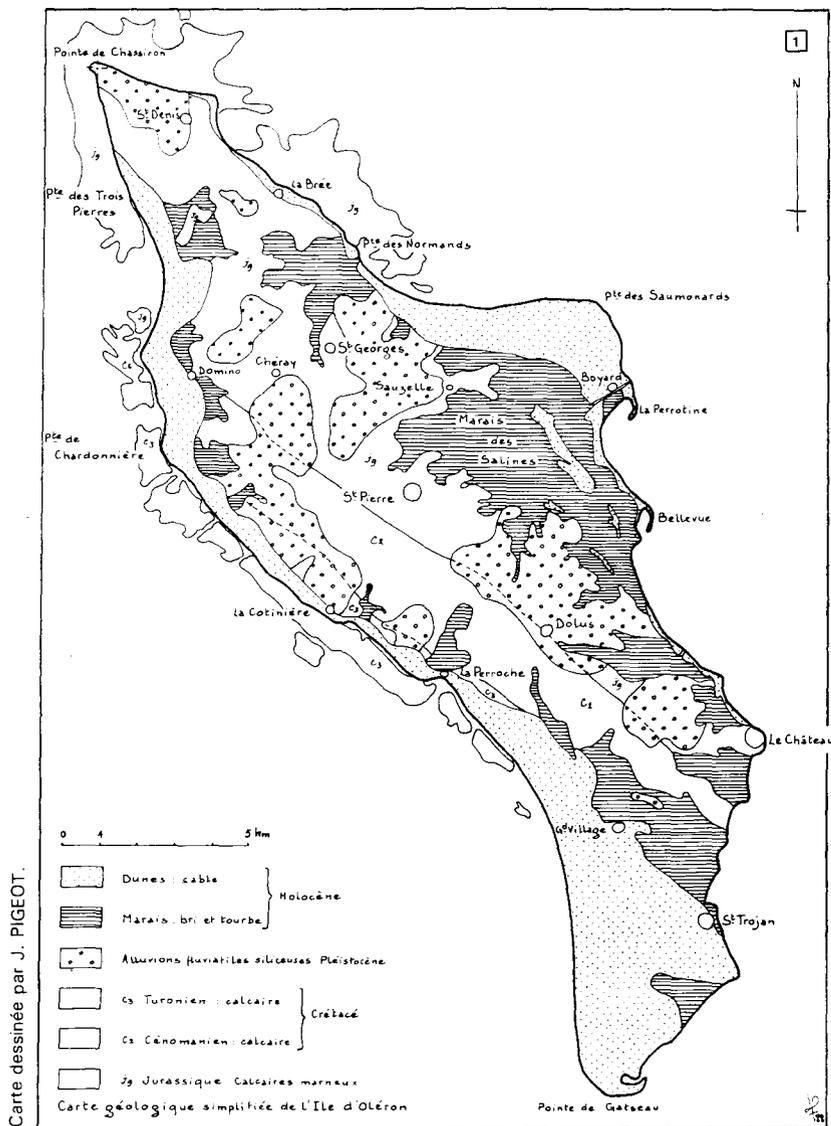


II^{es} Journées phytosociologiques du Centre-Ouest :

Quelques aspects de la végétation oléronnaise

par M. BOTINEAU (1), J.-B. BOUZILLÉ (2),

A. GHESTEM (1), C. LAHONDÈRE (3), J. PIGEOT (4)



(1) M.B. et A.G. : Faculté Pharmacie, 2 rue Docteur Marcland, 87000 LIMOGES.

(2) J.-B. B. : 203 Le Moulin Guérin, Landeronne, 85150 LA MOTHE-ACHARD.

(3) C.L. : 94 avenue du Parc, 17200 ROYAN.

(4) J.P. : 11 rue des Alizés, La Gaconnière, 17480 LE CHATEAU D'OLERON.

Préambule

Pour la deuxième année consécutive, un certain nombre de personnes intéressées par l'étude du milieu végétal selon l'approche phytosociologique se sont retrouvées pour une mini-session, qui s'est déroulée les dimanche et lundi de Pentecôte 1987.

Ces journées ont été consacrées à l'étude de quelques milieux de la moitié sud de l'île d'Oléron.

Ainsi se sont réunis cette année : M. BOTINEAU, J.-B. BOUZILLÉ, L. CARLES, A. GHESTEM, C. LAHONDÈRE, R. MAUPIN et J. PIGEOT.

Parmi les îles de la côte charentaise, Oléron est certainement celle qui a été la plus visitée par les botanistes, et un certain nombre de milieux ont fait l'objet de publications, aussi bien floristiques que phytosociologiques.

De nombreuses références concernant la flore et la végétation phanérogamiques de l'île ont paru dans le bulletin de la S.B.C.O., nouvelle série :

SANDRAS, M., 1970 - *Omphalodes littoralis* Lehm. dans l'île d'Oléron, p. 22.

LAHONDÈRE, Ch., 1975 - Compte rendu de l'excursion des 18 et 19 mai 1975 à l'île d'Oléron, pp. 23-29.

(St-Trojan ; Avail ; La Perroche ; Sables-Vignier ; Gatseau ; Dolus ; Boyardville ; forêt des Saumonards).

LAHONDÈRE, Ch., 1977 - Compte rendu des excursions effectuées en compagnie des professeurs et d'étudiants de la Faculté des Sciences de Besançon, les 6, 7, 8 et 9 septembre 1977, pp. 78-84 (journée du 9 septembre à l'île d'Oléron : pp. 83-84).

(Gatseau ; la Grande Plage de St-Trojan ; Vert-Bois ; la Gautrelle).

LAHONDÈRE, Ch., 1979 - Une station nouvelle de *Cistus monspeliensis* à l'île d'Oléron, pp. 56-58.

LAHONDÈRE, Ch., 1982 - Compte rendu de l'excursion du 3 mai 1981 à l'île d'Oléron, pp. 56-58.

(la Gautrelle ; la Nouette ; Sables-Vignier).

LAHONDÈRE, Ch., BOUZILLÉ, J.-B., 1983 - L'association à *Frankenia laevis* et *Limonium auriculae-ursifolium* sur les côtes du Centre-Ouest, pp. 17-21.

LAHONDÈRE, Ch., 1983 - Compte rendu de l'excursion du 19 septembre 1982 à l'île d'Oléron, pp. 189-192.

(Boyardville : Fort Royer).

DEMOLY, J.-P., 1985 - Les Cistes dans les îles de Charente-Maritime, pp. 83-94.

DEMOLY, J.-P., 1985 - Notes sur les stations de *Phillyrea* dans l'île d'Oléron, pp. 121-124.

LAHONDÈRE, Ch., 1986 - Compte rendu de l'excursion du 2 juin 1985, pp. 333-335.
(la Gautrelle ; la Nouette ; les Saumonards ; la Perrotine).

LAHONDÈRE, Ch., 1987 - Compte rendu de l'excursion du 25 mai 1986 à l'île d'Oléron, pp. 488-490.
(Gatseau).

Rappelons également que le numéro spécial 4, La Vie dans les Dunes du Centre-Ouest, où sont regroupées des études concernant la flore mycologique, les lichens, les bryophytes, les phanérogames, ainsi que divers aspects de la faune, s'applique naturellement à l'île d'Oléron.

Une brochure étudiée également la flore et la faune des milieux les plus remarquables de l'île :

LAHONDÈRE, Ch. PIGEOT, J., 1986 - L'île d'Oléron : ses richesses naturelles. Faune et flore, 30 pp..

N'oublions pas non plus le compte rendu des herborisations de la « Journée Ile d'Oléron », rédigé par L. RALLET, lors de la 86^e session extraordinaire de la Société Botanique de France (1960, Tome 107, pp. 11-13).

Ce même auteur avait publié auparavant :

RALLET, L., 1956 - Trois jours d'herborisation dans l'île d'Oléron. *Bull. Fédération fr. Soc. Sc. Nat.*, 5 : 109-120.

Egalement dans le Bulletin de la S.B.F., mentionnons la note suivante :

DUCHAUFOR, P., 1948 - Notes sur la végétation des dunes calcaires de l'île d'Oléron (Forêt Domaniale de St-Trojan), Tome 95, pp. 202-205.

Les références plus anciennes sont rares du fait des difficultés d'accès à l'île. Citons :

DELALANDE, J.-M., 1849 - Une seconde excursion botanique dans la Charente-Inférieure. *Annales Société Académique*, mars et avril 1849. Nantes.

SAVATIER, A., 1877 - Compte rendu d'excursion. *Annales*, vol. XIV.

JOUSSET, E., 1891 - *Ibidem*, vol. XXVIII.

Enfin, on trouvera encore des relevés de végétation effectués à Oléron dans les publications suivantes :

GÉHU, J.-M., FOUCAULT, B. de, 1982 - Analyse phytosociologique et essai de chorologie intégrée de l'hygrosère des dunes atlantiques françaises. *Documents phytosociologiques*, n.s. VII, 387-397. Camerino.
(Vert-Bois ; la Grande Plage de St-Trojan).

GÉHU, J.-M., GÉHU-FRANCK, J., 1975 - Les fourrés des sables littoraux du sud-ouest de la France. *Beitr., naturk. Forsch. Südw.-Deutschland*, 34, 79-94. Karlsruhe.
(Saint-Trojan ; Vert-Bois).

GÉHU, J.-M., GÉHU-FRANCK, J., 1979 - Les *Salicornietum emerici* et *ramosissimae* du littoral atlantique français. *Documents phytosociologiques*, n.s. IV, 349-358. Lille.
(lieux non précisés).

GÉHU, J.-M., GÉHU-FRANCK, J., 1984 - Sur les forêts sclérophylles de Chêne et de Pin maritime des dunes atlantiques françaises. *Documents phytosociologiques*, n.s. VIII, 219-231. Camerino.

(Vert-Bois ; la Rémigeasse ; Boyardville).

GÉHU, J.-M., PETIT, M., 1965 - Notes sur la végétation des dunes littorales de Charente et de Vendée. *Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, XVIII, n° 1, 69-88. Lille.

(Ileau ; St-Trojan ; Chaucre ; Saumonards).

VANDEN BERGHEN, C., 1963 - L'association à *Helichrysum stoechas* dans les dunes du littoral du sud-ouest de la France. *Vegetatio*, 11 (5-6), 317-324. Den Haag.

(St-Denis ; St-Georges ; Domino ; Chaucre ; le Château).

VANDEN BERGHEN, C., 1964 - Notes sur la végétation du S.W. de la France : 1) La végétation des dunes mobiles. *Bull. Jard. Botanique de l'Etat*, 34, 519-525. Bruxelles.

(Lieux non précisés).

VANDEN BERGHEN, C., 1965 - Notes sur la végétation du S.W. de la France : 2) La végétation herbacée des dunes maritimes fixées. *Bull. Jard. Botanique de l'Etat*, 35 (4), 355-362. Bruxelles.

(Saumonards ; la Gautrelle ; Chaucre).

VANDEN BERGHEN, C., 1965 - Notes sur la végétation du S.W. de la France : 3) La végétation des prés salés d'Oléron. *Bull. Jard. Botanique de l'Etat*, 35 (4), 363-367. Bruxelles.

(Dolus ; Boyardville ; St-Pierre ; le Château ; St-Denis).

Après une présentation du milieu physique (J. PIGEOT), sont présentés successivement les contacts entre vases salées et sables dunaires (C. LAHONDÈRE) à Boyardville et Gatseau, les contacts entre dune grise et forêt (M. BOTINEAU et A. GHESTEM) à Boyardville, Vert-Bois et Gatseau, enfin les marais saumâtres (J.-B. BOUZILLÉ) à La Perroche.

M.B. et C.L.

L'île d'Oléron : le milieu physique

L'île d'Oléron est située sur le littoral atlantique du département de la Charente-Maritime, à hauteur des embouchures de la Charente au nord et de la Seudre au sud.

C'est une île fusiforme orientée nord-ouest - sud-est. La plus grande longueur atteint 30 km et sa plus grande largeur une dizaine de kilomètres. La superficie de 175 km² en fait la plus étendue des îles métropolitaines après la Corse.

Elle est séparée du continent par les deux kilomètres du Pertuis de Maumusson au sud et le Coureau d'Oléron à l'est. Le Pertuis d'Antioche, large d'une douzaine de kilomètres, la sépare de l'île de Ré au nord.

C'est une île basse dont l'altitude est inférieure à 10 m si l'on ne tient pas compte des dunes qui culminent à 34 m près de Saint-Trojan. Les rivages sont en constante transformation : la côte rocheuse à l'ouest est attaquée par les houles et par les flots, alors que la côte sud-est se colmate avec les apports de sédiments argileux et sableux, d'origine fluvio-marine surtout.

Il est possible de distinguer en Oléron trois grands types de paysages ayant des vocations économiques diversifiées :

- le plateau calcaire, où est implanté essentiellement l'habitat, porte la vigne au nord et des friches au sud ;
- les forêts domaniales de pins maritimes et de chênes verts bordées de longues plages sableuses sont favorables à l'essor du tourisme actuel ;
- les marais ont une surface d'environ 30 km², soit plus du 1/6^e de l'île. Il faut distinguer les marais doux de la côte ouest et les marais salés de la côte est. Ces derniers représentent les 3/4 de la surface totale des marais et ont connu diverses activités depuis leur endigage au Moyen-Age. Initialement voués à la saliculture, ils ont été reconvertis avec l'essor de l'ostréiculture à la fin du siècle dernier à l'affinage de l'huître et maintenant, devant un recul de cette dernière activité, ils sont des lieux favorables au développement d'une aquaculture nouvelle semi-intensive (palourdes et crevettes japonaises essentiellement). Les parties émergées de ces marais sont encore une région propice à l'élevage.

1. Géologie :

1.1. Les terrains affleurants (cf. carte).

Les trois types de paysages décrits précédemment sont schématiquement liés à trois types de roches en affleurement :

- les calcaires qui constituent le plateau datent du Secondaire (Jurassique supérieur et Crétacé supérieur) ;

- les sables qui portent les forêts de pins maritimes et de chênes verts sont situés dans leur grande majorité en bordure de côte et se sont déposés à partir de 5 000 B.P. (*) ;

- les argiles constituent la roche des marais ; elles sont d'origine fluvio-marine et se sont déposées à partir de 5 000 B.P. pendant la phase terminale de la transgression flandrienne.

1.2. Histoire géologique sommaire :

- Les terrains du Jurassique supérieur (Portlandien) essentiellement constitués de calcaires argileux et de marnes se sont mis en place au cours d'une phase régressive vers - 145 Ma (Ma = million d'années) et comportent des formations à évaporites (gypse...) de faciès purbeckien. Ils affleurent surtout au nord d'Oléron où ils constituent les falaises et les platiers s'étendant depuis la Pointe des Trois Pierres à l'ouest jusqu'à la Pointe des Normands à l'est en passant par la Pointe de Chassiron.

- Puis pendant tout le Crétacé inférieur, soit environ de - 140 à - 100 Ma, Oléron comme toute la région nord-aquitaine est émergée et subit une érosion intense. C'est au début du Crétacé supérieur que la mer cénomaniennne transgressive dépose d'abord des argiles, des sables quartzeux et glauconieux à huîtres (*Exogyra columba*) et enfin des calcaires à huîtres et à rudistes (*Ichtyosarcolithes triangularis*) bien visibles dans la carrière de Matha près de Dolus. Puis la sédimentation devient plus carbonatée et homogène durant le Turonien dont les couches sont surtout visibles au niveau des estrans rocheux entre la Pointe de Chardonnière et la Perroche sur la côte ouest.

Les terrains secondaires (Jurassique et Crétacé) présentent au niveau d'Oléron un contact anormal d'orientation nord-ouest - sud-est considéré par certains comme une faille dont l'existence reste à prouver. Le contact anormal s'inscrit dans une tectonique caractérisée par de larges anticlinaux et synclinaux de même orientation nord-ouest - sud-ouest que la direction sud-armoricaine et contemporains de l'orogénèse pyrénéenne, soit fin Crétacé début Tertiaire (Eocène).

L'île appartient ainsi au flanc nord-ouest de l'anticlinal de Gémozac dont l'axe passe sensiblement par Fort Boyard entre Oléron et l'île d'Aix. En allant de cet axe vers le sud-ouest nous rencontrons :

- les terrains les plus anciens, notés J9, du Jurassique,
- puis les terrains plus récents du Crétacé : C2 pour le Céno-manien et C3 pour le Turonien.

Ces terrains secondaires ont dû subir une intense érosion pendant tout le Tertiaire. Une formation de faluns à La Morelière (entre Saint-Denis et Chassiron sur la côte est) datée du Redonien (fin Tertiaire : Pliocène entre - 7 et - 3 Ma) permet d'affirmer la présence à cette époque d'un golfe marin et, de plus, sa position en discordance sur les assises portlandiennes traduit que l'anticlinal de Gémozac devait être émergé.

La connaissance du Quaternaire se limite principalement à celle du Quaternaire récent. En effet, la plupart des terrains quaternaires plus anciens sont soit submergés par la remontée du niveau marin pendant la transgression flandrienne, soit enfouis sous le bri des marais. Toutefois, il faut noter que les terrains secondaires portent fréquemment des placages d'alluvions fluviatiles siliceuses constituées de sables

(*) B.P. : = before present ; le présent de référence étant l'année 1950.

argileux et de graviers quartzeux roulés. Ces placages dont l'épaisseur varie de quelques décimètres à trois mètres sont d'âge pléistocène (environ – 3 Ma à 10 000 B.P.). Ainsi les alluvions récentes se sont mises en place lors de la remontée de la mer flandrienne depuis environ 5 000 B.P.. En effet, la dernière glaciation (Würm IV) date de la fin du Pléistocène, soit environ 15 000 B.P. ; par conséquent, à cette époque l'eau de mer piégée sur les continents forme une calotte glaciaire et par suite le niveau marin est abaissé à la cote – 100 à – 120 m : c'est la **régression würmienne**. Le rivage est alors environ à 100 km à l'ouest de l'actuel. Ainsi les îles charentaises sont des collines de quelques dizaines de mètres d'altitude qui dominent des dépressions où se mettront en place les roches du marais. De plus, les fleuves surcreusent leurs vallées en aval abaissant leur profil de pente et il y a alors une érosion intense des terrains qui affleurent, notamment : calcaires et marnes jurassiques. Cette forte érosion engendre des sédiments qui s'accumulent sur le plateau continental actuel.

A l'Holocène (vers 8 000 B.P.), il y a un réchauffement du climat qui entraîne la fonte des glaces et par suite la remontée du niveau marin : c'est la **transgression flandrienne**. Vers 7 000 B.P., la mer est à l'entrée des Pertuis ; 5 000 B.P., elle arrive au niveau des dépressions et vers 2 100 B.P. le niveau de la mer se stabilise sensiblement au niveau actuel. Tous les marais étaient alors de vastes golfes et sans doute la ligne de rivage de cette époque correspondait-elle à la limite du plateau calcaire actuel.

C'est donc à l'abri de cordons sableux édifiés dans un premier temps que les eaux turbides de la mer flandrienne sont venues déposer dans un deuxième temps des particules argileuses qui sont les éléments essentiels de la roche des marais : le bri ou argile à scrobiculaires. La sédimentation de cette argile est aidée par la végétation halophile de l'époque. Par suite, il y a exhaussement du sol, ce qui entraîne un recul du rivage sans pour autant qu'il y ait abaissement du niveau de la mer.

Ainsi se sont mis en place les principaux marais salés d'Oléron, tous situés sur la côte est. Il faut noter que du côté ouest, les formations dunaires littorales ont empêché le drainage des eaux douces vers la mer et ont permis ainsi la création de plaines marécageuses et tourbeuses à l'origine des marais doux.

Actuellement, l'engraissement de la côte est où deux très belles flèches sableuses, la Perrotine et Bellevue, sont à l'origine des marais salés en très forte progression, est sous la double dépendance de facteurs naturels et humains. En effet, une importante activité conchylicole (ostréiculture notamment) facilite le piégeage et la sédimentation des particules présentes dans les eaux turbides du Bassin Marennes-Oléron. Elle est aidée par la présence des halophytes du schorre, de la haute slikke et d'importantes surfaces à *Zostera noltii* de la moyenne slikke.

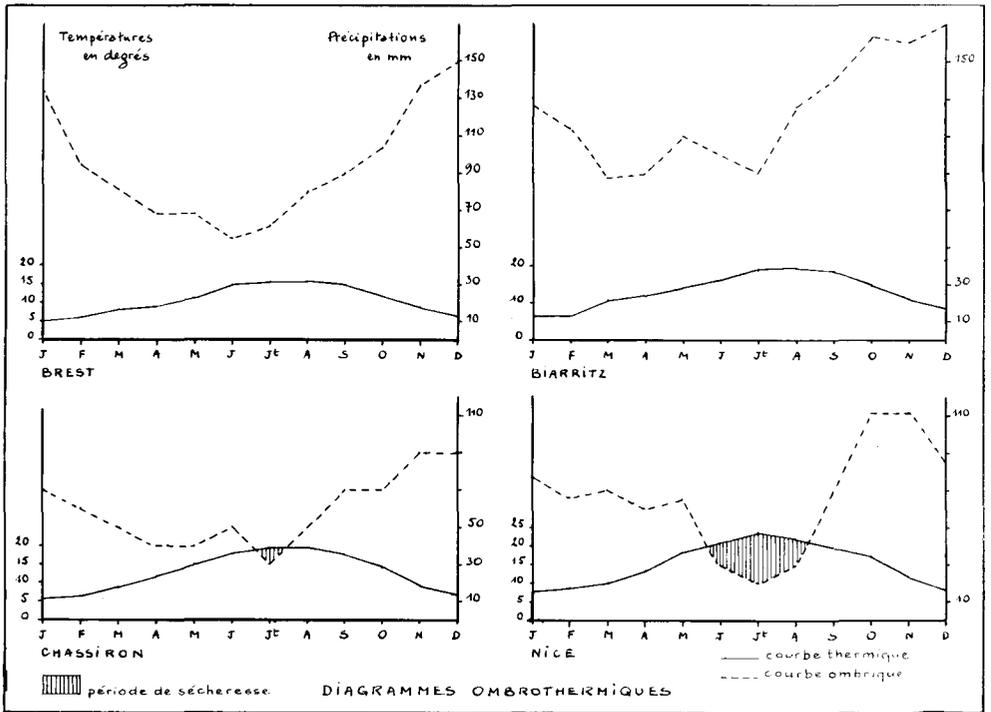
2. Climatologie.

L'île d'Oléron dispose d'une station météorologique basée au sémaphore de Chassiron à la pointe nord d'Oléron, et tenue par la Marine Nationale. Au sud, il existe un poste météorologique au Château d'Oléron.

Après avoir analysé les données de la Pointe de Chassiron et plus particulièrement les trois facteurs essentiels pour la vie végétale (température, ensoleillement et précipitations), nous essaierons de caractériser le climat d'Oléron par rapport à d'autres climats littoraux atlantiques et méditerranéens.

		ILE D'OLÉRON (POINTE DE CHASSIRON)											
Températures nocturnes		•••••											
Températures diurnes		•••••											
Ensoleillement		•••••											
Abondance des pluies		•••••											
Étalement des pluies		•••••											
Brouillards		•••••											
		JAN	FEV	MARS	AVR	MAI	JUIN	JUIL	AOUT	SEPT	OCT	NOV	DEC
Température minimale		Moyenne 10.1											
Température maximale		Moyenne 15.4											
Record de froid		-10	-9	-4	1	5	7	11	12	8	3	-2	-9
Record de chaleur		16	20	23	25	30	36	34	33	30	27	20	19
Hauteur de pluie		Total 71 cm											
Nombre de jours	avec gelée de chaleur	4	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3
	avec pluie	0	0	0	0	1	2	5	4	2	0	0	0
	avec pluie importante	16	13	13	11	12	10	11	10	12	13	15	17
	avec chute de neige	5	5	3	3	3	3	3	3	4	5	6	7
	avec brouillard	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		2	3	2	1	2	1	1	0	1	2	3	3

(Extrait de « La météo de la France. Tous les climats, localité par localité », de J. KASTLER et A. CHAMBRAUD. 1986. J.-Cl. Lattès).

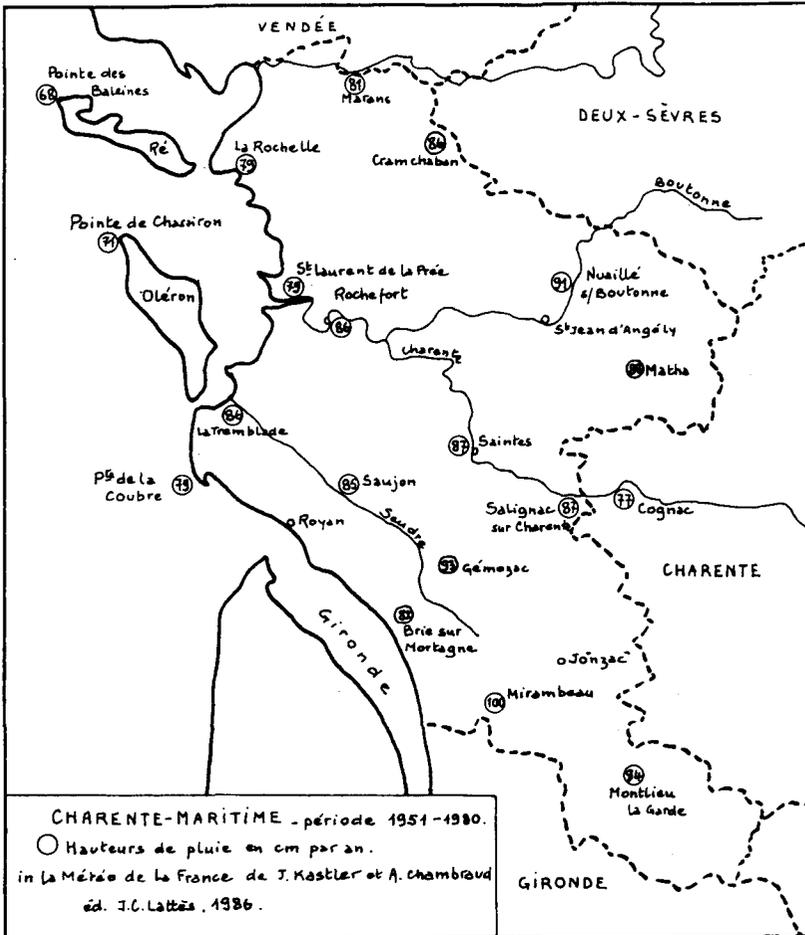


2.1. Les trois facteurs essentiels du climat.

- la température : la température moyenne est de 12,7°C avec des valeurs maxima en juillet et août de l'ordre de 22°C et des minima en janvier d'environ 4°C. Notons le faible écart thermique dû à la proximité de la mer.

- l'ensoleillement : il est de l'ordre de 2 500 heures par an pour la période 1951-70 avec 65 % d'heures ensoleillées en juillet et 30 % d'heures ensoleillées en décembre. Oléron fait partie de cette portion du littoral atlantique située entre Les Sables d'Olonne et l'estuaire de la Gironde qui dispose de l'ensoleillement maximum en France si l'on met hors concours le littoral méditerranéen.

- les précipitations : elles sont de l'ordre de 710 mm par an. Pour G. ESCOUROU : « La quantité de pluie sur la côte même varie entre 600 et 750 mm en fonction essentiellement de la côte qui provoque tantôt une convergence, tantôt une divergence



des masses d'air » ; de plus « la côte reçoit directement les masses d'air les plus humides de nord-ouest, d'ouest, de sud-ouest » mais « les nuages se forment surtout à l'arrière du rivage » car « la faible rugosité et la présence des marais... empêchent, en été surtout, la convection et par suite le développement des nuages ». Les zones proches du rivage, comme Oléron, reçoivent donc moins de précipitations que l'intérieur, ce qui est confirmé par les données de la carte ci-jointe.

2.2. Caractère particulier au climat oléronnais :

Il est intéressant de comparer le climat oléronnais à celui d'autres stations littorales atlantiques ou méditerranéennes en réalisant des diagrammes ombrothermiques (cf. doc.).

Nous constatons qu'Oléron présente comme Nice une période de sécheresse. Toutefois cette période est moins importante que celle de la station méditerranéenne et s'étale seulement du 15 juin au 15 juillet.

Nous notons que les deux autres stations atlantiques n'ont pas de période de sécheresse.

Ainsi le climat d'Oléron avant tout océanique présente des hivers doux et courts et des étés frais et longs, mais la présence de cette période de sécheresse lui confère un caractère méditerranéen justifié par la présence de nombreuses espèces végétales méditerranéennes dont notamment *Cistus monspeliensis*, *C. laurifolius* et *C. salvifolius*.

J. PIGEOT

Bibliographie sommaire

1/ Géologie :

- ANDRÉ, X., 1986 - Elaboration et analyse de cartes bathymétriques détaillées du proche plateau vendéo-charentais (Golfe de Gascogne). Reconstitution des paléorivages de la Transgression holocène. Thèse 3^e cycle. Bordeaux I.
- BOURGUEIL et MOREAU, 1976 - Carte géologique de la France au 1/50 000^e. Île d'Oléron, n^o 657. B.R.G.M..
- GABILLY et coll., 1978 - Coll. guides géologiques régionaux ; Poitou-Vendée-Charentes. Masson.
- JEANJEAN, V., 1983 - Le littoral de l'Île d'Oléron : étude géomorphologique. Mémoire de maîtrise. Faculté de Géographie. Tours.
- REGRAIN, R., 1980 - Géographie physique et télédétection des marais charentais. Chez l'auteur.
- TESSON, M., 1973 - Aspects dynamiques de la sédimentation dans la baie de Marennes-Oléron (France). Thèse 3^e cycle. Bordeaux I.
- VERGER, F., 1968 - Marais et Wadden du littoral français ; étude de géomorphologie. Biscaye frères. Bordeaux.

2/ Climatologie :

- DELMAS, Y. et coll., 1975 - Littoral et forêt de la Coubre. A.P.M.C.. Royan.
- ESCOUROU, G., 1982 - Le climat de la France. Coll. Que sais-je ? n^o 1967. P.U.F.. Paris.
- KASTLER, J. et CHAMBRAUD, A., 1986 - La météo de la France. Tous les climats, localité par localité. J.-Cl. Lattès.

Les contacts vases salées sables dunaires

I - A Boyardville - La Perrotine.

A La Perrotine, une petite flèche de sable s'étend du nord au sud, limitant vers l'ouest une zone marécageuse. Cette dernière est colonisée par diverses associations de la slikke et du schorre, essentiellement :

- = le *Spartinetum maritimae* Corillion 1953 avec la coprésence des deux spartines : *Spartina townsendii* et *Spartina maritima* ;
- = le *Puccinellio maritimae - Arthrocnemum perennis* J.-M. Géhu 1976 ;
- = le *Bostrychio-Halimionetum portulacoidis* R. Tx. 1963 ;
- = l'*Agropyro-Suaedetum verae* J.-M. Géhu 1976.

Les sables constituant la flèche sont des dépôts récents puisque postérieurs à 1900 : de la mer vers l'ouest, c'est-à-dire vers la dépression marécageuse, ils sont successivement colonisés par :

- = l'*Atriplicetum laciniatae* R. Tx. 1950 *typicum*, qui semble évoluer vers la sous-association *salsoletosum sodae* J.-M. Géhu 1969, puisque nous y avons relevé la présence de *Salsola soda*, mais sans les autres différentielles de cette sous-association ;
- = l'*Euphorbio-Agropyretum junceiforme* R. Tx. 1945 ;
- = l'*Artemisio-Ilydii-Ephedretum distachyae* Géhu et Sissingh 1974, dont M. BOTINEAU signale par ailleurs l'instabilité.

L'*Euphorbio-Ammophiletum arenariae* R. Tx. 1952 n'est donc pas présent dans le secteur étudié. L'intérêt de ce dernier réside essentiellement dans les contacts entre l'*Agropyro-Suaedetum verae* et l'*Artemisio-Ephedretum distachyae*. Une mosaïque d'associations caractérise cette zone assez fréquentée l'été par les passages de touristes, parcourue par les lapins, très instable et envahie par la mer lors des plus fortes marées ou au cours des tempêtes.

1 - Le *Frankenio-Limonietum lychnidifolii* Lemée 1952

C'est ici l'ensemble le mieux représenté à ce niveau ; nous y avons effectué le relevé 1 : (voir page suivante)

Il faut relever ici l'absence de l'une des deux caractéristiques de l'association (*Frankenia laevis*) présente cependant non loin de là, la seule présence parmi les espèces des unités supérieures de *Puccinellia maritima* et le nombre relativement important des compagnes psammophiles. Ceci est dû à la proximité immédiate de l'*Artemisio-Ephedretum*. D'autres relevés effectués en dehors de ces journées nous ont permis de noter à La Perrotine, au sein du *Frankenio-Limonietum*, d'autres espèces psammophiles : *Honkenya peploides*, *Herniaria ciliolata*, *Koeleria glauca* (i. K. *albescens*), surtout.

Surface en m ²	1
Recouvrement : Phanérogames (%)	80
Bryophytes (%)	5
Lichens (%)	2
Caractéristiques de l'association :	
<i>Limonium auriculae-ursifolium</i>	2
Espèces des unités supérieures (<i>Asteretea tripolii</i> , <i>Glauco-Puccinellietalia</i> , <i>Armerion maritimae</i>):	
<i>Puccinellia maritima</i>	3
Compagnes (espèces plus ou moins psammophiles) :	
<i>Parapholis incurva</i>	3
<i>Sagina maritima</i>	1
x <i>Agropyrum acutum</i> R. et Sch.	+
<i>Plantago coronopus</i> ssp. c.	i
<i>Desmazeria marina</i>	i
Bryophytes	+
<i>Collema tenax</i>	+

Non loin de La Perrotine, à Fort Royer, entre des claires à huîtres, dans un secteur plus éloigné des sables de la dune, le **Frankenio-Limonietum** a une composition un peu différente, comme le montrent les deux relevés suivants déjà publiés en 1983 :

Numéros des relevés	2	3
Surface en m ²	50	50
Recouvrement (%)	90	100
Substratum : vase, un peu de sable, coquilles d'huîtres.		
Caractéristiques de l'association		
<i>Limonium auriculae-ursifolium</i>	1	4
<i>Frankenia laevis</i>	5	4
Espèces des unités supérieures (<i>Asteretea tripolii</i> , <i>Glauco-Puccinellietalia</i> , <i>Armerion maritimae</i>) :		
<i>Suaeda maritima</i> ssp. m.	1	2
<i>Salicornia ramosissima</i>	+	2
<i>Aster tripolium</i> ssp. t.	+	2
<i>Spergularia marina</i>	+	+
<i>Halimione portulacoides</i>	+	+
<i>Puccinellia maritima</i>	+	+
<i>Suaeda vera</i>	+	
<i>Atriplex hastata</i>	+	
<i>Arthrocnemum fruticosum</i>		+
<i>Inula crithmoides</i>		+
Compagnes :		
<i>Beta vulgaris</i> ssp. <i>maritima</i>	+	+

Nous pensons qu'il existe ainsi à Boyardville deux ensembles différents (sous-associations ? variantes ?) appartenant au **Frankenio-Limonietum** : l'un riche en espèces psammophiles sur un substratum riche en sable et s'intercalant entre l'**Agropyro-**

Suaedetum verae et l'*Artemisio-Ephedretum distachyae*, l'autre riche en espèces des vases salées et dépourvu d'espèces psammophiles, topographiquement éloigné des sables dunaires et constituant de petites pelouses sur le haut schorre vaseux.

2 - L'association à *Hymenolobus procumbens* et *Sagina maritima* (*Hutchinsio-Saginetum*) :

Nous avons signalé (C. L. 1987) l'existence à Oléron de cette combinaison évoquée pour la première fois par J.-M. Géhu en 1975. Elle occupe de petites dépressions où le sable est recouvert par une pellicule de vases desséchées, découpée de façon à former de petites « écailles » à bords relevés. Topographiquement elle est située à un niveau inférieur à celui occupé par le *Frankenio-Limonietum*. Dans l'une de ces dépressions nous avons effectué le relevé 4 :

Surface en m ²	0,3
Recouvrement (%)	15
Caractéristiques d'association :	
<i>Sagina maritima</i>	+
<i>Hymenolobus procumbens</i>	1
<i>Parapholis incurva</i>	+
Espèces des unités supérieures (<i>Sagine- tea</i> , <i>Saginetalia</i> , <i>Saginion</i>) :	
<i>Plantago coronopus</i> ssp. c.	+
Compagnes :	
<i>Puccinellia maritima</i>	+
<i>Collema tenax</i>	1

L'association à *Hymenolobus procumbens* et *Sagina maritima* se développe tôt, au printemps, et disparaît presque totalement avant l'arrivée de l'été. Lors des plus fortes marées, la mer envahit cette zone de sable ; il en résulte un apport périodique de sel et de vase. Lorsqu'elle se retire, la mer entraîne un peu de sable : il en résulte un surcreusement des petites dépressions qui constituent ainsi un milieu très instable. L'apport de sel a pour effet de tuer un nombre plus ou moins important d'individus du *Limonium auriculae-ursifolium* occupant les bords des dépressions. Les feuilles mortes du *Limonium*, persistantes et toujours adhérentes à la souche, protègent le sable sous-jacent de l'érosion ; il en résulte la formation de petits « touradons » occupés par le *Limonium*, mort ou vivant, au milieu de petites dépressions ; certains thérophytes se développent au niveau de ces « touradons » et c'est bien souvent à leur niveau que l'on trouve les individus de l'*Hymenolobus* les mieux développés.

3 - Le groupement à *Crithmum maritimum* :

Crithmum maritimum est une espèce que l'on rencontre dans deux biotopes :

= dans les falaises maritimes ou dans les fentes de murs exposés aux embruns salés où il caractérise les *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl. 1947 ;

= sur un substratum mobile constitué :

- soit par des galets mêlés ou non de graviers et de diverses laisses de mer : *Crithmo-Crambetum maritimae* J.-M. Géhu 1960 et *Crithmo-Sonchetum maritimi*,

- soit par des sables grossiers plus ou moins graveleux : *Crithmo-Diotisetum candidissimae* (Pavillard 1928) J.-M. Géhu 1969.

Dans l'une des dépressions de La Perrotine nous avons effectué le relevé suivant (relevé 5) :

Surface en m ²	5
Recouvrement : Phanérogames (%)	80
Bryophytes et Lichens (%)	70
Substratum : sable légèrement vaseux, surface horizontale	
<i>Crithmum maritimum</i>	4
Espèces des <i>Ammophiletea</i> , <i>Ammophiletalia</i> ...	
<i>Medicago littoralis</i>	+
<i>Silene conica</i> ssp. <i>c.</i>	+
Espèces des <i>Helichryso-Crucianelletea</i> <i>maritima</i> , <i>Helichryson stoechadis</i> ...	
<i>Koeleria glauca</i> (i. <i>K. albescens</i>)	1
<i>Herniaria ciliolata</i>	+
Espèces des <i>Saginetea</i> , <i>Saginetalia</i> ...	
<i>Desmazeria marina</i>	+
<i>Plantago coronopus</i> ssp. <i>c.</i>	+
Autres espèces :	
<i>Sedum acre</i>	2
<i>Bromus hordeaceus</i> ssp. <i>h.</i>	+
<i>Lagurus ovatus</i>	+
x <i>Agropyrum acutum</i> R. et Sch.	+
<i>Cerastium diffusum</i> ssp. <i>d.</i>	+
<i>Medicago minima</i>	+
<i>Sonchus asper</i> ssp. <i>a.</i>	+
<i>Matricaria perforata</i>	+
Bryophytes et Lichens :	
<i>Tortella flavovirens</i> & <i>Pleurochaete squarrosa</i>	1
<i>Hypnum cupressiforme</i>	3
<i>Tortula ruralis</i> ssp. <i>ruraliformis</i>	2
<i>Cladonia rangiformis</i>	+

La composition floristique de cet ensemble et la nature du substratum ne correspondent ni au ***Crithmo-Crambetum*** ou au ***Crithmo-Sonchetum*** ni au ***Crithmo-Diotisetum***.

Nous avons effectué le 9 septembre 1967 un relevé (relevé 6) au niveau du ***Crithmo-Diotisetum*** de la Chambre d'Amour à Anglet (Pyénées Atlantiques), là même où l'association avait été décrite par PAVILLARD en 1928.

Surface en m ²	100
Recouvrement (%)	40
Substratum : sables grossiers graveleux horizontaux	
<i>Crithmum maritimum</i>	3
Espèces des <i>Ammophiletea</i> , <i>Ammophiletalia</i> ...	
<i>Silene vulgaris</i> ssp. <i>thorei</i>	+
<i>Euphorbia paralias</i>	+
<i>Calystegia soldanella</i>	+
<i>Eryngium maritimum</i>	+
<i>Medicago marina</i>	+
<i>Elymus farctus</i> ssp. <i>boreali-atlanticus</i>	+

(suite du tableau page suivante)

Espèces des <i>Helichryso-Crucianelletea</i> , <i>Helichryson stoechadis</i> ...	
<i>Helichrysum stoechas</i> ssp. s.	1
<i>Herniaria ciliolata</i>	1
<i>Artemisia campestris</i> ssp. <i>maritima</i>	+
Espèces des <i>Saginetea</i> , <i>Saginetalia</i> ...	
<i>Desmazeria marina</i>	+
Espèces des <i>Cakiletea</i> , <i>Cakiletalia</i> ...	
<i>Polygonum maritimum</i>	1
Autres espèces :	
<i>Hypochoeris radicata</i>	+
<i>Leontodon taraxacoides</i> ssp. t.	+
<i>Anthyllis vulneraria</i> s. l.	+
<i>Sedum acre</i>	+
<i>Anagallis arvensis</i>	+
<i>Sonchus oleraceus</i>	+
<i>Glaucium flavum</i>	+
<i>Lotus corniculatus</i>	+

Il faut souligner la disparition d'*Otanthus maritimus* (= *Diotis m.*) à Anglet ; nous avons cependant vu cette plante dans le même groupement et dans le même lieu quelques années auparavant.

Un ensemble dunaire avec *Crithmum maritimum* peut encore être observé au Pont de Mireille, au nord des Sables d'Olonne (Vendée) ; nous y avons effectué le relevé 7 avec J.-B. BOUZILLÉ le 7 avril 1983 :

Surface en m ²	100
Recouvrement (%)	75
Substratum : sable en pente orientée vers l'est	
<i>Crithmum maritimum</i>	1
Espèces des <i>Ammophiletea</i> , <i>Ammophiletalia</i> ..	
<i>Ammophila arenaria</i>	4
<i>Otanthus maritimus</i>	2
<i>Matthiola sinuata</i>	1
<i>Galium arenarium</i>	1
<i>Silene vulgaris</i> ssp. <i>thorei</i>	1
<i>Euphorbia paralias</i>	+
<i>Calystegia soldanella</i>	+
<i>Eryngium maritimum</i>	+
Espèces des <i>Helichryso-Crucianelletea</i> , <i>Helichryson stoechadis</i> ...	
<i>Helichrysum stoechas</i> ssp. s.	+
<i>Plantago lanceolata</i> var. <i>lanuginosa</i>	1
Espèces des <i>Saginetea</i> , <i>Saginetalia</i> ...	
<i>Cochlearia danica</i>	+
Autres espèces :	
<i>Hypochoeris radicata</i>	+
<i>Senecio vulgaris</i>	+

(suite du tableau page suivante)

<i>Erodium</i> gr. <i>cicutarium</i>	+
<i>Lamium</i> <i>amplexicaule</i> ssp. <i>a.</i>	+
<i>Rubia</i> <i>peregrina</i>	+
<i>Mibora</i> <i>minima</i>	+
<i>Cardamine</i> <i>hirsuta</i>	+
<i>Rhynchosinapis</i> <i>cheiranthos</i>	+
<i>Myosotis</i> sp.	+

Ces trois relevés dunaires contenant *Crithmum maritimum* ont en commun d'être essentiellement constitués par des espèces des **Ammophiletea** et des **Helichryso-Crucianelletea**. Le cortège des **Helichryso-Crucianelletea** serait même plus important si nous y avions joint un certain nombre de plantes classées ici « autres espèces » (*Hypochoeris radicata*, *Erodium* très vraisemblablement *bipinnatum*, *Mibora minima*, *Leontodon taraxacoides* ssp. *taraxacoides*, *Sedum acre*, *Glaucium flavum*, *Lotus corniculatus*, *Cerastium diffusum* ssp. *diffusum*, *Lagurus ovatus*) et qui, bien que non strictement inféodées aux **Helichryso-Crucianelletea**, atteignent dans les associations de cette classe un développement particulièrement important.

Toutefois, le substratum des trois relevés n'est pas le même (sable grossier à Anglet, sable pur aux Sables d'Olonne, sable légèrement vaseux à Boyardville). Il en est de même de la pente (sables horizontaux à Anglet et à Boyardville, en pente aux Sables d'Olonne) et des associations situées à leur contact (**Euphorbio-Agrophyretum** et **Alyssoloiseleuri-Helichrysetum stoechadis** à Anglet ; **Artemisio-Ephedretum** aux Sables d'Olonne ; **Frankenio-Limonietum**, **Hutchinsio-Saginetum** et **Artemisio-Ephedretum** à Boyardville). Le seul point commun dans ces divers environnements est le voisinage d'associations des **Helichryso-Crucianelletea**.

Connaissant les affinités du crithme pour les substrats mobiles (galets, graviers), ainsi que l'instabilité des milieux où on l'observe (à Anglet les sables sont protégés de l'érosion marine par une petite digue, aux Sables d'Olonne l'absence de l'**Euphorbio-Agrophyretum** en avant du groupement à crithme traduit une érosion de la mer), on peut se demander si, à Boyardville (et aux Sables d'Olonne) *Crithmum maritimum* n'est pas le représentant d'une association autrefois mieux individualisée sur un substratum plus grossier. Les recherches concernant la présence du crithme sur sables doivent donc être poursuivies.

II - Dans la baie de Gatseau à Saint-Trojan :

La baie de Gatseau est très souvent visitée par les naturalistes régionaux. Nous renvoyons pour l'étude de sa morphologie à l'analyse de J. PIGEOT (Bull. S.B.C.O. 1987) et pour les associations que l'on peut y rencontrer au compte rendu de la sortie du 25 mai 1986 (Bull. S.B.C.O. 1987). Lors des présentes rencontres nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'étude de quelques ensembles situés sur le haut schorre et à la limite du marais et de la plage.

1 - Le **Frankenio-Limonietum lychnidifolii** Lemée 1952 :

A Gatseau, le **Frankenio-Limonietum** est plus pauvre en espèces qu'à Boyardville. Nous y avons effectué les relevés 8 et 9.

Surface en m ² Recouvrement (%) Substratum :	1 80 sables et coquilles	20 100 sable vaseux
Caractéristiques de l'association <i>Limonium auriculae-ursifolium</i> <i>Frankenia laevis</i>	2 3	4
Espèces des unités supérieures (<i>Asteretea tripolii</i> , <i>Glauco-Puccinellietum</i> , <i>Armerion maritima</i>) :		
<i>Suaeda vera</i> <i>Suaeda maritima</i> ssp. m. (plantules) <i>Halimione portulacoides</i> <i>Limonium vulgare</i>	1 1	2 + +

Le relevé 8 se situe, comme le relevé 1, au contact de l'**Agropyro-Suaedetum verae** ici très fragmentaire ; le **Daphno-Ligustretum vulgaris** lui succède à un niveau supérieur. Le relevé 9 a été réalisé dans le fond de la baie de Gatseau envahie par la mer, au moins partiellement, lors des plus fortes marées, là où le courant de reflux entraîne une partie du sable, laissant surélevées des zones colonisées par le **Frankenio-Limonietum** où la présence de *Frankenia laevis* est rare.

Il faut noter ici l'absence d'espèces psammophiles : celle-ci est due à l'absence d'étendue de sable colonisée par l'**Artemisio-Ephedretum** au sein duquel les psammophytes sont beaucoup plus nombreux que dans le **Daphno-Ligustretum**. Par contre la proximité des vases salées assure la présence de quelques-uns des halophytes du schorre. Nous ajouterons que le relevé 9 correspond à un ensemble recouvrant tout le fond de la baie, entrecoupé de dépressions allongées, irrégulières, colonisées par l'**Hutchinsio-Saginetum** comme nous l'avons vu à La Perrotine.

2 - L'**Atriplicetum laciniatae** R. Tx. 1950 *suaedetosum maritimae* J.-M. et J. Géhu 1969 :

Sur le haut de la plage, au-dessus des lasses moyennes, nous avons effectué le relevé 10.

Surface Recouvrement (%) Substratum : sable et lasses de mer	10 mètres linéaires 30
Caractéristique de l'association : <i>Atriplex laciniata</i>	+
Différentielle de la sous-association : <i>Suaeda maritima</i> ssp. m.	2
Caractéristiques des unités supérieures (<i>Cakiletea maritima</i> , <i>Cakiletalia</i> , <i>Atriplici-Salsolion</i>) :	
<i>Cakile maritima</i> ssp. m.	2
<i>Salsola kali</i> ssp. k.	2
<i>Atriplex hastata</i>	+

(suite du tableau page suivante)

Compagnes :	
<i>Suaeda vera</i>	+
<i>Elymus farctus</i> ssp. boreali-atlanticus	+
<i>Salicornia</i> sp.	+

Cette sous-association occupe les « bordures des baies et estuaires, sur sables moyens à fins et recouverts ou striés de pellicules limoneuses » (J.-M. GÉHU) ; c'est bien dans cette situation que se trouve l'ensemble observé à Gatseau ; toutefois le sable n'était ni recouvert ni strié de pellicules limoneuses, le limon devant être mélangé au sable de façon plus homogène.

3 - Le *Puccinellio maritimae-Arthrocnemetum fruticosi* J.-M. Géhu 1973 nom. em. 1976 *suaedetosum verae* J.-M. Géhu 1975 :

Un ensemble du haut schorre a retenu enfin notre attention et a fait l'objet du relevé 11.

Surface en m ²	25
Recouvrement (%)	100
Substratum : vase recouverte d'un peu de sable	
Caractéristique et différentielles d'association :	
<i>Arthrocnemum fruticosum</i>	2/0
<i>Puccinellia maritima</i>	+
<i>Bostrychia scorpioides</i>	4
Différentielles de sous-association :	
<i>Arthrocnemum perenne</i>	1
<i>Suaeda vera</i>	+
<i>Inula crithmoides</i>	2
Espèce des unités supérieures (<i>Arthrocnemetea</i> , <i>Arthrocnemetalia</i> , <i>Arthrocnemion</i>) :	
<i>Halimione portulacoides</i>	2
Compagnes :	
<i>Limonium vulgare</i>	4
<i>Suaeda maritima</i> ssp. m.	2
<i>Spergularia media</i>	1
<i>Triglochin maritimum</i>	+

L'intérêt présenté ici par cet ensemble vient du fait que *Arthrocnemum fruticosum*, caractéristique de l'association, a une vitalité réduite, les extrémités des tiges étant le plus souvent mortes. Le dépôt de sable sur la vase indique une modification du milieu défavorable à *Arthrocnemum fruticosum*. Nous avons déjà signalé (C. L. 1987) qu'*Arthrocnemum fruticosum* était beaucoup plus abondant en 1982, il était aussi dans un bien meilleur état physiologique, alors qu'*Halimione portulacoides* résistait beaucoup mieux à l'ensablement qui favorise par contre la progression de *Suaeda vera*.

En septembre 1970 nous avons effectué dans le même secteur de la baie (coin nord-ouest de celle-ci) les relevés 12 et 13 :

Surface en m ² Recouvrement (%) Substratum :	25 100 vase craquelée	25 100 vase (sable à proximité)
Caractéristique d'association :		
<i>Arthrocnemum fruticosum</i>	1	1
Différentielles de sous-association :		
<i>Suaeda vera</i>		+
<i>Inula crithmoides</i>	4	2
Compagnes :		
<i>Suaeda maritima</i>	5	5
<i>Limonium auriculae-ursifolium</i>	2	
<i>Limonium vulgare</i>	1	2
<i>Salicornia</i> sp.		3
<i>Aster tripolium</i>		+

Il semble donc qu'*Arthrocnemum fruticosum* se soit développé après 1970 et que l'association se soit progressivement bien structurée jusqu'aux environs de 1982 alors qu'actuellement elle évolue vers un ensemble plus psammophile et plus sec ; ceci illustre bien l'instabilité de la végétation de la baie liée à de profondes modifications géomorphologiques. Cette instabilité a également pour conséquence un développement considérable du **Frankenio-Limonietum** dans cette même partie nord-ouest de la baie, alors que le fond de la baie est au contraire le siège d'une érosion non négligeable. Comme l'indiquent J.-M. GÉHU, B. de FOUCAULT et J. GÉHU-FRANCK (1977) le contact inférieur du **Puccinellio-Arthrocnemetum fruticosi** est constitué soit par le **Puccinellio-Arthrocnemetum perennis**, soit par le **Bostrychio-Halimionetum portulacoidis**. Par contre le contact supérieur est ici formé par le **Frankenio-Limonietum lychnidifolii** auquel succède le **Daphno-Ligustretum vulgaris**.

La baie de Gatseau présente donc, en plus de sa richesse floristique et phytosociologique, un très grand intérêt pour l'étude de la dynamique de la végétation, en particulier au niveau des contacts vases salées - sables dunaires.

N.B. : Les Bryophytes ont été déterminées par R.B. PIERROT, les Lichens par M. BOTINEAU, que nous remercions vivement pour leur aide.

C. LAHONDÈRE

Bibliographie sommaire

- GÉHU, J.-M. et J., 1969 - Les associations végétales des dunes mobiles et des bordures de plages de la côte atlantique française. Vegetatio XVIII (1-6), 122-166. La Haye.
- GÉHU, J.-M., 1975 - Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français. Colloques phytosociologiques IV. Les vases salées, 395-462, Lille.
- GÉHU, J.-M., de FOUCAULT, B., GÉHU, J., 1977 - La végétation à *Arthrocnemum fruticosum* du littoral atlantique français. Bull. Soc. Bot. N. de la France. 30 (4), 83-87, Lille.

- LAHONDÈRE, Ch., BOUZILLÉ, J.-B., 1983 - L'association à *Frankenia laevis* et *Limonium auriculae-ursifolium* sur les côtes du Centre-Ouest. Bèll. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **14**, 17-21.
- LAHONDÈRE, Ch., 1987 - La classe des *Saginetea* sur les côtes sa'ntongeaises, Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **18**, 67-71.
- PIGEOT, J., 1987 - Morphologie et évolution de la Pointe Sud de l'île d'Oléron. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **18**, 491-494.

De la dune grise à la forêt de Chêne vert et Pin maritime

Notre but a été surtout d'étudier les contacts dune - forêt, par les formations intermédiaires que sont les ourlets (lisières basses) et les manteaux (lisières hautes, arbustives).

En effet, le milieu dunaire au sens strict ainsi que la forêt littorale sont déjà bien connus dans l'île, et ont fait l'objet de plusieurs descriptions dont on trouvera des références bibliographiques dans le préambule de cet article. Ces aspects ne seront donc guère développés.

Nous n'évoquerons que la dune grise, correspondant à la classe des *Helichryso - Crucianelletea maritimae* Géhu, Rivas-Martinez et Tüxen 1975 et plus spécifiquement à l'alliance atlantique de l'*Helichryson stoechadis* Géhu et Tüxen 1972.

Sur les côtes du Centre-Ouest (Charente-Maritime et Vendée), se rencontre l'association de l'*Artemisia lloydii - Ephedretum distachyae* Géhu et Sissingh 1974, dont nous donnerons deux aspects qui apparaissent complémentaires :

Le premier a été réalisé près de Boyardville, au lieu-dit « Poulrier de la Perrotine ». Il est défini par la présence de deux chaméphytes, *Helichrysum stoechas* subsp. *stoechas* et *Artemisia campestris* subsp. *maritima* (i. *Artemisia lloydii*). Malgré la présence d'un cortège bien fourni de Bryophytes (*), cet aspect semble se développer sur des sables encore assez mobiles, ce qui est attesté par la présence notable de *Calystegia soldanella*, géophyte qui caractérise plus spécifiquement l'*Ammophiletum* de la dune blanche.

Le deuxième relevé a été effectué à Vert-Bois. Il montre un développement spectaculaire du Raisin de mer, *Ephedra distachya* subsp. *distachya*, dont les rameaux sont souvent envahis par les thalles jaunes de *Xanthoria parietina*. Ceci correspond, comme l'ont indiqué GÉHU et PETIT (1965), au dernier stade d'évolution de la dune fixée, appelée parfois dune noire. En fait on observe ici une forme très appauvrie de la végétation dunaire, où peu de caractéristiques subsistent. Remarquons toutefois la présence discrète d'*Omphalodes littoralis*, endémique très rare aujourd'hui sur le continent charentais mais qui semble se maintenir encore assez bien dans les îles (Oléron, Ré), ainsi que celle d'*Aetheorhiza bulbosa* subsp. *bulbosa*, d'affinité méditerranéenne.

Lorsqu'elle n'est pas trop dense, cette végétation essentiellement vivace peut être intimement mêlée avec une flore constituée de thérophytes, qui occupent les espaces entre les touffes de chaméphytes. C'est le cas du relevé 1, dont il semble alors justifié d'isoler une telle végétation annuelle. Ainsi considérés, les recouvrements relatifs de ces espèces prennent une plus grande importance :

Phleum arenarium 1, *Cerastium diffusum* subsp. *diffusum* 1, *Bromus hordeaceus*

(*) Les Bryophytes ont été déterminés par R.B. PIERROT. Nous le remercions bien vivement pour sa collaboration.

subsp. *thominii* +, *Arenaria serpyllifolia* var. *macrocarpa* +, *Arenaria leptoclados* +, *Mibora minima* 1, *Sagina maritima* +, *Vulpia fasciculata* 2, *Bromus hordeaceus* subsp. *hordeaceus* 2, *Silene conica* subsp. *conica* 2. (recouvrement : 50 % ; surface considérée : 0,30 m²).

Numéro du relevé	1	2
Recouvrement en %	40	70
H	60	60
M	60	10
L		
Surface en m ²	20	50
Nombre d'espèces	28	23
<u>Espèce des <i>Ammophiletea</i>:</u>		
<i>Calystegia soldanella</i>	1	
<u>Espèces des <i>Helichryso-Crucianelletea</i>:</u>		
<i>Helichrysum stoechas</i> ssp. <i>stoechas</i>	1	
<i>Herniaria ciliolata</i>	1	
<i>Artemisia campestris</i> ssp. <i>maritima</i>	+	
<i>Lagurus ovatus</i>	+	
<i>Phleum arenarium</i>	1	
<i>Silene conica</i> ssp. <i>conica</i>	1	
<i>Koeleria glauca</i>	+	+
<i>Eryngium campestre</i>	i	1
<i>Ephedra distachya</i> ssp. <i>distachya</i>		3
<i>Omphalodes littoralis</i>		+
<i>Euphorbia portlandica</i>		+
<i>Centaurea aspera</i> ssp. <i>aspera</i>		+
<i>Aetheorhiza bulbosa</i> ssp. <i>bulbosa</i>		+
<u>Espèces compagnes:</u>		
<i>Bromus rigidus</i>	+	
<i>Trifolium campestre</i>	+	
<i>Desmazeria maritima</i>	+	
<i>Matricaria perforata</i>	i	
<i>Mibora minima</i>	1	
<i>Sagina maritima</i>	+	
<i>Arenaria serpyllifolia</i> var. <i>macrocarpa</i>	+	
<i>Cerastium diffusum</i> ssp. <i>diffusum</i>	i	
<i>Arenaria leptoclados</i>	+	
<i>Bromus hordeaceus</i> ssp. <i>hordeaceus</i>	1	+
<i>Vulpia fasciculata</i>	1	+
<i>Bromus hordeaceus</i> ssp. <i>thominii</i>	+	+
<i>Solidago virgaurea</i>	+	1
<i>Carex arenaria</i>		2
<i>Erodium cicutarium</i> ssp. <i>dunense</i>		i
<i>Crepis capillaris</i>		+
<i>Geranium molle</i>		+
<i>Geranium purpureum</i>		+
<i>Torilis nodosa</i>		+
<i>Quercus ilex</i> pl.		+2
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	3	2
<i>Tortula ruralis</i> ssp. <i>ruraliformis</i>	2	3
<i>Pleurochaete squarrosa</i>	1	1
<i>Pottia intermedia</i>	+	
<i>Pottia heimi</i>	+	
<i>Cladonia furcata</i>	3	
<i>Cladonia rangiformis</i>		1
<i>Peltigera rufescens</i>		+

Cette flore originale, qui se distingue de celle des deux relevés précédents, se développe parmi un tapis muscinal dense, dont le recouvrement atteint 60 % : on note dans celui-ci : *Tortula ruralis* subsp. *ruraliformis*, *Tortula vahliana* et *Pottia heimii*.

Une telle végétation annuelle, à développement plus vernal que les espèces vivaces voisines, est sans doute à intégrer dans la classe des *Tuberarietea guttatae* Br.-Bl. 1952 et dans l'alliance du *Thero-Airion* R.Tx. 1951.

Au contact des formations ligneuses (fourré préforestier ou forêt) qui colonisent ces dunes stabilisées, se développe de façon assez linéaire une flore particulière qui définit ce que les phytosociologues appellent un ourlet.

Très souvent, les ourlets (classe des *Trifolio - Geranietea sanguinei* Th. Müller 1961) sont constitués d'hémicryptophytes, mais certains se caractérisent par des chaméphytes. C'est ce que l'on peut observer ici, où l'espèce la plus régulièrement présente mais aussi la plus abondante est *Cistus salvifolius*, qui confère à cette végétation un caractère méditerranéen.

Nous présentons deux relevés, réalisés l'un sur la dune littorale de Vert-Bois au contact de la forêt de Pin maritime et Chêne vert, l'autre plus à l'intérieur, non loin de Dolus, au contact d'une Chênaie pubescente.

Numéro du relevé	1	2
Recouvrement en %	100	90
Surface en m ²	3	5
Nombre d'espèces	10	6
Combinaison caractéristique		
<i>Cistus salvifolius</i>	5	5
<i>Rubia peregrina</i>		1
<i>Hedera helix</i> ssp. <i>helix</i>		2
<i>Lonicera periclymenum</i> ssp. <i>p.</i>		+
Transgressives du manteau		
<i>Rubus</i> gr. <i>fruticosus</i>	+	+
<i>Daphne gnidium</i>	+	
<i>Pinus pinaster</i> ssp. <i>atlantica</i> juv.	i	
<i>Ulmus minor</i> juv.		+
Compagnes		
<i>Centaurea aspera</i> ssp. <i>aspera</i>	1	
<i>Ononis repens</i> var. <i>maritima</i>	+	
<i>Elymus pycnanthus</i>	+	
<i>Carex arenaria</i>	+	
<i>Oenothera erythrosepala</i>	+	
<i>Echium vulgare</i>	+	

L'importance du Ciste dans cette formation a amené J.-M. et J. GÉHU (1975) à parler d'un « ourlet physiognomique ». En fait celui-ci semble bien défini : son étude dans un cadre géographique plus vaste (Vendée et Charente-Maritime) fait l'objet d'une analyse détaillée dans ce même bulletin (M. BOTINEAU, J.-B. BOUZILLÉ et C. LAHONDÈRE). Il est proposé de le nommer *Rubio peregrinae - Cistetum salvifoliae* ; il trouve sa place naturelle dans cette classe des *Trifolio-Geranietea*.

Particulièrement commun en position intermédiaire entre l'*Artemisio lloydii - Ephetretum* et la forêt littorale sempervirente (relevé 1), un tel ourlet semble donc exis-

Le relevé 1 correspond à l'association type. Mais la présence, dans les relevés suivants, de la liane *Clematis flammula*, espèce méditerranéenne ici très abondante, confère à ces fourrés une spécificité qui n'avait pas été isolée jusqu'à présent.

Nous pensons que cette espèce, dont la répartition sur le littoral atlantique est assez restreinte (du Verdon à la Vendée), peut constituer une bonne différentielle géographique, permettant d'individualiser une sous-association du *Daphno - Ligustrum*, dont l'holotype est le relevé 5.

Un tel aspect semble moins développé sur le continent ; par contre une végétation proche s'observe dans l'île de Ré ; cependant il manque alors le Daphné qui est exceptionnel.

Dans quelques relevés du tableau (2 à 4), nous retrouvons une variante à *Iris foetidissima* et *Hedera helix* subsp. *helix*, qui, pour les auteurs précédemment cités, servent à définir une variante se développant sur un substrat localement plus frais, sous couvert dense.

A l'opposé, les relevés 6 à 9, caractérisés par la présence d'*Elymus pycnanthus*, correspondent à des sols sablonneux plus ouverts.

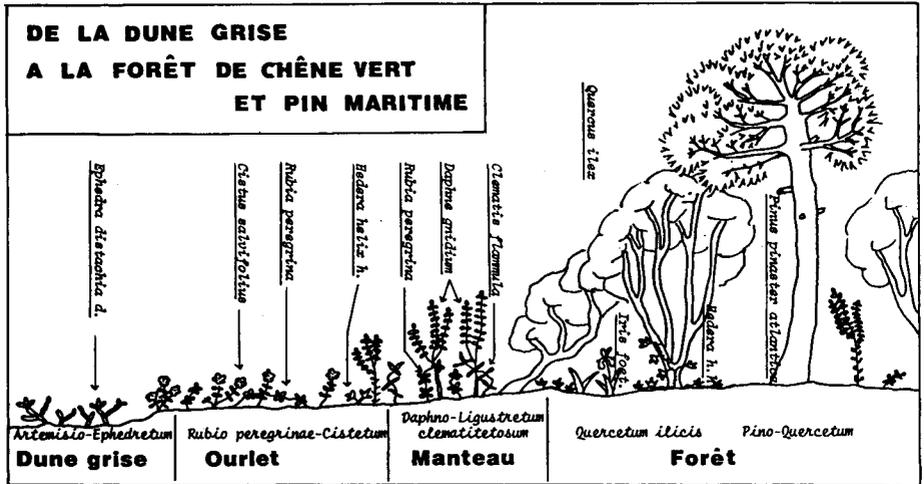
Nous arrivons enfin à la forêt littorale sempervirente qui, d'une manière générale, correspond à l'association du *Pino - Quercetum ilicis* (Des Abbayes 1954) Géhu (1969) 1984, dont ces auteurs ont souligné l'appartenance à la classe des *Quercetea ilicis* Br.-Bl. et Tx. 1943. Au moment où nous avons parcouru cette forêt, *Epipactis phyllanthes* était en pleine floraison dans les dunes des Saumonards.

Remarquons qu'au niveau de Vert-Bois, précédant cette Pinède à Chêne vert, se développe sur une profondeur variable une Chênaie verte pure, dont voici un relevé :

Relevé	1
Surface en m ²	80
Hauteur en m : a1	6
a2	1,5
H	0,2
Recouvrement en % : a1	80
a2	10
H	10
<i>Quercus ilex</i>	5
<i>Clematis flammula</i>	+
<i>Ligustrum vulgare</i>	+
<i>Crataegus monogyna</i> ssp. <i>monogyna</i>	1
<i>Clematis flammula</i>	1
<i>Iris foetidissima</i>	+
<i>Cephalanthera longifolia</i>	+
<i>Ligustrum vulgare</i> juv.	+
<i>Quercus ilex</i> pl.	+

La présence d'une telle formation est très importante. Car, plus souple vis-à-vis de l'action du vent que la Pinède, cette Chênaie va présenter des anémomorphoses souvent importantes ; elle protégera ainsi de manière efficace la Pinède qui se trouve en retrait. Mais un tel « écran » protecteur, renforçant l'action du manteau plus bas, n'existe pas toujours, et c'est bien là sans doute l'un des problèmes de la gestion de la forêt littorale.

C'est à Vert-Bois que nous avons ainsi pu effectuer le transect le plus complet. En nous inspirant de l'excellent schéma publié par J.-B. BOUZILLÉ (1987) concernant les dunes vendéennes de la Pointe du Payré, nous pouvons proposer ici la séquence suivante :



Dans ces quelques relevés, nous retrouvons, en nous plaçant au point de vue floristique, une richesse particulière en éléments méditerranéens ou méditerranéo-atlantiques pour l'île d'Oléron. Nous pensons que les groupements végétaux qui en sont constitués ont de ce fait une spécificité méridionale.

M. BOTINEAU et A. GHESTEM

Bibliographie complémentaire

- BOUZILLÉ J.-B., HÉRAULT A., ROY C., 1987. - Compte rendu de la sortie botanique du 11 mai 1986 à la Pointe du Payré, commune de Jard (Vendée). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, n.s., **18**, 447-484. Royan.
- GÉHU J.-M., 1969. - Sur les fourrés des sables atlantiques et leur vicariance géographique. *C.R. Acad. Sciences*, **268**, série D, 1073-1075. Paris.
- GÉHU J.-M., GÉHU-FRANCK J., 1975. - Les fourrés des sables littoraux du Sud-Ouest de la France. *Beitr. naturk. Forsch. Südwest-Deutschland*, **34**, 79-94. Karlsruhe.
- GÉHU J.-M. et J., 1983. - Présentation synthétique des fourrés littoraux atlantiques. *Colloques phytosociologiques*, VIII, Lisières forestières : Lille 1979, 347-354. Vaduz.

Le marais de La Perroche

Ce marais correspond à une dépression humide installée au sein du vaste massif dunaire de la côte sud-ouest de l'île d'Oléron. Sa particularité repose sur deux traits principaux :

- présence quasi-constante d'un horizon pédologique superficiel sableux, riche en matières organiques, situé au-dessus d'un substratum de nature argilo-limoneuse ;
- existence d'un gradient décroissant de salinité de la zone juxtalittorale vers l'intérieur du marais.

Cette situation permet l'installation d'une végétation très originale depuis des groupements de prés salés rencontrés habituellement dans les marais littoraux, jusqu'à des groupements qui rappellent le système hygrophile des dépressions dunaires.

Nous ne présenterons ici que quelques aspects de cette végétation en commençant par la zone externe (juxtalittorale) où l'influence halophile est la plus marquée, pour ensuite aborder les zones plus internes où le sel joue un rôle beaucoup plus discret.

1 - Zone externe

Quelques groupements de cette zone sont localisés sur un transect de manière à préciser les contacts et les niveaux tandis qu'un tableau comparatif permettra d'analyser les compositions floristiques et d'établir les relations pouvant exister entre les groupements. (voir page suivante)

La végétation du fossé et de son ourlet hygrophile témoigne de l'influence halophile qui s'exerce sur les communautés végétales. Les relevés suivants précisent les cortèges floristiques.

Dans le fossé, le *Ruppia* atteint une abondance-dominance de 2 mais le recouvrement total est assez faible : environ 15 %. Il s'agit du *Chaetomorpha-Ruppium* Br.-Bl. 1952, association méditerranéo-atlantique commune dans toutes les zones saumâtres du Centre-Ouest. Elle appartient à l'alliance du *Ruppion maritimae* Braun-Blanquet 1931, classe des *Ruppiaetea maritimae* J. Tüxen 1960 qui rassemble les végétations phanérogamiques des eaux saumâtres.

L'ourlet hygrophile a permis d'effectuer le relevé ci-dessous :

Surface du relevé : 10 m²

Recouvrement : 100 %

Juncus maritimus 5, *Aster tripolium* ssp. *tripolium* 1, *Juncus gerardi* ssp. *gerardi* 1, *Parapholis strigosa* +, *Salicornia ramosissima* +, *Salsola soda* i, *Suaeda maritima* ssp. *maritima* +.

**Transect dans la zone externe juxtalittorale
du marais de La Perroche**

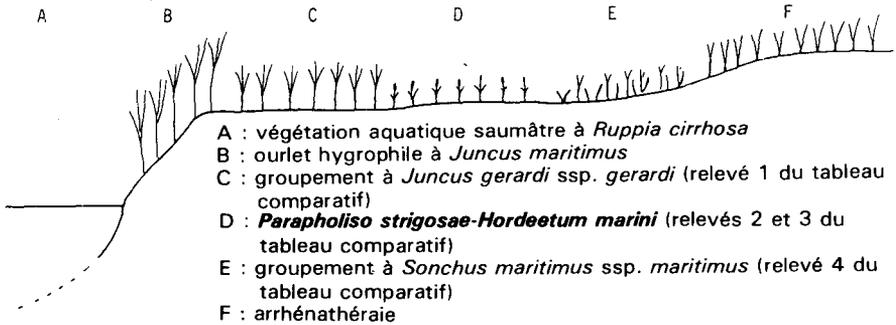


Tableau comparatif de groupements subhalophiles

Numéro du relevé *	1	2	3	4
Surface en m ²	10	6	1	10
Recouvrement en %	100	90	50	100
Nombre d'espèces	13	6	7	13
Espèces halophiles et subhalophiles				
<i>Juncus gerardi</i> ssp. <i>gerardi</i>	54	22	12	11
<i>Alopecurus bulbosus</i>	11			+
<i>Carex divisa</i>	+			+
<i>Bromus commutatus</i> ssp. <i>commutatus</i>	+			
<i>Elymus</i> gr. <i>repens</i>	+2			+
<i>Puccinellia maritima</i>	+2			
<i>Salicornia ramosissima</i>	11	12		
<i>Aster tripolium</i> ssp. <i>tripolium</i>	+	+		
<i>Polygonon monspeliensis</i>	12			
<i>Suaeda maritima</i> ssp. <i>maritima</i>		+		
<i>Salsola soda</i>				+2
<i>Parapholis strigosa</i>		33	23	
<i>Hordeum marinum</i>			23	
<i>Spergularia marina</i>				i
Espèces des lieux piétinés				
<i>Puccinellia rupestris</i>		22	23	
<i>Polygonum aviculare</i>				+
Espèces liées à la présence d'une fraction sableuse				
<i>Sonchus maritimus</i> ssp. <i>maritimus</i>				44
<i>Carex distans</i> var. <i>vikiensis</i>				23
Autres espèces				
<i>Holcus lanatus</i>				i +2
<i>Atriplex hastata</i>				11
<i>Sonchus asper</i> ssp. <i>asper</i>				i
<i>Lactuca serriola</i>				+
<i>Ranunculus sardous</i>				+
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>litoralis</i>				+
<i>Scirpus maritimus</i> ssp. <i>maritimus</i>				+
<i>Althaea officinalis</i>				+
<i>Calystegia sepium</i> ssp. <i>sepium</i>				+
<i>Torilis nodosa</i>				+

* Localisation des relevés : voir légende du transect.

Ce groupement est peut-être à rattacher au *Junco maritimi-Caricetum extensae* (Corill. 1953) H. Parriaud 1975, malgré l'absence de *Carex extensa*. Sa situation en frange de fossé expliquerait l'appauvrissement du cortège par rapport à l'association type. Du point de vue écologique, il correspond bien à l'existence de suintements phréatiques caractéristiques de ce type de végétation qui appartient à la classe des *Asteretea tripolii* Westh. et Beeft. 1952.

Le relevé 1 du tableau comparatif représente un groupement à *Juncus gerardi* parfois nommé *Juncetum gerardi* sans autre précision. Malgré la présence de quelques halophiles, il se distingue bien du *Juncetum* du haut de schorre comme le *Festuco-Juncetum gerardi* Warming 1906 em. J.M. Géhu 1983. La présence d'espèces telles que *Alopecurus bulbosus*, *Carex divisa*, *Polypogon monspeliensis* et peut-être de *Bromus commutatus* ssp. *commutatus* traduit ses affinités subhalophiles ou saumâtres. Cette combinaison se retrouve régulièrement dans l'ensemble des marais saumâtres du Centre-Ouest, si bien qu'une étude plus approfondie mériterait d'être entreprise pour mieux cerner sa place par rapport d'une part au *Juncetum* halophile et d'autre part aux associations subhalophiles déjà décrites.

Les relevés 2 et 3 sont au contact de ce *Juncetum* à un niveau légèrement plus élevé. Nous identifions ces groupements au *Parapholis strigosae-Hordeetum marini* Géhu et de Fouc. 1978, mais dans sa variation à *Puccinellia rupestris* et *Polygonum aviculare* qui correspond aux sites pâturés ou fortement piétinés par le bétail comme en témoigne aussi le recouvrement de 50 % du relevé 3. Cette variation à rang probable de sous-association a déjà été mise en évidence par BOUZILLÉ et al. 1984 dans les marais du Centre-Ouest.

Le relevé 4 se caractérise par une certaine déchloruration du substrat (absence d'espèces halophiles) tout en conservant un caractère subhalophile (maintien des espèces subhalophiles) tandis que la présence d'une fraction sableuse permet l'arrivée de *Sonchus maritimus* ssp. *maritimus* et de *Carex distans* dans sa variété *viki-gensis* (C.B. Clarke) Gaded.. Il rappelle par là les associations étudiées par DE FOUCAULT 1984 au niveau du système de falaises cristallines vendéennes ou du système dunaire subhalophile thermo-atlantique sans qu'il soit possible de trancher avec ce seul relevé qui peut aussi être interprété en tant que situation intermédiaire entre le système prairial subhalophile et le système dunaire.

Enfin, le contact supérieur de cet ensemble subhalophile est représenté par une arrhénathéraie qui borde le chemin traversant le marais.

2 - Zone interne

On retrouve avec le relevé ci-après un problème comparable à celui analysé dans le cas du relevé 4 du tableau comparatif, bien que le caractère subhalophile soit maintenant beaucoup moins affirmé.

Surface du relevé : 3 m²

Recouvrement : 100 %

Sonchus maritimus ssp. *maritimus* 2, *Samolus valerandi* +, *Alopecurus bulbosus* 1, *Eleocharis uniglumis* 4, *Lotus tenuis* 1, *Plantago major* ssp. *major* +, *Ranunculus sardous* +, *Scirpus maritimus* ssp. *maritimus* +, *Galium palustre* +, *Trifolium fragiferum* ssp. *fragiferum* +, *Mentha aquatica* +, *Elymus* gr. *repens* +, *Agrostis stolonifera* 1, *Oenanthe lachenalii* +, *Juncus articulatus* +.

Il semble possible de rattacher ce groupement au *Junco gerardi-Agrostietum albae* Tx (1937) 1950, *cynodontetosum* de Foucault 1984 malgré l'absence de *Juncus gerardi* et de *Cynodon dactylon*, cette dernière espèce caractérisant une variation

psammophile de l'association décrite préalablement dans le cadre du système subhalophile nord-atlantique. En fait, notre groupement pourrait correspondre à une variation plus fine à *Samolus valerandi* et *Sonchus maritimus* ssp. *maritimus* mise en évidence sur 3 relevés par DE FOUCAULT 1984, mais ce statut serait sans doute à réétudier en considérant davantage de relevés effectués dans ce type de biotopes.

Dans une dépression asséchée à l'époque de notre étude nous avons pu rencontrer un groupement original à *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontani* qui a fait l'objet du relevé suivant :

Surface du relevé : 4 m²

Recouvrement : 60 %

Veronica cetenata 3, *Glyceria fluitans* +, *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontani* 1, *Ranunculus ophioglossifolius* 1, *Alopecurus bulbosus* +, *Atriplex hastata* 1, *Potentilla anserina* ssp. *anserina* +, *Plantago major* ssp. *major* +, *Alopecurus geniculatus* 1, *Mentha aquatica* +.

Il s'agit donc d'une végétation nettement plus hygrophile où la tonalité subhalophile est très peu marquée. Il faudrait étudier dans quelle mesure ce groupement se rattache au *Scirpetum tabernaemontani* Passarge 1964, mais malheureusement nous ne disposons pas de données précises à son sujet. Notons qu'on le rencontre sporadiquement dans l'ensemble des marais du Centre-Ouest mais en général dans des secteurs proches de formations dunaires, d'où la présence d'une certaine proportion de sable dans le sol.

Il faut ajouter à cet ensemble la découverte dans une mare d'une deuxième station à l'île d'Oléron d'une callitriche rare en France (Oléron, Gironde, côte méditerranéenne) : *Callitriche lenisulca* Clav. H.D. SCHOTSMAN et Ch. H. ANDREAS 1974 l'ont étudiée de façon approfondie afin d'établir ses caractères distinctifs vis-à-vis de *Callitriche obtusangula* Le Gall et de *Callitriche cophocarpa* Sendtn. avec lesquelles elle était auparavant réunie. Des différences apparaissent notamment au niveau des rosettes flottantes (feuille à pétiole plus court que le limbe elliptique - subrhomboidal), des fleurs (styles étalés, courbés en arrière touchant l'anthère au moment de la fécondation) et des fruits (subcirculaires à dos arrondi et restes des styles courbés en arrière ou réfléchis).

Cette rapide étude montre donc que le marais de la Perroche héberge un certain nombre de groupements originaux dont quelques-uns sont actuellement encore mal définis ou compris, ce qui nous conduit à retenir cette zone comme matériel de choix dans la connaissance des communautés végétales et des systèmes écologiques en général.

J.-B. B.

Bibliographie

- BOUZILLÉ J.-B., 1981 - La végétation du Marais Breton (Vendée et Loire-Atlantique). Aspects floristiques, écologiques et dynamiques. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouvelle sér.*, **12** : 30-56.
- BOUZILLÉ J.-B. (sous presse). La végétation aquatique dans les zones saumâtres des marais littoraux vendéens. *Documents Phytosociologiques*, N.S. **XI**. Camerino.
- BOUZILLÉ J.-B., FOUCAULT B. (de) et LAHONDÈRE C., 1984 - Contribution à l'étude phytosociologique des marais littoraux atlantiques du Centre-Ouest. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouvelle sér.*, **15** : 35-41.

- FOUCAULT, B. (de), 1984 - Systémique, Structuralisme et Synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. *Thèse Doc. Etat*, 2 vol., 675 p. et annexes, Rouen.
- GÉHU, J.-M., 1975 - Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français (synsystématique et synchronologie). *Coll. Phytosoc. IV* : 295-313, Vaduz.
- GÉHU, J.-M. et FOUCAULT, B. (de), 1978 - Une association nouvelle des *Saginetea maritimae*, le *Parapholiso strigosae-Hordeetum marini*. *Coll. Phytosoc., VI* : 251-254. Vaduz.
- GÉHU, J.-M. et GÉHU-FRANK, J. 1982 - La végétation du littoral nord pas-de-calais. (Essai de synthèse). *Centre Régional d'Etudes Phytosociologiques et d'Investigations Systématiques*, 1 vol., 361 p. Bailleul.
- GÉHU, J.-M. et J., 1984 - Schéma synsystématique et synchronologique des végétations phanérogamiques halophiles françaises. *Documents Phytosociologiques*, N.S. **VIII** : 51-70. Camerino.
- SCHOTSMAN, H.-D. et ANDREAS, Ch.-H., 1974 - *Callitriche lenisulca* Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci., Biarritz*, **10** (2) : 285-316.