Acta Botanica Neerlandica 6 (1957) 642–680

LES PELOUSES SÈCHES DES DUNES DE LA CÔTE NÉERLANDAISE

J. H. A. BOERBOOM
(*Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie van de Landbouwhogeschool, Wageningen*)

(*reçu le 16 août, 1957*)

1. Introduction

Le long de la côte néerlandaise s'étend une zone de dunes, particulièrement séduisante, interrompue seulement à Petten sur une longueur de quelques kilomètres. Entre Scheveningen et Schoorl, soit sur une distance de 75 km, la largeur de la zone des dunes n'est nulle part inférieure à 2 km, et elle atteint même 5 km à Haarlem. Ce cordon dunal se prolonge, d'une part en direction NE dans les îles néerlandaises et allemandes de Wadden, et finalement le long de la côte occidentale du Danemark, d'autre part en direction SW dans les îles des estuaires du Rhin, de la Meuse et de l'Escaut, et ensuite, quoique la largeur du cordon soit ici généralement plus étroite, le long des côtes de la Belgique et du Nord de la France. Ici le paysage des dunes cède graduellement la place aux falaises côtières, et en Normandie et en Bretagne on ne trouve plus que des petites zones de dunes isolées.

Les dunes des côtes néerlandaises ont été formées à-peu-près entre 300 et 1000 après J.C., en partie devant l'ancien paysage des dunes, en partie sur l'emplacement des anciennes dunes. (Jeswiet, 1913; Tesch, 1920–30).

Ces deux paysages de dunes sont, en principe, nettement distincts au point de vue topographique; d'autre part, aux points de vue de la géomorphologie et de la végétation, ils possédaient en général un caractère tout à fait particulier. Cependant au cours des siècles, l'ancien paysage des dunes a été mis en culture, souvent d'une manière intensive, de sorte qu'actuellement, il est à peine reconnaissable pour le non-initié, en de nombreux endroits, notamment là où le sable a été enlevé en faveur de la culture des tulipes. Aussi, lorsque nous parlerons des "dunes", viserons nous généralement le paysage récent.

On peut distinguer, au sein de l'ensemble du paysage des dunes, les dunes situées au N de Bergen (y comprises les dunes des îles de Wadden), de celles situées au S de Bergen, et pour lesquelles van Soest (1929, 1952) créa les termes de "District de Wadden" (Waddendistrict) et "District des Dunes" (Duindistrict). Le District de Wadden se distingue du District des Dunes, entre autres par la présence d'espèces à aire surtout boréo-atlantique. Ainsi *Calluna vulgaris* et *Empetrum nigrum* y jouent un rôle important dans la végétation. Par contre, dans le District des Dunes, on note un grand nombre d'espèces à distribution plus atlantique-méridionale, (sub)-

méditerranéenne ou médio-européenne (par ex. *Silene conica*, *S. nutans*, *Carlina vulgaris*, etc.).

A côté des groupements végétaux, typiques pour toute la zone maritime, et qui rélèvent des alliances de l'*Ammophilion* et du *Koelerion*, on peut exprimer phytosociologiquement la différence entre les deux districts de la manière suivante: dans le District de Wadden, ce sont des types de végétation relevant des *Corynephoretalia*, *Calluneto-Ulicetalia*, éventuellement des *Quercetalia roboris-sessiliflorae* qui dominent; par contre dans le District des Dunes, les *Brometalia* et *Prunetalia spinosae* jouent un rôle très important.

Les différences spectaculaires entre les Districts de Wadden et des Dunes, s'expliquent par la teneur en carbonates du sable des dunes. Dans le District de Wadden, cette teneur en carbonates, toujours inférieure à 1 %, est le plus souvent en dessous de 0,2 %; dans le District des Dunes, cette teneur varie entre 2,5 % et 4,5 %, mais peut éventuellement atteindre des valeurs bien plus élévées (VAN DER SLEEN, 1912; JESWIET, 1913; BIJHOUWER, 1926). Quoique la flore et la végétation de tout le paysage ancien soient très voisines de celles du paysage récent des dunes au N de Bergen, on applique cependant la distinction entre Districts de Wadden et des Dunes également à l'ancien paysage.

On peut constater avec satisfaction, que malgré la forte densité de la population de notre pays, le paysage des dunes néerlandaises a été jusqu'à présent et dans la plupart des cas, peu altéré par l'homme, au contraire de ce que l'on observe à la côte belge. Quoique la flore se soit appauvrie à plus d'un égard, depuis 100 ans, suite à un assèchement des dunes, une région très intéressante et très belle a été conservée dans son ensemble, non seulement quant au paysage, mais également quant à la flore et la végétation.

Il n'est donc pas étonnant, que beaucoup de botanistes hollandais aient choisi les dunes, comme objet de recherches (van Eeden, Vuyck, Jeswiet, etc.). BIJHOUWER (1926) le premier, fit des recherches orientées sur la végétation, tandis que de Leeuw se consacra à l'étude de la végétation des dunes vers 1930.

Ces travaux, ainsi que ceux de plusieurs autres botanistes (Braun-Blanquet, Weevers, Westhoff, Meltzer) trouvèrent leur aboutissement dans la discription de plusieurs groupements végétaux; citons parmi ceux-ci, les pelouses sèches suivantes, que nous étudierons de plus près:

1. *le Tortuleto-Phleetum arenarii* Br.-Bl. et de L. 1936,
2. l'association à *Festuca capillata* et *Galium maritimum* Br.-Bl. et de L. 1936 (désignée par la suite comme *F.-G.*),
3. l'association à *Anthyllis maritima* et *Silence otitis* de L. 1938 (désignée comme *A.-S.*),
4. l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum* Weevers 1940 (désignée comme ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*),
5. le *Violeto-Corynephoretum dunense* Westhoff 1943.

Après la deuxième guerre mondiale, plusieurs recherches phytosociologiques approfondies, furent de nouveau consacrées à plusieurs de nos régions. Entre autres, l'auteur eut l'occasion, au cours des

années 1952, 1954, 1955 et 1956, d'étudier d'une manière intensive, la région des dunes de la "Haagse Duinwaterleiding", c.à.d. la zone située entre Scheveningen et le Wassenaarse Slag, large de 2 à 3 km, et longue de 6 km. En même temps, diverses autres régions de la zone côtière néerlandaise, furent explorées.

Au fur et à mesure de la progression des recherches sur les groupements des dunes, et de l'accumulation des relevés provenant d'autres régions, la nécessité se fit jour, d'individualiser les différentes associations d'une manière plus précise; d'autre part il a été possible de reviser la classification, ou de la compléter. Les difficultés les plus importantes ont été rencontrées dans les types de végétation fermée; c'est à ceux-ci que sera consacré le principal de cette étude, tandis que nous ne parlerons qu'en passant du *Tortuleto-Phleetum* et du *Violeto-Corynephoretum*.

L'élaboration de cet aperçu des pelouses sèches est basée sur les relevés déjà publiés de Braun-Blanquet, de Leeuw et Weevers, sur nos propres relevés, et également sur l'importante documentation inédite de de Leeuw, Westhoff et Doing Kraft.

2. L'Anthyllideto-Silenetum de L. 1938

C'est en raison de la place centrale, occupée par l'A.-S., dans l'ensemble des formations herbeuses des dunes néerlandaises, que nous commençons notre examen par cette association.

Déjà en 1934, de Leeuw mentionna, dans la région des dunes hollandaises au S de Helder, un groupement végétal "riche en espèces du Bromion", sans pousser l'analyse plus loin. Ce groupement était conçu d'une manière très large: il comprenait l'*Anthyllideto-Silenetum*, décrit quelques années plus tard par de Leeuw, et l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum* des digues des îles sud-hollandaises et zéelandaises, décrite en 1940 par Weevers. Ce groupement du *Bromion*, fut incidemment appelé en 1936 "*Cerastieto-Avenetum*" (Braun-Blanquet, etc.). En 1938, de Leeuw créa le nom: association à *Anthyllis vulneraria maritima* et *Silene otitis* pour les groupements des pentes exposées au N et à l'E des dunes calcaires.

Simultanément à cette dernière publication, parut le fascicule du "Bromion erecti" du Prodrome des groupements végétaux (Braun-Blanquet et Moor, 1938) ou l'association est décrite en détail. Le Prodrome signale l'*A.-S.* dans les dunes calcaires de la côte néerlandaise, dont la distribution est donc cantonnée dans le District des Dunes. Le groupement trouve son développement optimum, selon le Prodrome, dans la région située entre Noordwijk et Scheveningen, particulièrement aux expositions N, NW en NE. Braun-Blanquet et Moor citent comme caractéristiques d'association (par ordre de présence décroissante): *Arabis hirsuta* (L) Scop., *Anthyllis vulneraria* L. ssp. *maritima* Schweigger, *Botrychium lunaria* (L) Sw. *Satureja acinos* (L.) Scheele, *Carlina vulgaris* L.; *Silene otitis* (L.) Wibel, *Thalictrum minus* L. var. *dunense* Prod., *Viola rupestris* F. W. Schmidt, *Gentiana cruciata* L., *Euphrasia parviflora* Schagerstr. ssp. *glabrescens* Wettst., *Orobanche picridis* F. W. Schultz, *O. purpurea* Jacq. et *Artemisia campestris*

L. ssp. *maritima* Lloyd. La plupart des espèces caractéristiques citées par le Prodome peuvent à notre avis être considérées comme telles, du moins localement; dans ce cas elles ne prêtent pas à discussion. Faisons cependant les remarques suivantes au sujet de quelques unes d'entre elles.

a. *Viola rupestris.* L'espèce semble être la plus répandue dans les dunes entre Scheveningen et Katwijk et atteint ici un optimum marqué dans les groupements de vallée, où *Festuca ovina* domine. Nous ne rapportons pas ces groupements à l'*A.-S.*; nous y reviendrons dans le chapitre suivant.

b. *Satureja acinos* est certes localement assez abondant dans l'*A.-S.*, mais est tout aussi fréquent dans les groupements de vallée cités dans le *a*) ci-dessus, cependant qu'il semble montrer une certaine préférence pour les groupements incomplètement fermés.

c. *Artemisia campestris* ssp. *maritima* est lié aux groupements ouverts des dunes, et est plutôt une caractéristique locale du *Tortuleto-Phleetum* que de l'*A.-S.*

d. *Silene otites* est au total une espèce assez rare dans le District des Dunes, qui localement est plus abondante. L'espèce est toujours notée dans des groupements plus ou moins ouverts, souvent rudélarisés (notamment *Tortuleto-Phleetum*). Nous ne l'avons jamais observée dans l'*A.-S.*, et Doing Kraft la trouva dans un seul *A.-S.*, un peu rudélarisé à Egmont. Ceci est très frappant: d'après le Prodrome, la présence de *Silene otites* est de 20–40 %, tandis qu'il apparait dans 70 % des relevés pris par de Leeuw dans l'*A.-S.* Par contre *Silene nutans* qui ne manque pratiquement dans aucun de nos relevés, a une présence de 40–60 % d'après le Prodrome, et de moins de 10 % chez de Leeuw. A notre avis, *Silene otites* ne peut être considéré comme caractéristique de l'*A.-S.* et il est donc recommandé de remplacer le nom de association à *Anthyllis maritima* et *Silene otites* (*Anthyllideto-Silenetum otites*) par: association à *Anthyllis maritima* et *Silene nutans* (*A.-S. nutantis*).

e. *Anthyllis vulneraria* et *Thalictrum minus* sont notés également dans l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum.* Au cas où les mêmes sous-espèces se rencontreraient dans cette association, ce qui est très probable, ces espèces ne pourraient passer pour des caractéristiques locales de l'*A.-S.*, à moins de restreindre la notion de "local" au District des Dunes du Continent.

Peuvent également être considérées comme caractéristiques locales de l'*A.-S.* (local est considéré comme englobant les Districts de Wadden et des Dunes): *Erigeron acer*, *Picris hieracioides*, *Rhinanthus glaber* cf, *Silene nutans*, et pour la région entre Scheveningen et Katwijk, *Taraxacum commixtum.*

Le Tableau 1 comprend quelques relevés provenant de differentes régions de dunes. Les relevés sont conformes à la méthode de Braun-Blanquet (1928, 1951). Le Tableau III donne, pour les espèces principales, la présence et la valeur attribuée généralement à l'estimation combinée (quantité) dans les divers groupements

TABLEAU I

Anthyllideto-Silenetum de L. 1938

Sous-association	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum
Variant à			Salix repens			
Numéro du relevé [1])	1	2	3	4	5	6
Auteur[2]), date, localité	DK 26.7.56 Egmond	Bb 26.7.56 Katwijk	DK 4.8.56 Noordwijkerh.	Bb 21.7.56 Wassenaar	DK 21.6.56 Bloemendaal	Bb 22.6.56 Katwijk
Surface en m²	100	30	200	60	20	15
Exposition	N	N	N	N	NW	—
Inclinaison en °	30	15	30	20	20	—
Strate arbustive						
Hauteur en m			0.5	0.5	4.0	
Recouvrement en %			80	40	20	
Betula pendula Roth.					r.1	
Crataegus monogyna Jacq.				r.2	+.1	
Hippophae rhamnoides L.			r.1			
Ligustrum vulgare L.			+.3	1.3	+.3	
Quercus robur L.					r.1	
Salix repens L.			4.4	3.4		
Strate herbacée et muscinale						
Recouvrement en %	100	100	100	100	100	100
Caractéristiques locales de la ass.						
Arabis hirsuta (L.) Scop.			+.1		+.2	+.2
Botrychium lunaria (L.) Sw.					1.2	r.1
Carlina vulgaris L.	r.1		+.1	+.1	+.1	
Erigeron acer L.	+.2	+.1	r.1	+.1	+.2	+.1
Gentiana cruciata L.				1.2		
Picris hieracioides L.	1.2	+.2	+.1	2.2	+.2	
Rhinanthus glaber Lam.		2.1		2.1		+.1
Silene nutans L.	2.2	2.2		1.2		1.2
Taraxacum commixtum H.				+.1		
Caractéristiques d'unités supérieures						
Achillea millefolium L.	+.1	+.3				
Agrimonia eupatoria L.					r.1	
Anthyllis vulneraria L. ssp. maritima Schweigg.	2.2	+.1	+.2	+.2		2.2
Avena pubescens Huds.	+.1	2.1	1.2	2.1	1.3	1.2
Camptothecium lutescens (Huds.) B.S.		1.2				
Cerastium arvense L.	1.2		1.2		+.2	
Daucus carota L.	+.1	2.1	+.1	2.1		+.1
Euphrasia parviflora Schagerstr. var. glabrescens Wettst.				1.1		
Festuca ovina f. frisia A. et G.				1.3	3.3	
Galium verum L. var. maritimum D.C.				2.2	2.2	2.2
Hypnum cupressiforme L. var. elatum B.S.	4.4	4.5	1.2	3.4	2.3	5.5

TABLEAU I *(suite)*

Sous-association	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum
Variant à			Salix repens			
Numéro du relevé [1])	1	2	3	4	5	6
Auteur[2]), date, localité	DK 26.7.56 Egmond	Bb 26.7.56 Katwijk	DK 4.8.56 Noordwijkerh.	Bb 21.7.56 Wassenaar	DK 21.6.56 Bloemendaal	Bb 22.6.56 Katwijk
Knautia arvensis (L.) Coulter	r.2					
Lotus corniculatus L. var. ciliatus Koch	1.2	2.2	+.2	2.2		+.3
Ononis repens L. var. mitis Spenn.	+.2	1.3		1.2		
Orobanche vulgaris Poir.						+.1
Pimpinella saxifraga L.	+.1					
Plantago lanceolata L. var. sphaerostachya W. et Gr.	1.2	2.1		2.2		2.2
Poa pratensis L. var. humilis (Ehrh.) Gris.	2.2	2.1	2.2	2.3	2.2	+.2
Polygala vulgaris L. var. oxyptera Koch	+.1		+.2		+.2	1.3
Ranunculus bulbosus L.						2.2
Rhinanthus minor L.	1.2					
Thalictrum minus L. var. dunense Prod.				r.2		
Thymus serpyllum L. ssp. chamaedrys (Fr.) Vollm.	2.2	2.2	+.2	2.3	1.2	1.3
Espèces différentielles polypodietosum						
Brachythecium rutabulum (L.) B.S.				+.2	1.2	
Didymodon rubellus (Hoffm.) B.S.		+.2				
Fissidens adiantoides (L.) Hedw.				1.2		
Fragaria vesca L.			+.2			
Lophocolea bidentata (L.) Dum.		+.2		+.2		
Mnium affine Bland.				1.3	+.2	
Pleurozium schreberi Mitten			1.3			
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce				+.2	r.1	
Polypodium vulgare L.	2.3	2.2	2.2	+.2		
Pyrola rotundifolia L.			2.1			
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	1.2		2.4			
Tortella flavovirens (Bruch) Broth.		+.2		+.3		
Tortula subulata (L.) Hedw.		+.2		+.2		
Espèces différentielles sanguisorbetosum						
Rosa pimpinellifolia L.		+.2			2.2	1.2
Sanguisorba minor Scop.					2.2	
Veronica chamaedrys L.					1.2	
Viola hirta L.					+.1	
Espèces différentielles cerastietosum						
Cerastium semidecandrum L.	+.1					1.2
Sedum acre L.	1.2	+.1		+.2		1.2
Silene conica L.						+.2

TABLEAU I *(suite)*

Sous-association	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum
Variant à			Salix repens			
Numéro du relevé [1])	1	2	3	4	5	6
Auteur[2]), date, localité	DK 26.7.56 Egmond	Bb 26.7.56 Katwijk	DK 4.8.56 Noordwijkerh.	Bb 21.7.56 Wassenaar	DK 21.6.56 Bloemendaal	Bb 22.6.56 Katwijk
Autres espèces						
Ammophila arenaria (L.) Link	1.2	r.2				
Asparagus prostratus Richter				r.2		r.2
Bromus mollis L.		r.1				r.1
Bryum capillare L.		+.2		+.2		
Calamagrostis epogeios (L.) Roth	1.1		1.1	+.2	1.1	
Carex arenaria L.	+.1		+.1			
Cladonia furcata (Hds.) Schrad.		+.3				2.3
C. pyxidata (L.) Fr. var. chlorophaea (Flk.) Zopf.	+.2		+.2	+.2	+.2	
C. rangiformis Hffm.	1.3	2.3		1.2		
C. sylvatica (L.) Hffm.			+.2			+.2
Cochlearia danica L.	r.1					1.2
Dicranum scoparium (L.) Hedw.		+.2	2.3	+.3	2.3	
Festuca rubra L. subvar. arenaria (Osb.) Hack.	2.2	2.3	2.2	+.2	+.2	1.2
Galium mollugo L.	+.2	2.3	1.2	1.2		1.2
Hieracium pilosella L.	+.3	+.2		1.1		3.3
H. umbellatum L.	1.2	+.2	+.2			1.2
Hypochoeris radicata L.		+.1				r.1
Koeleria albescens D.C.	1.2	2.2		+.2		2.2
Luzula campestris (L.) D.C. ssp. vulgaris (Buch.) A. et G.	+.1	+.1	+.2	+.1	1.2	+.2
Pseudoscleropodium purum (L.) Limpr.	2.3		2.3		1.3	
Rubus caesius L.	+.2	4.3	2.2	2.2		2.2
Satureja acinos (L.) Scheele	+.2			+.2		
Taraxacum spec.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	
Veronica officinalis L.				2.3	+.2	
Vicia lathyroides L.			+.2			+.2
Viola canina L.			+.1	+.2		

Relevé 1: Corynephorus canescens (L.) P.B. r. 2; Hippophae rhamnoides L. + .1; Peltigera canina (L.) Willd. + .2; Phleum arenarium L. + .1; Sagina nodosa (L.) Fenzl. r. 2; Silene otitis (L.) Wibel r. 1; Trifolium campestre Schreb. 1.2; Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray + .2.

Rel. 2: Holcus lanatus L. r. 2.

Rel. 3: Asparagus officinalis L. r. 1; Hypnum cupressiforme L. var. ericetorum Br. eur. cf. 1.3.

Rel. 4: Agropyron repens (L.) P.B. r. 2; Cirsium vulgare (Savi) Ten. + .3; Linum catharticum L. + .2; Viola rupestris F. W. Schmidt + .2.

Rel. 5: Euonymus europaeus L. r. 1; Moehringia trinervia (L.) Clairv. r. 2; Myosotis collina Hoffm. + .1; Ranunculus acer L. r. 2; Saxifraga tridactylites L. + .1; Senecio jacobaea L. r. 1; Veronica arvensis L. + .1; Vicia angustifolia L. + .1.

reconnus. Dans la suite, nous reviendrons sur la classification donnée ici. Les relevés 1 à 4 (Tableau I) et les colonnes 8 à 11 (Tableau III) représentaient selon le Prodrome le stade optimum de l'*A.-S.* des pentes N. Les relevés 5 et 6 (Tableau I) et les colonnes 12 et 13 (Tableau III) représentent la forme sous laquelle se présente l'association sur terrain généralement plat.

L'*A.-S.* des pentes N possède plusieurs espèces différentielles par rapport à l'*A.-S.* des vallées. Un nombre remarquable de ces espèces se rencontrent dans le *Polypodieto-Empetretum*, l'association des pentes N du District de Wadden, tels *Polypodium vulgare*, *Veronica officinalis* et les Bryophytes *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Lophocolea bidentata*. D'autres espèces encore, qui sont notées régulièrement dans le *Polypodieto-Empetretum*, présentent ici une distribution optimum: *Hieracium umbellatum*, *Ammophila arenaria*, *Viola canina*, *Dicranum scoparium* et *Pseudoscleropodium purum*. La majorité de ces espèces colonise surtout les sols pauvres en carbonates, souvent un peu acides.

Il est remarquable de constater, que l'apparition de ce groupe d'espèces, va de pair avec l'augmentation du nombre des caractéristiques de l'association. Ces caractéristiques locales, considérées en gros, sont notées précisément dans les pelouses sèches, sur sol plus ou moins riche en carbonates. Dans cet exemple, les facteurs microclimatiques jouent pour le premier groupe d'espèces, un rôle plus important que les facteurs édaphiques.

Un troisième groupe d'espèces différencie encore les expositions N: ce sont les mousses *Didymodon rubellus*, *Encalypta contorta*, *Fissidens adiantoides*, *Tortula subulata*, et dans une moindre mesure *Ditrichum flexicaule* et *Tortella flavovirens*. Ces mousses recouvrent les parois presque verticales des terriers de lapin, ou des petits affaisements à l'exposition N, mais se trouvent aussi plus ou moins régulièrement dans l'*A.-S.* voisin.

Enfin, au sein de l'*A.-S.*, *Polygonatum odoratum* et *Pyrola rotundifolia* sont manifestement liés aux pentes N, tandis que *Antennaria dioica*, *Fragaria vesca*, *Cerastium triviale*, *Eurynchium striatum* et *Brachythecium rutabulum* manifestent également une préférence pour cette station.

Les différences au sein de l'*A.-S.*, entre pentes N et terrain plat, apparaissent le plus clairement en comparant les colonnes 9 et 13 (Tableau III), basées sur des relevés provenant de la région située au N de Katwijk, où l'*A.-S.* est le mieux développé. Pour les pentes N,

Rel. 6: Bryum spec. + .2; Ceratodon purpureus (L.) Brid. + .2; Cornicularia aculeata (Schreb.) Th. Fr. + .2.

[1]) Les analyses pédologiques des numéros 2 et 4 ont donné les résultats suivants: Horizon Al (respectivement): limite inférieure 6 cm et 10 cm; pH H_2O 7, 4 et 7,3; pH KCl 7,1 et 7,1; $CaCO_3$ v-% 1,7 et 1,1; humus-% 3,4 et 3,2; N total-% 0,11 et 0,10; P total-% 0,04 et 0,04.

Horizon A_2 (resp.): limite inférieure 25 cm et 25 cm; pH H_2O 8,1 et 8,3; pH KCl 7,6 et 7,7; $CaCO_3$-% 2,9 et 2,9; humus-% 1,0 et 0,7; N total-% 0,03 et 0,02; P total-% 0,03 et 0,03.

[2]) DK = H. Doing Kraft, Bb = J. H. A. Boerboom.

plusieurs espèces sont des différentielles absolues. Des espèces, renseignées jusque dans la colonne 13, mais totalement absentes des pentes N, n'existent pas. Par contre, il est manifeste que quelques espèces sont nettement mieux représentées dans le groupement des terrains plats. En premier lieu il s'agit d'espèces de stations bien ensoleillées: *Achillea millefolium*, *Cerastium arvense*, *Galium verum* et *Hieracium pilosella*. Ensuite nous notons des espèces qui présentent en général une préférence pour les types de végétation ouverts: *Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium semidecandrum*, *Cochlearia danica*, *Koeleria albescens*, *Sedum acre* et *Silene conica*. Ainsi apparaissent des liens de ressemblance aussi bien avec le *Tortuleto-Phleetum* qu'avec le *Taraxaco-Galietum* (voir Ch. 3).

Les pentes des dunes à roses (*Rosa pimpinellifolia*) de Bloemendaal relèvent en partie de l'*A.-S.*, vu la présence de *Arabis hirsuta*, *Picris hieracioides*, *Silene nutans*, etc. Certaines espèces "significatives" semblent cependant manquer, comme *Anthyllis vulneraria*, *Daucus carota* et *Pimpinella saxifraga*. D'autre part, *Sanguisorba minor*, manquant ailleurs dans les dunes néerlandaises, est ici très abondant; *Viola hirta* et *Veronica chamaedrys* sont plus communs ici qu'autre part dans l'*A.-S.* La présence d'*Evonymus europaeus* dans la plupart des relevés pris dans cette région, s'explique par la constance de cet arbuste dans les dunes des environs de Haarlem. Au sein de l'association, les différences phytosociologiques entre versants exposés au N et terrains plats, sont moins marquées que dans les autres régions. Dans son ensemble cependant, la végétation s'écarte notablement de l'*A.-S.* de Katwijk.

On peut établir une subdivision de l'association en trois types, ayant rang de sous-association, et nommés de la manière suivante: sur les versants exposés au N (Tableau I, colonnes 1 à 4; Tableau III, colonnes 8 à 11) l'*A.-S. polypodietosum*, sur terrain généralement plat dans la région de Katwijk (Tableau I, colonne 6; Tableau III, colonne 13) l'*A.-S. cerastietosum semidecandrae* et sur même terrain près de Bloemendaal (Tableau I, colonne 5; Tableau III, colonne 12) l'*A.-S. sanguisorbetosum*.

On peut distinguer dans l'*A.-S. polypodietosum*, une variante où *Salix repens* domine (Tableau III, colonne 10 et 11). On y trouve très souvent *Pyrola rotundifolia*, qui dans la région des dunes, semble lié presque exclusivement à *Salix repens*. Dans cette variante à *Salix repens*, les caractéristiques de l'association et des unités supérieures, sont en général moins bien représentées que dans la variante sans *Salix repens*. Si ces espèces reculent encore plus, cette végétation ne relèvera plus de l'*A.*-S., mais bien de la sociation à *Salix repens*, éventuellement d'une association encore à décrire (affinités avec l'association à *Salix repens* et *Thalictrum minus* Tx. 1937 et le *Polypodieto-Salicetum arenariae*, cfr. TUEXEN, 1956).

L'apparition plus fréquente d'autres plantes ligneuses (*Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*, *Quercus robur*) signale une tendance à la succession vers le hallier (*Prunetalia spinosae*).

Cette variante à *Salix repens* est caractérisée dans la région des dunes entre Scheveningen et le Wassenaarse Slag, par la présence très

cummune de *Gentiana cruciata* et une grande richesse floristique, très grande même pour l'*A.-S.*: on pourrait parler ici d'une sous-variante à *Gentiana cruciata.* Ailleurs on pourrait également distinguer des sous-variantes, en relation avec l'apparition très locale de quelques espèces (une sous-variante à *Satureja vulgaris* à Noordwijkerhout, à *Knautia arvensis* près d'Egmont).

3. Le Taraxaco-Galietum maritimi (ass. nov.)

Plusieurs phytosociologues néerlandais inclinent à penser, que les pelouses fermées des pannes sèches du District des Dunes, relèvent en ordre principal du *Festuceto-Galietum*, décrit d'Ameland.

En ce cas, nous aurions à faire ici à la sous-association à *Koeleria albescens*, décrit de Texel par Westhoff (1946) (cfr. Hoffmann et Westhoff, 1951). De Leeuw (1938) cite le *F.-G.* seulement pour le District de Wadden et l'ancien paysage des dunes, entre autres de Noordwijkerhout.

A notre avis, le *F.-G.* existe bien dans le District des Dunes, mais n'y joue qu'un rôle effacé, quant à la surface occupée.

Nous avons déjà dit que les groupements herbeux des zones peu déclives des dunes entre Katwijk et Noordwijk et de Bloemendaal, relèvent de l'*A.-S.* sur base de la composition floristique. Ailleurs également on note des groupements affines de l'*A.-S.*, ou relevant même de cette association. Mais à côté de ces types, on rencontre des groupements dans lesquels les caractéristiques de l'*A.-S.* ne jouent qu'un rôle très subordonné quant au recouvrement et à l'abondance, cependant qu'un grand nombre de caractéristiques du *F.-G.* font défauts.

Ainsi, dans les vallées des dunes entre Scheveningen et le Wassenaarse slag domine un groupement végétal, qui à part la présence de quelques espèces communes des pelouses sèches, est caractérisé par:

a. une dominance presque générale de *Festuca ovina.*

b. le rôle important de plusieurs espèces, répandues également dans l'*A.-S.* comme *Avena pubescens*, *Ononis repens* var. *mitis*, *Thymus serpyllum* ssp. *chamaedrys*, *Polygala vulgaris* var. *oxyptera.*

c. l'abondance particulière de plusieurs espèces de *Taraxacum: Taraxacum taeniatum* H., *T. agaurum* v. Soest, *T. rubicundum* Dt., *T. laetiforme* Dt., *T. dunense* v. Soest et *T. obliquum* Fr.

d. une présence élevée de *Viola rupestris.*

Le Tableau II et le Tableau III, colonnes 6 et 7, se rapportent à ce groupement. Quoique ce type représente, sous certains aspects, un état intermédiaire entre le *Festuceto- Galietum* et l'*Anthyllideto-Silenetum*, il nous semble par ailleurs qu'il possède à suffisance un caractère original pour mériter le rang d'association indépendante. Le nom choisi pour le groupement, *Taraxaco-Galietum* (indiqué sous les initiales de *T.-G.*) est justifié par l'abondance des espèces de *Taraxacum* dans l'association. Notre connaissance de l'affinité sociologique des espèces de *Taraxacum* est cependant encore fragmentaire, et une étude intensive à ce sujet n'a pu être réalisée que dans les dunes entre Scheveningen et Katwijk. En conséquence, nous ne pouvons encore certifier quelles

TABLEAU II[1])

Taraxaco-Galietum maritimi ass. nov.

Sous-association	cladonietosum			plantaginetosum		
Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6
Date	13.5.56	25.6.56	15.6.56	22.5.56	14.5.56	25.7.56
Surface en m²	5	4	8	8	4	8
Exposition	E	—	—	N	—	—
Inclinaison en °	5	—	—	5	—	—
Horizon A1						
Couche analysée en cm		1–9[2])	0–10		3–7	0–9
pH H_2O		7.0	6.8		7.7	7.6
pH KCl		6.5	6.3		6.9	7.3
$CaCO_3$-%		0.3	0.2		1.5	1.3
Humus-%		5.4	2.7		2.6	3.8
N total-%		0.19	0.09		0.10	0.15
N total/humus × 100		3.4	3.3		3.8	4.0
P total-%		0.03	0.03		0.03	0.04
Horizon A2						
Couche analysée en cm		15–20	10–23		15–20	9–20
pH H_2O		7.5	7.7		7.7	8.1
pH KCl		7.3	7.1		7.1	7.6
$CaCO_3$-%		2.7	0.9		2.7	3.6
humus-%		0.4	1.4		0.8	1.3
N total-%		0.01	0.05		0.03	0.04
N total/humus × 100		2.5	3.6		3.7	3.1
P total-%		0.02	0.03		0.02	0.03
Strate herbacée et muscinale						
Recouvrement en %	100	100	100	100	100	100
Caractéristiques locales de la association						
Carex flacca Schreb.					+.1	+.1
Taraxacum obliquum Fr.	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	r.1
Viola rupestris F. W. Schmidt		+.2		+.2	+.2	+.2
Caractéristiques d'unités supérieures						
Avena pubescens Huds.	1.1	2.2	2.1	2.2	2.1	2.1
Camptothecium lutescens (Huds.) Br. eur.				+.2		r.1
Carex arenaria L.	1.1		1.1			+.2
Cerastium arvense L.	1.2		1.1			1.1
Euphrasia parviflora Schagerstr. var. glabrescens Wettst.		+.1			1.1[3])	+.1
Festuca ovina f. frisia A. et G.	3.2	3.2	3.2	2.2	3.4	2.2
Galium verum L. var. maritimum D.C.	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	2.1
Hypnum cupressiforme L. var. elatum B. et S.	2.3	3.4	5.5	5.5	4.5	3.3
Koeleria albescens D.C.	+.2	1.2	2.2	+.2	2.2	2.2
Lotus corniculatus L. var. ciliatus Koch cf.	1.2	1.2	1.2	2.2	2.2	2.3
Ononis repens L. var. mitis Spenn	1.1	+.2		+.1	2.1	2.4
Orobanche vulgaris Poir			+.1			r.1
Poa pratensis L. var. humilis (Ehrh.) Gris.		1.2	+.1			+.1

TABLEAU II *(suite)*

Sous-association	cladonietosum			plantaginetosum		
Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6
Date	13.5.56	25.6.56	15.6.56	22.5.56	14.5.56	25.7.56
Polygala vulgaris L. var. oxyptera Koch			+.2	+.2	+.1	+.2
Satureja acinos (L.) Scheele		r.2		+.1	+.1	+.2
Sedum acre L.		+.2		+.2	1.1	+.2
Senecio jacobaea L. var. flosculosus Lam. et D.C.	+.2		+.2	1.1	+.1	+.1
Taraxacum agaurum v. S.			+.1	r.1		
T. brachyglossum Dt.						+.1
T. rubicundum Dt.				+.1	+.1	+.1
T. taeniatum H.		+.1	+.1	+.1	+.1	
Thymus serpyllum L. ssp. chamaedrys (Fr.) Vollm.			+.3	+.2	+.2	3.3
Espèces différentielles cladonietosum						
Cladonia foliacea (Hds.) Schaer. var. alcicornis (Lght.) Schaer.	+.2	+.2				
C. pyxidata (L.) Fr. var. chlorophaea (Flk.) Zopf.	+.2	+.2				
C. sylvatica (L.) Hffm.	3.3		3.3			
Hypochoeris radicata L.		r.1				
Rumex acetosella L.	+.1	r.1				
Espèces différentielles plantaginetosum						
Achillea millefolium L.						2.1
Arabis hirsuta (L.) Scop.				r.2		+.2
Linum catharticum L.					+.1[3])	2.1
Plantago lanceolata L. var. sphaerostachya W. et Gr.				2.1	1.2	2.1
Silene nutans L.		r.2		+.2		r.2
Autres espèces						
Bryum sp.					+.2	+.2
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	2.2	+.1	1.1	1.1	1.1	2.2
Carlina vulgaris L.		r.1				r.1
Cladonia furcata (Hds.) Schrad.	+.2		+.2			+.2
C. rangiformis Hffm.		3.4		1.2		3.3
Crataegus monogyna Jacq.	+.1					r.1
Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe var. densum B. et S.				+.2	+.2	
Galium mollugo L.	+.1	+.2				+.3
Hieracium pilosella L.	2.3	2.1	2.3	1.1	+.2	1.2
Luzula campestris (L.) D.C. ssp. vulgaris (Buch.) A. et Gr.	1.1	+.2	2.2	2.1	+.2	+.1
Rubus caesius L.		+.2		1.2	+.2	r.1
Taraxacum sp.			+.1		+.1	1.1
Veronica officinalis L.			r.1		+.1	

Relevé 1: Dicranum scoparium (L.) Hedw. 1.2;
Rel. 3: Leontodon nudicaulis (L.) Banks et Lowe + .2; Pseudocleropodium purum Limpr. +.3; Taraxacum tortilobum Flor. r. 1; Vicia lathyroides L. + .2;
Rel. 6: Asparagus prostratus Richter r. 2; Erigeron acer L. + .1; Gentiana

espèces de *Taraxacum* sont de fait des caractéristiques de la nouvelle association. Il est clair cependant, que la plupart des *Taraxaca* se rencontrent également dans l'*A.-S. polypodietosum*, quoique en quantité plus faible. *Taraxacum obliquum* montre un optimum très net pour le *T.-G.* dans la région au N de Scheveningen, de sorte que nous pouvons provisoirement considérer l'espèce comme caractéristique.

Ainsi que nous l'avons déjà dit dans le chapitre précédent, *Viola rupestris* montre également une préférence pour ce groupement; de plus *Carex flacca* peut aussi être considéré comme une caractéristique locale du *T.-G.*

Le *Taraxaco-Galietum* comprend deux sous-associations, nommées comme suit: *T.-G. plantaginetosum* et *T.-G. cladonietosum.*

Le *T.-G.plantaginetosum* se distingue de l'autre sous-association, par la présence plus ou moins régulière de quelques espèces ayant leur distribution principale dans l'*A.-S.* Le groupement est quelque peu plus herbeux. A côté de *Plantago lanceolata var. sphaerostycha*, les espèces différentielles sont *Achillea millefolium*, *Arabis hirsuta et Linum catharticum.*

Dans le *T.-G. cladonietosum* par contre, on note quelques espèces qui, dans la même région, jouent un rôle important dans le *Violeto-Corynephoretum*, tandis que la ressemblance avec le *F.-G.* augmente. Des espèces comme *Corynephorus canescens*, *Hieracium umbellatum*, *Hypochoeris radicata*, *Leontodon nudicaulis*, *Rumex acetosella*, *Veronica officinalis* et *Viola canina* sont, il est vrai, peu communes, et faiblement associées entre elles, mais elles indiquent une tendance dans cette direction. Le fait également, que *Carex arenaria*, *Hieracium pilosella* et *Luzula campestris* apparaissent plus souvent, ou avec un recouvrement plus important, est significatif. Les espèces différentielles sont à rechercher dans le premier groupe, à côté desquelles il convient de citer *Cladonia foliacea*, *C. pyxidata*, *C. silvatica* et *Cornicularia aculeata.*

Localement, le *T.-G.* se présente sous un facies à *Calamagrostis epigeios.* En ce cas, la grande richesse floristique de l'association diminue quelque peu, cependant qu'on note un recul plus important de l'abondance et de la vitalité de plusieurs espèces.

Le *T.-G.* peut succéder au *Tortuleto-Phleetum.* Il n'est pas exclu que le lapin ait contribué au maintien de l'association. Lorsque *Salix repens* parvient à s'installer dans le gazon, la vitalité de *Festuca ovina* diminue; par contre, quelques espèces de l'*A.-S.* deviennent alors plus abondantes: *Picris hieracioides*, *Daucus carota*, *Gentiana cruciata.* Ainsi apparaissent de multiples stades de transition entre le *T.-G.*, l'*A.-S.* et la sociation à *Salix repens* (cf. association à *Salix repens*).

---

cruciata L. (r. 2); Ligustrum vulgare L. (r. 2); Lophocolea bidentata (L.) Dum. + .2; Mnium affine Blandow 1.2; Picris hieracioides L. + .2; Tortella flavovirens (Bruch) Broth. + .2.

[1]) Tous les relevés proviennent de Wassenaar.

[2]) Moyennes de 2 analyses (1–4 et 6–9 cm). Les chiffres de détail furent respectivement: pH H_2O 6.8 et 7,1; pH KCl 6,2 et 6,8; $CaCO_3$-% 0,0 et 0,5; humus-% 9,5 et 1,3; N total-% 0,34 et 0,04; N total/humus × 100 3,6 et 3,1; P total-% 0,04 et 0,01.

[3]) Noté le 15 juillet 1956.

4. Comparaison entre certaines pelouses fermées de la côte de la Mer du Nord et discussion sur leur position systématique

Le Tableau III réunit tous les relevés disponibles des pelouses sèches et fermées des côtes néerlandaise, belge en française et qui ont de l'importance pour nos considérations; les colonnes 1, 4 et 14 comportent les relevés déjà publiés, les autres colonnes les relevés inédits.

Les espèces sont ventilées dans les groupes suivants:

1. espèces reparties plus ou moins régulièrement dans les associations considérées, et qui sont caractéristiques des pelouses sèches en général.
2. espèces absentes du *F.-G.*, mais présentes dans les autres associations.
3. espèces communes à l'*A.-S.* et à l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum*, et qui manquent dans le *F.-G.* et le *T.-G.*
4. espèces présentant, au sein des groupements étudiés, un optimum de distribution dans le *F.-G.*, mais qui apparaissent régulièrement, en partie, dans l'association à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*
5. caractéristiques locales du *F.-G.*
6. caractéristiques locales du *T.-G.*
7. caractéristiques locales de l'*A.-S.*
8. caractéristiques locales de l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*
9. principales espèces différentielles, pour autant qu'elles ne soient pas mentionnées plus haut.
10. autres espèces principales.
11. espèces peu représentées, ou qui sont peu importantes sous le rapport de la typification ou de la différentiation des associations; ces espèces ne sont pas reprises dans le bloc-diagramme.

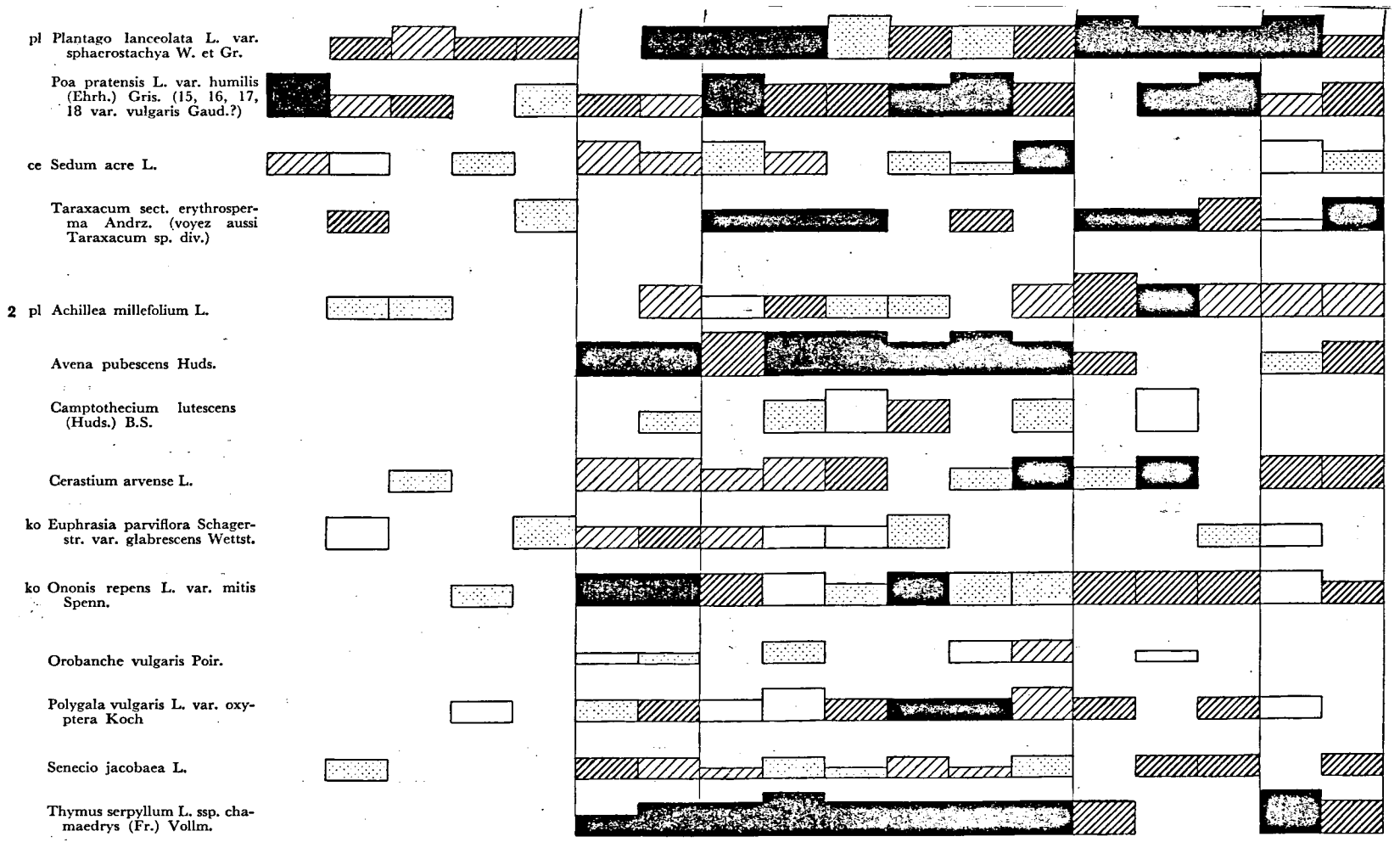
L'*Anthyllideto-Silenetum* et le *Taraxaco-Galietum* ayant déjà été discutés en détail et leurs particularités ressortant suffisamment du tableau, nous nous limiterons surtout à quelques remarques concernant les relations réciproques des associations. La place centrale dans le Tableau III, revient à l'*A.-S.* Cette association montre des affinités, aussi bien avec le *F.-G.* (un grand nombre de plantes des dunes en commun, espèces du Koelerion), qu'avec l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum* (espèces fluviatiles, avec souvent un penchant vers le *Bromion*). Cette dernière association surtout, est très riche en espèces fluviatiles, et présente de ce fait une très grande communauté avec l'association affine du *Medicagineto-Avenetum pubescentis* de L. 1937, un groupement prairial des digues riches en calcaire, le long des grandes rivières. Sont particulièrement caractéristiques de l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*, les multiples (9) et souvent intéressantes espèces de trèfle: *Trifolium filiformis*, *T. scabrum*, *T. striatum*, *T. subterraneum*. Le caractère prairial de ce groupement, est souligné par la haute présence de *Trifolium repens*, *Convolvulus arvensis* et parfois de *Bellis perennis*. Il est remarquable de constater, que quelques espèces, ordinairement indicatrices de sols pauvres en carbonates de Ca, se rencontrent régulièrement dans le groupement: *Hypochoeris radicata*,

(suite p. 668

TABLEAU III

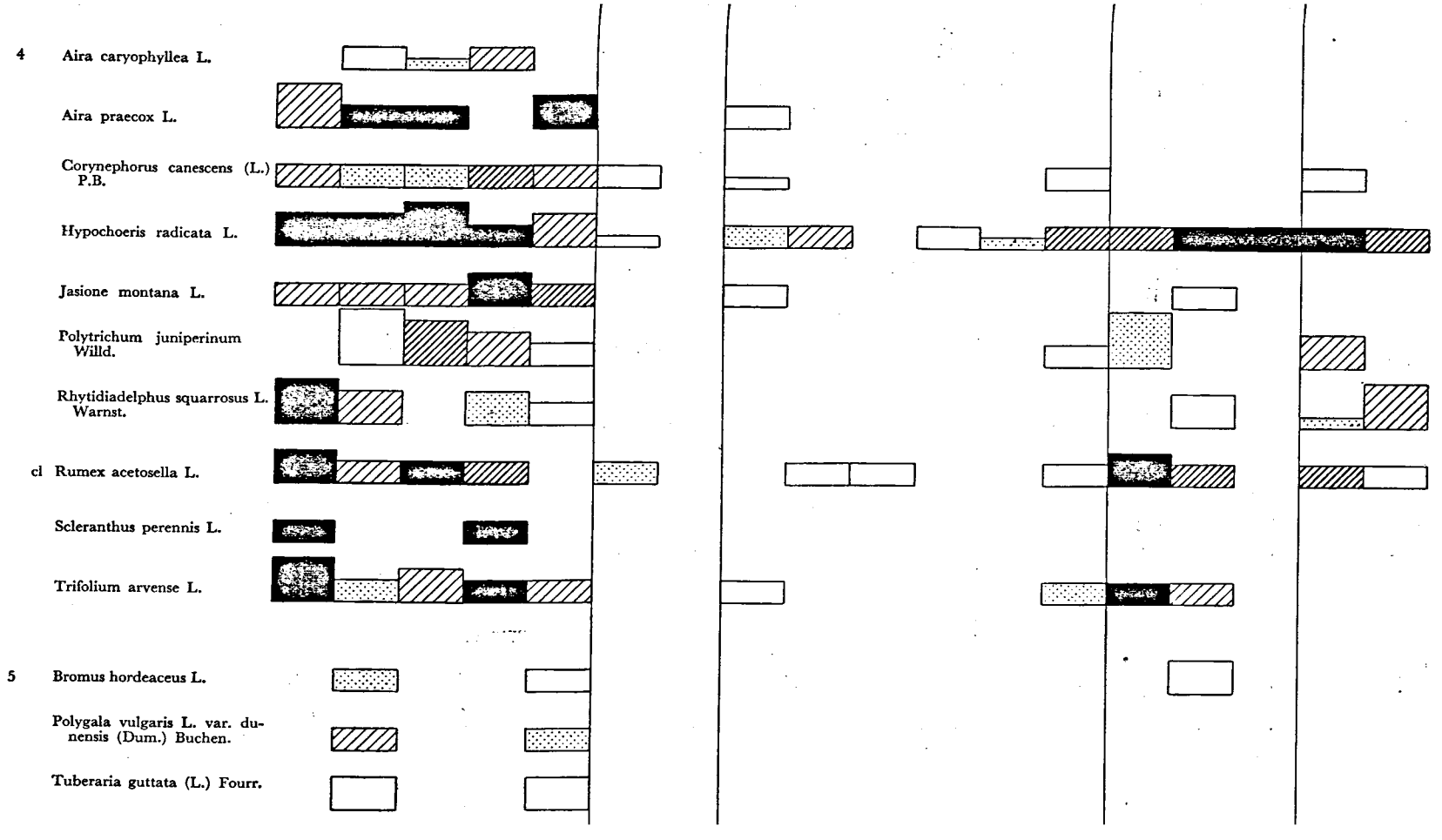
Comparaison de la composition floristique entre un certain nombre de pelouses sèches des côtes néerlandaise, belge et française septentrionale

groupes (voyez texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyl]ideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koele-rietosum	cladonie-tosum	plantagi-netosum	polypodietosum				sangui-sorbe-tosum	cerastie-tosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijker-hout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Overveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voorne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9
1		Bromus mollis L. var. nanus (Weig.) A. et G.																		
		Carex arenaria L.																		
	ce	Cerastium semidecandrum L.																		
		Festuca ovina L. f. frisia A. et G.																		
		Festuca rubra L. subvar. arenaria (Osb.) Hack.																		
		Galium verum L. var. maritimum D.C.																		
		Hieracium pilosella L.																		
		Lotus corniculatus ssp. eucorniculatus A. et G. (6–14, 17 var. ciliatus Koch cf.)																		
		Luzula campestris (L.) D.C. ssp. vulgaris (Buch.) A. et G.																		



[1]) ag = F.-G. agrostidetosum; ce = A.-S. cerastietosum; cl = T.-G. cladonietosum; ko = F.-G. koelerietosum; pl = T.-G. plantaginetosum; po = A.-S. polypodietosum; sa = A.-S. sanguisorbetosum.

groupes (voyes texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyllideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koelerietosum	cladonietosum	plantaginetosum	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijkerhout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Overveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voorne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9
3		Agrimonia eupatoria L.																		
		Anthyllis vulneraria L. (8–12, 13 ssp. maritima Schweigg.)																		
		Daucus carota L.																		
		Knautia arvensis (L.) Coulter																		
		Pastinaca sativa L.																		
		Pimpinella saxifraga L.																		
		Ranunculus bulbosus L.																		
sa		Sanguisorba minor Scop.																		
		Thalictrum minus L. var. dunense Prod.																		


4
Aira caryophyllea L.
Aira praecox L.
Corynephorus canescens (L.) P.B.
Hypochoeris radicata L.
Jasione montana L.
Polytrichum juniperinum Willd.
Rhytidiadelphus squarrosus L. Warnst.
cl Rumex acetosella L.
Scleranthus perennis L.
Trifolium arvense L.
5
Bromus hordeaceus L.
Polygala vulgaris L. var. dunensis (Dum.) Buchen.
Tuberaria guttata (L.) Fourr.

groupes (voyez texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyllideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koele-rietosum	cladonie-tosum	plantagi-netosum	polypodietosum				sangui-sorbe-tosum	cerastie-tosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijker-hout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Overveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voorne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9
6		Carex flacca Schreb.																		
		Taraxacum obliquum Fr.																		
		Viola rupestris F.W. Schmidt																		
7	pl	Arabis hirsuta (L.) Scop.																		
		Botrychium lunaria (L.) Sw.																		
		Carlina vulgaris L.																		
	ko	Erigeron acer L.																		
		Gentiana cruciata L.																		

Schultz

Picris hieracioides L.

Rhinanthus glaber Lam.

Silene nutans L.

Taraxacum commixtum H.

8 Allium vineale L.

Carex praecox Schreb.

Centaurea pratensis Thuill.

Eryngium campestre L.

Medicago falcata L.

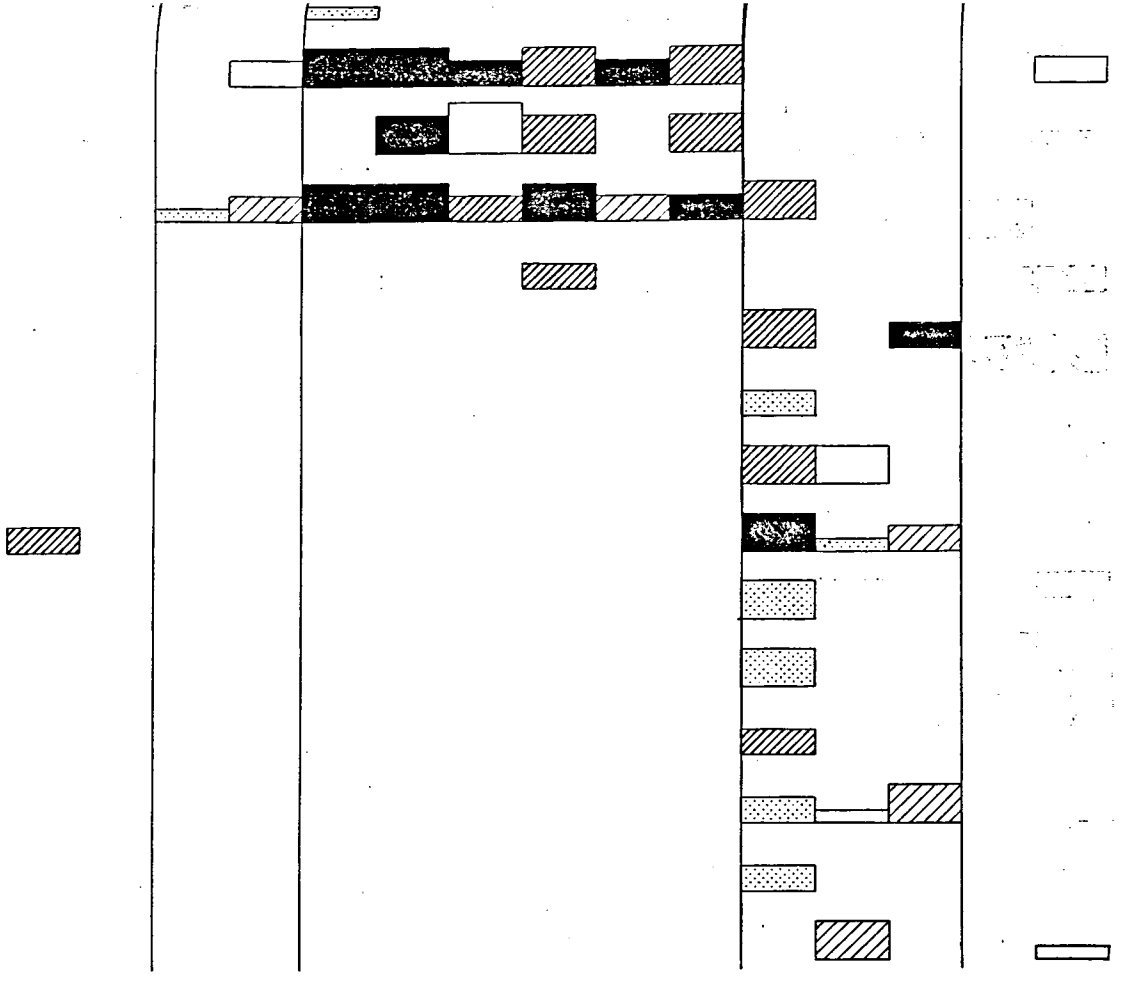
Medicago varia Martyn

Ononis spinosa L.

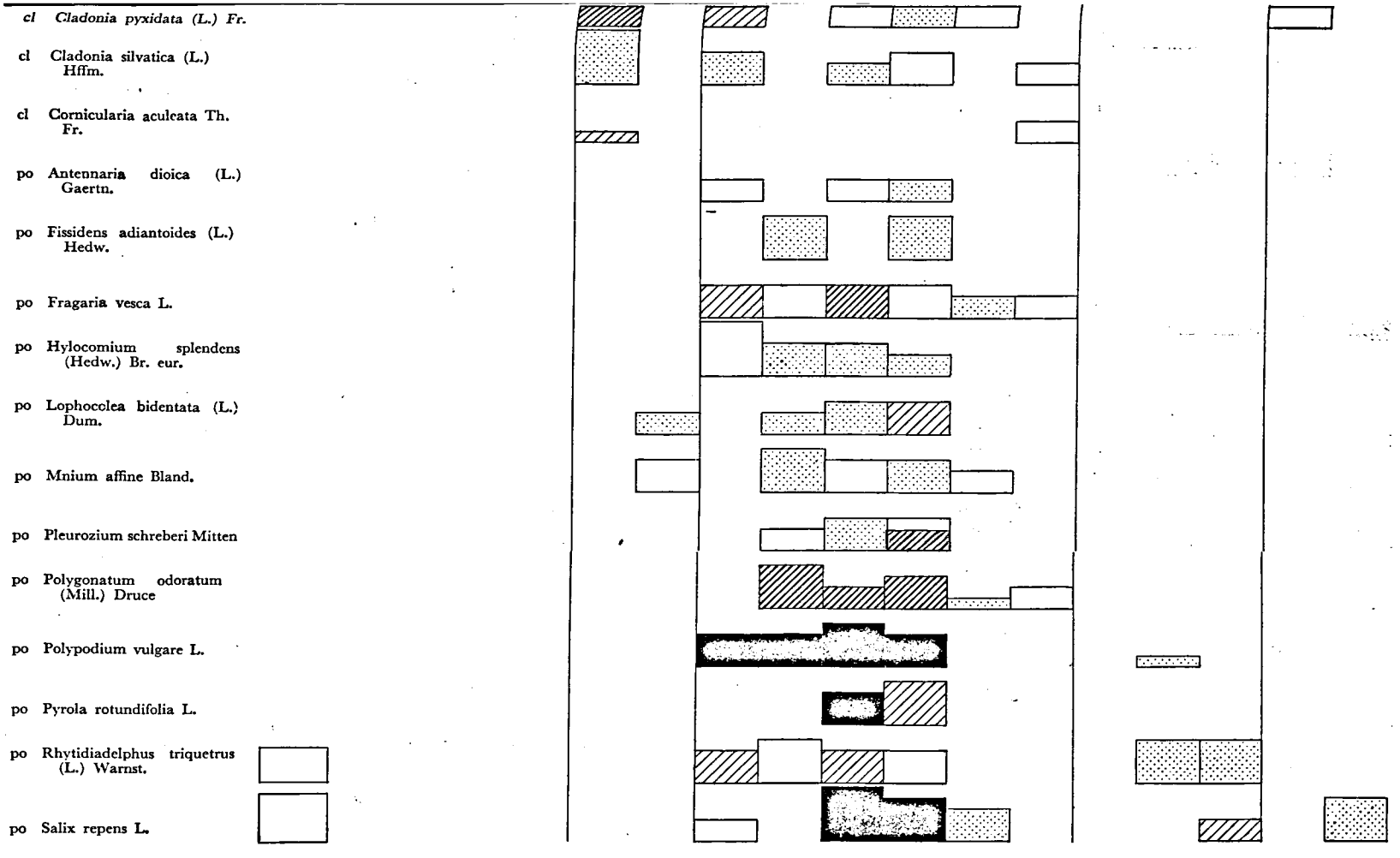
Orchis morio L.

Plantago media L.

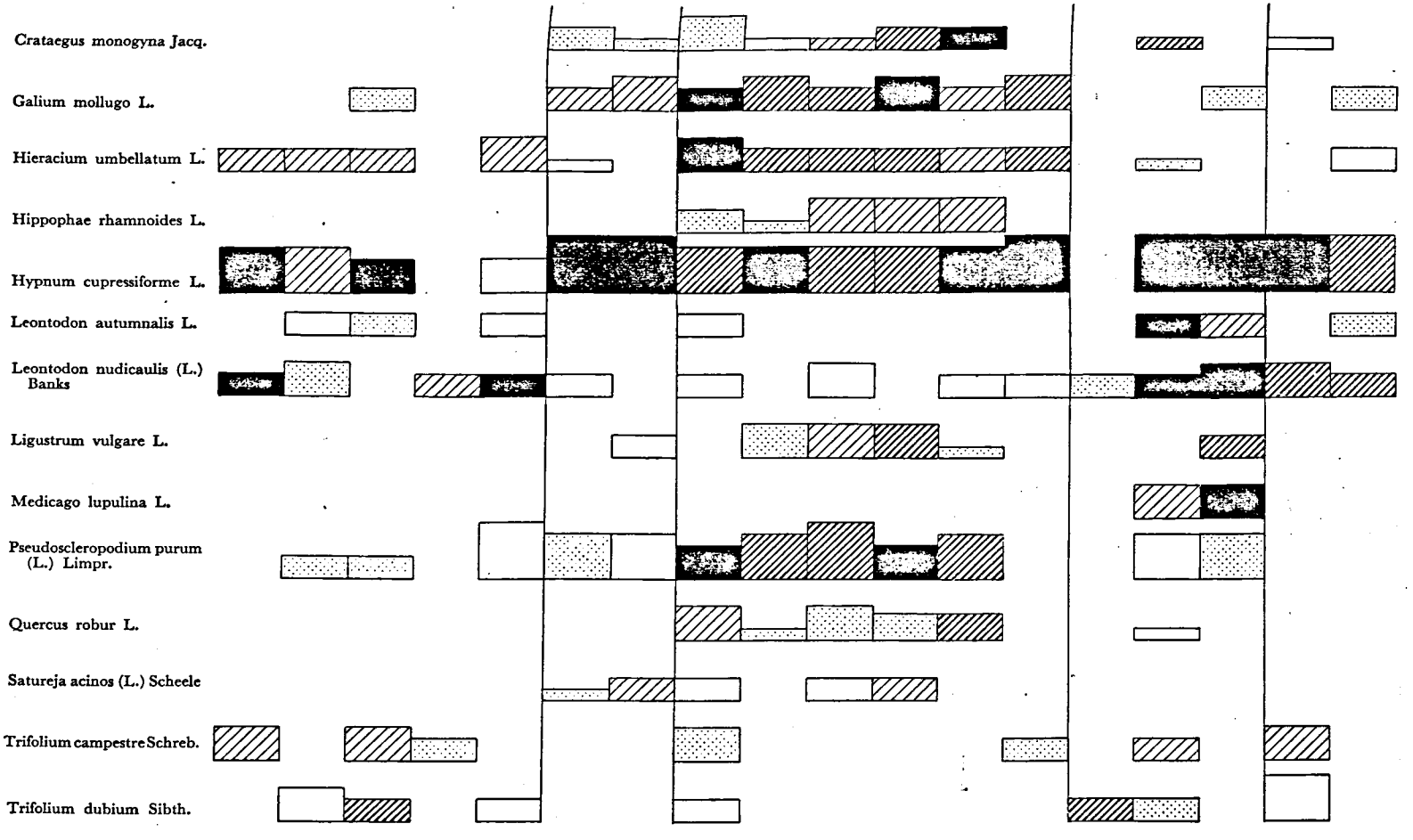
Trifolium filiforme L.



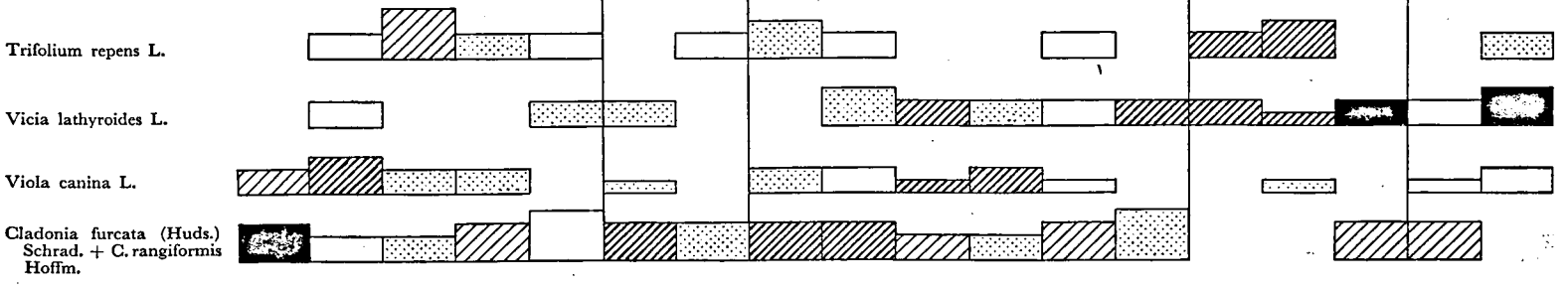
groupes (voyez texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyllideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koelerietosum	cladonietosum	plantaginetosum	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijkerhout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Overveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voerne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9
		Trifolium scabrum L.																		
		Trifolium striatum L.																		
		Trifolium subterraneum L.																		
9	ag	Agrostis tenuis Sibth.																		
	ag	Peltigera sp.																		
	ko	Calamagrostis epigeios (L.) Roth																		
	ko	Koeleria albescens DC.																		
	ko	Linum catharticum L.																		
	cl	Cladonia foliacea (Hds.) Schaer																		


cl Cladonia pyxidata (L.) Fr.
cl Cladonia silvatica (L.) Hffm.
cl Cornicularia aculeata Th. Fr.
po Antennaria dioica (L.) Gaertn.
po Fissidens adiantoides (L.) Hedw.
po Fragaria vesca L.
po Hylocomium splendens (Hedw.) Br. eur.
po Lophocolea bidentata (L.) Dum.
po Mnium affine Bland.
po Pleurozium schreberi Mitten
po Polygonatum odoratum (Mill.) Druce
po Polypodium vulgare L.
po Pyrola rotundifolia L.
po Rhytidiadelphus triquetrus (L.) Warnst.
po Salix repens L.

groupes (voyez texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyllideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koelerietosum	cladonietosum	plantaginetosum	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijkerhout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Oorveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voorne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9
	sa	Rosa pimpinellifolia L.																		
	sa	Veronica chamaedrys L.																		
	sa	Viola hirta L.																		
	ce	Arenaria serpyllifolia L.																		
	ce	Silene conica L.																		
10		Ammophila arenaria (L.) Link																		
		Anthoxanthum odoratum L.																		
		Asparagus officinalis L.																		
		Convolvulus arvensis L.																		


Crataegus monogyna Jacq.
Galium mollugo L.
Hieracium umbellatum L.
Hippophae rhamnoides L.
Hypnum cupressiforme L.
Leontodon autumnalis L.
Leontodon nudicaulis (L.) Banks
Ligustrum vulgare L.
Medicago lupulina L.
Pseudoscleropodium purum (L.) Limpr.
Quercus robur L.
Satureja acinos (L.) Scheele
Trifolium campestre Schreb.
Trifolium dubium Sibth.

groupes (voyez texte)	espèce différentielle [1]	colonne	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		association	Festuceto-Galietum					Taraxaco-Galietum		Anthyllideto-Silenetum						Anthyllis vulneraria et Trifolium scabrum				
		sous-association	agrostidetosum				koelerietosum	cladonietosum	plantaginetosum	polypodietosum				sanguisorbetosum	cerastietosum					
		localité (auteur)	Ameland (Br.-Bl. et de L.)	Terschelling, Vlieland (W.)	Noordwijkerhout (Bb.)	Goeree (Weevers)	Texel (W.)	Wassenaar (Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bergen, Egmond (DK.)	Overveen, Katwijk (Bb.)	Bergen, Katwijk (DK. et Bb.)	Wassenaar (Bb.)	Bloemendaal (DK.)	Katwijk (Bb.)	Goeree (Weevers)	Walcheren (de L.)	Frankrijk (de L.)	Voorne (Bb.)	Belgique (de L.)
		nombre de relevés considérés	2	10	4	6	7	7	12	6	8	10	14	6	9	3	10	4	15	9



Légende:

Estimation combinée

+ 1 2 3 4-5

Présence en %

0-20 20-40 40-60 60-80 80-100

En outre, les espèces suivantes apparaissent dans les relevés repris jusque dans le Tableau III (suivant le nom de l'espèce: 1 le type de végétation sous le numéro de la colonne correspondante, 2 la classe de présence et 3 la valeur la plus fréquente de l'estimation combinée).

Acer pseudoplatanus L. 10 I r
Agropyron littorale Dum. 1 III +; 10 I 2; 11 I r
Agropyron repens (L.) P.B. 2 I +; 11 Ir; 15 IV +; 16 V +
Ajuga reptans L. 7 I +; 12 I r
Alchemilla vulgaris L. 15 I +; 16 II +
Ammophila baltica (Fluegge) P. Fourn. 8 I +; 10 I +
Anthriscus scandicina (Web.) Mansf. 18 I +
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. 12 I r
Bellis perennis L. 15 IV 2; 18 I r
Berberis vulgaris L. 8 I 1
Betula pendula Roth 10 I r
Betula pubescens Ehrh. 11 I r
Brachythecium albicans B. et S. 2 II 1; 4 I 1; 5 I +; 11 I +; 15 I 3
Briza media L. 14 IV 1; 16 II +
Bromus mollis L. 1 V 1; 17 I r; 18 II +
Bryum capillare L. 7 I +; 11 I +
Bryum sp. 6 I +; 8 II +; 9 II 1; 12 I +; 13 II 1
Calluna vulgaris (L.) Hull 3 IV 1
Campanula rotundifolia L. 14 IV +
Carduus nutans L. 14 II +
Cardamine hirsuta L. 14 IV +; 15 I r; 18 III +
Carex hirta L. 15 I r
Carex trinervis Degl. 2 II +; 15 I +
Cerastium caespitosum Gilib. 2 II +; 3 II +; 7 I r; 8 II +; 9 II +; 11 IV +; 15 II r
Cerastium tetrandrum Curtis 5 I +
Ceratodon purpureus (L.) Brid. 2 II +; 3 II 2; 8 I +; 11 I +; 13 I +
Cirsium palustre (L.) Scop. 8 I +
Cirsium vulgare (Savi) Ten. 8 I +; 10 II r; 11 II +
Cladonia sect. cladina (Nyl.) Wain. 2 I +; 5 I 2
Cladonia sp. 4 III 1
Clematis vitalba L. 10 I +
Cochlearia danica L. 8 I r; 9 II 1; 11 I 1; 13 II 1; 15 IV +
Cynodon dactylon (L.) Pers. 14 II 1
Cynoglossum officinale L. 10 I +; 12 II +
Cynosurus cristatus L. 2 I +; 15 I +
Dicranella heteromalla (L.) Schimper 11 I +
Didymodon rubellus Br. eur. 9 I +; 11 I +; 12 I +
Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe var. densum B. et S. 7 I +; 11 I +
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. 10 I 1
Dryopteris filix-mas (L.) Schott 10 I r
Echium vulgare L. 12 I r; 16 II +
Empetrum nigrum L. 8 I +
Encalypta contorta (Wulfen) Lindb. 11 I +
Epipactis helleborine (L.) Crantz 8 I r; 10 II r
Equisetum arvense L. 2 I +; 10 I +; 15 III r
Erica tetralix L. 5 I +
Erodium glutinosum Dum. 5 I +; 12 I +
Erodium sp. 17 I r
Erophila verna (L.) Chevallier 1 III +; 2 I +; 5 I +; 11 I 1; 14 IV 1; 15 IV r; 18 IV +
Eryngium maritimum L. 16 III +
Euonymus europaeus L. 10 I +; 12 IV +
Euphorbia cyparissias L. 18 I r
Euphrasia officinalis L. 14 III +
Eurhynchium striatum (Schreber) Schimper 11 I +
Festuca rubra L. 15 IV 2; 16 V 1
Galium aparine L. 10 I +
Geranium molle L. 12 I +; 15 IV +; 16 IV +; 18 IV 1
Geranium robertianum L. 18 I 1
Geum urbanum L. 8 I +; 10 I +; 12 I +
Glechoma hederacea L. 12 I r
Herminium monorchis (L.) R. Br. 12 I +
Holcus lanatus L. 2 II +; 8 I +; 9 I r; 10 I +; 12 I r; 17 II +
Holcus mollis L. 3 II +
Honckenya peploides (L.) Ehrh. 2 I +
Hypericum perforatum L. 11 I 2
Lathyrus pratensis L. 7 I +; 11 II 1
Leptoglossum retirugum Bull 2 II +
Linaria vulgaris Mill. 10 I +; 12 I +
Listera ovata (L.) R.Br. 10 I +
Lonicera periclymenum L. 11 II 1
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum. 11 I +
Lycium halimifolium Mill. 15 I r
Medicago arabica (L.) All. 18 I +
Moehringia trinervia (L.) Clairv. 8 I +; 10 I +; 12 II r
Myosotis collina Hoffm. 7 I +; 9 I +; 10 I +; 11 I +; 12 II +; 15 III r; 16 II 1; 18 III +
Myosotis micrantha Pall. 14 II +
Oenothera biennis L. 16 II +
Ophrys aranifera 16 III +
Ornithogalum umbellatum L. 10 I r
Ornithopus perpusillus L. 3 II 2
Phleum arenarium L. 2 I +; 5 III +; 7 II +; 8 I +; 9 I +; 11 III +; 17 I +
Phleum pratense L. 18 I 2
Phleum pratense L. var. nodosum (L.) Richt. 8 I 1; 10 I 1
Pinus silvestris L. 8 II r
Plantago coronopus L. 14 II +; 15 IV +
Polytrichum piliferum Schreber 2 I +; 8 II +
Populus alba L. 16 II +
Populus canescens (Ait.) Sm. 12 I r
Potentilla argentea L. 3 II r; 14 II +
Potentilla reptans L. 12 I +; 15 I +; 16 IV +
Prunella vulgaris L. 11 I +; 12 I r; 14 V +
Ranunculus acer L. 8 II r; 12 I r
Ranunculus repens L. 2 I +
Rhacomitrium canescens (Timm.) Brid. 1 III +
Rhinanthus minor L. 5 I +; 8 IV 1; 10 II 1; 15 I r
Rosa canina L. 7 I r; 10 I r; 11 II r
Rosa eglanteria L. 8 I +; 12 I +; 15 I r
Rumex acetosa L. 8 IV +; 9 II +; 10 II r
Sagina procumbens L. 3 II +; 8 II +
Sambucus nigra L. 10 I r
Sarothamnus scoparius (L.) Wimm. 3 III r
Saxifraga tridactylites L. 10 I r; 12 I +; 14 IV 1; 18 I +
Senecio viscosus L. 10 I +
Sieglingia decumbens (L.) Bernh. 2 I +; 17 I 1
Silene otites (L.) Wibel 8 II r
Sonchus arvensis L. 11 I +
Sorbus aucuparia L. 8 I r; 10 II r
Solanum dulcamara L. 10 I r
Stellaria graminea L. 3 II +
Stellaria media (L.) Vill. 5 I +; 18 I +
Taraxacum agaurum v.S. 6 II +; 7 III +; 14 I +
Taraxacum brachyglossum Dt. 7 I r
Taraxacum lacistophyllum Dt. 2 III +; 5 I +
Taraxacum rubicundum Dt. 6 I +; 7 V +; 11 III +
Taraxacum scanicum Dt. 2 I +
Taraxacum taeniatum H. 6 III +; 7 IV +; 11 III +
Taraxacum tortilobum Flor. 2 II +; 5 II + cf.; 6 I r; 7 I r
Taraxacum sect. vulgaria Schrank 3 II r; 8 I +; 9 III +; 10 II +; 11 IV +; 12 I +; 15 II r
Teesdalia nudicaulis (L.) R. Br. 8 I +; 15 I r

Teucrium scorodonia L. 12 I +
Torilis japonica (Houtt.) D.C. 8 I +
Tortella flavovirens (Bruch) Broth. 7 I +; 9 IV +; 10 I +; 11 II +
Tortula ruralis Ehrh. 11 I +; 13 I +; 18 I +
Tortula subulata (L.) Weber et Mohr 9 IV 1; 10 I +; 11 III +; 13 II +
Tragopogon pratensis L. 5 I +
Trifolium pratense L. 14 IV +; 15 III +
Ulmus carpinifolia Gled. var. suberosa (Moench) Rehd. 15 I r
Urtica dioica L. 10 II r
Valeriana officinalis L. 10 I +
Valerianella locusta (L.) Betcke 18 I +
Veronica arvensis L. 2 I +; 7 I +; 12 II r; 15 IV +; 16 V 1; 18 III +
Veronica teucrium L. 16 V 1
Vicia angustifolia L. 3 III r; 5 I +; 8 I r; 12 I +; 15 V +; 16 V 1; 18 I r
Vicia cracca L. 10 I 1
Vicia hirsuta (L.) S.F. Gray 8 III r; 10 II r; 12 I +; 16 II +
Viola tricolor L. ssp. curtisii (Forst.) Rouy et Fouc. 2 I +; 5 II +; 10 I r; 12 I r

---

Rumex acetosella, *Trifolium arvense*, *Agrostis tenuis*. Ce sont des différentielles par rapport à l'*A.-S.*, mais elles établissent un lien avec le *Festuceto-Galietum*, si différent à d'autres égards.

La dominance de *Festuca ovina* f. *frisia* et la constance de *Galium verum* ssp. *maritima* constituent entre autres, des caractères communs du *F.-G.* et du *T.-G.* Le *F.-G. koelerietosum* et le *T.-G. cladonietosum* sont les plus proches floristiquement, quoique les différences soient évidentes.

La sous-association à *Botrychium lunaria* (*F.-G. botrychietosum*, DEN HARTOG, 1951) est à la limite des pelouses sèches et humides des dunes. Le même groupement a été décrit auparavant par PREISING (1950) comme l'Ass. à *Botrychium lunaria* et *Polygala vulgaris*. Le *F.-G. molinietosum* (WESTHOFF *et al.*, 1951) est plus ou moins identique avec ce groupement. Les relevés de ces types de transition vers le groupe humide ne sont pas repris dans le Tableau III.

Examinons enfin les groupements des colonnes 17 et 18; il leur manque pratiquement toutes les caractéristiques des associations étudiées. Les relations avec l'*A.-S.* et le *T.-G.* et l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*, sont indiquées par l'apparition sporadique de *Picris hieracioides*, *Viola rupestris*, et *Potentilla verna*, ainsi que par les espèces plus communes suivantes: *Avena pubescens*, *Cerastium arvense*, *Ononis repens* var. *mitis*, *Ranunculus bulbosus* et *Thymus serpyllum* ssp. *chamaedrys*. Les affinités avec cette dernière association sont sans doute les plus grandes, mais il est peu justifié d'inclure dans celle-ci, ce type de végétation. De même on ne peut, sous prétexte de typification, en faire une association indépendante. On pourrait considérer ces groupements comme des transitions entre les autres associations, mais vu l'absence presque totale de toute caractéristique d'association, il semble préférable, au point de vue nomenclatural, de les classer dans l'alliance, voire même seulement dans l'ordre.

A propos de la position systématique des associations citées plus haut, faisons encore quelques remarques.

Le *Festuceto-Galietum* est généralement classé au sein des *Corynephoretalia* Klika 1934 (DE LEEUW, 1936; TÜXEN, 1937; WESTHOFF *et al.*, 1946). Suite à son étude des îles de Wadden, WESTHOFF (1947) conclut cependant que cette association se trouve juste à la limite entre les *Corynephoretalia* et les *Brometalia*, Br.-Bl. 1936 (i.c. *Koelerion albescentis* (Br.-Bl.) Weevers 1940). Les affinités pour le *Corynephorion* sont mieux marquées dans le *F.-G. agrostidetosum* — (dont les espèces différentielles sont *Agrostis tenuis*, *Rumex acetosella* et localement *Viola*

canina, *Senecio jacobaea*, *Peltigera canina* et *Sieglingia decumbens*) — que dans le *F.-G. koelerietosum* (différentielles: *Koeleria albescens*, *Rosa pimpinellifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Erigeron acer*, *Euphrasia parviflora* ssp. *curta*, etc.). En 1955 TUEXEN ne cite plus le *F.-G.* pour le N. W. de l'Allemagne, mais bien une association vicariante, sinon identique, l'*Agrostideto-Poetum humilis*, qu'il range dans le *Koelerion*. Cette alliance n'est plus classée par Tuexen dans les *Brometalia*, mais bien dans les *Festuco-Sedetalia acris* Tx. 1951.

Dans le *Taraxaco-Galietum*, les espèces du *Corynephorion* apparaissent exclusivement dans la sous-association à *Cladonia foliacea*, où leur rôle est très subordonné. Les espèces du *Bromion* se cantonnent surtout dans la sous-association à *Plantago lanceolata* var. *sphaerostachya*, où elles sont généralement peu abondantes. Par contre les espèces du *Koelerion* sont très répandues, aussi bien dans le *T.-G. cladonietosum* que dans le *T.-G. plantaginetosum;* c'est donc sans hésitation qu'il faut placer l'association dans le *Koelerion albescentis*, en admettant la classification actuelle. Le Prodrome classe l'*Anthyllideto-Silenetum* au sein des *Brometalia erecti* Br.-Bl. 1936. Cette opinion est partagée par WESTHOFF *et al.* (1946), qui classent cependant l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* dans le *Koelerion*. Ce dernier point semble contestable. En effet, le *Koelerion* est assez faiblement représenté dans l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*, tandis que les espèces fluviatiles (la plupart des espèces du *Bromion*) y sont nombreuses. D'un autre côté, on pourrait justifier la place de l'*A.-S.* dans le *Koelerion*, sur base de la haute présence de *Koeleria albescens*, *Lotus corniculatus* var. *ciliatus* cf., *Taraxacum* div. esp., etc., ainsi que par la présence de plusieurs espèces pouvant passer comme différentielles par rapport au *Bromion* (*Ammophila arenaria*, *Senecio jacobaea*, *Rubus caesius*, *Galium verum* ssp. *maritimum*, *Festuca ovina* f. *frisia*, *Festuca rubra* subv. *arenaria*, etc.).

Doing Kraft (comm. prov.) préconise une solution plus radicale: le *Koelerion*, limité aux groupements non fermés, formerait un ordre nouveau ("*Avenetalia pubescentis*") avec certaines associations herbeuses du domaine atlantique ou même subatlantique, rattachées actuellement aux ordres des *Brometalia* et en partie aussi des *Arrhenatheretalia*. Cet ordre serait caractérisé entre autres, par une humidité atmosphérique plus importante, et en genéral aussi par un sol plus profond que chez les *Brometalia*. Nous ne pouvons examiner maintenant cette classification, dans laquelle sans aucun doute doivent prendre place l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* et l'*A.-S.*, ainsi que les groupements repris dans les colonnes 17 et 18 (Tableau III).

A cet égard, nous estimons que le moment n'est pas encore venu de ventiler les espèces en caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe; c'est la raison pour laquelle dans le Tableau III, nous distinguons, à côté des caractéristiques locales des associations et des différentielles des sous-associations, seulement certains groupes d'espèces, communs entre les diverses associations.

5. Caractéristiques écologiques des associations, sous-associations et variantes

Nous avons décrit les profils de sol et examiné des échantillons de certains individus du *T.-G.* et de l'*A.-S.* Les différences dans les profils de ces deux associations sont faibles. L'horizon Ao est le mieux développé dans l'*A.-S. polypodietosum* (variante à *Salix repens*), mais peut se présenter également dans *T.-G. plantaginetosum.* Il manque le plus souvent chez les autres groupements. Cet horizon ne dépasse jamais quelques millimètres d'épaisseur. L'horizon A1, d'une puissance de 6 à 10 cm, est gris-noir à gris et passe vers le bas graduellement à l'horizon A2, qui est gris-blanc. La limite entre ces deux horizons est souvent difficile à tracer. De même, la limite inférieure de l'A2 est peu nette; elle fut considérée à 20–25 cm au cours de l'échantillonage. Sur les pentes, le profil est quelquefois perturbé par des fouilles, des effondrements, ou des glissements de sol (lapins) et dans quelques cas on rencontre des superpositions de plusieurs profils ou parties de profils (accumulation éolienne).

Au cours de l'étude pédologique, limitée à la région comprise entre Scheveningen et Noordwijk, nous avons prélevé des échantillons de 14 groupements; à une exception près, les horizons A1 et A2, ont été analysé.

On a déterminé les éléments suivants: le pH(H_2O et KCl), $CaCO_3$–%, P total–%; N total–% et humus–%, et N total/humus.

Les résultats des analyses de sol sont consignés dans les Tableaux I et II, pour autant qu'ils se rapportent aux végétation y renseignés. Tous les résultats de l'étude pédologique sont repris dans le Tableau IV, en plus des moyennes on y a figuré les extrêmes, au cas où plus d'une analyse fut effectuée par type de végétation.

La majorité des groupements analysés se trouve entre Scheveningen et Wassenaar. La variante à *Salix repens* de l'*A.-S. polypodietosum*, développée ici sous forme d'une sous-variante à *Gentiana cruciata* (Tableau IV, colonne 3), montre un pH assez élevé pour l'horizon A1, soumis à de faibles variations. La teneur en carbonates de Calcium, subit les fluctuations les plus importantes (1,1–2,7 %). Le pH et la teneur en carbonates sont plus élevés dans l'A2, le pourcentage d'humus est notablement plus faible. L'analyse d'une végétation comparable, sur un versant N, entre Katwijk et Noordwijk (facies à *Salix repens*, colonne 2), livre pour le pH et la teneur en carbonates, des valeurs semblables aux analyses précédentes, mais le pourcentage en humus de l'horizon A1 et le pourcentage en P total des horizons A1 et A2, sont nettement plus élevés. Au total, l'évolution du profil y est plus avancée, ce qui s'explique vraisemblablement par l'état plus serré, en pelouse, de la végétation à cet endroit. Lorsque, dans cette même région, *Salix repens* manque dans l'*A.-S. polypodietosum*, il semble que la maturation du profil soit moins avancée (colonne 1), et la ressemblance avec l'*A.-S.* des dunes, entre Scheveningen et Wassenaar, devient plus grande.

Dans son ensemble, l'*A.-S. polypodietosum* présente dans son horizon A1, un pH KCl légèrement supérieur à 7, une teneur en carbonates

toujours supérieure à 1 %, (généralement ± 1,5 %), et un pourcentage en humus variant de 2 à 5 %. Dans l'horizon A2, le pH KCl est généralement un peu supérieur à 7,5, la teneur en carbonates ne descend plus en-dessous de 2 % (généralement env. 3 %) tandis que le pourcentage en humus oscille autour de 1 %.

Ces valeurs de l'*A.-S polypodietosum*, semblent valables aussi pour le

TABLEAU IV

Résultats des analyses pédologiques

association	Anthyillideto-Silenetum				Taraxaco-Galietum			
sous-association	polypodietosum				plantaginetosum		cladonietosum	
variant à		Salix repens						
sous-variant à			Gentiana cruciata					
horizon A1								
nombre d'échantillons	1	1	6		3		3	
limite inférieur en cm	6	8	9.5	6/14	8	6/9	10	10
pH H_2O	7.4	7.3	7.4	7.2/7.7	7.6	7.6/7.7	7.0	6.8/7.3
pH KCl	7.1	7.1	7.3	7.1/7.4	7.1	6.9/7.3	6.6	6.3/7.0
$CaCO_3$-%	1.7	1.4	1.8	1.1/2.7	1.4	1.3/1.5	0.4	0.2/0.6
P total-%	0.04	0.08	0.03	0.02/0.04	0.04	0.03/0.05	0.04	0.03/0.05
N total-%	0.11	0.18	0.09	0.07/0.12	0.13	0.10/0.15	0.13	0.09/0.19
humus-%	3.4	4.9	2.7	2.1/3.5	3.2	2.6/3.8	3.7	2.7/5.4
N total/humus × 100	3.2	3.7	3.3	3.0/3.7	4.0	3.8/4.2	3.3	3.2/3.4
horizon A2								
nombre d'échantillons	1	1	6		3		2	
limite inférieur en cm	25	25	22	18/25	19	18/20	22	20/24
pH H_2O	8.1	8.2	7.8	7.4/8.3	7.9	7.7/8.1	7.6	7.5/7.7
pH KCl	7.6	7.7	7.6	7.4/7.7	7.4	7.1/7.6	7.2	7.1/7.3
$CaCO_3$-%	2.9	3.4	2.9	2.0/3.7	3.0	2.6/3.6	1.8	0.9/2.7
P total-%	0.03	0.05	0.03	0.02/0.03	0.03	0.02/0.03	0.03	0.02/0.03
N total-%	0.03	0.02	0.03	0.01/0.05	0.03	0.02/0.04	0.03	0.01/0.05
humus-%	1.0	0.8	0.8	0.6/1.5	1.0	0.8/1.3	1.0	0.6/1.4
N total/humus × 100	3.0	2.5	2.7	1.7/3.3	3.0	2.2/3.7	3.1	2.5/3.6

T.-G. plantaginetosum. (colonne 4). La comparaison des moyennes de ce dernier type et de l'*A.-S. polypodietosum*, dans la même région (colonne 3), montre que la teneur en carbonates de l'horizon A1, est un peu plus faible, la teneur en humus un peu plus forte. Les différences sont bien plus nettes entre le *T.-G. plantaginetosum* et le *T.-G. cladonietosum*, le pH de l'horizon A1, ne dépasse plus 7, la teneur en carbonates est toujours inférieure à 1 % et les teneurs en humus peuvent atteindre des valeurs plus élevées (jusque 5,5 %).

L'horizon A2 montre également une décalcification nette, de sorte qu'ici le pourcentage en carbonates peut descendre sous 1 %; le pH KCl est encore supérieur à 7, la teneur en humus est d'environ 1 %.

En résumé, nous constatons que les différences pédologiques entre les variantes de l'*A.-S. polypodietosum*, sont faibles, du moins dans le cadre de nos analyses; et que les facteurs édaphiques expliquent tout

aussi peu la différence existant entre l'*A.-S. polypodietosum* et le *T.-G. plantaginetosum*; enfin qu'il existe une corrélation nette entre certains facteurs édaphiques et les sous-ass. du *T.-G.* (*plantaginetosum, cladonietosum*).

La grande différence floristique entre l'*A.-S. polypodietosum* et le *T.-G. plantaginetosum* est probablement due à des facteurs d'ordre microclimatologique. En effet, le premier groupement est lié exclusivement à des versants N, le deuxième est cantonné pratiquement dans les pannes. L'insolation est bien moins intense sur les pentes exposées au N, que dans les vallées des dunes. Ceci influence aussi bien la radiation totale reçue au sol; que sa distribution au cours de l'année, la température de l'air et du sol, l'humidité absolue et relative de l'air et peut-être l'humidité du sol.

Nous n'avons pas procédé à des mesures microclimatiques, mais il est hors de doute, que les oscillations des facteurs climatiques, sont de bien plus faibles amplitudes sur les versants N que dans les vallées. En général, il y règne un microclimat plus humide et plus atlantique que dans les dépressions, ainsi que l'atteste le grand nombre de mousses dans l' *A.-S. polypodietosum* (VAN DIEREN, 1934).

On peut justifier de la même façon, la différence entre l'*A.-S. polypodietosum* et l'*A.-S. cerastietosum* entre Katwijk et Noordwijk. Mais il est difficile d'expliquer pourquoi dans cette région se développe l'*A.-S. cerastietosum* dans les zones planes, tandis qu'entre Scheveningen et Wassenaar, c'est le *Taraxaco-Galietum* que l'on note dans les vallons des dunes; des facteurs historiques entrent peut-être ici en jeu.

Déjà plus haut, nous avons attiré l'attention sur le caractère plus fermé de l'*A.-S. polypodietosum* des dunes entre Katwijk et Noordwijk, en comparaison avec le même groupement de la région de Wassenaar. D'une manière plus générale, les dunes de cette zone se distinguent de celles des autres côtes néerlandaises, par l'absence presque totale d'arbustes et d'arbres. On n'y trouve pas *Betula pubescens* et *B. pendula*, *Crataegus monogyna* est rare, et même *Hippophae rhamnoides*, par ailleurs si répandu, est ici nettement moins bien représenté. De même les arbrisseaux de *Salix repens* et de *Ligustrum vulgare* y sont beaucoup moins communs, que par exemple au N de Scheveningen. La végétation des pentes N et des pannes y est constituée généralement d'une pelouse bien fermée de graminées et de plantes herbacées basses, qui physionomiquement donne l'impression d'être pâturée. Cependant, à notre connaissance, aucun pâturage n'a eu lieu depuis les dernières décades. Certes, cette région est visitée par de nombreuses personnes, et le piétinnement y est beaucoup plus important que dans les autres régions étudiées. De même il est reconnu que la densité des lapins y a été particulièrement grande, avant la déclaration de la myxomatose.

On pourrait expliquer par ces facteurs, l'abondance relative de *Cerastium arvense*, *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum odoratum*, *Hypochoeris radicata*, *Bromus mollis* et *Rosa pimpinellifolia*. De plus, on peut supposer que le voisinage des villages de pêcheurs, Katwijk et Noordwijk, et de l'arrière-pays d'horticulture, a systématiquement bloqué le développement des essences ligneuses. Les besoins en bois, aussi bien

pour le chauffage que pour la clôture des champs (argousier, duindoorn) ont été ici très grands dans les siècles passés, et la zone des dunes y est plus étroite que dans les régions avoisinantes.

De même on n'échappe pas aux spéculations, lorsqu'il s'agit d'expliquer les variantes ou sous-variantes, qui sont souvent remarquables, et qui reposent le plus souvent sur la présence ou l'absence d'une ou de plusieurs espèces (*Gentiana cruciata*, *Anthyllis vulneraria*, *Satureja acinos* et *S. vulgaris*, *Knautia arvensis*, etc.).

A notre sens, il s'agit plus d'un problème phytogéographique qu'écologique. Plusieurs espèces présentent dans la région des dunes, une distribution remarquable; elles sont très abondantes localement, et manquent totalement ou presque à peu de distance au nord ou au sud. Ainsi *Rosa pimpinellifolia* est très commun à Bergen, à Haarlem et entre Noordwijk et Katwijk, mais est connu de quelques stations seulement entre le Wassenaarse Slag et Scheveningen. Dans cette dernière région *Gentiana cruciata* est plus ou moins commun; il est sporadique entre le Wassenaarse Slag et Katwijk, et manque ailleurs complètement dans la région des dunes (l'espèce était connue dans les dunes près de Overveen au siècle dernier).

On pourrait citer bien d'autres exemples. Dans le District des Dunes, plusieurs régions se distinguent entre elles floristiquement; et l'on est parfois tenté de faire une comparaison avec les îles de Wadden, dont les différences floristiques s'expliquent en partie par leur isolement. Les variations édaphiques et climatologiques observées dans les diverses régions, sont impuissantes, dans la plupart des cas, à justifier ce phénomène. Il ne semble pas impossible, en effet, que la dispersion active de plusieurs espèces dans notre dition, ne soit nullement terminée, mais se trouve peut-être encore dans une phase relativement jeune. On ne considérera pas ici seulement la jeunesse du paysage des dunes récentes, mais aussi le fait, que jusque tout récemment, les dunes étaient très mobiles et n'offraient certes pas une station favorable à la plupart des espèces en cause. La présence et l'absence de certaines plantes dans des stations écologiquement semblables, seraient la conséquence d'un premier établissement, puis d'une dispersion de l'espèce.

C'est dans ce sens qu'il faut chercher l'explication des peuplements assez aberrants de Bloemendaal, caractérisés par l'abondance de *Rosa pimpinellifolia* et *Sanguisorba minor* (*A.-S. sanguisorbetosum*).

Le *Taraxaco-Galietum* est favorisé par la dent des lapins et un certain piétinnement, et ceci est encore plus vrai pour le *Festuceto-Galietum*. Cependant le *F.-G.*, plus que le *T.-G.*, est conditionné par des facteurs pédologiques plutôt que par des différences dans l'intensité et le genre de pâturage.

WESTHOFF (1947, msc.) a effectué quelques analyses pédologiques du *F.-G. koelerietosum* de Texel (3) et du *F.-G. agrostidetosum* de Vlieland et Terschelling. Il examina l'horizon de 2 à 8 cm. La teneur en carbonates (en majorité $CaCO_3$; 0,1–0,4 %, moyenne 0,3 %) et le pH H_2O (6,0–6,7, moyenne 6,5), étaient les plus élevés dans le *F.-G. koelerietosum*. Dans le *F.-G. agrostidetosum*, la teneur en carbonates

varie de 0,03 % à 0,12 %, (moyenne 0,06 %) et le pH de 5,4 à 6,3 (moyenne 6,0). On constate donc une diminution des pourcentages des carbonates et du pH dans l'ordre suivant: *T.-G. plantaginetosum*, *T.-G. cladonietosum*, *F.-G. koelerietosum*, *F.-G. agrostidetosum*, (cf. Tableau IV, colonne 4 et 5, horizon A1). Les principales différences phytosociologiques sont parallèles à ces phénomènes. De même que dans le *T.-G.*, la teneur en humus du *F.-G.* est la plus élevée dans la sous-association pauvre en calcaire; dans le *F.-G. koelerietosum* cette teneur est de 2–4 % (moyenne 3,2 %) contre 2,5–5,5 % (moyenne 4,2 %) dans le *F.-G. agrostidetosum*. Le *F.-G.* de Goeree, qui comporte aussi bien des éléments du *koelerietosum* que de l'*agrostidetosum*, a selon WEEVERS (1940), un pH d'environ 6,0, ce qui concorde avec les données précédentes.

L'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum* est notée aux expositions chaudes des vieilles digues dans la zône côtière, "là surtout, où la digue est constituée par un mélange d'un peu d'argile et de beaucoup de sable calcarifère" (Weevers). Le pâturage est toujours plus ou moins intense, ce qui se traduit clairement dans la végétation.

Ce milieu s'écarte notablement de celui du *T.-G.* et du *F.-G.*, par le pâturage plus sévère et la richesse en particules fines (argile) partiellement aussi par la teneur plus élevée en calcaire. L'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* possède en commun avec l'*A.-S.* un sol riche en calcaire, mais il est remarquable de constater que la première association se rencontre surtout à l'exposition S, la deuxième à l'exposition N. Notons, en parfaite concordance avec ces faits, que les deux associations possèdent un certain nombre d'espèces, dites calcicoles, tandis que les éléments du *Polypodieto-Empetretum*, qui transgressent fortement dans l'*A.-S. polypodietosum*, ainsi que les nombreuses mousses de l'*A.-S. polypodietosum*, manquent dans l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* D'un autre côté, on peut supposer qu'il existe une certaine compensation entre le microclimat plus humide de l'*A.-S.* et le bilan hydrique meilleur du sol plus argileux de l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.*

6. DISTRIBUTION DES GROUPEMENTS ÉTUDIÉS

Les quatre associations étudiées plus haut, sont toutes cantonnées dans le secteur boréo-atlantique. Le *Festuceto-Galietum* possède l'aire la plus vaste. Aux Pays-Bas, le *F.-G.* est surtout connu du district de Wadden. Au sein de ce district, la teneur en calcaire du sable des dunes, n'est pas partout également faible et dans la plupart des cas, ce facteur détermine la sous-association, d'une manière sans doute décisive. On rencontre le *F.-G. agrostidetosum* dans les régions les plus pauvres en calcaire, soit à Ameland (BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW, 1936), Terschelling (WESTHOFF, 1947), Vlieland (idem; DE VRIES, 1950) et peut-être à SCHOORL (cf. DE LEEUW, 1938). Par contre le *F.-G. koelerietosum* domine sur l'île de Texel, relativement riche en calcaire. (WESTHOFF, 1947; DEN HARTOG, 1951). Nous ne connaissons malheureusement aucun relevé de Schiermonnikoog, la zône la plus calcaire du District de Wadden, où ce groupement existe sans aucun doute.

En dehors du District de Wadden, le *F.-G.* a été signalé, assez tôt dans les dunes de l'intérieur, par DE LEEUW (1938) de Noordwijkerhout et par WEEVERS (1940) de l'ancien paysage de Goeree. Nous mêmes avons trouvé cette association à Noordwijkerhout (cf. Tableau III, colonne 3) et à Loosduinen (relevés inédits). Dans les dunes intérieures, on note aussi bien la sous-association à *Agrostis tenuis* (par ex. à Noordwijkerhout) que celle à *Koeleria albescens* (ex. Loosduinen).

Enfin, dans les jeunes dunes, on ne trouve que localement le *F.-G. koelerietosum*, dans des vallées sèches, fortement décalcifiées, entre autres près de Bloemendaal et De Zilk (relevés personnels inédits). Cependant, en règle générale, les vallées sont occupées ici par le *Taraxaco-Galietum*.

L'aire du *F.-G.* s'étend en dehors de notre pays, aussi bien vers le nord-est que vers le sud-ouest. TUEXEN (1937) signale le groupement, sous forme de pâture à moutons dans les anciennes dunes des îles septentrionales et orientales de la Fries, où des éléments plus continentaux s'introduisent dans l'association: *Dianthus deltoides* et *Thymus serpyllum* ssp. *angustifolius*.

Cette tendance est encore plus accentuée dans le *F.-G.* du Danemark. En plus des deux espèces précitées, IVERSEN (1936) signale dans les pelouses sèches des dunes de Skallingen, *Silene otites*, tandis que *Koeleria albescens*, élément atlantique, y est remplacé par *Koeleria glauca*, nettement continental. En même temps, le rôle joué dans le *F.-G.* des Pays-Bas par *Festuca ovina*, diminue en importance; en plus de *Agrostis tenuis*, les dominants sont ici *Sieglingia decumbens* ou *Festuca rubra*, sous-var. *arenaria*. A Tvaersted (Jutland septentrional) on note dans les relevés de BÖCHER (1954, Tableau III, no. 11 et 12) encore d'autres espèces à distribution continentale, notamment *Knautia arvensis* et *Geranium sanguineum* (abondant). Quoique ces groupements danois montrent une similitude nette avec le *F.-G. agrostidetosum*, on peut se demander s'il ne convient pas de les classer dans une association différente (vicariante).

On rencontre aussi au voisinage de Kattegat et de Oostzee, des groupements qui relèvent sans doute du *F.-G.* Nous visons ici la côte nord de Sjaelland (BÖCHER, 1945) et le "Lübecker Bucht" (ONNO, 1933, "Festucetum ovinae"). La présence locale dans ces groupements de *Armeria vulgaris*, *Plantago maritima* et de *Honckenya peploides*, est remarquable.

En direction du sud-ouest, le long de la côte belge, on trouve le prolongement du *F.-G.*, qui est connu des anciennes dunes des îles hollandaises méridionales et zéelandaises. L'association peut s'y développer, aussi bien à partir de groupements du *Koelerion*, suite à un lessivage intense et profond du sol, que directement à partir de placages de sables pauvres en carbonates, déposés localement à l'occasion de rupture de digues. (Sable à *Cardium*, LEBRUN *et al.*, 1949). Les données les plus méridionales proviennent de Lombartzijde et de Westende (MASSART, 1907–1908; LOUIS et LEBRUN, 1942). Le *F.-G.* est inconnu de la côte française du Canal.

La présence du *F.-G.* en Angelterre n'est pas encore certaine. Les

publications de PEARSALL (1934), TANSLEY (1949) et SALISBURY (1952) permettent quelques conclusions en ce sens.

Le *F.-G.* semble manquer en Irlande, dont la végétation a été récemment étudiée et décrite en partie par divers auteurs.

Bien plus restreinte est l'aire du *Taraxaco-Galietum*, que l'on peut, en gros, considérer comme une association vicariante du *F.-G.*, dans le District des Dunes, du continent hollandais. Quoique la description donnée au Ch. 3, soit principalement basée sur des groupements rencontrés entre Scheveningen et le Wassenaarse Slag, l'association s'étend aussi ailleurs dans le District des Dunes, d'une manière plus ou moins générale. Elle manque cependant entre Katwijk et Noordwijk. Les deux sous-associations ne semblent pas liées à une partie quelconque de l'aire.

On ne doit pas s'attendre à trouver le *T.-G.* en dehors de la Hollande, étant donné que les caractères les plus spécifiques de l'association (richesse en espèces et individus de *Taraxaca*, et présence constante de *Viola rupestris*) sont particuliers au District des Dunes en Hollande. Il existe certes, une parenté évidente avec d'autres groupements du *Koelerion*, notamment avec le *Tortuleto-Phleetum ononidetosum* Heinemann, des dunes belges (LEBRUN *et al.*, 1949). L'association à *Viola curtisii* et *Syntrichia ruralis*, décrite de l'Irlande par BRAUN-BLANQUET et TUEXEN, est une vicariante du *Tortuleto-Phleetum* des dunes continentales; les relevés dans lesquels *Tortula ruralis* joue un role subordonné, montrent en effet une affinité avec le *T.-G.* (BRAUN-BLANQUET et TUEXEN, 1952, Tableau 46). A ce propos on consultera également BÖCHER (1954).

De même, il existe une certaine parenté avec les pâturages des dunes écossaises ("machair"), ces derniers sont en général plus pauvres en espèces et abritent plus d'éléments typiques des prairies, mais peuvent avoir plusieurs espèces du *T.-G.* entre autres: *Linum catharticum*, *Polygala vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Thymus serpyllum*, *Avena pubescens*, *Carex flacca*, *Galium verum*, etc. (BARKMAN, 1950; MACLEAD, 1951; GIMINGHAM *et al.*, 1951).

L'*Anthyllideto-Silenetum* est également cantonné à la région des dunes entre Bergen et la Haye. La largeur des dunes est ici remarquablement large. Ce facteur est important, car l'association n'atteind son développement optimum qu'à une certaine distance de l'estran. Entre Scheveningen et Katwijk, l'*A.-S.* se trouve surtout dans une zône située à 300–1000 m de l'estran; entre Katwijk et Noordwijk, l'association sous une forme quelque peu appauvrie, s'avance plus près de la mer.

L'*A.-S. polypodietosum* existe dans toute la région. De même, la variante à *Salix repens* se rencontre partout, mais est rare entre Katwijk et Noordwijk. Les deux autres sous-associations ont une distribution très locale: l'*A.-S. cerastietosum* est principalement localisé dans les dunes entre Katwijk et Noordwijk, l'*A.-S. sanguisorbetosum* dans les dunes de Bloemendaal. Nous avons déjà signalé le caractère local des sous-variantes.

Le fait que l'*A.-S.* manque dans les dunes du continent au sud de

la Haye, s'explique problablement par leur médiocre largeur et peut aussi être la conséquence d'une influence humaine plus intense. Il est cependant remarquable que plus au sud, l'*A.-S.* manque dans sa forme caractéristique, quoique des fragments existent encore dans la zône étendue des dunes de Voorne. Plusieurs espèces les plus typiques manquent ici, ou sont notablement plus rares: (*Gentiana cruciata, Orobanche picridis, Satureja acinos, Viola rupestris, Arabis hirsuta, Erigeron acer, Picris hieracioides*). Dans la région des estuaires, d'autres espèces transgressent aussi bien dans l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* (entre autres *Carlina vulgaris* et *Ranunculus bulbosus*). A la côte belge, l'association à *Anthyllis maritima* et *Thesium humifusum* Heinemann, remplace l'*A.-S.* (LEBRUN *et al.*, 1949). La limite septentrionale de l'*A.-S.* se trouve à Bergen. Dans le District de Wadden, l'*A.-S. polypodietosum* est remplacé par le *Polypodieto-Empetretum* et l'association à *Salix repens* et *Thalictrum minus* (Schiermonnikoog). Les espèces du *Bromion*, caractéristiques de l'*A.-S.* manquent ici presque totalement.

Le long de la côte danoise, la teneur en carbonates du sable des dunes, est localement plus élévée, et l'on y retrouve dans les pelouses fermées un nombre remarquable d'espèces du *Bromion* et à aire souvent continentale.

Quoique ces groupements rappelent l'*A.-S.*, les différences floristiques sont grandes. On remarque dans les pelouses des dunes à Bulbjerg, Hjörring et Tvaersted (Jutland septentrional) entre autres les espèces suivantes: *Geranium sanguineum* (très commun), *Thymus serpyllum* ssp. *angustifolius, Koeleria glauca, Artemisia campestris, Thalictrum minus* var. *dunense, Potentilla verna, Pulsatilla pratensis, Anthyllis vulneraria* et *Pimpinella saxifraga* (BÖCHER, 1954; BARKMAN *et al.*, 1956).

Ces groupements du Jutland septentrional présentent avec l'*A.-S.* une différence importante, en ce que les espèces généralement répandues dans le *Corynephorion* de l'Europe occidentale, sont ici plus abondantes. D'un autre côté, certaines des espèces citées plus haut, semblent transgresser dans le *F.-G. agrostidetosum* ou dans des groupements vicariants de Skallingen, de sorte que la limite entre pelouses sur substrat plus ou moins riche ou pauvre en carbonates, semble ici plus difficile à tracer que dans la zône côtière néerlandaise.

Des dunes parfois très riches en calcaire se rencontrent en divers endroits de la côte anglaise et écossaise. Elles y sont le plus souvent pâturées, et de plus les lapins y étant très nombreux, avant la myxomatose, les dunes moins jeunes portent en général une pelouse fermée. Les arbustes y sont rares. Quoique ces pelouses aient en commun plusieurs espèces, les différences locales sont importantes, et comme chez nous, chaque région a ses spécialités (HEPBURN, 1944). Ainsi *Rosa pimpinellifolia* est également très localisé dans les dunes anglaises. Il est difficile de se faire une idée exacte des groupements de ce pays, car les relevés d'individus d'association manquent, et la littérature anglaise cite une liste synthétique de plantes croissant dans une zône déterminée. Un grand nombre d'espèces de l'*A.-S.* se rencontrent dans les dunes calcaires d'Angleterre et d'Ecosse, ainsi *Anthyllis vulneraria, Botrychium lunaria, Arabis hirsuta, Carlina vulgaris, Erigeron*

acer, *Pimpinella saxifraga*, *Ranunculus bulbosus* et *Thalictrum minus* (HEPBURN, 1944; TANSLEY, 1949; GIMINGHAM, 1951; SALISBURY, 1951). D'un autre côté, des graminées communes dans l'*A.-S.* y font défauts (*Calamagrostis epigeios*, *Avena pubescens*, *Koeleria albescens*) ou y sont du moins beaucoup plus rares. De même, *Koeleria gracilis*, vicariant en certaines régions, et peu commun. Vu le grand nombre d'espèces communes, et le milieu analogue, WESTHOFF *et al.*, (1946) ont conclu à la présence de l'*A.-S.* dans les dunes calcaires d'Angleterre. Des recherches ultérieures sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

L'*A.-S.* manque en Irlande; un groupement affine, l'association à *Camptothecium lutescens* et *Asperula cynanchica*, Br.-Bl. et Tx. 1952, est décrit de la côte occidentale.

Enfin l'association à *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium scabrum* est notée dans sa forme la plus riche, dans les îles sud-hollandaises et zéelandaises. Ici se rejoignent les deux voies d'immigration, par où les espèces méditerrannéennes et les espèces continentales ont pu atteindre nos dunes: d'une part la côte franco-belge formée dans sa partie septentrionale par des formations calcaires et des sables calcarifères, d'autre part les grandes rivières: Rhin, Meuse et Escaut.

L'extension de cette association au-delà de cette région, ne peut encore être déterminée avec certitude. Quelques relevés, pris par DE LEEUW à la côte française dans le Nord (Franceville et Le Home), sont rapportés à l'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* (Tableau III, colonne 16); des groupements semblables ont été notés également en Belgique, notamment à Breedene et à Mariakerke.

LEBRUN *et al.* (1949) ne mentionnent pas l'association. Il est nécessaire de mieux préciser d'abord les limites de notre association avec l'ass. à *Anthyllis vulneraria* et *Thesium humifusum*.

L'ass. à *Anthy. v.* et *Trif. sc.* n'a pas été observée au nord de la région des estuaires.

7. REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Professeur Dr. H. J. Venema, le Dr. V. Westhoff et l'Ing. H. Doing Kraft, pour l'intérêt constant qu'ils nous ont témoigné et la critique bienveillante qu'ils ont exercée au cours de la préparation et de la rédaction de cet article.

Notre reconnaissance va aussi au Dr. W. C. de Leeuw, et aux Ings. H. Doing Kraft et J. Vlieger, qui ont mis à notre disposition leurs relevés, ainsi qu'au Dr. V. Westhoff qui nous a permis de consulter le manuscrit mentionné dans la bibliographie.

Nous exprimons notre gratitude à tous ceux qui ont bien voulu se charger de la détermination de certaines plantes: le Professeur Ing. J. L. van Soest (Taraxacae), le Dr. R. A. Maas Geesteranus (Lichenae) et J. J. Barkman (Musci et Hepaticae).

Nous sommes reconnaissants envers les entreprises hydrologiques et les conseils d'administration des polders (hoogheemraadschappen), qui nous ont accordé un libre accès à leurs terrains en vue de notre recherche. Il convient de citer particulièrement le "Duinwaterleiding"

de la Haye, grâce auquel il nous a été possible en outre, de procéder à l'analyse d'échantillons pédologiques.

Nous remercions également S. van der Werf, qui s'est chargé de dessiner le schéma illustrant cet article.

Enfin, nous exprimons notre reconnaissance au Dr. W. Mullenders pour la traduction consciencieuse de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

BARKMAN, J. J. 1950. Duinvegetaties van Noord-Schotland, Ned. Kruidk. Arch. *57*: 145–148.

BARKMAN, J. J., W. G. BEEFTINK, J. H. A. BOERBOOM, H. DOING KRAFT, P. TIDEMAN, W. VAN ZEIST et I. S. ZONNEVELD. Verslag van de 2e internationale plantensociologische excursie naar Noord-Friesland en Jutland van 1–8 juli 1956 (stencil).

BÖCHER, T. W. 1941. Beiträge zur Pflanzengeographie und Ökologie Dänischer Vegetation, I. Dan. Biol. Skrifter II, no. 1.

BÖCHER, T. W. 1945. Beiträge zur Pflanzengeographie und Ökologie Dänischer Vegetation II, Dan. Biol. Skrifter IV, no. 1.

BÖCHER, T. W. 1954. Studies on European calcareous fixed dune communities, Vegetatio V–VI: 562–570.

BRAUN-BLANQUET, J. 1951. Pflanzensoziologie.

BRAUN-BLANQUET, J. et W. C. DE LEEUW. 1936. Vegetationskizze von Ameland, Ned. Kruidk. Arch. *46*: 359–393.

BRAUN-BLANQUET, J. et M. Moor. 1938. Prodromus der Pflanzengesellschaften, Fasz. 5 (Bromion erecti).

BRAUN-BLANQUET, J. et R. TÜXEN. 1952. Irische Pflanzengesellschaften, Veröff. Geobot. Inst. Rübel *25*: 224–421.

BIJHOUWER, J. T. P. 1926. Geobotanische studie van de Bergerduinen.

DIEREN, J. W. VAN. 1934. Organogene Dünenbildung.

GIMINGHAM, C. H. 1951. Contributions to the maritime ecology of St. Cyrus, Kincardineshire. Part. II. The Sand-Dunes, Trans. Bot. Soc. Edinburgh *35*: 387–415.

GIMINGHAM, C. H., A. R. GEMMELL, P. GREIG-SMITH. 1951. The vegetation of a Sand-dune System in the Outer Hebrides, Trans. Bot. Soc. Edinburgh *35*: 82–96.

HARTOG, C. DEN. 1951. De Plantensociologische structuur van de Binnen-Geul, Ned. Kruidk. Arch. *58*: 141–175.

HEPBURN, I. 1944. The vegetation of the Sand Dunes of the Camel Estuary, North Cornwall, Journ. Ecol. *32*: 180–192.

IVERSEN, Joh. 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel der Vegetationsforschung.

JESWIET, J. 1913. Die Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen.

LEBRUN, J., A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VANDEN BERGHEN. 1949. Les Associations végétales de Belgique.

LEEUW, W. C. DE. 1934. De duinvegetatie van Voorne, Natura *33*: 146–152.

LEEUW, W. C. DE. 1938. De matig en zeer droge graslanden, Natura *37*: 67–72.

LOUIS, J. et J. LEBRUN. 1942. Premier aperçu sur les groupements végétaux en Belgique.

MACLEOD, A. M. 1951. Some Aspects of the Plant Ecology of the Island of Barra, Trans. Bot. Soc. Edinburgh *35*: 67–81.

MASSART, J. 1907–'08. Essai de Géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique, Rec. de l'Inst. bot. Léo Errera 7.

MELTZER, J. 1940. De Bromion- en Corynephoriongezelschappen van onze duinen, dans: Onze droge graslanden (stencil).

ONNO, M. 1933. Die Standformation an der mittleren Lübecker Bucht, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. *51*: 232–266.

PANNEKOEK, A. J. 1956. Geologische geschiedenis van Nederland.

PREISING, E. 1950. Nordwestdeutsche Borstgras-Gesellschaften, Mitt. der Flor.-soz. Arb.-gem. N.F. *2*: 33–42.

SALISBURY, E. 1952. Downs and Dunes.
SLEEN, W. G. N. VAN DER. 1912. Bijdrage tot de kennis der chemische samenstelling van het duinwater in verband met de geo-mineralogische gesteldheid van den bodem.
SOEST, J. L. VAN. 1929. Plantengeografische districten in Nederland, De Levende Natuur *33*:311–318.
SOEST, J. L. VAN. 1952. Plantengeografische districten van Nederland, dans: H. HEUKELS et W. H. WACHTER: Beknopte schoolflora voor Nederland.
TANSLEY, A. G. 1949. The British Islands and their vegetation.
TESCH, P. 1920–1930. Duinstudies, Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen. 37–47 (série de 13 articles).
TÜXEN, R. 1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands, Mitt. d. Flor.-soz. Arb.-gem. in Niedersachsen *3*:1–170.
TÜXEN, R. 1955. Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften, Mitt. d. Flor.-soz. Arb.-gem. N.F. *5*: 155–176
TÜXEN, R. 1956. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Wegweiser durch die pflanzensoziologisch-systematische Abteilung des botanischen Garten Bremen.
TÜXEN, R. et E. PREISING. 1951. Erfahrungsgrundlagen für die pflanzensoziologische Kartierung des westdeutschen Grünlandes, Angewandte Pflanzensoziologie 4.
VRIES, V. DE. 1950. Vlieland, landschap en plantengroei.
WEEVERS, TH. 1940. De flora van Goeree en Overflakke dynamisch beschouwd, Ned. Kruidk. Arch. *50*:285–355.
WESTHOFF, V. 1947. The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel.
WESTHOFF, V. 1947. De duin- en schorrevegetaties van Terschelling. Vlieland en Texel 111–122, Tableau 87 (msc.)
WESTHOFF, V. 1951. De vegetatie, dans: „Het Natuurmonument De Beer".
WESTHOFF, V. 1953. Landschap en plantengroei van Voorne's Duin, Natuur en Techniek 21, 5.
WESTHOFF, V. 1954. Landschap en Plantengroei van Schiermonnikoog, Natuur en Techniek 22, 5 et 6.
WESTHOFF, V., J. W. DIJK, H. PASSCHIER et G. SISSINGH. 1946. Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland.
WESTHOFF, V. et MIEK E. HOFFMANN. 1951. Flora en vegetatie van de Verbrande Pan bij Bergen (N.H.), De Levende Natuur *54*:45–51, 74–79, 92–98.