

Réflexions sur l'appauvrissement des syntaxons aux limites chorologiques des unités phytosociologiques supérieures et quelques-unes de leurs conséquences

B. de Foucault (*)

Resumen: Foucault, B. de. *Réflexions sur l'appauvrissement des syntaxons aux limites chorologiques des unités phytosociologiques supérieures et quelques-unes de leurs conséquences.* Lazaroa, 3: 75-100 (1981).

Con la ayuda de algunos ejemplos, se estudia el comportamiento de los sintáxones en los límites corológicos de las unidades fitosociológicas superiores; se muestra que, a medida que nos alejamos de su centro de gravedad, esas unidades pierden poco a poco sus especies y que, en sus límites corológicos, no quedan más especies características de unidades superiores para definir las comunidades. Se evocan entonces algunas consecuencias de esas observaciones: noción de combinación específica original, interpretación fitosociológica de los sintáxones, nomenclatura fitosociológica.

Abstract: Foucault, B. de. *Reflections on the impoverishment of syntaxa in the chorological limits of the upper phytosociological units and some of its consequences.* Lazaroa, 3: 75-100 (1981).

With some examples, the behaviour of syntaxa to chorological limits of upper phytosociological units is studied; in proportion as one goes away from their gravity center, these units lose progressively their species and, to their chorological limits, only some characteristics of upper units are present to definite communities. Some consequences of these observations are examined: original specific combinations, phytosociological interpretation of syntaxa, phytosociological nomenclature (in french).

Plusieurs définitions de l'association végétale se sont succédées au cours de l'histoire de la Phytosociologie. Actuellement, on s'accorde généralement à reconnaître en l'association végétale une entité essentiellement floristique, statistique, écologique et chorologique. Toute unité est, dans une optique sigma-

(*) Laboratoire de Botanique, Faculté de Pharmacie, rue Laguesse. F. 59045 LILLE-CEDEX.

tiste d'étude de la végétation, statistiquement définie par une combinaison originale d'espèces, reflétant des conditions écologiques précises et s'inscrivant dans une aire géographique donnée. D'autre part, des unités qu'on peut qualifier d'élémentaires peuvent s'ordonner en une suite hiérarchique d'unités de rang de plus en plus élevé. Ces unités supérieures ont aussi une définition floristique et statistique puisqu'elles sont construites à partir des unités élémentaires selon un système de construction inductif. Elles peuvent avoir en outre une signification écologique; assez souvent, elles ont une signification chorologique; il existe en effet le plus souvent une aire géographique au sein de laquelle ces unités trouvent leur optimum. On peut alors se demander comment se comportent les unités élémentaires aux limites chorologiques des unités supérieures. L'analyse de cette question sera menée à partir d'exemples concrets: nous étudierons le comportement de plusieurs associations choisies à l'intérieur de classes phytosociologiques précises, suffisamment connues et diversifiées. Dans la plupart des cas, cette étude sera basée sur la considération de tableaux synthétiques construits à partir de tableaux élaborés effectivement publiés desquels nous n'aurons retenu que les quelques espèces significatives pour notre propos.

A. ANALYSE DE QUELQUES UNITES SUPERIEURES

1. Classe des *Asplenietea rupestris* (Tab. 1)

Cette classe de végétation chasmophytique trouve certainement son optimum aux étages montagnard et subalpin. Les groupements y sont très diversifiés, se différencient phytosociologiquement selon l'exposition et la nature géologique des rochers. De nombreuses espèces participent donc aux associations (col. 1 à 18). A l'étaque collinéen inférieur, la plupart de ces espèces ne viennent pas; la classe n'est plus guère représentée que par l'*Asplenietum septentrionali — adianthi nigri* (col. 19). A l'étage planitiaire, il ne reste plus que *Asplenium ruta-muraria* et *A. trichomanes*, deux caractéristiques de classe pour représenter les *Asplenietea* en réalisant l'*Asplenietum trichomani — rutaemurariae* (col. 20).

2. Classe des *Montio-Cardaminetea* (Tab. 2)

Comme la précédente, cette classe de végétation de sources est optimale aux étages montagnard et subalpin; elle y est représentée par plusieurs associations plus ou moins bien connues dans lesquelles on peut trouver notamment *Saxifraga stellaris*, *Epilobium alsinefolium* (col. 1 à 5); ces espèces ne descendent guère en plaine; la classe n'y est plus représentée que par des groupements combinant plusieurs espèces caractéristiques d'unités supérieures: *Montia rivularis* s.l., *Chrysosplenium oppositifolium*, *Cardamine amara* (col. 6-9).

Tableau 1
Classe des *Asplenietae*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Potentilla caulescens</i>		V											V			IV				
<i>Hieracium humile</i>		I	V	III			r							II						
<i>Cystopteris fragilis</i>							V	V	I		I	I								V
<i>Saxifraga paniculata</i>	II	I	V	III	r	V	r			I										
<i>Primula auricula</i>	I	IV	IV		r		r													
<i>Kernera saxatilis</i>	III	IV		I	+							II	V			I				+
<i>Asplenium viride</i>							IV	IV	IV		+	I	I							III
<i>Campanula cochlearifolia</i>	IV	IV	II	I			II		IV				V							II
<i>Valeriana tripteris</i>		+	V	III			II	III	V	II			II							+
<i>Androsace vandellii</i>											V									III
<i>Saxifraga aizoon</i>											II	II	I			II				II
<i>Hieracium amplexicaule</i>											II	I		III	II					III
<i>Sedum dasyphyllum</i>			V	I						I	I		III	III	II	III	IV			I
<i>Minuartia rostrata</i>													II	II	II	I	I			
<i>Asplenium septentrionale</i>			V				r			V	IV									V
<i>Polypodium vulgare</i>			IV		I	IV	+			II	I									III
<i>Asplenium trichomanes</i>		+	IV	III	III	+	II		IV	IV	I		V	V	V	IV	III	II	V	IV
<i>Asplenium ruta-muraria</i>		III	V	III	IV	V	IV	I	III	+		I	V	V	V	IV	III	I		V

Légende:

1. *Androsacetum helveticae*; 2. *Potentilletum caulescentis*; 3. Ass. *Primula auricula-Hieracium humile*; 4. *Drabo-Hieracietum humile*; 5. *Cardaminopsietum petraeae*; 6. Ass. à *Saxifraga paniculata*; 7. *Asplenio-Cystopteridetum*; 8. *Heliospermo-Cystopteridetum*; 9. *Caricetum brachystachys*; 10. *Woodsio-Asplenetum septentrionalis*; 11. *Saxifragetum mixtae*; 12. *Saxifragetum mediae*; 13. *Potentillo-Saxifragetum cebbennense*; 14. *Sileno-Asplenetum fontani*; 15. *Linario-Galietum pusilli*; 16. *Saxifragetum lingulatae*; 17. *Phagnalo-Asplenetum glandulosi*; 18. *Androsacetum vandellii*; 19. *Asplenetum septentrionali-adianthi nigri*; 20. *Asplenetum trichomani-rutae murariae*.

Tableau 2
Classe des *Montio-Cardaminetea*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Epilobium alsinefolium</i>	V	4	3	IV	IV				
<i>Saxifraga stellaris</i>	III	4		I	II				
<i>Cardamine latifolia</i>	I			V					
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	+		3		IV'	III	IV	IV	
<i>Cardamine amara</i>	III		1	III	II		I	V	
<i>Montia rivularis</i>	+		1	II	II			I	V
<i>Stellaria uliginosa</i>	I		1	V	II	IV	V	III	V

Légende: 1. Saxifragetum aquaticae; 2. Epilobio-Saxifragetum stellaris; 3. Montietum des Pyrénées orientales; 4. Cardaminetum latifoliae; 5. Cardamino raphanifoliae-Chrysosplenium oppositifolii; 6. Chrysosplenio-Sibthorpietum; 7. Cardaminetum flexuosae; 8. Cardaminetum amarae; 9. Stellario-Montietum.

3. Classe des Isoeto-Nanojuncetea (Tab. 3)

Cette classe de végétation thérophytique pionnière des sites oligotrophes récemment exondés, comme plusieurs autres classes de végétation thérophytique, trouve son centre de gravité dans le domaine méditerranéen (*Isoetetalia*) et la Péninsule ibérique (*Cyperetalia fuscii*); elle y est représentée par plusieurs associations étudiées notamment par S. RIVAS-GODAY (1964, 1969), dont quelques-unes sont reprises dans le tableau 3 (col. 1-11). Cette classe est encore bien représentée dans le domaine franco-atlantique (col. 12, des ABBAYES, 1946) et le domaine nord-atlantique de Hollande (col. 13, 14; DIEMONT & *al.*, 1940) bien que manquent délé plusieurs espèces thermo-atlantiques. De là, la classe s'appauvrit vers le domaine subatlantique (col. 15 à 19) puis se termine, d'une manière très appauvrie dans le domaine continental (col. 20: Pologne).

4. Classe des Arthrocnemetea fruticosi (Tab. 4)

Les groupements halophiles chamaephytiques d'Europe occidentale relèvent de la classe des *Arthrocnemetea*; elle trouve son optimum de différenciation floristique et sociologique dans les domaines méditerranéen et sud-atlantique de ce continent. Une des associations les plus riches est sans conteste le *Cistancho-Arthrocnemetum fruticosi* du sud-ouest de la Péninsule ibérique (col. 3;

Tableau 3
Classe des *Isoeto-Nanojuncetea*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Juncus capitatus</i>		V		V						IV	4									I
<i>Microcala pusilla</i>		II	1	IV								I			r					
<i>Isoetes delilei</i>		II	1			II			III		2									
<i>Paronychia cymosa</i>		IV	3							II										
<i>Moenchia erecta</i>		IV								II	4									
<i>Mentha pulegium</i>		II	3	I	IV	IV		II	III	III					r	II		r		
<i>Isolepis pseudosetacea</i>			2	V	V					IV										
<i>Periballia laevis</i>	IV								II	IV	2									
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	III				II	III	II	III												
<i>Cicendia filiformis</i>		V	3	II							4	I	III							
<i>Juncus pygmaeus</i>				IV	III		III		V	II	2	I	III							
<i>Radiola linoides</i>	II	II	3	IV						II	2	V			+	+				
<i>Illecebrum verticillatum</i>		IV	3	II	II					V	3	V	I	V						
<i>Plantago intermedia</i>							V					IV	II	IV	III		III	V	V	
<i>Peplis portula</i>												IV	II	I	II	III				IV
<i>Hypericum humifusum</i>	V		2	IV	V					IV	3		I	II	I			IV		
<i>Juncus tenageia</i>			2		IV	III	IV		V	II	1	I	I							II
<i>Gnaphalium uliginosum</i>					V							II	IV	IV	IV	V	I	V	V	V
<i>Cyperus fuscus</i>					V		IV	V						IV		IV				V
<i>Juncus bufonius</i>	V	IV	4	III	V	III	V	IV	V	V	4	IV	V	V	V	V	V	V	V	IV

Légende:

1. Ass. à *Chaetopogon fasciculatus*-*Hypericum humifusum*; 2. *Ophioglossolusitanici*-*Cicendietum*; 3. *Antinorio*-*Cicendietum*; 4. *Laurentiojuncetum*; 5. *Gnaphalio-Isolepidetum pseudosetacei*; 6. *Sisymbriello-Preslietum*; 7. *Isolepido-Lythretum castellani*; 8. *Gnaphalio-Plantagine-tum intermediae*; 9. Ass. *Cicendia candollei*-*Juncus pygmaeus*; 10. *Periballio-Illecebretum*; 11. *Cicendietum filiformis d'Espagne*; 12. Ass. *Crassula vaillantii*-*Ranunculus nodiflorus*; 13. *Cicendietum filiformis de Hollande*; 14. *Panico-Illecebretum verticillati*; 15. *Isolepido-Stellarietum uliginosae*; 16. *Eleocharetum ovatae*; 17. *Centauro-Saginetum moniliformis*; 18. *Centunculo-Anthoceretum*; 19. *Cybero-Limoselletum*; 20. *Junco-Cyperetum fusci*.

Tableau 4
Classe des *Arthrocnemetea*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Arthrocnemum glaucum</i>	V	IV							
<i>Cistanche lutea</i>	II	IV	V						
<i>Arthrocnemum fruticosum</i>	III	III	III	III	III				
<i>Suaeda vera</i>	II		V	V	V	V			
<i>Inula crithmoides</i>	IV	III	II	I	I	I			
<i>Arthrocnemum perenne</i>			II	III	II		V	II	
<i>Bostrychia scorpioides</i>		III	III	II	II		II	V	
<i>Halimione portulacoides</i>	V	IV	V	V	V	V	II	V	V

Légende: 1. Inulo-Arthrocnemetum glauci; 2. Cistancho-Suaedetum verae; 3. Cistancho-Arthrocnemetum fruticosi; 4. Arthrocnemo-Halimionetum; 5. Puccinellio-Arthrocnemetum fruticosi; 6. Agropyro-Suaedetum verae; 7. Puccinellio-Arthrocnemetum perennis; 8. Bostrychio-Halimionetum; 9. Halimionetum portulacoidis.

J. M. & J. GÉHU, 1977); quand on remonte vers l'Europe du nord en suivant le littoral atlantique, on remarque que, petit à petit, la classe perd ses espèces en s'appauvrissant; cela est surtout notable à partir de la Gironde, en France, plus encore à partir du Finistère, région dans laquelle ne restent que *Halimione portulacoides*, *Bostrychia scorpioides* et *Arthrocnemum perenne* pour définir les associations territoriales (col. 7-8); au-delà de la Normandie, ces deux dernières espèces relativement thermophiles disparaissent à leur tour; il ne reste que la caractéristique de classe, *Halimione portulacoides* pour représenter les *Arthrocnemetea* dans l'Europe du nord (*Halimionetum portulacoidis*, col. 9; J. M., GÉHU, 1975); c'est la dernière association en irradiation septentrionale de cette classe; au-delà, surtout pour des raisons climatiques, l'Obione disparaît à son tour et la classe s'éteint.

5. Classe des *Saginetea maritimae* (Tab. 5)

Cette classe halo-thérophytique, optimale dans les régions méditerranéo-atlantiques, s'appauvrit vers le nord de la France par le *Sagino-Catapodietum marini*, le *Catapodio-Parapholisetum incurvae* et le *Trifolio scabri-Catapodietum* (col. 4-6; J. M., GÉHU & B. de FOUCAULT, 1978); elle s'éteint sur les côtes de

Tableau 5
Classe des *Saginetea maritima*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7
Romulea bulbocodium	V						
Hordeum marinum	II	V					
Parapholis strigosa	IV	V	V				
Parapholis incurva	III				V		
Bromus ferronii				III	III	V	
Catapodium marinum			I	V	V	V	
Cochlearia danica			I	IV	III	IV	III
Plantago coronopus fo.	V	r	III	V	V	V	III
Sagina maritima	III		V	V	III		IV

Légende: 1. Romuleo-Saginetum; 2. Parapholiso-Hordeetum marini; 3. Parapholiso-Saginetum; 4. Sagino-Catapodietum marini; 5. Catapodio-Parapholisetum incurvae; 6. Trifolio scabri-Catapodietum; 7. Cochleario-Saginetum.

la mer du Nord, en particulier les côtes suédoises par le *Cochleario-Saginetum* (GILLNER, 1960) qui ne comporte plus guère que des espèces caractéristiques de classe.

6. Classe des *Ammophiletea arenariae* (Tab. 6)

Si l'on laisse de côté les ammophilaies méditerranéennes (*Ammophilion arundinaceae*), l'*Ammophilion arenariae* a son centre de gravité sur les côtes sud-atlantiques; le *Sileno-Ammophiletum* (col. 1), du sud-ouest de la France, est l'une de ces associations les plus diversifiées; plus au nord, les ammophilaies perdent quelques espèces (col. 2-3); sur le littoral de la Manche, seules *Euphorbia paralias*, *Calystegia soldanella* et *Eryngium maritimum* participent à l'*Ammophiletum* (col. 4); celui-ci y a perdu toutes ses espèces les plus thermophiles; sur les côtes de la mer du Nord, même ces trois espèces disparaissent; il ne reste plus guère qu'*Ammophila*; vient cependant différencier cet *Ammophiletum* nordique, une espèce boréale *Elymus arenarius* (col. 6). Par cet *Elymo-Ammophiletum*, dernière association vers le nord de cette classe, les *Ammophiletea* méditerranéo-atlantiques rencontrent la classe des *Honckenyo-Elymetea*, d'optimum circumboréal; d'ailleurs, à son tour, de son centre de

gravité, cette classe s'appauvrit en s'éloignant des régions boréales; aux limites de son aire, elle n'est plus représentée que par ses caractéristiques *Elymus arenarius*, *Honckenya peploides*.

On pourrait présenter le même schéma pour l'alliance de l'*Agropyron junceiformis*, dont la succession des associations suit étroitement celle de l'*Ammophilon arenariae* le long du littoral atlantique.

Tableau 6
Classe des *Ammophiletea*

Numéro	1	2	3	4	5	6
<i>Silene thorei</i>	III					
<i>Linaria thymifolia</i>	II					
<i>Artemisia lloydii</i>	I	V				
<i>Galium arenarium</i>	III	III	IV			
<i>Matthiola sinuata</i>	+	II	III			
<i>Medicago marina</i>	+	I	IV			
<i>Diotis candidissima</i>	I		II			
<i>Euphorbia paralias</i>	V	V	IV	III	II	
<i>Calystegia soldanella</i>	V	V	V	IV	IV	
<i>Eryngium maritimum</i>	V	IV	V	III	IV	
<i>Elymus arenarius</i>					V	V
<i>Agropyrum junceum</i>	III	II	III	II	III	III
<i>Ammophila arenaria</i>	V	V	V	V	V	V

Légende: 1. *Silene thorei*-*Ammophiletum*; 2. *Galio*-*Ammophiletum*, *race* à *Artemisia lloydii*; 3. *Galio*-*Ammophiletum*; 4. *Euphorbio*-*Ammophiletum*; 5. *Elymo*-*Ammophiletum*, *race* à *Euphorbia paralias*; 6. *Elymo*-*Ammophiletum*.

7. Classe des *Stellarietea mediae*

Classe thérophytique des sites rudéralisés, cultures sarclées, moissons, les *Stellarietea mediae* trouvent leur centre de dispersion, dans le domaine méditerranéen. Sans étudier très précisément les appauvrissements de cette classe dans son ensemble, nous prendrons quelques exemples d'ordres et d'alliances.

L'alliance du *Geranio-Anthriscion caucalidis* (Tab. 7) optimale en Péninsule ibérique (col. 1-4; RIVAS-MARTÍNEZ, 1978 a) s'appauvrit jusqu'aux côtes bretonnes et du nord de la France (col. 5-6; J. IZCO & al., 1978).

Les *Secalietalia* (assez souvent séparés en une classe particulière, les *Secalietea*), d'optimum méditerranéen envoient des irradiations dans l'Europe du nord sous forme de groupements très appauvris (alliance du *Caucalium lappulae*).

Les *Brometalia rubenti-tectori*, végétation subnitrophile des terre-pleins, chemins, cultures abandonnées, trouvent aussi leur optimum dans les régions méditerranéennes et s'appauvrissent en Europe du nord par l'alliance du *Sisymbrium officinalis* et l'association du *Bromo-Hordeetum murini*; dans le bassin méditerranéen où il a surtout été étudié (et encore, ces études n'en sont-elles qu'à leur début), cet ordre comprend 4 alliances et 18 associations (RIVAS-MARTÍNEZ & IZCO, 1977; IZCO, 1978); c'est assez dire le degré de différenciation qu'il atteint en son centre de gravité.

Tableau 7
Alliance du *Geranio-Anthriscion*

Numéro	1	2	3	4	5	6
<i>Galium aparinella</i>	V	V	III	III		
<i>Myosotis gracillima</i>	III	IV	IV	I		
<i>Centranthus calcitrapa</i>	II	II	III	IV		
<i>Anthriscus caucalis</i>	V	II	III	II	V	V
<i>Geranium molle</i>	III	II	I	V	II	V
<i>Cardamine hirsuta</i>	III	V	III	I	I	III
<i>Urtica urens</i>	II	III		II		I
<i>Stellaria media s. l.</i>	V	IV	V	V	IV	V

Légende: 1. Galio-Anthriscetum caucalidis; 2. Geranio-Scandicetum microcarpae; 3. Anogrammo-Parietarietum lusitanicae; 4. Torilidi-Parietarietum mauritanicae; 5. Claytonio-Anthriscetum; 6. Fumario-Anthriscetum.

8. Classe des *Artemisietea vulgaris*

A l'opposé, la classe des végétations rudérales vivaces, les *Artemisietea*, trouve son optimum dans le domaine médio-européen; cela est particulièrement sensible pour les ourlets nitrophiles vivaces rangés dans l'*Aegopodion podagrariae*, alliance encore mal connue, mais notablement bien développée à l'étage

montagnard du *Fagion*; vers les plaines de l'Europe occidentale, l'alliance s'appauvrit en perdant beaucoup de ses espèces caractéristiques et ne se trouve plus guère réalisée que par l'*Urtico-Aegopodietum* qui est d'ailleurs souvent un néo-syntaxon. Dans cette région, en outre, cette classe rencontre les *Onopordetea acantho-nervosi* méditerranéens, sous des formes elles-mêmes appauvries, difficiles à distinguer de la végétation des *Artemisietea*.

9. Classe des *Helianthemetea annuae*

Cette classe thérophytique, une fois de plus, est optimale dans le domaine méditerranéen. La récente révision de la classe à l'échelle de l'Europe occidentale (RIVAS-MARTÍNEZ, 1978 b) permet de mieux interpréter certaines unités auparavant rangées dans la classe des *Sedo-Scleranthetea*. L'alliance du *Thero-Airion* correspond en effet à un appauvrissement des *Helianthemetea* vers l'Europe du nord. Il suffit d'ailleurs de considérer la liste des caractéristiques des diverses unités supérieures citées par Rivas-Martínez pour constater combien la classe s'appauvrit vers la France du nord puis l'Europe septentrionale; sur les 13 alliances citées, seul le *Thero-Airion* atteint cette dernière région sous 3 associations seulement (*Filagini-Vulpietum*, *Narduretum lachenali* et *Airetum praecocis*, cette dernière extrêmement appauvrie). Dans le domaine médio-européen, les thérophytes entrent en association avec des hémicryptophytes: les *Helianthemetea* rencontrent les *Koelerio-Corynephoretea*, classe essentiellement steppique qui s'appauvrit elle-même vers l'Europe occidentale.

10. Alliance du *Filipendulion ulmariae* (Tab. 8, extrait d'une synthèse en cours)

Les mégaphorbiaies planitiales et montagnardes sont classiquement rangées dans l'alliance du *Filipendulion ulmariae*; cette alliance essentiellement eurosibérienne trouve son centre de dispersion en Europe centrale (Hongrie, Tchécoslovaquie) ou peut même encore plus à l'est (Sibérie; communication orale de M. Guinochet). Beaucoup d'espèces caractéristiques de cette unité fréquentes dans les groupements boréo-continentaux (col. 1-17) disparaissent quand on aborde le domaine subatlantique; dans ces régions-ci, on peut encore trouver *Cirsium oleraceum*, *Thalictrum flavum*, *Epilobium hirsutum* (col. 20-25). Du massif Armoricaïn, nous avons décrit une mégaphorbiaie originale moins par ses espèces que parce qu'elle représente un extrême affaiblissement de l'alliance (*Junco acutiflori-Filipenduletum*, col. 26). En Espagne, à notre connaissance, une seule mégaphorbiaie a été décrite, le *Geranio acutilobi-Filipenduletum*; la colonne 27 montre la disparition de très nombreuses espèces eurosibériennes qui pénètrent très peu ou pas en Espagne; nous sommes ici à la limite extrême de l'alliance.

Tableau 8
Alliance du *Filipendulion ulmariae*

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	I	II	III		V	IV	+													III							
<i>Trollius europaeus</i>	I	I		II		r	III		I				r										r				
<i>Geranium sylvaticum</i>	I	II	II	I	II	r		V								r											
<i>Cirsium rivulare</i>				V		II	IV			V	V	V					I	r									
<i>Geum rivale</i>	II	II	II	IV	III	I	V	V	I	III	+		I	II	II	I	II								r	r	I
<i>Polygonum bistorta</i>	V	V	II	V	IV	III	IV		IV	III	+	II	+	IV		II	II			I			r		+	I	
<i>Crepis paludosa</i>	II	III	I	III	III	III	I	V	I	III	III	IV	r	I	III	II	II				+						
<i>Sanguisorba officinalis</i>	IV	III	I	III	+	III	III		V	V	II	V	I		I	II	I		V	III							
<i>Cirsium oleraceum</i>	I	I		III	III	IV	V	III	II	I	r	I	IV		III	+	IV			+	IV		III	II		I	
<i>Thalictrum flavum</i>									I				r							III	V	I	III	II			
<i>Epilobium hirsutum</i>													I			r	r			III	V	+	II	III	IV		
<i>Scirpus sylvaticus</i>	II	I	II		II	IV	II		III	III	III	V	II	V	IV	V	II	III		II	III		r	III	IV	V	
<i>Caltha palustris</i>	IV	I	V	V	V	IV	IV	III	III	IV	IV	II	II	V	V	V	II	IV	r	IV	I	I	II	III	IV		
<i>Myosotis scorpioides</i>	V	IV	III		III	III	V		IV	III	V	V	I	II	IV	III	III	V	+	II	II	r	I	I	II	II	
<i>Cirsium palustre</i>	V	III	I		r	II			I	+	I		I	I	IV	IV	II	V	+		II			I	IV	III	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	IV	IV	III	V	III	III	III	II	IV	IV	III	III	II	I	II	III	II	IV	II		II			I	r		
<i>Symphytum officinale</i>					r	+			I	+	r	I	II			+	I	III		III	+	III	III	IV	IV	I	
<i>Angelica sylvestris</i>	III	II	IV	V	IV	III	III	I	II	V	+	IV	III			II	III	V	+	IV	II	r	III	I	IV	V	
<i>Stachys palustris</i>		I											+			r	r		II	III	II	IV	+		I	r	
<i>Valeriana repens</i>				I	III			IV			r	II				r	r		III	II	III	II	III	I	II	I	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	I			+	II	r	V		III	r	r	II		III	II	r	I	IV	II	II	II	II	II	II	I	I	
<i>Lythrum salicaria</i>	I			I	I	+			I	II	II	IV	III		III	II	I		V		IV	V	II	III	I	1	
<i>Filipendula ulmaria</i>	II	II	V	V	V	V	IV	V	IV	IV	III	V	V	III	V	III	IV	II	IV	V	V	IV	V	II	V	V	3

Légende: 1. Polygono-Cirsietum palustris; 2. Polygono-Cirsietum heterophylli; 3. Cirsio heterophylli-Filipenduletum; 4. Polemonio-Filipenduletum; 5. Chaerophyllo-Ranunculetum aconitifolii; 6. Chaerophyllo-Filipenduletum; 7. Trollio-Cirsietum salisburgensis; 8. Ranunculo-Geranietum sylvatici; 9. Scirpo-Cirsietum cani; 10. Cirsietum salisburgensis; 11. Cirsietum rivularis; 12. Filipendulo-Geranietum palustris (*race de Tchecoslovaquie*); 13. Filipendulo-Geranietum palustris; 14. Cardamino-Scirpetum sylvatici; 15. Junco inflexi-Filipenduletum; 16. Scirpetum sylvatici; 17. Polygono-Cirsietum oleracei; 18. Angelico-Cirsietum palustris; 19. Veronico-Euphorbietum palustris; 20. Thalicthro-Filipenduletum; 21. Veronico-Filipenduletum; 22. Filipendulo-Senecietum paludosae; 23. Cirsio oleracei-Filipenduletum; 24. Eupatorietum cannabini; 25. Filipendulo-Epilobietum hirsuti; 26. Junco acutiflori-Filipenduletum; 27. Geranio acutiflori-Filipenduletum.

Table
Ordre des Cu

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Serratula seoanei</i>		IV	I	II		V			II										
<i>Daboecia cantabrica</i>	3	V	V	IV	III				II		II								
<i>Lithospermum diffusum</i>	2	II	III		III	V		1	IV	IV	II								
<i>Avena sulcata</i>		II	r	II	I		3		I	II	+								
<i>Asphodelus albus</i>			r		II	II			I	II									
<i>Erica arborea</i>	1		I				3	2		II									
<i>Genista tridentata</i>	1		+		I			1	III	V	+								
<i>Erica vagans</i>			IV	V		V	1					I							
<i>Erica umbellata</i>	3		+		IV				III	V	III								
<i>Erica scoparia</i>												IV	III	III	I	V	V	V	
<i>Arrhenatherum thorei</i>	1	III	II		III	V			V	II	II			IV	IV	III	r		
<i>Arenaria montana</i>	2	I	+		IV		3	2	I	I	III		I	II					
<i>Helianthemum alyssoides</i>			+		III				IV					V	I				
<i>Ulex gallii</i>			I	V	II														
<i>Agrostis setacea</i>	1	IV	III	III	V	V			V	V	IV			II	II	I	r		
<i>Simaethis planifolia</i>		II	+	+	II	I			III	III	+			II	IV	IV	r	r	
<i>Cirsium filipendulum</i>		IV	I		II	IV													
<i>Cuscuta epithymum</i>		III	I	II	I				I	I	I			+		+	r	r	
<i>Ulex minor</i>			I		III	V			V	III	V	V			V	V	V	V	
<i>Erica ciliaris</i>	1	III	II			V			V		I	V				V	II		
<i>Ulex europaeus</i>	3	V	V		V	IV			V	V	IV	II	III	IV	IV	III		r	
<i>Polygala serpyllifolia</i>		IV	I	II	I	III						II			I		r	r	
<i>Carex binervis</i>		II	r			III										+			
<i>Erica cinerea</i>		IV	V	III	IV	V			V	IV	V	I	V	V	V	III	II	IV	
<i>Erica tetralix</i>	1	I	+	+		II				I		II			I	V	V	II	
<i>Genista anglica</i>																		+	II

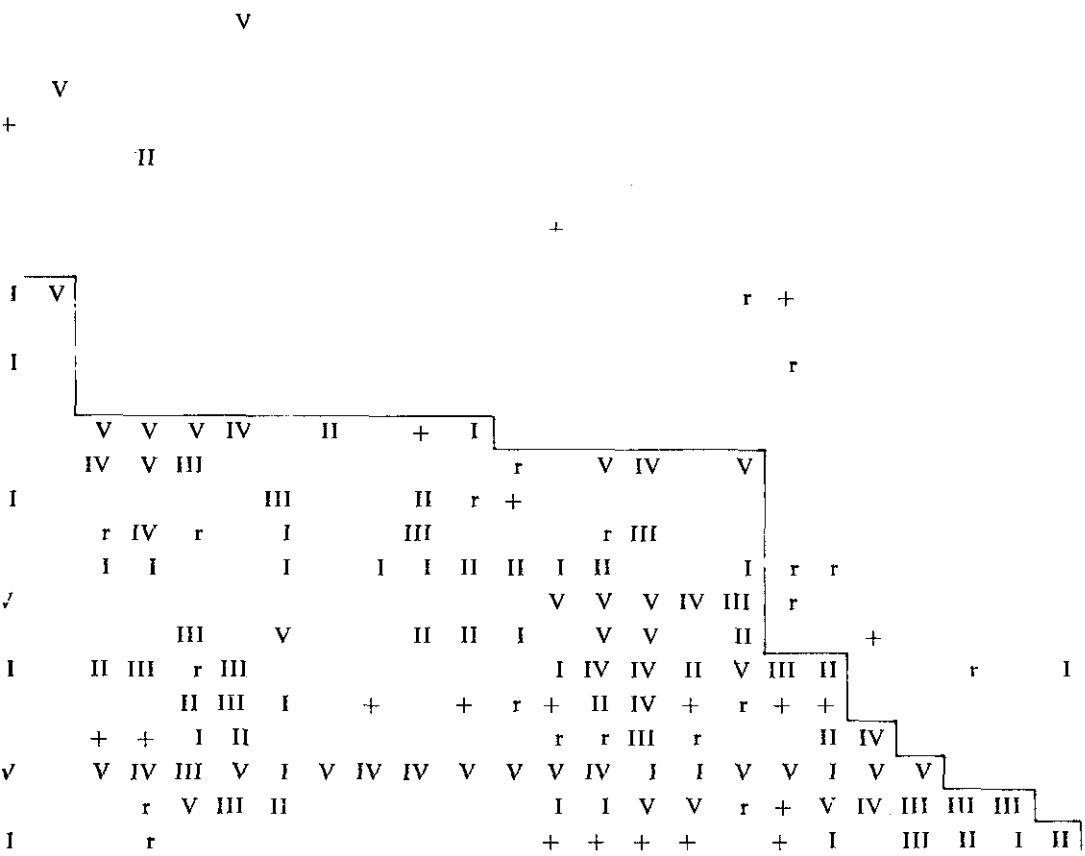
Légende:

1. Adenocarpo-Ulicetum europaei; 2. Gentiano aloyanae-Ericetum mackyanae; 3. Daboecio-Ulicetum europaei; 4. Pteridio-Ericetum vagantis; 5. Ulici-Halimietum occidentalis; 6. Lithospermo-Ericetum ciliaris; 7. Ass. à *Erica aragonensis*-Sarthamnus scoparius; 8. Cytiso-Sarthamnetum eriocarpi; 9. Cirsio grumosi-Ericetum ciliaris; 10. Pterosparto-Ericetum australis; 11. Erico umbellatae-Ulicetum minoris; 12. Scorzonero-Ericetum ciliaris; 13. Festuco juncifoliae-Ericetum cinereae; 14. Arrhenathero thorei-Helianthemum alyssoidis; 15. Potentillo montanae-Ericetum cinereae; 16. Arrhenathero thorei-Ericetum ciliaris; 17. Scopario-Ericetum tetralicis; 18. Ulici minoris-Scoparietum; 19. Helianthemo umbellatae-Ericetum cinereae; 20. Aveno sulcatae-Callunetum; 21. Ulici gallii-Ericetum cinereae;

9

uno-Ulicetalia

9 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42



22. *Ulici gallii-Ericetum ciliaris*; 23. *Ulici gallii-Ericetum tetralicis*; 24. *Lande à Daboecia cantabrica d'Irlande*; 25. *Ulici humilis-Ericetum ciliaris*; 26. *Scillo vernae-Callunetum*; 27. *Dactylo-Sarothamnetum maritimi*; 28. *Ulici maritimi-Ericetum vagantis*; 29. *Ulici maritimi-Ericetum cinereae*; 30. *Ulici humilis-Ericetum cinereae*; 31. *Ulici minoris-Ericetum cinereae*; 32. *Ulici minoris-Ericetum ciliaris*; 33. *Ulici minoris-Ericetum tetralicis de Bretagne*; 34. *Ulici minoris-Ericetum tetralicis hors Bretagne*; 35. *Ulici europaei-Ericetum cinereae*; 36. *Calluno-Ericetum cinereae*; 37. *Calluno-Ericetum tetralicis*; 38. *Calluno-Ericetum cinereae à Carex binervis*; 39. *Genisto anglicae-Callunetum à Erica cinerea*; 40. *Genisto anglicae-Callunetum sans Erica cinerea*; 41. *Carici arenariae-Empetretum*; 42. *Carici trinervis-Callunetum*.

Table
Ordre des Vacc.

Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Juniperus nana</i>	I	II	III	II				4			V	III		IV	V	I			
<i>Loiseleuria procumbens</i>			I	V		I	V	III	V			I	V	r	r	V			
<i>Homogyne alpina</i>									IV	III	V	IV	III	V	III	II			
<i>Cetraria islandica</i>				V	V	V	V	V	III			II	IV	II	II	V			
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	V	V	V	V	V	V	V						III	II	+	I			
<i>Avena versicolor</i>							III	V	II				III	+	II				
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	V		III	II				4		III					r	III	r		V
<i>Juncus trifidus</i>	I	II	II		IV	+	V	V	III		I					r	II		
<i>Cetraria nivalis</i>					V		IV							II		r	V		
<i>Huperzia selago</i>				V			I							II	II	r	I		
<i>Rhododendron ferrugineum</i>													V	II	V	II	II		
<i>Vaccinium myrtillus</i>			I	III		V	II	V	V	V	V	V	V	V	V	V	II		v
<i>Vaccinium uliginosum</i>	V	III	V	I	V	V	III					V	II	V	IV	IV	V		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>			II	V	IV	IV	III	IV	I				V	IV	IV	III	IV	v	
<i>Genista pilosa</i>																			
<i>Lycopodium clavatum</i>												I							II
<i>Genista tinctoria</i>												I						V	
<i>Genista sagittalis</i>																			V
<i>Antennaria dioica</i>				III								+		r	II	+	II	V	
<i>Arnica montana</i>								III						+	III	r	III		
<i>Hieracium pilosella</i>											II				r		III	V	
<i>Veronica officinalis</i>	II	II									I	+	+					+	II

Légende:

1. *Rubus saxatilis*-*Arctostaphyletum uva-ursi*; 2. *Thymus arcticus*-*Empetretum hermaphroditum*; 3. *Empetrum hermaphroditum*-*Callunetum*; 4. *Arctostaphylo-Callunetum d'Ecosse*; 5. *Loiseleuria*-*Diapensietum*; 6. *Phyllodoce*-*Vaccinietum*; 7. *Cetrario-Loiseleurietum à Carex bigelowii*; 8. *Daphno-Arctostaphyletum*; 9. *Juncus trifidus*-*Vaccinietum*; 10. *Rhododendro-Vaccinietum austro-carpaticum*; 11. *Cotoneastero-Arctostaphyletum*; 12. *Vaccinio-Hypericetum richeri*; 13. *Saxifrago-Rhodoretum*; 14. *Arctostaphylo-Loiseleurietum*; 15. *Rhododendro-Vaccinietum*; 16. *Junipero-Arctostaphyletum*; 17. *Cetrario-Loiseleurietum*; 18. *Arctostaphylo-Callunetum*; 19. *Nardo-Callunetum*; 20. *Cytiso-Callunetum*; 21. *Genisto pilosae-Callu-*

r 10

io-Genistetalia

21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43

									I																										
									r																										

netum du Massif Central; 22. Alchemillo saxatilis-Callunetum; 23. Calluno-Vaccinietum sans Erica tetralix; 24. Calluno-Vaccinietum à Erica tetralix; 25. Aveno sulcatae-Callunetum; 26. Pulsatillo albae-Vaccinietum; 27. Calluno-Vaccinietum à Carex binervis; 28. Vaccinio-Callunetum méditerranéen; 29. Lande à Calluna vulgaris et Empetrum nigrum de Suède; 30. Arnico-Callunetum; 31. Genisto-Pulsatilletum vernalis; 32. Anemono micranthae-Callunetum; 33. Genistello-Callunetum; 34. Vaccinio-Gentianetum luteae; 35. Luzulo desvauxi-Vaccinietum; 36. Anemono-Vaccinietum; 37. Sorbo-Vaccinietum; 38. Lande à Calluna vulgaris-Arnica montana de Roumanie; 39. Antennario-Callunetum; 40. Violo caninae-Callunetum; 41. Genisto-Callunetum croaticum; 42. Genisto pilosae-Callunetum; 43. Euphorbio cyparissias-Callunetum.

11. Groupements de landes chamaephytiques

Plusieurs classes se partagent la grande diversité des landes à chamaephytes: *Calluno-Ulicetea*, *Cisto-Lavanduletea*, *Vaccinio-Piceetea* (en partie), *Cytisetetea scopario-striati*.

La classe des *Calluno-Ulicetea* (tableau 9; extrait ainsi que le tableau 10 d'une synthèse phytosociologique encore inédite), trouve son centre de différenciation en Péninsule ibérique; dans cette régions, en effet, les landes atlantiques sont remarquablement bien développées; de nombreuses espèces de répartition essentiellement ibéro-atlantique y participent (col. 1-11). Quand on remonte plus au nord, dans le secteur franco-ligérien, plusieurs de ces espèces disparaissent (col. 12-20); dans le secteur armoricain, il reste encore beaucoup d'espèces atlantiques, mais ce sont aussi celles qui ont la plus grande extension (col. 21-35); en Bretagne, ces landes sont encore bien développées: lorsqu'on arrive en Normandie, plusieurs espèces disparaissent (*Agrostis setacea*, *Ulex gallii*, *Simaethis planifolia*); quand, de cette province, on arrive au nord de la France et à la Belgique, on note la disparition d'*Ulex minor* et d'*Erica ciliaris*; au-delà, disparaît alors *Erica cinerea* et il ne reste guère que *Genista anglica* et *Erica tetralix* pour différencier un groupe d'associations nord-atlantiques (*Genista anglicae-Callunetum*, *Carici trinervis-Callunetum*, *Carici-Empetretum*); ces associations réalisent véritablement la fin des vraies landes occidentales.

En Europe centrale, ces landes atlantiques sont remplacées par des landes correspondant plutôt à un appauvrissement chorologique des landes boréales proches des groupements des *Vaccinio-Piceetea*. Celles-ci, optimales dans le domaine boréal et l'étage subalpin des montagnes européennes (tableau 10, col. 1-17), s'affaiblissent à l'étage montagnard en des landes à *Vaccinium* div. sp. et *Genista pilosa* (col. 18-38); dans les plaines du domaine médio-européen, ces landes s'appauvrissent encore: les trois *Vaccinium* disparaissent à leur tour et il ne reste que *Genista pilosa* accompagné de quelques hémicryptophytes. En outre, à ce niveau, les landes continentales rejoignent les irradiations des landes occidentales; un des point de passage zonal entre ces deux types de landes est réalisé au niveau de la Hollande et de l'Allemagne du nord-ouest. Les types de landes de ces régions sont de ce fait difficiles à classer dans l'une ou l'autre catégorie.

Nous avons beaucoup moins d'éléments pour étudier de cette manière la classe des *Cisto-Lavanduletea*, optimale dans les régions méditerranéennes. La classe des *Cytisetetea scopario-striati*, regroupant des végétations de Genêts sur sols très pauvres, trouve son centre de dispersion en Péninsule ibérique; elle s'appauvrit vers la France et en Europe septentrionale, régions dans lesquelles elle n'est plus représentée que par des groupements à *Sarothamnus scoparius* de l'alliance du *Sarothamnion*, unité initialement mal définie et très contestée, qu'on pourrait mieux connaître à la lumière des connaissances acquises sur les groupements ibériques vicariants.

12. Groupements d'ourlets herbacés préforestiers

La classe des *Trifolio-Geranietea* a initialement surtout été étudiée en Allemagne (MÜLLER) et dans l'est de la France (RAMEAU, ROYER). De fait, l'ordre des *Origanetalia*, comprenant deux alliances *Geranion sanguinei* et *Trifolion*

Tableau 11
Alliance du *Geranion sanguinei*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Anthericum ramosum	V	IV	II	I	III	I	II	+	IV	V				
Polygonatum odoratum	III	II	IV	I	V		II	III	III	I				
Fragaria viridis	III		II		III	II	III	I	I	I				
Coronilla varia	II		II		II	III	II	r	I	III				
Trifolium rubens	III	II	I		I		II	r	I					
Campanula persicifolia	II		II	V		I	II	I						
Teucrium chamaedrys	IV	IV	III		III	I	III	r	V	IV	V			
Bupleurum falcatum	IV	V	III	V	III	III	III	I	V	III	III			
Vincetoxicum hirundinaria	IV	III	III	I	II	II	II	III	IV		I			
Stachys recta	IV	II	III		IV	III	II	I	II		I			
Viola hirta	IV	V	III	IV	III	III	III	I	IV	II	II			
Solidago virga-aurea	IV	V	I	V	II	I	III	I			III			
Geranium sanguineum	V	V	IV		V	III	V	III	IV	II	IV	III		
Rosa pimpinellifolia	II	IV	II		+	+	II	I	III	II		II		
Trifolium medium	I	I	r	V	I	II	I	+				V		
Astragalus glycyphyllus	II		I		+	II	II					II		
Lathyrus pratensis	r	I			r	I						II		
Calamintha clinopodium	III	III	I	V	II		II	I				II		
Thalictrum minus	I	I	I		III	+	+	r	I				2	1
Chrysanthemum corymbosum	III	IV	III	III	I	II	III	II	II			III	3	3
Verbascum lychnitis	II	I	II		I	II	I	II						2
Silene nutans	I	II	II	I	I		III	III				I		1
Agrimonia eupatoria	I		r	I	I	III	I	r				I		1
Origanum vulgare	IV	V	III	IV	III	IV	III	I	II		IV		3	4

1. Geranio-Pucedanetum cervariae; 2. Bupleuro-Laserpitietum latifolii; 3. Geranio-Dictametum; 4. Calamintho-Laseretum trilobi; 5. Geranio-Anemonetum sylvestris; 6. Campanulo-Vicietum tenuifoliae; 7. Geranio-Trifolietum alpestris; 8. Teucro-Polygonatetum odorati; 9. Geranio-Coronilletum coronatae; 10. Gentiano-Daphnetum cneori; 11. Geranio-Rubietum peregrinae; 12. Trifolio-Lathyretum nigri; 13. Lathyretum cirrhosi; 14. Origano-Anthemidetum triumfetti.

medii, trouve son centre de gravité en Europe centrale et plus précisément dans les domaines sarmatiques et steppiques. Encore peu étudié en France, en dehors de l'est, il est difficile d'apprécier son appauvrissement vers les régions occidentales; remarquons simplement l'affaiblissement du *Geranion sanguinei* vers le nord-ouest de la France, dans la vallée de la Seine (col. 11 du tableau 11) puis vers l'Espagne (col. 12 à 14). Notons aussi l'affaiblissement du *Trifolium medii* vers les côteaux calcaires picardo-normands par le *Centaureo-Origanetum vulgaris*, original moins par des espèces remarquables que par l'absence d'un certain nombre d'espèces à caractère plus ou moins thermo-continental (*Trifolium medium*, *Coronilla varia*, *Astragalus glycyphyllus*...).

Tableau 12

Alliance du *Teucrium scorodoniae*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Pulmonaria longifolia</i>						II	+	V								
<i>Arrhenatherum bulbosum</i>	I	II		I	r	III	II	III								
<i>Hypericum pulchrum</i>						I	V	II		III					I	
<i>Conopodium majus</i>				+		V	V	II	III							
<i>Stellaria holostea</i>	I			IV	II	V	V	II		III	2					
<i>Centaurea nigra</i>				+	r	III	II	III	II	II	3					
<i>Potentilla sterilis</i>						V	III	II		I		r				
<i>Linaria repens</i>	+	+	+	+	I				II	I						
<i>Digitalis purpurea</i>	I	IV	II	I	II	I	I		I	I						
<i>Lonicera periclymenum</i>	+	II	+	r	II	II	V	V		III		+	II	IV		
<i>Teucrium scorodonia</i>	V	V	V	V	V	IV	V	V	IV	V	3	V	III	IV		
<i>Sarothamnus scoparius</i>	III	III	II	+	+	+	II		IV	II		I	I			
<i>Viola riviniana</i>			I			IV	IV	III		II	1	II	r	III		
<i>Potentilla erecta</i>						r	IV	+		V	3	I	r			
<i>Holcus mollis</i>	I	II	II	IV		III	IV	III	III	V	3	III	I	III	III	V
<i>Deschampsia flexuosa</i>	+			r	I		IV	+	IV	IV	3	III	IV	III	V	I

Légende:

1. Teucrio-Silenetum nutantis; 2. Groupement à *Teucrium scorodonia*-*Rosa pimpinellifolia*;
3. Groupement à *Teucrium scorodonia*-*Silene maritima*;
4. Teucrio-Sedetum telephii;
5. Teucrio-Corydaletum claviculatae;
6. Potentillo-Conopodietum majoris;
7. Hyperico-Melampyretum pratensis (*race franco-atlantique*);
8. Peucedano-Pulmonarietum longifoliae;
9. Sileno-Senecietum adonidifolii;
10. Hyperico-Melampyretum pratensis (*race subatlantique*);
11. Groupement à *Vicia orobus*-*Poa chaixii*;
12. Groupement à *Holcus mollis*-*Teucrium scorodonia*;
13. Groupement à *Melampyrum pratense*-*Hieracium*;
14. Groupement à *Agrostis tenuis*-*Holcus mollis de Fontainebleau*;
15. Lathyro-Melampyretum pratensis;
16. Groupement à *Agrostis tenuis*-*Holcus mollis d'Allemagne*.

Très récemment, à la suite d'études des ourlets acidiphiles dans le nord-ouest de la France (DE FOUCAULT & FRILEUX, 1981), nous avons été amené à définir une alliance nouvelle pour les rassembler, le *Teucrion scorodoniae* (DE FOUCAULT, RAMEAU & ROYER, 1981). Cette alliance, au contraire se différencie au maximum dans le domaine atlantique: les colonnes 1 à 8 du tableau 12 concernent des groupements du nord-ouest et de l'ouest de la France; ils sont bien diversifiées mais sans doute moins que des ourlets du sud-ouest français ou du nord de l'Espagne, qui restent à étudier. De là, l'alliance s'appauvrit dans le domaine subatlantique (col. 9 à 14) puis aux limites du domaine méditerranéen (col. 15-16).

13. Groupements de manteaux ligneux préforestiers

On peut mettre en parallèle les variations chorologiques des manteaux de la classe des *Rhamno-Prunetea* avec celles des ourlets préforestiers. L'alliance du *Berberidion* rassemblant les manteaux calcicoles a son centre de gravité dans les montagnes soumises à des influences subméditerranéennes (Tab. 13: col. 1 à 6); dans les plaines continentales, l'alliance s'appauvrit légèrement (col. 7 à 10); nous avons montré (DE FOUCAULT & DELELIS, 1981) que ces manteaux subméditerranéens s'appauvrissent jusque dans la vallée de la Seine que beaucoup d'espèces n'atteignent pas (col. 11).

Les manteaux acidiphiles d'optimum atlantique sont classés dans l'alliance du *Lonicero-Rubion ulmifolii* (DE FOUCAULT, DELELIS & GÉHU, 1981); ils sont bien diversifiées dans le nord-ouest de l'Espagne et le sud-ouest de la France (Tab. 14: col. 1 à 4); ils le sont encore bien dans le domaine franco-atlantique (col. 5 à 11) puis s'appauvrissent vers le nord-ouest de la France et les régions nord-est et subatlantiques (col. 13 à 18).

B. SYNTHÈSE

Ces différents exemples, très variés (et l'on aurait pu en trouver aussi en Phytosociologie des Cryptogames, notamment lichéniques) suffisent pour montrer que, en s'éloignant de leur centre de différenciation optimale, de leur centre de gravité, de nombreux syntaxons de rang supérieur à l'association perdent peu à peu leurs espèces et aux limites de leur aire géographique, il ne reste plus guère qu'un petit nombre d'espèces très souvent des caractéristiques d'unités supérieures, pour définir les dernières associations; à vrai dire, assez souvent, on peut leur trouver une ou deux espèces différentielles, mais la combinaison floristique de ces groupements est plus originale par l'absence d'un certain nombre d'espèces que par la présence de telles espèces différentielles. La structure en escalier présentée par tous les tableaux précédemment analysés est la représentation concrète de ces modifications chorologiques. Si l'on va du centre de dispersion vers les limites de l'aire, l'escalier est descendant et

Tableau 13
Alliance du *Berberidion*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Coronilla emerus</i>	III			IV	II						
<i>Rhamnus alpina</i>	III		+	I		3					I
<i>Quercus petraea</i>	II		+	I	V		III	4		III	
<i>Ribes alpina</i>			+	I		I	III		I	I	
<i>Cotoneaster intergerrima</i>			IV	I			III		II		
<i>Buxus sempervirens</i>			I	IV	V		I		r	+	
<i>Quercus pubescens</i>		1	+	I	IV			1		I	
<i>Berberis vulgaris</i>	IV	4	I	III			IV		II	II	
<i>Sorbus aria</i>	IV	1	II	II	II	1	I	4	r	IV	
<i>Lonicera xylosteum</i>	V	1	I	II	II	1	r		III	V	
<i>Amelanchier ovalis</i>		4	V	II			II				V
<i>Juniperus communis</i>		4	I	II	IV		+	4	I	IV	V
<i>Prunus mahaleb</i>	II	4	III	V	V	4	V	2	I	V	V
<i>Laburnum anagyroides</i>				I	III						II
<i>Viburnum lantana</i>	V	1	I	IV	V	1	IV	4	IV	V	V
<i>Rhamnus cathartica</i>	III	1	I	II	III		III		III	III	III

Légende:

1. Convallario-Coryletum; 2. Pruno-Cotinetum *cogygiae*; 3. Cotoneastro-Amelanchieretum; 4. Coronillo-Prunetum *mahaleb*; 5. Rhamno-Prunetum *mahaleb*; 6. Sambuco-Coryletum; 7. Aceri-Viburnetum *lantanae*; 8. Sorbo-Rhamnetum *frangulae*; 9. Ligustro-Prunetum *spinosae*; 10. Rubo-Prunetum *mahaleb*; 11. *Groupement à Taxus baccata-Amelanchier ovalis*.

L'on peut interpréter cette structure comme un appauvrissement; les dernières associations apparaissent comme d'ultimes irradiations; ce peut être la vision de phytosociologues qui travaillent aux environs du centre de dispersion de l'unité. Au contraire, si l'on part des limites de l'aire et qu'on se dirige vers le centre, l'escalier est ascendant et l'on peut interpréter cette structure comme un enrichissement et les premières associations apparaissent comme des avant-postes; ce peut être la vision des phytosociologues qui travaillent aux limites de l'aire. Objectivement, les deux visions sont valables et aucune ne peut être préférée à l'autre.

Assez souvent, en outre, les grandes unités vicariantes entrent en contact entre elles à leurs limites; dans les régions de passage, elles se fondent les unes et les autres et les groupements correspondants peuvent être difficiles à classer dans l'une ou l'autre catégorie car la balance floristique peut être plus

Tableau 14
Alliance du *Lonicero-Rubion ulmifolii*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Smilax aspera</i>	II	V	II															
<i>Rubia peregrina</i>	III	V	V	V		II	+		V	V	III							
<i>Sarothamnus scoparius</i>	r		V	III	I	II	I	III	II	I								
<i>Ruscus aculeatus</i>	r	I			+	II			III	II								
<i>Ulex europaeus</i>	+		IV	IV	I	II	III	V	V	II	IV	II						
<i>Lonicera periclymenum</i>	II	+	V	I	IV	IV	V	III	III	IV	III	IV	III	IV	IV	III	II	I
<i>Rubus ulmifolius</i>	III	V	V	V	III	V	IV	V	II		V	III		V				III
<i>Tamus communis</i>	V	V			I	III	r	II			I			II	II			+
<i>Ilex aquifolium</i>	r				V	r	+				V	V	II	II				II
<i>Mespilus germanica</i>					I		+								I		+	+

Légende:

1. Rubo-Tametum communis; 2. Corno-Smilacetum asperae; 3. Suberi-Sarothamnetum scoparii; 4. Daphno gnidii-Ligustretum; 5. Ilici-Prunetum; 6. Lonicero-Rubetum ulmifolii; 7. Spocario-Franguletum alni; 8. Ulici-Prunetum spinosae; 9. Rubio-Ulicetum europaei; 10. Rubio-Salicetum arenariae; 11. Groupement à *Ulex europaeus*-*Taxus baccata*; 12. Frangulo-Ilicetum aquifolii; 13. Crataego-Primuletum; 14. Corylo-Crataegetum; 15. Ligustro-Betuletum pubescentis; 16 à 18. Races du Carpinio-Prunetum spinosae.

ou moins équilibrée. C'est le cas des *Ammophiletea* et des *Honckenyo-Elymetea* qui se rencontrent dans l'Europe du nord, des *Helianthemetea* et des *Koelerio-Corynephoretea*, dans le domaine subcontinental, des *Calluno-Ulicetea* et des *Vaccinio-Genistetalia* en Allemagne du nord-ouest ou en Hollande, par exemple.

A l'échelle de l'Europe, il s'avère que les principaux centres de diffusion (ou de rediffusion postglaciaire) des grandes unités phytosociologiques soient surtout les domaines méditerranéens et atlantiques (*Calluno-Ulicetea*, *Isoeto-Nanojuncetea*, *Arthrocnemetea*, *Saginetea maritima*, *Crithmo-Staticetea*, *Ammophiletea*, *Stellarietea mediae*, *Helianthemetea annuae*...), les domaines médio-européen et sibérien (*Artemisietea*, *Koelerio-Corynephoretea*, *Filipendulion*, *Geranion sanguinei*, *Trifolion medii*...) et le domaine boréal ou les étages montagnard, subalpin et alpin (*Asplenietea*, *Montio-Cardaminetea*, *Honckenyo-Elymetea*, *Vaccinio-Piceetea*). Il s'avère qu'une région comme le nord-ouest français se trouve dans une situation phytosociologique et synchronologique très particulière: elle ne reçoit pratiquement que des échelons d'appauvrissement (à divers degrés, il est vrai) de la grande majorité des unités de végétation précédemment citées: appauvrissement vers le nord de groupements méditerranéo-atlantiques, vers le sud ou les plaines de groupements boréaux ou montagnards, vers l'ouest de groupements continentaux. De fait, la végétation

de cette région est, dans son ensemble, originale beaucoup moins par l'existence d'associations sociologiquement très remarquables que par les échelons d'appauvrissement d'unités supérieures. Doit-on pour autant refuser d'y faire de la Phytosociologie? Ces réflexions amènent en effet à développer un certain nombre de conséquences sur les fondements de cette science.

C. CONSEQUENCES SUR LES FONDEMENTS DE LA PHYTOSOCIOLOGIE

1. Sur la notion de combinaison spécifique originale

Après tout ce que l'on a dit précédemment, on conçoit qu'aux limites géographiques, les groupements soient définis plutôt par une absence d'espèces significatives; cela peut être en contradiction avec l'approche phytosociologique originelle des associations végétales définies par des espèces caractéristiques ou même différentielles vis à vis d'autres associations. Là où est née la Phytosociologie, dans les régions méditerranéennes, cette définition était soutenable; plus généralement, il en est ainsi pour une unité donnée en son centre de différenciation maximale; mais alors, pour les autres unités et pour les autres régions? Une méthode scientifique qui ne serait valable que pour une région donnée, est-elle vraiment utile? Au contraire, une méthode qui serait opérationnelle dans n'importe quelles conditions ne l'est-elle pas plus. Pour rendre la méthode vraiment généralisable, il faut admettre la tendance actuelle de la Phytosociologie qui est de définir des groupements sur la combinaison floristique originale; c'est donc ce principe qu'il faut développer sous peine de ne pouvoir faire de science utile dans beaucoup de régions (et même, à la limite dans toutes, puisqu'aucune ne peut être centre de gravité de toutes les unités phytosociologiques à la fois). Que l'on nous comprenne bien, il ne s'agit pas ici d'une attaque destructive de la phytosociologie sigmatiste dont nous sommes parmi les plus chauds partisans; il s'agit bien au contraire, à la lumière des phénomènes naturels, d'adapter les principes fondamentaux de cette science pour la rendre encore plus générale, et encore plus opérationnelle.

2. Sur l'interprétation phytosociologique

Comment, en effet, interpréter un groupement appauvri aux limites géographiques des unités supérieures? Il faut évidemment le décrire comme race géographique ou éventuellement comme véritable association végétale territoriale, à *combinaison floristique originale, témoignant de l'extension réelle de ces grandes unités*, sous peine de perdre une grande information pour la description de la végétation au niveau d'une très grande région, telle qu'un con-

tiennent par exemple, ou simplement pour la description des paysages correspondants. Le rang hiérarchique à attribuer à ces groupements relève évidemment de l'interprétation ou de la vision du phytosociologue, celle-ci pouvant varier, d'ailleurs selon qu'il se trouve au centre ou aux limites de l'aire, comme on l'a précisé déjà plus haut. Il résulte aussi de tout cela, qu'il y a de grandes difficultés à comprendre ou à classer des unités appauvries ou fondues dans d'autres unités, aux limites de leur aire optimale. Ce n'est qu'en approfondissant leur connaissance au centre de différenciation qu'on pourra valablement les comprendre et les interpréter au delà. Beaucoup de synthèses phytosociologiques ne devraient être réalisées que par des phytosociologues travaillant ou ayant travaillé de façon approfondie au centre de l'aire des unités qu'ils étudient.

3. Groupements appauvris et groupements basaux

Dans le but de classer quelques communautés végétales anthropiques, Kopecky et Hejny ont introduit en 1974, le concept de «groupement basal» («basal community», «basalgesellschaft»). Avant d'explicitier cette notion, ils introduisent aussi le concept de «communauté cénologiquement saturée», phytocénose combinant des espèces d'amplitude large (caractéristiques ou différentielles d'unités supérieures et compagnes) et une ou plusieurs espèces d'amplitude plus étroite liées à cette phytocénose dans un territoire donné. Un groupement basal est alors défini comme communauté d'espaces à amplitude large uniquement; il peut provenir d'une communauté cénologiquement saturée dans laquelle un facteur externe élimine les espèces d'amplitude étroite; ou bien, il peut s'intégrer au sein de séries dynamiques dans des sites influencés par l'homme et dans lesquels les espèces écologiquement très plastiques peuvent prendre rapidement une grande extension. Cette tentative de classification a été présentée pour résoudre des problèmes d'interprétation posés par les groupements soumis à des influences anthropiques et décrits sous les qualificatifs de «atypiques», «transitoires», «fragmentaires».

Quels sont alors les rapports entre ces groupements basaux, fragmentaires et les groupements appauvris que nous analysons ici? Ils ont en commun le fait que leur combinaison floristique se réduit aux espèces à amplitude large (mais amplitude écologique dans le premier cas, chorologique dans le second), c'est-à-dire des espèces d'unités supérieures et des espèces compagnes. Cependant, les premiers prennent naissance sous l'influence de facteurs généraux d'ordre biotique; si ces facteurs ne se manifestaient pas, la communauté serait cénologiquement saturée. Le seconds, en limite d'aire des unités supérieures ne peuvent pas s'exprimer mieux: pour des raisons d'ordre mésologique essentiellement, aucune autre espèce ne peut y venir; les groupements appauvris sont cénologiquement saturés.

On conçoit que, dans ces conditions, à une même liste floristique relevée sur le terrain, il puisse correspondre deux interprétations différentes selon les régions où elle a été effectuée: considérons par exemple le relevé suivant:

<i>Halimione portulacoides</i>	44
<i>Puccinellia maritima</i>	+2

S'il provient des côtes occidentales de la Péninsule Ibérique, il est fort probable qu'il correspond à un groupement basal; s'il provient des côtes du nord de la France, ce relevé correspond à une association, l'*Halimionetum portulacoidis*, la dernière en limite septentrionale de la classe des *Arthrocnemetea*, une association appauvrie donc.

Les groupements basaux ne sont pas reconnus comme pouvant avoir le statut d'association végétale; Kopecky et Hejny ont d'ailleurs proposé une nomenclature pour de tels syntaxons:

les deux lettres B C (pour Basal Community)

le nom de une-deux espèces significatives

l'unité hiérarchique de rang minimal à laquelle on peut le rattacher

Ex.: B C *Urtica dioica* (*Aegopodion podagrariae*).

Par contre, comme nous l'avons dit, les groupements appauvris doivent être traités comme des races géographiques ou des associations territoriales et, dans le dernier cas, suivre la nomenclature phytosociologique en usage. Pourtant, à ce sujet, il peut se poser quelques problèmes que nous allons maintenant évoquer.

4. Sur la nomenclature phytosociologique

Plusieurs conséquences des idées émises ici concernent en effet la nomenclature phytosociologique, notamment la formation des noms des syntaxons. A la lumière de tout ceci, nous pensons qu'il faut utiliser au maximum la double terminologie, c'est-à-dire bâtir le nom du syntaxon sur deux espèces jugées comme significatives, au moins l'une d'entre elles devant être, si possible, une espèce à aire réduite, endémique ou encore à signification territoriale; il faut éviter, toujours lorsque cela est possible, notamment au centre de l'aire de l'unité supérieure, de combiner deux noms d'espèces la caractérisant. Si l'on suit ces recommandations, on pourra alors toujours nommer des groupements floristiquement très appauvris en utilisant les espèces d'unités supérieures lorsque ce sont les seules qui persistent. A titre d'exemples, comment aurait-on pu nommer le *Bostrychio-Halimionetum*, des côtes du nord-ouest de la France, si ce nom avait déjà été utilisé et surtout validé pour des groupements ibériques vicariants floristiquement plus diversifiés (à la place

de l'*Inulo-Arthrocnemetum glauci* par exemple)?; comment aurait-on pu dénommer l'*Asplenietum trichomani-rutae-murariae* si ce nom avait été utilisé pour le *Potentillo-Saxifragetum cebennense* (tableau 1, col. 13)?

Le choix du nom d'un syntaxon devrait toujours être soigneusement effectué; il exige parfois une certaine vision synthétique, au moins partielle sur les groupements vicariants et les modifications chorologiques. Le caractère éminemment synthétique de la Phytosociologie intervient donc même dans la création des noms de syntaxons.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbayes, H. (des) -1946- L'association à *Bulliardia vaillantii* DC. et *Ranunculus nodiflorus* L. (*Bulliardio-Ranunculetum nodiflori* Des Abb.) dans le massif armoricain - Bull. Soc. Sci. Bretagne, 21 (1-4): 52-60. Laval.
- Diemont, W. H.; Sissingh, G. et Westhoff, V. -1940- Het Dwerg biezten-Verbond (*Nanocyperion flavescens*) in Nederland -Ned. Kruidk. Arch., 50: 215-284.
- Foucault, B. (de) & Delelis, A. -1981- Sur le statut syntaxonomique des manteaux calcicoles du nord-ouest et du nord de la France - Coll. Phytosoc. VIII, Les lisières, Lille, 1979.
- Foucault, B. (de), Delelis, A. & Géhu, J.-M. -1981- Schéma synsystématique de la classe des *Rhamno-Prunetea* en Europe occidentale - Coll. Phytosoc. VIII, Les lisières, Lille, 1979.
- Foucault, B. (de) & Frileux, P.-N. -1981- Premières données phytosociologiques sur la végétation des ourlets préforestiers du nord-ouest et du nord de la France - Coll. Phytosoc. VIII, Les lisières, Lille, 1979.
- Foucault, B. (de), Rameau, J.-C. & Royer, J.-M. -1981- Essai de synthèse syntaxonomique sur les groupements des *Trifolio-Geranietea sanguinei* Müller 1961 en Europe centrale et occidentale - Coll. Phytosoc. VIII, Les lisières, Lille, 1979.
- Géhu, J.-M. -1975- Sur la signification écologique et dynamique et la vicariance géographique des groupements à *Halimione portulacoides* des côtes atlantiques européennes - Ber. Int. Symp., Sukzessionsforschung, Rinteln 1973: 53-66, Vaduz.
- Géhu, J.-M. & J. -1977- Quelques données sur les *Arthrocnemetea fruticosi* ibériques sud-occidentaux - Acta Bot. Malac., 3: 145-157, Málaga.
- Géhu, J.-M. & Foucault, B. (de) -1978- Les pelouses thérophytiques halophiles des falaises de la Manche orientale (de la Seine-Maritime au Pas-de-Calais) - Coll. Phytosoc. VI, Les pelouses à thérophytes, Lille, 1977: 239-249, Vaduz.
- Gillner, V. -1960- Vegetations -und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der schwedischen Westküste - Acta Phyt. Suecica, 43: 1-198, Uppsala.
- Izco, J. -1978- Revision sintética de los pastizales del suborden *Bromenalia rubenti-tectori* - Coll. Phytosoc. VI, Les pelouses sèches, Lille, 1977: 37-52, Vaduz.
- Izco, J., Géhu, J.-M. & Delelis, A. -1978- Les ourlets nitrophiles annuels à *Anthriscus caucalis* du littoral nord-ouest de la France - Coll. Phytosoc. VI, Les pelouses sèches, Lille, 1977: 329-334, Vaduz.
- Kopecky, K. & Hejny, S. -1974- A new approach to the classification of anthropogenic plant communities - Vegetatio, 29 (1): 17-20. The Hague.
- Rivas-Goday, S. -1964- Vegetación y flórmula de la Cuenca extremeña del Guadiana - Madrid.
- Rivas-Goday, S. -1969-70- Revisión de las comunidades hispanas de la clase *Isoeto-Nanajuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 - Anal. J. Bot. Cav., 27: 225-276.

- Rivas-Martínez, S. -(1977) 1978a- Vegetatio hispaniae, notula V. - Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 34 (2): 553-570, Madrid.
- Rivas-Martínez, S. -1978b- Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de l'Europe occidentale - Coll. Phytosoc. VI, Les pelouses sèches, Lille, 1977: 55-69, Vaduz.
- Rivas-Martínez, S. & Izco, J. -1977- Sobre la vegetación terofítica subnitrófila mediterránea (*Brometalia rubenti-tectori*) - Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 34 (1):- 355-381. Madrid.