnum*, d'un rocher à *Rhabdo-weisia*, etc. On reconnaîtra, en suivant cette méthode, qu'un certain nombre de ces peuplements n'ont pas d'espèces caractéristiques ; ce ne sont donc pas des associations individualisées, mais souvent des fractions d'autres associations (comme, par exemple, plusieurs peuplements de combes à neige : les peuplements de *Pinus halepensis*, de *P. Pinaster* et *P. Pinea* du Midi de la France, aussi, ne sont peut-être qu'une même association).

La seconde méthode pour arriver à la connaissance des associations est essentiellement *topographique*. Le phytogéographe choisit des unités topographiques bien déterminées, montrant une végétation du même caractère écologique : les ubacs des rochers, les alluvions d'une rivière, les flaques d'eau stagnante, le bas rivage d'un lac [*Gadeceau* (1)], des éboulements, etc. Il en fait l'inventaire et détermine les espèces caractéristiques pour chacune de ces stations topographiques. Citons un exemple. En étudiant les éboulis d'un district, on rencontrera d'abord beaucoup d'espèces qui se montrent partout ailleurs (les ubiquistes) ; en outre, on constatera des espèces propres à la station étudiée. De ces dernières, un certain nombre habitent exclusivement les éboulis calcaires ; de plus, on s'apercevra que la composition de la flore varie selon l'exposition et la nature des débris, mais aussi que chacune de ces stations possède, en outre, des espèces caractéristiques. De cette manière, on ar-

(1) GADECEAU (E.). Le lac de Grand Lieu, 1909.

rive à établir l'unité inférieure, l'association. Dans les régions arides, semi-arides et froides, où les peuplements d'espèces dominantes font le plus souvent défaut, cette méthode, appliquée avec sagacité, fournira des résultats cadrant bien avec ceux qu'a donnés la méthode floristique. En appliquant les deux modes d'investigations pour la même association, le résultat final doit nécessairement être le même.

Un exemple tiré de l'étude détaillée de M. Guinier (1), sur le Roc de Chère, en Savoie, nous démontre combien concordent les résultats des deux méthodes, pourvu que l'observateur soit précis. La localité, dont M. Guinier nous donne l'inventaire floristique, n'occupe que quelques mètres carrés complètement abrités, bien exposés au soleil, à sol rocheux riche en carbonate de chaux (12 %). L'association végétale y est — nous le comprenons tout de suite — une prairie à *Bromus erectus*, association très répandue dans toute la Suisse. Il est intéressant de la comparer à un exemple de la même association bien développé et situé à plus de 250 kilomètres de là vers l'est, à une prairie de *Bromus erectus* sur une colline morainique, près de Seewis i. O. (Grisons), 750 mètres s. m.

Onze espèces sont communes aux deux listes :

Bromus erectus. *Helianthemum vulgare.*

Scabiosa columbaria. *Asperula cynanchica.*

Silene nutans. *Teucrium chamaedris.*

Dianthus silvestris Wulf. *Pimpinella saxifraga.*

Sedum album. *Anthyllis Vulneraria.*

Thymus serpyllum.

Les *Potentilla verna*, *Sedum reflexum* et *Hieracium pilosella* du Roc de Chère sont remplacés à Seewis i/O par *Potentilla Gaudini*, *Sedum sexangulare*, *Hieracium florentinum*.

(1) GUINIER (Ph.). Le Roc de Chère, 1906, p. 70.

Trois espèces (*Anthericus ramosus*, *Fumana procumbens* et *Arbutus uva ursi*) manquent au relevé de Seewis, où, par contre, on remarque: *Andropogon ischaemum*, *Phleum Boehmeri*, *Koeleria cristata* var., *Carex nitida*, *Vincetoxicum officinale*, *Globularia Willkommii*, *Tencrium montanum*, *Veronica spicata*, *Euphrasia stricta*, *Lotus corniculatus* var. *pilosus*.

C'est évidemment la même association, complètement évoluée dans le cas des Grisons, moins évoluée dans l'exemple de la Haute-Savoie.

Quant à la désignation des associations, il convient de s'en tenir aux propositions faites par MM. Flahault et Schröter (1), en leur donnant un nom employé dans le langage populaire, ou en ajoutant le suffixe *-etum* au nom générique ou spécifique des espèces dominantes. Gardons-nous seulement d'exagérer la valeur des dominantes, dont l'association porte le nom. Elles ne représentent, au fond, qu'un élément de l'association : partout où elles apparaissent en masse, il faut bien s'assurer que les autres éléments s'y trouvent aussi ; à cette condition seule, on peut parler d'association. Le fait que bien des fois, l'espèce dominante est également caractéristique n'y change rien (*Fagus*, *Elyna myosuroides* [*spicata*], *Festuca varia*, etc.). Ces espèces caractéristique peuvent s'entremêler à une autre association dans les zones de contact, là où les conditions sont également favorables à deux associations (associations mixtes, *Mischbestände*).

M. Gradmann (2) et M. Beck v. Mannagetta (cfr. *Oest. Bot. Zt.* 52, p. 426) citent plusieurs cas où la même espèce domine dans plusieurs associations. Ajoutons aux exemples, donnés par eux, *Pinus montana*, dominant sur certains hauts marais et formant en même temps des peuplements sur sol calcaire ;

(1) Nomenclature phytogéographique, Rapports et propositions, *III^e Congrès internat. de Bot. Bruxelles*, 1910.

(2) Über Begriffsbildung, etc. (*Engl. Bot. Jahrb.*, 1909, Beibl. 99.)

Curvuletum (cfr. Braun, l. c.) ; *Agrostis tenuis*, dominant dans le pâturage broussailleux (« Buschweide ») et dans des prés un peu humides. Mais l'exemple le plus frappant nous est fourni par le gazon à *Sesleria caerulea*, association des pentes ensoleillées, sèches, d'aspect xérophile, dans les Alpes, formant, au contraire, un groupement hygrophile sur les îles d'Åland, dans le golfe de Botnie. Palmgren (1) y signale la place prépondérante qu'y occupent des *Carex* comme *C. Goodenowii*, *C. panicea*, *C. disticha* et *Ranunculus auricomus* et *Galium uliginosum* même en font partie. Voici deux associations complètement différentes, bien que l'espèce dominante soit la même. Nous voyons donc combien il est désirable d'ajouter une courte diagnose mentionnant des espèces caractéristiques dans les cas où la dénomination empruntée à l'espèce dominante ne suffit pas pour exprimer l'association sans équivoque possible.

Jetons encore un coup d'œil sur les *variations éventuelles à l'intérieur même d'une association*. Pour mieux les faire comprendre, nous nous servirons de la *comparaison avec l'unité systématique* (l'espèce), comparaison qui, sans être nouvelle [cfr. Schröter (2), Pavillard (3)], n'a jamais été soutenue jusque dans le détail.

Chaque association se compose d'individus (Einselbestanden, Einzelassoziationen), de même que l'espèce se compose d'individus nous apparaissant comme identiques. Les deux termes sont donc des abstractions philosophiques, qu'il s'agit de faire entrer dans une sorte de diagnose, en se basant sur les caractères communs reliant les individus du même type. Il y a des associations nettement tranchées (association du hêtre,

(1) *Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica*, 1912.

(2) SCHRÖTER (C.). u. KIRCHNER (O.). *Die Veget. d. Bodenses*, II. P., 1902.

(3) PAVILLARD (J.). Essai de nomenclature phytogéogr. *Bull. soc. Langue-doc. géogr.*, 1912.

de *Salicornia*, de l'*Aristida pungens* ; d'autres se comportent comme des espèces polymorphes et sont difficiles à délimiter. Comme on parle d'espèces transitoires, on pourrait parler d'associations mixtes et d'associations indéfinies. Ces dernières occupent même dans l'Europe moyenne, grâce à l'influence de l'homme, une surface considérable.

Continuant notre parallélisme, nous distinguons, à l'intérieur de l'association :

1. *Races régionales* (Varieties of Associations de Warming, Subtypen de Schroeter, Facies de Brockmann, *l. c.*, et de Braun, *l. c.*). Ces variations floristiques de l'association dépendent du passé historique de la flore. Exemples : l'*Elynetum* des Alpes orientales, des Alpes occidentales et des Pyrénées occupe partout la même station : les endroits exposés au vent, secs et le plus souvent dépourvus de neige en hiver. Les conditions de vie étant partout les mêmes, la physionomie de l'*Elynetum* pyrénéen et de celui des Alpes est identique. La composition floristique, par contre, tout en montrant beaucoup d'affinités, n'est pas tout à fait la même ; des espèces manquant ici ont été remplacées là par d'autres ayant les mêmes adaptations (cfr. Braun, *l. c.*). Certaines espèces dominantes, comme le hêtre, les *Sphagnum*, le *Carex curvula*, créant, partout où elles se trouvent, des conditions de vie, sinon identiques, du moins très semblables, constituent partout une association floristiquement peu différente. Que l'on observe la forêt de hêtres de la Suisse méridionale, celle des Cévennes ou de l'Apennin du Piémont [cfr. Gola (1)] ; le fond de la flore n'a pas changé : à peine y distingue-t-on des *races* différentes, d'après la substitution d'une espèce caractéristique à une autre.

Les associations ouvertes montrent, en général, une varia-

(1) GOLLA (G.). La vegetazione dell'Apennin piemontese, 1911.

tion plus grande, suivant les diverses régions, et réalisant un plus grand nombre de *racés régionales*.

2. *Variations altitudinales*. Les espèces végétales occupant une zone verticale considérable se présentent souvent sous des formes distinctes l'une de l'autre, mais réunies au type par des formes intermédiaires (*Poa annua*, *Cerastium arvense*, *Scabiosa columbaria*, *S. subalpina*, *S. lucida*, *Juniperus communis*, var. *intermedia*, var. *montana* [nana]). Il en est de même pour certaines associations ayant une répartition altitudinale assez grande. Les variations floristiques, résultant de cette répartition altitudinale, peuvent être appelées *échelons altitudinaux* de l'association (*Höhenglieder der Assoziation*).

Toute association, sous le même climat, a son étage préféré, une ceinture parfaitement favorable à son développement maximum. A mesure qu'on s'éloigne de cette zone privilégiée, l'aspect de l'association et sa composition changent. Il est facile de reconnaître l'étage préféré des associations d'arbres forestiers ; c'est moins facile s'il s'agit d'associations moins apparentes. L'un de nous (B.) a proposé de s'en tenir aux étages principaux de la végétation, en subdivisant l'association en échelons altitudinaux. Ainsi, on aurait à distinguer les échelons montagnards, subalpins et alpins de l'association de *Trichophorum caespitosum*, de *Festuca varia*, des associations de rochers : les échelons montagnards et subalpins de l'association de l'épicéa, de *Molinia*, de *Trisetum flavescens*, les échelons subalpins et alpins de *Carex sempervirens*, de *Vaccinium*, etc. Les échelons altitudinaux d'une association ne correspondent cependant pas toujours aux étages de végétation (*Vegetationsstufen*).

L'étude des associations demande qu'on tienne compte des échelons altitudinaux, sans quoi les résultats obtenus dans des districts d'altitude différente ne sont plus comparables. Nous nous bornons ici à renvoyer le lecteur au tableau comparatif de l'association du *Trisetum flavescens* des deux val-

lées voisines de la Bernina et du Puschlav (Grisons), dans l'ouvrage de M. Rübel (1).

3. Toutes les modifications floristiques de l'association, que l'on juge bon de distinguer, et qui ne correspondent ni aux races régionales ni aux échelons altitudinaux, peuvent être comparés aux *variations biologiques* de l'espèce (Standortsvariationen). Leur nombre est limité. Ce qui les distingue d'abord des associations définies, autour desquelles elles rayonnent, c'est le manque d'espèces caractéristiques. Il s'est produit un groupement différent des constituants, un changement de la physionomie floristique, mais les espèces caractéristiques sont, en général, celles de l'association mère, et la physiographie de la station est peu différente.

Retenons, pour ces variations de l'association, le terme conventionnel de sous-association (Subassoziation, Nebenbestand). Dans les associations de la *garigue*, il serait facile d'en distinguer quelques-unes, selon la répartition des espèces dominantes (2).

Les variations dues au *substratum* (Substratvariation), qui rentrent dans la même catégorie de variations biologiques, méritent une mention spéciale. Le *Quercetum Ilicis* (association du chêne vert) se compose d'espèces bien différentes, suivant qu'on l'observe sur le calcaire ou sur sol siliceux. La différence est grande, les espèces caractéristiques ayant tellement changé que l'on pourrait considérer les peuplements du chêne vert sur sol calcaire et ceux sur sol siliceux comme deux associations différentes (cf. aussi M. Flahault). D'autres associations subissent, avec le changement du substratum, des modifications moins profondes. C'est le cas pour les associations produisant une épaisse couche

(1) RÜBEL (E.). Pflanzengeogr. Monogr. d. Berninagebietes. *Engl. Bot. Jahrb.*, 1911-1912.

(2) BLANC (L.). La végét. aux environs de Montpellier. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1905.

d'humus : forêt de hêtres, *Curvuletum*, combes à neige. Les espèces caractéristiques y subissent peu de changement : on est amené à y considérer les variations survenues comme simples variations édaphiques de la même association. Toute sous-association se rattache à l'association mère par les affinités de l'inventaire floristique.

L'étude des groupements végétaux d'un territoire restreint doit nécessairement s'appuyer sur les unités fondamentales.

« Les associations sont la base solide des études de géographie botanique. » [Flahault (1)].

Mais il convient aussi de rechercher des *procédés de classement*, permettant de dresser l'inventaire provisoire et d'ébaucher une première synthèse des résultats acquis.

Un des moyens le plus souvent préconisés consiste à grouper les associations d'après leurs affinités physionomiques et écologiques. A cette tendance répondent, par exemple, les notions de « *formation* » et de « *type de végétation* », dans le sens préconisé par les rapporteurs du Congrès de Bruxelles.

« En définitive, il semble que nous pouvons considérer une formation comme une expression actuelle de certaines conditions de vie, *indépendante de la composition floristique* » (p. 6), et « une formation se compose d'associations qui, dans leur *composition floristique*, sont différentes, mais qui correspondent à des conditions stationnelles semblables et revêtent des formes de végétation analogues ».

Dans la pensée de M. Schröter (*l. c.*, 1902) et de M. Warming (2), cette notion de la formation, qui est basée unique-

(1) FLAHAULT (Ch.). Premier essai de Nomenclature phytogéographique. *Bull. Soc. Languedoc. de géogr.*, 1901.

(2) WARMING (Eug.). *Oecologie of Plants*, 1910.

ment sur la physionomie et sur l'écologie (1), correspondrait à peu près au genre de la systématique.

Cette dernière manière de voir n'est pas la nôtre. Pour nous, la méthode la plus conforme aux principes posés dans cette étude nous paraît consister à grouper les associations d'après leurs affinités floristiques et de raisonner à l'égard des groupes d'associations ainsi établis comme à l'égard des associations elles-mêmes. Le terme supérieur à l'association serait alors le groupe d'association, donné non par le même port, mais par une composition floristique semblable, par la présence de caractéristiques communes.

Quant au terme formation, employé souvent aussi par les auteurs allemands pour exprimer ce que nous désignons ici sous le nom de groupe d'association, il nous paraît désirable de lui garder son sens primitif (voir Grisebach, Drude, dont G. Beck v. Managetta nous semble avoir donné le commentaire le plus satisfaisant) (2). La formation serait alors l'expression physionomique et écologique de l'association, comme la forme biologique est l'expression physionomique et écologique de l'espèce (Pavillard, l. c.).

Il nous reste à faire quelques remarques au sujet de l'évolution des groupements de plantes, — leur succession, pour employer le terme technique.

Il y a une quinzaine d'années qu'on l'étudie méthodiquement, surtout en Amérique et en Angleterre, grâce à l'heureuse initiative de Fred. E. Clements. Aujourd'hui, Schimper

(1) Sur cette base, MM. BROCKMANN-JEROSCH et RUBEL ont élaboré récemment un remarquable système de classement et de dénomination des groupements végétaux. Ils ont su tirer un excellent parti de la notion de la valeur écologique (ökologische Wertigkeit), introduite auparavant par M. Brockmann. (Voir Brockmann-Jerosch H. et Rubel E., Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig, 1912.)

(2) Über die Umgrenzung d. Pflanzenformationen, 1902.

n'écrit plus, comme en 1898 (1) : « En dépit du haut intérêt que présente le développement des formations, on n'a porté que peu d'attention sur ce sujet. » Pourtant, les observations de ce genre ne sont pas rares dans des œuvres anciennes, mais elles se trouvent disséminées dans des catalogues de flores, des descriptions de voyage, etc. (2).

En général, on désigne sous le nom de *série* une succession chronologique de différents groupements de plantes dans une aire topographiquement déterminée. Elle se compose donc d'un ou plusieurs *stades* (générations de Kerner, phases, étapes), dont le dernier (climax stage) est plus ou moins stable.

Les opinions sur la délimitation des séries diffèrent beaucoup. L'élément essentiel pour la classification des phénomènes de succession est encore à découvrir : il nous faudrait une unité fondamentale que l'on pourrait coordonner, par exemple, avec la notion d'espèce et d'association. Elle correspondrait au milieu typique, autour duquel se groupent d'abord les variations géographiques (« substitution » [Cowles] de certains traits floristiques dans différentes régions), ensuite les variations altitudinales, et enfin celles de différentes conditions édaphiques (sol, exposition, etc.).

La *paléontologie* nous révèle que, dans un territoire donné, différentes végétations se sont succédé d'une époque géologique à l'autre. En Scandinavie, par exemple, la végétation de *Dryas*, de *Salix polaris*, *retusa*, de plantes aquatiques, etc., qui s'était établie après la période glaciaire, a été envahie par une forêt de *bouleaux*, celle-ci par une forêt de *Pinus sylvestris*, qui, plus tard, a cédé la place à une forêt de *chênes*. Enfin, dès la période qui confine à la période historique, *Fagus silvatica* et *Picea excelsa* ont commencé à s'étendre. Il

(1) *L. c.*, p. 200.

(2) Voir l'aperçu historique dans CLEMENTS (Féd.-E.), The development and structure of vegetation (*Studies in the veg. of the state*, III). Lincoln, 1904.

paraît généralement difficile de saisir ces successions ; nous les appelons *phylogénétiques* [« régionales » Cowles (1)] ; elles nous montreraient, si nous étions assez renseignés, la phylogénèse des associations, effectuée, sans doute, après la phylogénèse des espèces.

Opposons à ces phénomènes *l'ontogénèse des groupements actuels*, qui s'établissent parfois sous les yeux mêmes de l'observateur, et dont il peut saisir avec exactitude la succession.

Quelques exemples : Le long du littoral méditerranéen (près de Montpellier), se trouvent des dunes assez récentes portant une végétation pauvre : *Ammophila arenaria*, *Vulpia uniglumis*, *Crucianella marina*, *Malcolmia maritima*, *Anthemis maritima* et quelques autres plantes éparses ; les sables, filtrés par la pluie, perdent peu à peu leur salure, et (dans la Camargue, par exemple) (2) des arbustes, tels que : *Juniperus phœnicea*, et enfin le Pin d'Alep, s'installent avec un cortège de plantes moins halophiles. Dans les montagnes, les éboulis se fixent en se recouvrant d'un gazon. Sur les alluvions des torrents, s'élèvent des forêts d'*Alnus*, après une phase de *Salix*, *Hippophaë* et *Myricaria*.

A une altitude qui dépasse 3.000 mètres, il n'y a, dans les Alpes, que peu de groupements méritant de porter le nom de gazon. Une végétation ouverte occupe les rochers, les éboulis, qui ne se couvrent jamais d'un tapis continu. Les séries sont donc réduites au premier stade : il n'y a pas de succession.

En descendant à l'étage du gazon continu, on arrive, par la comparaison attentive des stades successifs plus ou moins avancés, à *reconstruire inductivement la série*. On observe, par exemple, comment des arbrisseaux nains et couchés

(1) COWLES (H.-C.). The causes of vegetative cycles. *Bot. Gaz.*, 1911.

(2) D'après FLAHAULT et COMBRES. Sur la flore de la Camargue. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1894.

(*Dryas*, *Salix retusa*), qui habitent les éboulis, préparent la station pour des plantes humicoles (*Elyna*, *Carex firma*, etc.). Celles-ci s'établissent entre les petites branches, envahissent le petit espalier et finissent par l'anéantir complètement en formant un gazon serré. Ailleurs, des plantes en touffe (*Carex sempervirens*, *Festuca violacea*, *Sesleria cœrulea*, *Stipa calamagrostis*) débutent sur les pierriers avec leurs gradins gazonnés interrompus. Par suite de l'accumulation d'humus, les plantes occupant la terre nue entre les touffes succombent dans la lutte contre les espèces du gazon, en voie de formation.

Mais que l'on se garde d'aller trop loin dans ces interprétations évolutives ; très souvent, en effet, l'association demeure telle qu'elle se présente aujourd'hui, les facteurs topographiques et climatiques locaux empêchant tout développement ultérieur.

Descendant plus bas encore, dans l'étage des broussailles (par exemple : *Alnus viridis* ou le Krummholz, formé par *Pinus montana* couchée), ou à l'étage subalpin des futaies, la série s'allonge par l'adjonction de nouveaux stades. Les végétaux ligneux de haute taille établissent progressivement, par leur propre croissance, des conditions de vie favorables pour un cortège de plantes d'ombre, qui triomphent définitivement de la lutte contre leurs prédécesseurs héliophiles.

Après avoir délimité en gros les groupes de séries distinctes se rapportant à chaque étage de végétation, nous nous empressons d'ajouter qu'il y a des séries ne se soumettant pas au régime de l'étage de végétation ; alors la série ne finit pas par l'association climatique, au sens de *Schimper*. Les cours d'eau avec leurs alluvions et leurs bords, les avalanches avec leurs couloirs et leurs déjections, déterminant, à travers les étages, des séries autonomes possédant un caractère spécial ; les marais, les eaux stagnantes auront toujours une végétation différente de celle de l'étage auquel ils appartiennent. Ces groupes de séries, caractérisées par des traits spéciaux, cor-

respondent en partie aux successions rétrogrades, définies par Cowles, comme ayant un stade final édaphique, tandis que ses successions progressives finissent par une association climatique.

A côté de ce groupe de successions, dues aux modifications de la surface terrestre, relevons encore le groupe des séries ontogénétiques provoquées par l'homme qui exerce, comme on sait, une influence profonde sur la végétation.

Ces *successions artificielles* [successions biotiques régressives, Cowles] sont généralement privées de régularité et de périodicité, parfois même aussi de stades distincts. La connaissance précise des causes qui déterminent ces successions nous conduit à prendre, pour base de la distinction des séries, la modalité particulière de l'intervention humaine : déboisement, irrigation, pâturage, etc.

Les débutants agiront avec prudence en abordant ces études dans une localité où s'exerce une seule de ces influences élémentaires ; ils pourront alors comparer le résultat cultural avec l'état naturel. On pourrait ainsi considérer d'abord les prés soumis simplement au fauchage ou au pâturage ; ensuite ceux qui subissent, en outre, l'influence de l'irrigation, des amendements, etc.

Les cultures — stade artificiel généralement terminal — ne subsistent que grâce à l'intervention incessante de l'homme. Si l'homme les abandonne, la végétation naturelle, refoulée par les cultures, se met à l'œuvre pour reconstituer le tapis primitif. En général, elle y parvient. Dans les prés des régions forestières, par exemple, qui doivent leur existence au déboisement, au fauchage ou au pâturage annuel, divers arbustes (*Vaccinium*, *Rhododendron* dans les Alpes, *Rubus*, *Ligustrum*, etc., sur le plateau suisse) envahissent le gazon. Les arbres voisins fournissent des graines ; les germes naissent, épargnés par la faux et la dent des animaux, croissent et finissent par reconquérir leur domaine. Nous savons cependant que, vers la limite supérieure de l'étage subalpin des

Alpes, ou vers les zones polaires, la forêt, une fois détruite, peut souvent ne pas retrouver les conditions nécessaires à sa reconstitution.

Dans les lignes précédentes, nous avons voulu exposer méthodiquement les idées fondamentales qui ont inspiré nos travaux phytogéographiques et dirigé les études entreprises par l'un de nous dans le Midi de la France, par l'autre dans les Alpes italiennes orientales. Le contraste frappant de ces deux régions nous a amenés à rechercher ensemble une méthode et des principes pouvant être appliqués partout où il s'agit d'une étude détaillée. Nous serons pleinement satisfaits si les phytogéographes débutants tirent quelque profit de nos efforts.

Institut de Botanique de Montpellier.

Mai 1913.