

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

Mémoire n° 134.

SERGE JACQUEMART et EUGÈNE LELOUP. — Observations écologiques
sur une pelouse xérothermique. — Le Thiers Pirard (Comblain-au-Pont).

ERRATA

Page 29, ligne 41; page 34, ligne 4; page 39, ligne 9; page 49, ligne 4, au lieu de :
Saxifraga tridactyles LINNÉ; lire : *Saxifraga tridactylites* LINNÉ.

Page 65, ligne 31, au lieu de : *Tapinoma maticum* LATREILLE; lire : *Tapinoma
erraticum* LATREILLE.

INTRODUCTION

Depuis longtemps, les rochers calcaires de Belgique ont retenu l'attention des zoologistes et des botanistes (J. MASSART, 1910); néanmoins des données précises concernant la morphologie des peuplements et leur microclimat restent rares.

Ce travail est une analyse du complexe « milieu, flore et faune » du Thiers Pirard. Ce site diffère nettement du milieu environnant; en effet, il ne montre pas une gamme de faciès biologiques intermédiaires avec les biotopes voisins, comme cela se manifeste presque toujours pour les vastes régions naturelles à limite plus ou moins arbitraire. Le milieu végétal, déjà précisé phytosociologiquement, forme une entité biogéographique bien caractérisée (Bromion). Dès lors, il est intéressant d'étudier les biocénoses s'inscrivant dans ce biotope, car les associations végétales tracent des limites naturelles aux études biocénologiques; mais les groupements animaux ne coïncideront nécessairement pas avec les unités phytosociologiques.

L'étude zoo-sociologique d'une série d'individus d'une même association végétale serait souhaitable, car la présence de cette dernière suppose la préexistence de certaines conditions stationnelles (exposition, sol, etc.) et la réalisation d'une structure particulière de la couverture biologique (plantes nourricières, types d'humus, etc.). De tels travaux permettraient d'établir la valeur sociologique des communautés d'animaux et d'animaux-végétaux. Le problème est évidemment plus complexe que pour les analyses phytosociologiques et une classification aussi poussée qu'en sociologie végétale s'avère difficilement réalisable. Cependant, les entités définies seraient, à l'égal de l'association végétale, un excellent instrument de travail tant au point de vue autécologique que biogéographique. Seule la détermination des différentes unités bio-sociologiques permet l'analyse de la couverture vivante, mosaïque d'éléments intriqués les uns dans les autres.

La communauté biotique du Thiers Pirard est très homogène et sa surface réduite permet de connaître assez complètement l'aire où agissent les facteurs influents.

Les relevés faunistiques ne sont pas exhaustifs, car l'étude de la micro-faune des sols n'a pas été entreprise. Néanmoins, d'après les observations fragmentaires, il semble que la pédofaune de la colline soit assez pauvre.

Les sites rocheux de Comblain-au-Pont, dont fait partie le Thiers Pirard, sont bien connus des naturalistes et leur intérêt botanique en a amené le classement. Plusieurs notes floristiques furent publiées à leur sujet : J. DUMORTIER (1823), L. WATHELET (1882), A. MARÉCHAL (1911, 1913), F. DARIMONT et A. MARÉCHAL (1946) (« Roches noires » et « Tartines »), P. DEUSE, H. HENIN et G. SEPULCHRE (1949) (« Roches noires »), S. JACQUEMART (1952) (« Tartines » et « Thiers Pirard »).

Les figures dans le texte ont été reproduites par M. H. DUPOND d'après des dessins de M. S. JACQUEMART; les photographies illustrant les planches hors texte ont été prises par M. S. JACQUEMART.

Nous exprimons nos vifs remerciements aux personnes qui ont bien voulu se charger de la détermination des groupes suivants :

W. ADAM (Bruxelles) : Mollusques; † A. JANSSENS (Bruxelles) : Coléoptères; F. ROEWER (Brême) : Arachnides; R. P. J. VAN BOVEN (Louvain) : Fourmis.

Notre reconnaissance va également à MM. O. GOOSSENS et M. DECOSTER, respectivement préparateur-technicien et garçon de laboratoire à l'Institut, pour l'aide apportée au cours des explorations.

Que M. V. VAN STRAELEN, Directeur de l'Institut, trouve ici le témoignage de notre gratitude pour l'intérêt et les encouragements qu'il n'a cessé de nous témoigner au cours de la réalisation de ce travail.

OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES
SUR UNE PELOUSE XÉROTHERMIQUE

LE THIERS PIRARD
(COMBLAIN-AU-PONT)

I. — SITUATION TOPOGRAPHIQUE.

La bande rocheuse du Thiers Pirard s'étend à Comblain-au-Pont (Sud de Liège) le long de la rive droite de l'Ourthe, en amont du pont de Comblain-au-Pont (fig. 1; Pl. I, fig. 2, 3).

Orienté Sud-Ouest, le site est constitué par une longue falaise abrupte de calcaire viséen supérieur avec, à sa base, une pente formée d'éboulis (Pl. I, fig. 1).

En allant d'aval en amont, on se trouve d'abord devant un large coteau formé par des produits de désagrégation de la roche et qui va en s'élargissant. Cette pente, d'abord couverte d'une pelouse longue d'une centaine de mètres, est ensuite boisée sur une même longueur. Puis la falaise atteint presque le chemin dont elle n'est séparée que par une étroite bande d'arbres (fig. 2).

II. — LE MICROCLIMAT.

Le climat particulier du Thiers Pirard s'inscrit dans des conditions météorologiques plus générales. Les mesures du tableau I effectuées à Bierset (près de Liège) donnent un aperçu du macroclimat de l'ensemble de la région ⁽¹⁾.

A. — TEMPÉRATURE.

1. Échauffement du sol.

Les mesures de température ont été prises au cours des explorations effectuées en 1952, 1953 et début 1954 : à la base de la colline, au centre de la pelouse, sous le bosquet de noisetiers, dans le bois et dans les habitats de la

⁽¹⁾ Obligeamment communiquées par M. O. GODART, Directeur du Service Météorologique de la Régie des Voies Aériennes, Bruxelles.

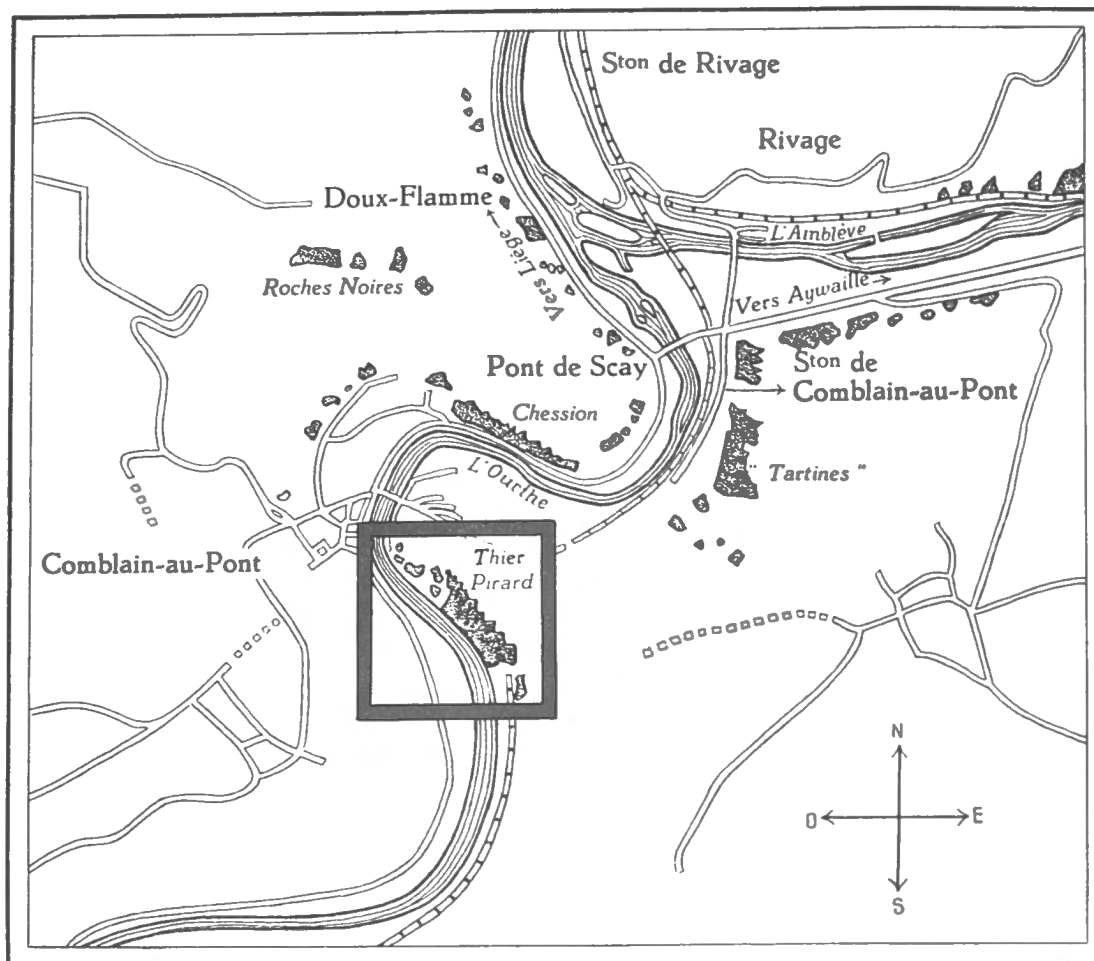


FIG. 1.

faune. De plus, des relevés furent effectués au cours d'un cycle de 24 h, le 3-4.IX.1953 (fig. 3). Des indications sur l'échauffement progressif du sol ont également été notées le 30.VII.1953. Le sol peut s'échauffer considérablement pendant l'été; il atteint souvent 55°C au centre de la pelouse et sur la falaise. A la base du coteau, on note des échauffements moindres et des différences considérables avec la pelouse; généralement de 10°C , l'écart s'élève parfois à 20°C .

Les plantes réalisent un microclimat remarquable où la faune se groupe; le sol nu reste vide d'organismes, surtout pendant l'été. Les différences de température, constatées entre le sol nu découvert et le sol et l'air sous les touffes de plantes, sont parfois considérables allant jusqu'à 20°C ; elles s'observent l'été, lors des fortes insulations quand la température du sol découvert augmente rapidement. A fortiori, l'air et le sol sous les buissons épais de la pelouse présentent de forts écarts de température avec l'extérieur.

Sous un gros noisetier, situé au centre de la pelouse et pris comme témoin, la température de l'air est rarement égale à celle de l'air ambiant; le sol y est souvent de $\pm 5^{\circ}\text{C}$ plus bas, c'est-à-dire à une température beaucoup inférieure à celle du sol exposé au soleil (écart de $\pm 10^{\circ}\text{C}$). Sous cet arbuste, les températures se rapprochent donc de celles notées à la base de la pelouse.

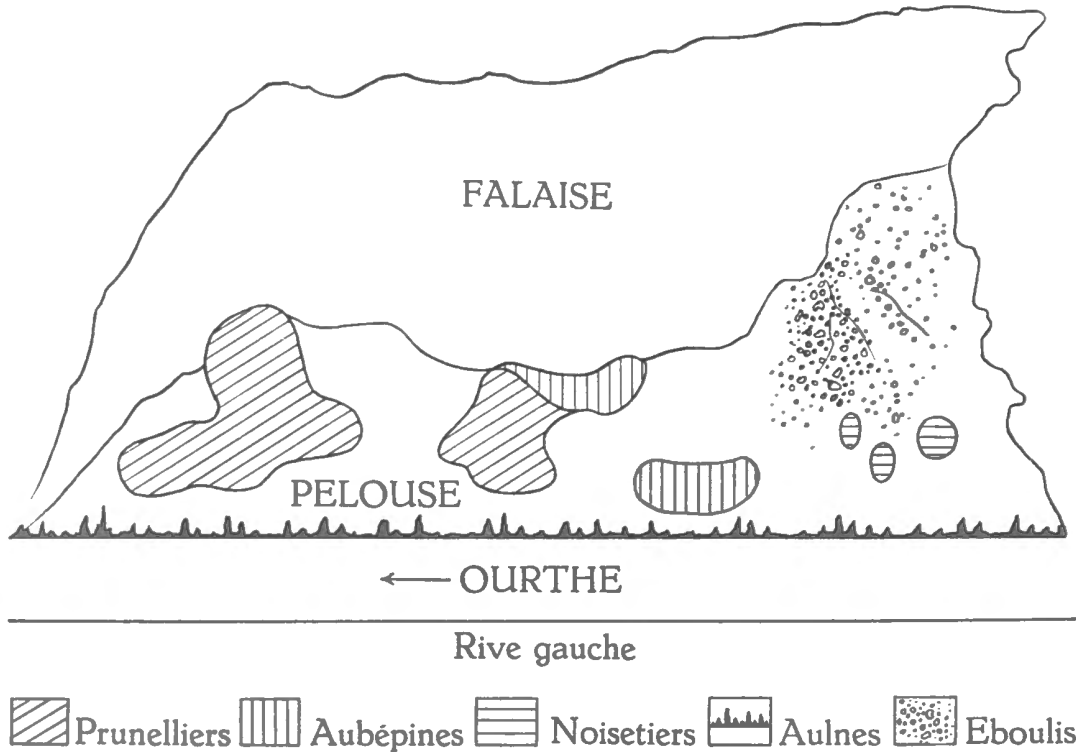
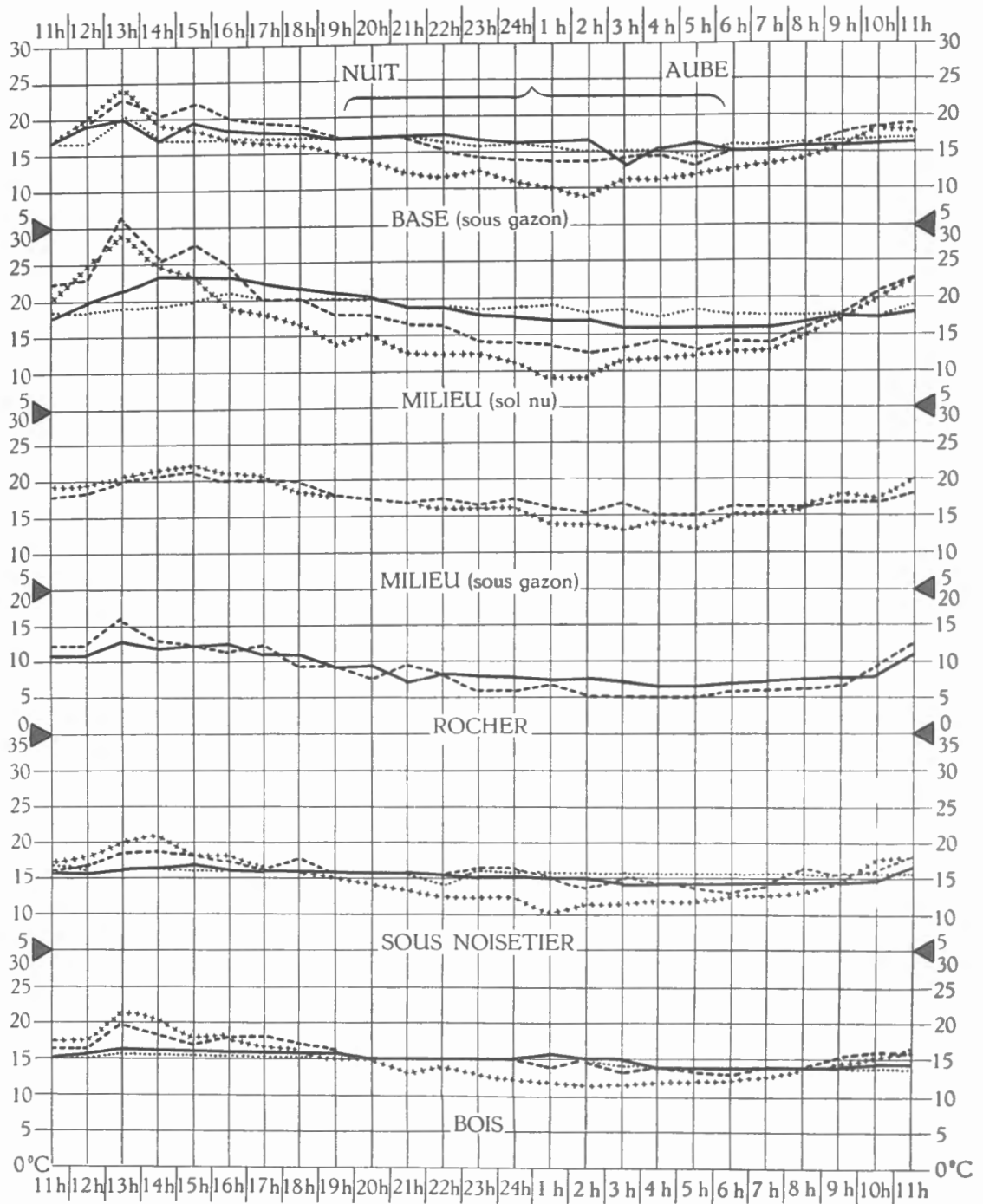


FIG. 2.

Dans le sous-bois, la température de l'air est généralement inférieure de 2 à 3° par rapport à l'air ambiant. Avec ce dernier, le sol présente une différence de -10°C au cours des fortes chaleurs; évidemment le contraire se produit à l'arrière-saison par vent froid. Les différences entre le gradient thermique du sol nu de la pelouse et celui du bois se rapprochent de celles observées pour la base et les buissons.

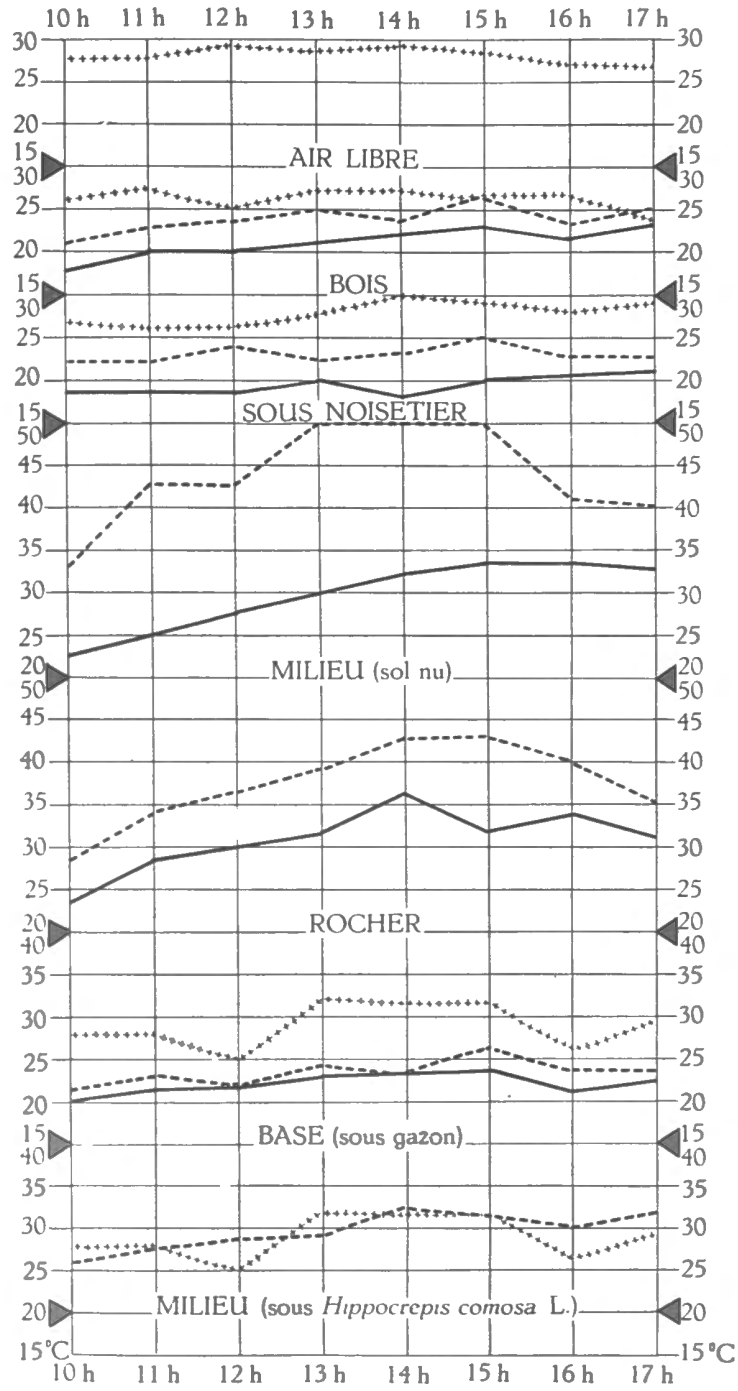
Ces différences de température s'expliquent aisément par le rôle amortisseur de la couverture végétale qui atténue l'insolation et retarde l'échauffement. Cette inertie aux variations thermiques a été mise en évidence au cours des observations, notamment par des mesures effectuées durant huit heures, le 30.VII.1953, de 10 h à 18 h (fig. 4). Durant ce temps, le ciel, d'abord clair, s'est couvert vers 15 h. La température de l'air ambiant fut relativement constante, de 23°C , elle monta à 29°C puis redescendit vers 20°C .



COURBES DES TEMPÉRATURES
(3 au 4-IX-1953).

Air.+++++ Sol de surface.---- Sol à - 5 cm.—— Sol à - 10 cm.

FIG. 3.



COURBES DES TEMPÉRATURES
(30-VII-1953).

Air +++++ Sol de surface. ---- Sol à - 5 cm. —

FIG. 4.

TABLEAU I. — Observations météorologiques faites à Bierset (lez-Liège).

	Hiver	Printemps	Été	Automne
Température maximum absolue (en °C)	17,7	29,8	36,3	32,8
Température maximum moyenne (en °C)	11,4	22,8	30,3	20,8
Température moyenne (en °C)	2,7	9,7	17,2	10,6
Température minimum moyenne (en °C)	— 6,6	— 0,9	7,2	0,3
Température minimum absolue (en °C)	—15,7	— 7,9	4,3	— 5,6
Quantité moyenne d'eau recueillie (en mm)	171,9	179,4	228,0	169,2
Nombre moyen de jours de précipitation	48,3	43,4	43,6	43,7
Nombre moyen de jours clairs	9,5	12,7	9,3	11,5
Nombre moyen de jours couverts	50,3	37,7	33,0	37,9
Nombre moyen d'heures d'insolation	110 h. 50'	487 h. 10'	582 h. 20'	261 h. 20'

Période d'observation : 1^{er} février 1947 au 31 janvier 1954, pour tous les éléments, sauf pour l'insolation où la période de relevés ne s'étend que du 1^{er} août 1951 au 31 janvier 1954.

Toutes les observations ne portent que sur la période de 0600 à 1800 Z.

Définition :

Température maximum absolue : température maximum sur les sept années.

Température maximum moyenne : moyenne des températures maxima de chaque année.

Jour clair : où la nébulosité aux heures synoptiques (06, 12, 18 Z) est inférieure ou égale à 2/8 du ciel.

Jour couvert : où la nébulosité aux heures synoptiques est supérieure ou égale à 7/8 du ciel.

Saisons météorologiques :

Hiver : décembre — janvier — février.

Printemps : mars — avril — mai.

Été : juin — juillet — août.

Automne : septembre — octobre — novembre.

Variations.

a) De l'air. Dans le bois, la température est à peu près égale à celle de l'atmosphère ambiante; sous le buisson du noisetier, elle demeure stable au début, puis monte rapidement durant la forte insolation. Sous les gazons de la base, elle est également de 28° C au départ puis s'élève jusqu'à 32° C et redescend. Elle est analogue à celle de l'air sous les plantes du milieu de la pelouse.

b) Du sol. Les températures montrent des différences considérables suivant les points de la colline.

A la base, la température de surface débute à 21° C, s'élève lentement et passe par un minimum de 20° C, à la fin des heures d'insolation seulement, à cause de l'inertie thermique du gazon; ensuite, elle décroît lentement. A 5 cm dans le sol, la courbe épouse la même allure que celle de la surface, mais demeure de 1 à 2° C plus basse.

Dans le sous-bois, la température en surface montre une courbe proche de celle de la base, avec le même retard dans l'échauffement. A 5 cm de profondeur, la température au début plus basse, 18° C, s'élève faiblement comme sur la colline.

Sous le noisetier, le gradient thermique du sol de surface monte un peu plus vite et passe par un maximum de 25° C. A 5 cm dans le sol, la température de 19° C à 10 h monte peu; elle atteint des chiffres moins élevés que pour la base ou le sous-bois, l'écart avec la surface étant de 5° C.

Au milieu de la pente, le sol nu présente, à 10 h, une température de 36° C par suite d'une insolation précédente de quelques heures; elle s'élève rapidement à 45° C et s'y maintient jusqu'à 15 h; à ce moment, le ciel se couvrant, elle retombe en une heure à 40° C pour rester stable. A 5 cm de profondeur, la température passe de 22,5° C à un maximum de 36,5° C, celui-ci se situant à 15 h au moment où le ciel s'est couvert. Une inertie thermique la maintient à peu près stable à ce niveau; en effet, elle ne diminue en 2 h que d'un demi-degré tandis qu'en surface, la chute est de 10°.

2. Variation journalière du gradient thermique des différents biotopes.

Le 3-4 septembre 1953, il fut procédé durant 24 h à une série de mesures aux endroits précédents (fig. 3). Le temps fut généralement couvert avec une insolation le 3, entre 12 et 14 h et le 4, entre 10 et 11 h. Le maximum de la température de l'air ambiant, 29° C, se situe le 3 à 13 h, elle redescend, passe par un minimum le 4 à 1 h avec 9,5° C et remonte à 11 h jusqu'à 23° C.

A la base, l'air sous le gazon présente une courbe analogue. Les maxima et minima coïncident avec ceux de l'air extérieur; le maximum est de 24° C à 13 h, la température minimum est identique à l'air ambiant et le maximum du 4 n'est que de 17,5° C; la chute et la remontée de la température sont donc un peu moins rapides que pour l'air ambiant. Les températures du sol, à la surface, à —5 cm et à —10 cm sont, vers 10 h, à peu près identiques; peu à peu, la température de surface augmente mais les couches à —5 cm et —10 cm restent inertes. Ensuite, la température baisse aux trois profondeurs ce qui se manifeste peu à —20 cm, étant donné qu'après une faible augmentation la température revient rapidement à son point de départ. De 14 à 20 h, les trois températures sont identiques; puis la surface se refroidit petit à petit; la couche de —5 cm présente alors une température supérieure à celle de la surface et à celle de —10 cm; ensuite, elle se refroidit et dès l'aube, la température de la couche de surface tend de nouveau à augmenter.

Sous une forte touffe d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ, habitat typique de la faune, la courbe des températures de l'air se rapproche de celle de la base et montre de notables écarts avec l'air et le sol de surface extérieur. L'air du microclimat présente des amplitudes beaucoup moindres que l'air extérieur et

un décalage avec celui-ci. Sous la plante, le maximum de la température de l'air est de 22° C à 15 h, alors que, à l'extérieur, il se trouve à 13 h. Le minimum est de 13° C. Dans ce microclimat, l'air se refroidit donc moins que l'air ambiant. Le sol de surface présente des phénomènes analogues. Le pouvoir intercepteur joué par la plante se montre considérable et provoque des différences d'une douzaine de degrés.

Sur le rocher, le sol des accumulations humiques subit également un fort échauffement; en surface, la courbe de température est sans palier et redescend rapidement. Il est probable que la masse de terre étant petite, la chaleur s'accumule peu; peut-être, la nature humique du sol provoque-t-elle une capacité calorifique moindre. A —5 cm, la courbe n'a pas non plus la régularité de celle de la pente.

Dans le sous-bois, l'air est, au début du cycle, à la même température que l'air ambiant; il passe alors par un maximum de 21° C, puis diminue lentement. Le minimum de 11,5° C se place entre 2 et 3 h et présente avec l'air extérieur une différence de +2,5° C. Le réchauffement est alors très lent et, à 11 h, la température y est de 1° C plus basse que celle de l'air extérieur. A la surface du sol, la température montre un petit échauffement durant les heures d'insolation, puis décroît faiblement pour remonter légèrement le 4 entre 9 et 11 h. A —5 et —10 cm, la température varie peu durant tout le cycle; il n'y a qu'une diminution d'environ 2° C, des minima se présentant après le minimum de la température de l'air, à cause du rôle modérateur du feuillage. Durant le début de la nuit, les températures s'égalisent et la couche intermédiaire reste un peu plus chaude. Sous le noisetier, les phénomènes sont à peu près semblables avec une plus forte perte de chaleur pour les couches supérieures.

Au milieu de la pelouse, la température du sol de surface monte rapidement de 10° C en deux heures; puis, vers 16 h, elle commence à descendre, le minimum se plaçant vers 2 h avec 12,5° C, c'est-à-dire un peu plus bas qu'à la base de la pelouse ou dans le sous-bois. La température augmente ensuite parallèlement avec celle de l'air pour atteindre un maximum à 11 h. A —5 cm, l'amplitude des variations est moins accentuée, le premier maximum étant de 23° C et le minimum nocturne de 16° C. A —10 cm, l'inertie thermique se manifeste plus encore; on note décalés d'ailleurs par rapport à la surface, un maximum de 20,5° C et un minimum de 17,5° C.

Sur les terrasses à sol humique, les phénomènes se rapprochent de ceux observés au milieu de la pelouse.

3. Discussion.

Les causes du gradient thermique élevé sont complexes au Thiers Pirard. En effet, l'exposition joue un rôle primordial, car la colline protégée des vents et orientée vers le Sud reçoit le maximum des radiations solaires; de plus, comme on le sait, les roches calcaires ont un grand pouvoir d'emmagasiner de la chaleur

et la teinte sombre du sol, particulièrement sur les terrasses rocheuses, convient particulièrement à une bonne captation de la chaleur solaire. A. DEMOLON (1938) cite une expérience de A. HALL qui compare l'échauffement du sol nu, couvert de suie ou de craie; ce dernier observe qu'au moment du maximum, le sol noirci dépasse le sol nu de 1,4° C tandis que le sol blanc reste inférieur de 1,5° C au terrain.

Au Thiers Pirard, l'écart entre la température de surface et celle des couches plus profondes se situe dès les cinq premiers centimètres où en été, particulièrement lors des forts échauffements, la température tombe de 29° C.

A —20 cm de profondeur, les fluctuations journalières se font à peine sentir; la température y est à peu près identique sur toute la colline.

Ce phénomène est une conséquence de la nature sèche et pulvérulente du sol, qui, l'été surtout, en fait un mauvais conducteur de chaleur. D'après la relation de FOURRIER, à une distance x de la surface, la variation de la température θ en fonction du temps est donnée par l'équation : $K \frac{\partial^2 \theta}{\partial x^2} = C \frac{\partial \theta}{\partial t}$ [K = le coefficient de conductibilité du sol (quantité de chaleur traversant l'unité de surface par unité de temps); C = la chaleur spécifique rapportée à l'unité de volume du sol en place].

L'humidité joue aussi un rôle important dans la conductibilité de la chaleur dans le sol, conductibilité qui s'effectue principalement par les particules solides et par l'eau qui les entoure. L'eau réduit le volume d'air et provoque plus de contacts entre les particules; dès qu'il y a un certain pourcentage d'eau, le coefficient K passe par un maximum, puis la conductibilité diminue pour se rapprocher de celle de l'eau. Ce fait explique que les grands écarts entre la température de surface et celle des couches profondes se situent en été. A ce sujet, A. DEMOLON (1938) formule trois lois pour la propagation dans le sol des oscillations thermiques : 1° L'amplitude des oscillations décroît en progression géométrique quand la profondeur croît en progression arithmétique; 2° Le retard des maxima et des minima est proportionnel à la profondeur; 3° Pour des oscillations dont les périodes sont différentes, les amplitudes sont réduites dans un même rapport pour des profondeurs proportionnelles aux racines carrées de la durée des périodes. Les deux premières lois expliquent l'allure des courbes de températures prises à différentes profondeurs. D'après la troisième, les oscillations diurnes seraient rapidement amorties, mais il existerait un réchauffement et un refroidissement saisonnier de toute la masse.

B. — HUMIDITÉ.

Les mesures furent effectuées au moyen de psychromètres placés près du sol, entre les touffes de plantes et sous celles-ci (tabl. II). Les mesures prises lors du cycle de 24 h du 3 au 4.IX.1953 mettent en évidence les variations de l'humidité relative suivant la physiographie du terrain et la couverture végétale (fig. 5).

Sur la pelouse, l'humidité relative est plus faible qu'à la base de celle-ci; par contre le bois, normalement, présente toujours des teneurs en eau élevées.

Les plantes de la colline jouent le même rôle d'écran que pour la chaleur. En général, on observe sous celles-ci une humidité plus élevée que celle de l'air extérieur; parfois le contraire se produit, au début d'une brusque ondée par exemple (*).

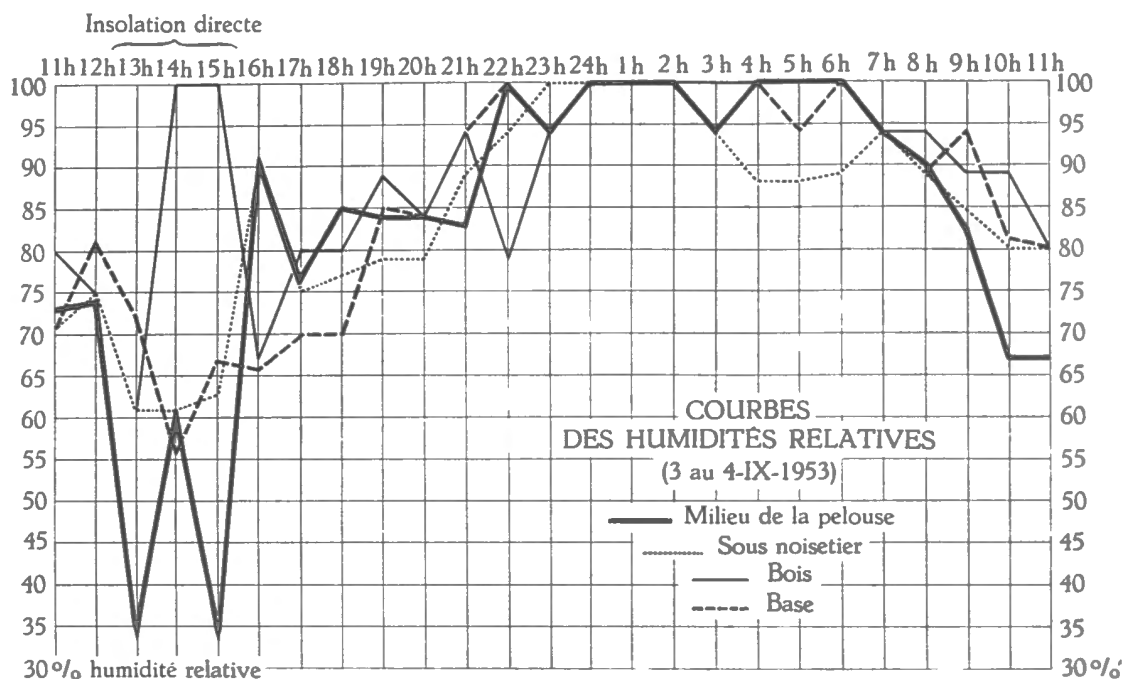
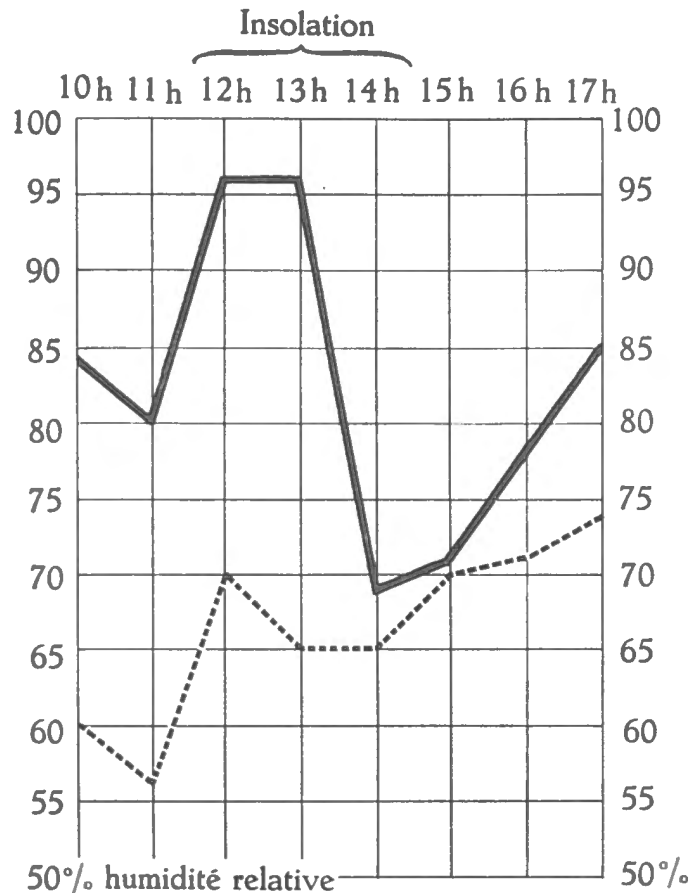


FIG. 5.

Au début du cycle, vers midi, le 3 septembre, le ciel était couvert. Les humidités relatives régnant à la base de la colline, sur la pelouse, sous un buisson de noisetier au centre de celle-ci et dans le bois, étaient proches l'une de l'autre avec 71% pour la base et le noisetier, 73% pour la pelouse et 81% pour le bois. De 13 à 15 h, le soleil se montra et provoqua un maximum thermique. Sur la pelouse, l'humidité tomba en une heure à 34% pour remonter à 61% puis redescendre à 34%. A la base, la teneur en eau descendit également jusqu'à 56%. Sous le noisetier, l'humidité diminua régulièrement d'environ 15% seulement. Le bois présente un tout autre comportement : après une légère baisse, l'humidité

(*) Durant les mesures régulières effectuées durant huit heures le 30 juillet 1953, l'humidité relative sous un noisetier, au milieu de la pelouse, est d'environ 20 à 25% plus élevée que celle de l'air extérieur. Les courbes sont semblables: le maximum se situe au début des heures de forte insolation, puis il se présente une chute brusque de 25% pour le noisetier et de 5% pour l'extérieur, ce minimum correspondant au gradient thermique le plus élevé (fig. 6).

atteint la saturation et s'y maintint durant les deux heures d'insolation, car le sous-bois conserve une forte réserve d'eau et, la température augmentant, celle-ci en sature l'atmosphère.



COURBES DES HUMIDITÉS RELATIVES
(30-VII-1953)

..... Air extérieur
 ——— Air sous noisetier

FIG. 6.

Vers 14 h, le ciel s'étant couvert, les pourcentages d'humidité des quatre stations (milieu de la pelouse, sous noisetier, base, bois) s'élèvent graduellement d'environ 10% par heure. Vers 24 h, la saturation est atteinte pour tous les biotopes. Le 4 septembre, vers 3 h, la pluie commença et dura jusque 6 h, moment où l'humidité relative commença à diminuer partout. Sous le noisetier,

l'humidité descendit graduellement au cours de la nuit pour remonter vers le matin.

A 11 h, le soleil apparut, l'humidité diminua, le plus faible pourcentage étant atteint par la colline : 62%, les autres endroits montrant une teneur en vapeur d'eau identique : 80%.

C. — REMARQUES.

Les deux caractéristiques du microclimat du Thiers Pirard sont, d'une part, une augmentation rapide du gradient thermique qui atteint un maximum élevé au centre de la pelouse et sur la falaise, les écarts avec la base étant considérables. La pelouse subit des amplitudes de température très grandes; ailleurs, la végétation joue un rôle thermoprotecteur important qui conditionne la localisation de la faune.

D'autre part, l'humidité atmosphérique de l'air subit de fortes variations au-dessus de la pelouse; elle y reste cependant moins élevée sous les végétaux, les plantes basses et les bosquets.

TABLEAU II. — Humidité relative dans les différents biotopes (1953).

	2.III	29.III	27.VI	27.VI	6.VII	2.VIII
Air extérieur	43 %	60 %	85 %	35 %	59 %	73 %
Sous Séslerie	68 %	86 %	—	—	—	—
Sous pierre	63 %	—	—	—	—	—
Au ras du sol	61 %	—	—	—	—	—
Sous touffe de plantes ..	64 %	—	92 %	41 %	61 %	63 %
Dans le bois	—	—	88 %	55 %	83 %	98 %
Sous noisetier	—	—	—	—	63 %	—

III. — LE SOL.

A. — PROFIL ET ORIGINE.

Au Thiers Pirard, on distingue deux types de sol : celui de la pelouse et celui des anfractuosités de rochers.

Le sol de la pelouse est du type AC, rendzinoïde, très squelettique; à quarante centimètres de profondeur, il n'existe plus de sol meuble mais uniquement des gros matériaux d'éboulis. Ce sol est formé d'argile provenant de la décomposition de la roche (*) et mêlée à des morceaux de roches.

On ne distingue pas d'horizon proprement dit. Entre les plantes, le sol minéral apparaît en surface; sous les plantes, il existe une faible couche de débris végétal provenant de l'année précédente ou en cours. Dans la strate racinaire (Pl. I, fig. 10) d'une vingtaine de centimètres de profondeur, le sol est plus foncé par suite d'une infiltration d'humus, processus s'effectuant surtout par voie mécanique. Sous les buissons de noisetiers, se trouve une couche d'humus d'une dizaine de cm, à structure très lâche où l'infiltration est plus forte. La discontinuité du tapis végétal et l'aridité du site tendent à entraver toute eutrophication, car la litière sèche s'éparpille sur les espaces nus d'où elle est dispersée par le vent.

Le sol des terrasses rocheuses. — De couleur noire, encombré d'éclats de la roche-mère (⁴), son type est également rendzinoïde, mais on n'y trouve pas d'argile de décomposition comme sur la pelouse. Par contre, les matières humiques (débris de végétaux) et les coquilles de mollusques (Pl. I, fig. 9) abondent. On y observe également des particules de charbon et des scories très petites; il s'agit probablement d'un apport aérien.

B. — DENSITÉ ET COMPOSITION GRANULOMÉTRIQUE.

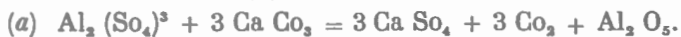
1. Terrasses rocheuses.

100 grammes de sol passés au tamis 1 mm ont donné :

> 1 mm = 52.500 g (gros matériaux rocheux, débris végétaux, coquilles de mollusques).

< 1 mm = 47.500 g. L'analyse granulométrique de 25 gr. de cette fraction < 1 mm par la méthode de КОРЕЦКЫ a fourni les chiffres suivants : 25 gr attaqués par H₂O₂, perte de 3.905 g; le restant contient : 0,2 — 1 mm = 25,33%, 0,1 — 0,2 mm = 5,88%, 0,05 — 0,2 mm = 27,33%, 0,02 — 0,05 mm = 10,20%, < 0,02 = 31,23%.

(²) Selon G. COSYNS (1907), l'altération des roches calcaires se produit sous l'effet de l'acide carbonique des eaux de précipitation et par oxydation des matières carbonneuses des rochers par l'effet catalyseur des composés de fer et l'action des sulfates d'alumine (a) et de fer (b) sur le CaCo₃ et MgCo₃.



(⁴) On sait que le gel agit d'une manière importante dans la désagrégation progressive de la roche et dans la formation d'éboulis. En effet, lors du dégel, des pierres se détachent en grand nombre de la falaise et tombent sur la pelouse. De cette façon, bien que les éboulis soient immédiatement colonisés, il s'en forme sans cesse de nouveaux. Les petits éclats de pierres sont également fragmentés de plus en plus par le gel.

2. Pelouse.

90 grammes de sol passés au tamis 1 mm ont donné :

> 1 mm = 49.700 g (gros matériaux rocheux, débris végétaux, coquilles de mollusques).

< 1 mm = 40.300 g. L'analyse de cette fraction par la méthode de KOPECKY a fourni les chiffres suivants :

25 gr attaqués par H₂O₂, perte de 4.220 gr; le restant contient :

0,2—1 mm = 30,25 %; 0,1—0,2 mm = 16,45 %; 0,05—0,2 mm = 37,75 %; 0,02—0,05 mm = 8,55 %; < 0,02 mm = 7,00 %.

Les terrasses rocheuses renferment beaucoup plus d'éléments fins dans la fraction < 1 mm, par suite de l'apport éolien.

3. Densité de la partie fine.

Elle a été calculée au moyen d'un picnomètre de 50 cc.

Sol des terrasses rocheuses D = 5.746.

Sol de la pelouse D = 6.842.

Le sol des terrasses rocheuses est plus léger à cause de sa plus grande teneur en matières organiques.

C. — EAU ET SOL.**1. Comportement hydrostatique.**

Méthode. — Les prélèvements d'échantillons de sols en place furent effectués au moyen de cylindres d'acier d'une contenance de 150 cc, munis de couvercles métalliques fermant hermétiquement et pouvant être remplacés lors des manipulations par des couvercles percés (R. SIEGRIST, 1934).

Il fut procédé aux pesées suivantes :

a) Échantillon frais = M_f.

b) Échantillon après trempage dans l'eau sous le vide = M_t.

c) Échantillon après égouttage de 2 h = M_e.

d) Échantillon après évaporation à l'étude à 120° C = M_s.

Ces données permirent de calculer :

$$1a. \text{ Teneur en eau exprimée en \% du poids frais} = \frac{M_f - M_s}{M_f} 100.$$

$$1b. \text{ Teneur en eau exprimée en \% du poids frais} = \frac{M_f - M_s}{M_s} 100.$$

$$2. \text{ Contenu en eau exprimé en \% du volume (V) du sol en place} = \frac{M_f - M_s}{V} 100.$$

$$3. \text{ Contenu en gaz exprimé en \% du volume du sol en place} = \frac{M_t - M_s}{V} 100.$$

$$4. \text{ Capacité en eau} = \frac{M_e - M_s}{V} 100.$$

$$5. \text{ Capacité en gaz} = \frac{Mt - Me}{V} 100.$$

$$6. \text{ Poids en eau pour 100 g de sol saturé} = \frac{100 \times Me}{Mf}.$$

Résultats. — Pour des prélèvements effectués le 12.X.1953 (tabl. III), nous avons constaté :

A la base.

$$1a. \frac{Mf - Ms}{Mf} \times 100 = 8,75 \%$$

$$3. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 66,53 \%$$

$$1b. \frac{Mf - Ms}{Ms} \times 100 = 9,59 \%$$

$$4. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 55,75 \%$$

$$2. \frac{Mf - Ms}{V} \times 100 = 9,15 \%$$

$$5. \frac{Mt - Me}{V} \times 100 = 10,78 \%$$

$$6. \frac{100 \times Me}{Mf} = 58,46 \text{ g.}$$

Milieu de la pelouse.

$$1a. \frac{Mf - Ms}{Mf} \times 100 = 9,88 \%$$

$$3. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 69,47 \%$$

$$1b. \frac{Mf - Ms}{Ms} \times 100 = 10,96 \%$$

$$4. \frac{Me - Ms}{V} \times 100 = 41,24 \%$$

$$2. \frac{Mf - Ms}{V} \times 100 = 14,90 \%$$

$$5. \frac{Mt - Me}{V} \times 100 = 28,23 \%$$

$$6. \frac{100 \times Me}{Mf} = 30,35 \text{ g.}$$

Sur le rocher.

$$1a. \frac{Mf - Ms}{Mf} \times 100 = 10,91 \%$$

$$3. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 68,95 \%$$

$$1b. \frac{Mf - Ms}{Ms} \times 100 = 12,25 \%$$

$$4. \frac{Me - Ms}{V} \times 100 = 39,08 \%$$

$$2. \frac{Mf - Ms}{V} \times 100 = 7,25 \%$$

$$5. \frac{Mt - Me}{V} \times 100 = 29,86 \%$$

$$6. \frac{100 \times Me}{Mf} = 66 \text{ g.}$$

Sous le noisetier.

$$1a. \frac{Mf - Ms}{Mf} \times 100 = 8,94 \%$$

$$3. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 55,35 \%$$

$$1b. \frac{Mf - Ms}{Ms} \times 100 = 9,82 \%$$

$$4. \frac{Me - Ms}{V} \times 100 = 42,61 \%$$

$$2. \frac{Mf - Ms}{V} \times 100 = 6,53 \%. \quad 5. \frac{Mt - Me}{V} \times 100 = 12,74 \%. \\ 6. \frac{100 \times Me}{Mf} = 64,04 \text{ g.}$$

Sous-bois.

$$1a. \frac{Mf - Ms}{Mf} \times 100 = 85,17 \%. \quad 3. \frac{Mt - Ms}{V} \times 100 = 53,61 \%. \\ 1b. \frac{Mf - Ms}{Ms} \times 100 = 54,25 \%. \quad 4. \frac{Me - Ms}{V} \times 100 = 46,73 \%. \\ 2. \frac{Mf - Ms}{V} \times 100 = 38,30 \%. \quad 5. \frac{Mt - Me}{V} \times 100 = 6,53 \%. \\ 6. \frac{100 \times Me}{Mf} = 66,20 \text{ g.}$$

2. Variations saisonnières du % d'eau dans les différents biotopes (fig. 7, 8).

Les échantillons de sols destinés à contrôler le % en eau des divers biotopes et à caractériser leur bilan hydrique furent recueillis dans les cinq premiers cm de la surface, c'est-à-dire là où la faune se tient étant donné la structure lâche du sol. Cette zone intéresse également l'horizon racinaire d'un certain nombre de plantes. Les mesures furent effectuées à la base de la pelouse, au centre de la pelouse (sur le sol nu et sous un fort buisson de noisetier), sur une terrasse de la falaise et dans le bois (fig. 7, 8).

L'été pluvieux et l'arrière-saison de 1953 particulièrement sèche expliquent l'allure générale des courbes à première vue paradoxale, car les minima de teneur en eau se placent en automne (fig. 7).

La base. — Le sol de la base montre une capacité en gaz de 10,78 % et en eau de 55,75 %, le poids en eau pour 100 g de sol saturé étant de 58,46 g.

En juin 1953, le sol est saturé à 100 %, résultat de fortes précipitations orageuses, mais après une semaine, le % retombe à 55 %. La teneur en eau oscille entre 50 et 60 % jusqu'à la mi-août, moment où elle descendra vers 30 %, pour atteindre fin septembre 20 % et puis remonter légèrement à la mi-octobre.

Le milieu de la pelouse. — A cet endroit, le sol a une capacité en gaz de 28,23 % et en eau de 41,24 %, le poids d'eau pour 100 g de sol saturé étant de 30,35 g. Les amplitudes des fluctuations sont considérables; la teneur du sol qui présente fin juin-début juillet 80 %, tombe en une semaine à 27 %, puis en huit jours remonte à 106 %, pour une semaine plus tard redescendre à 28 %. Elle demeure ensuite, de septembre à novembre, aux environs des 30 %, puis à la fin de ce mois descend jusqu'à 4 %, le pourcentage le plus faible enregistré depuis l'été.

Le rocher. — La mince couche de terre des petites terrasses rocheuses présente une capacité en gaz de 29,86 % et en eau de 39,08 %, le poids d'eau contenu dans 100 g de sol saturé étant de 66,00 g. A cet endroit, le régime hydrique est le plus irrégulier. De 110 % en fin juin, la teneur en eau baisse en trois semaines jusqu'à 10 %, puis en huit jours remonte jusqu'à 35 % pour redescendre après une semaine à 6 %. La teneur augmente alors durant septembre vers les 15 % pour décroître fin novembre à 6 %.

Le sol sous le noisetier. — Le sol y présente une teneur en gaz de 12,74 % et en eau de 42,61 %, le poids en eau pour le sol saturé étant de 64,04 g. Les fluctuations de la teneur en eau de cette partie sont assez accentuées. De 24 % en fin juillet, elle atteint 68 % en une semaine. En fin août, le pourcentage d'eau était de 20 %; il monte ensuite jusqu'à 45 % à la fin septembre pour redescendre graduellement jusqu'à 7 % en fin octobre.

Le bois. — Le sol présente une teneur en gaz de 6,53 % et en eau de 46,73 %, le poids en eau pour le sol saturé étant de 66,20 g. Durant les mois chauds, les variations de la teneur en eau sont assez accentuées. Le point le plus bas, 20 %, est atteint à la fin juillet et le maximum, 120 %, la semaine suivante; le pourcentage se maintient alors vers les 50 %, c'est-à-dire plus haut que dans les autres biotopes.

Remarques. — Les cinq sols étudiés offrent des caractéristiques hydriques différentes. Le milieu de la pelouse et les terrasses rocheuses présentent à peu près la même capacité en gaz; le noisetier et la base ont également des capacités voisines mais moitié moindres que celles des deux premiers endroits; celle du bois est très faible. Ces caractéristiques s'expliquent par la nature pulvérulente des deux premiers sols qui permet la formation de pellicules d'air interstitielles. Par contre, les autres sols sont soit très compacts comme le sol de la base, soit composés de gros débris organiques, de feuilles mortes comme le terrain sous le noisetier et dans le bois, ce qui permet une imbibation totale.

Les capacités en eau, par contre, sont assez voisines : vers les 40 %, pour le milieu, les terrasses rocheuses et le noisetier. Elle est plus élevée pour la base et le bois.

D'une semaine à l'autre, le rocher et le milieu de la colline présentent de grands écarts de % d'eau. En effet, dans le premier endroit, une couche de terre très mince repose sur la roche de sorte que l'eau de pluie s'écoule difficilement au moment même. Ensuite, cette faible quantité de sol s'assèche rapidement par écoulement de l'eau et par action du vent et du soleil.

Les propriétés hydriques du sol du milieu de la pelouse sont dues au pourcentage élevé de sol nu, où aucune végétation n'intercepte la pluie mais qui par contre jouit, comme la falaise d'ailleurs, de chaleurs très fortes. A ces conditions s'ajoute le grand pouvoir percolateur de ce sol à plus de 50 % de

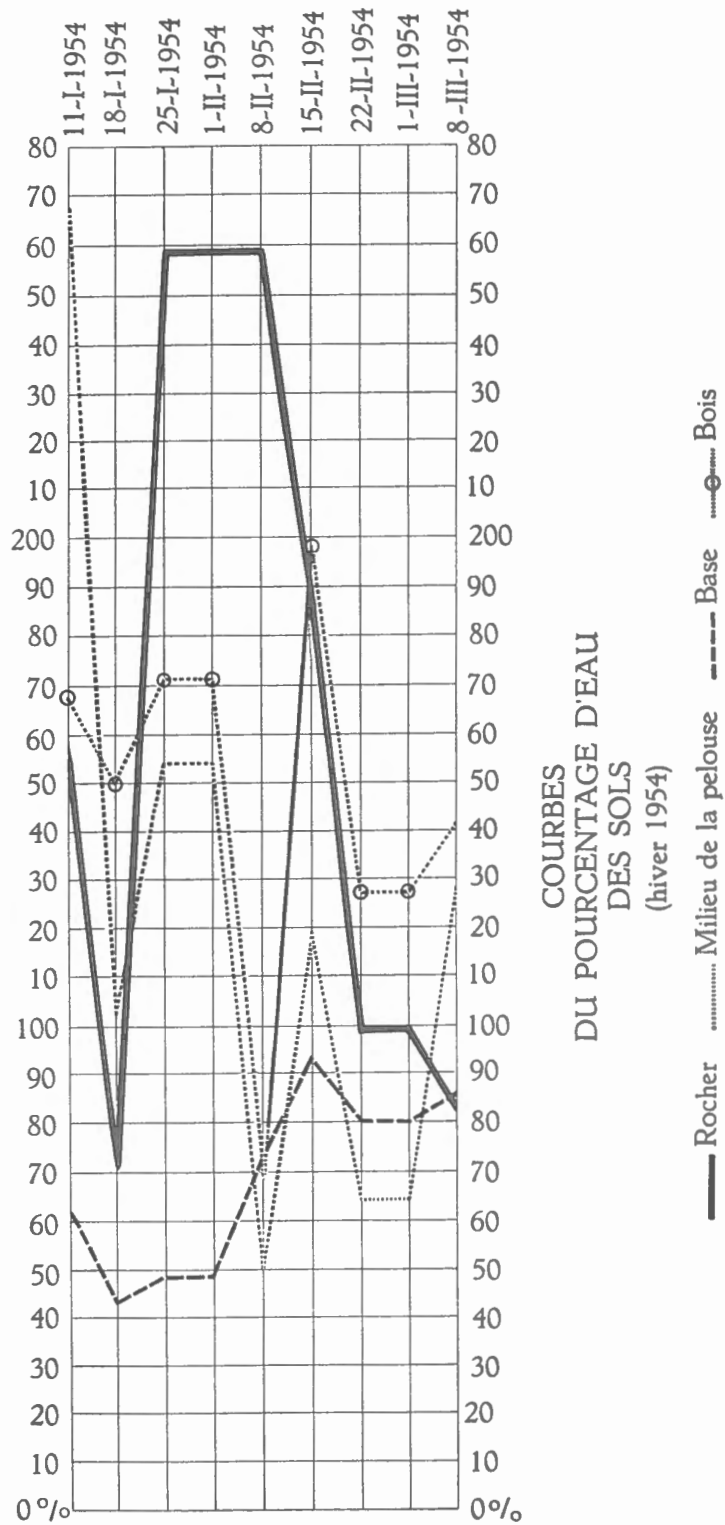


FIG. 7.

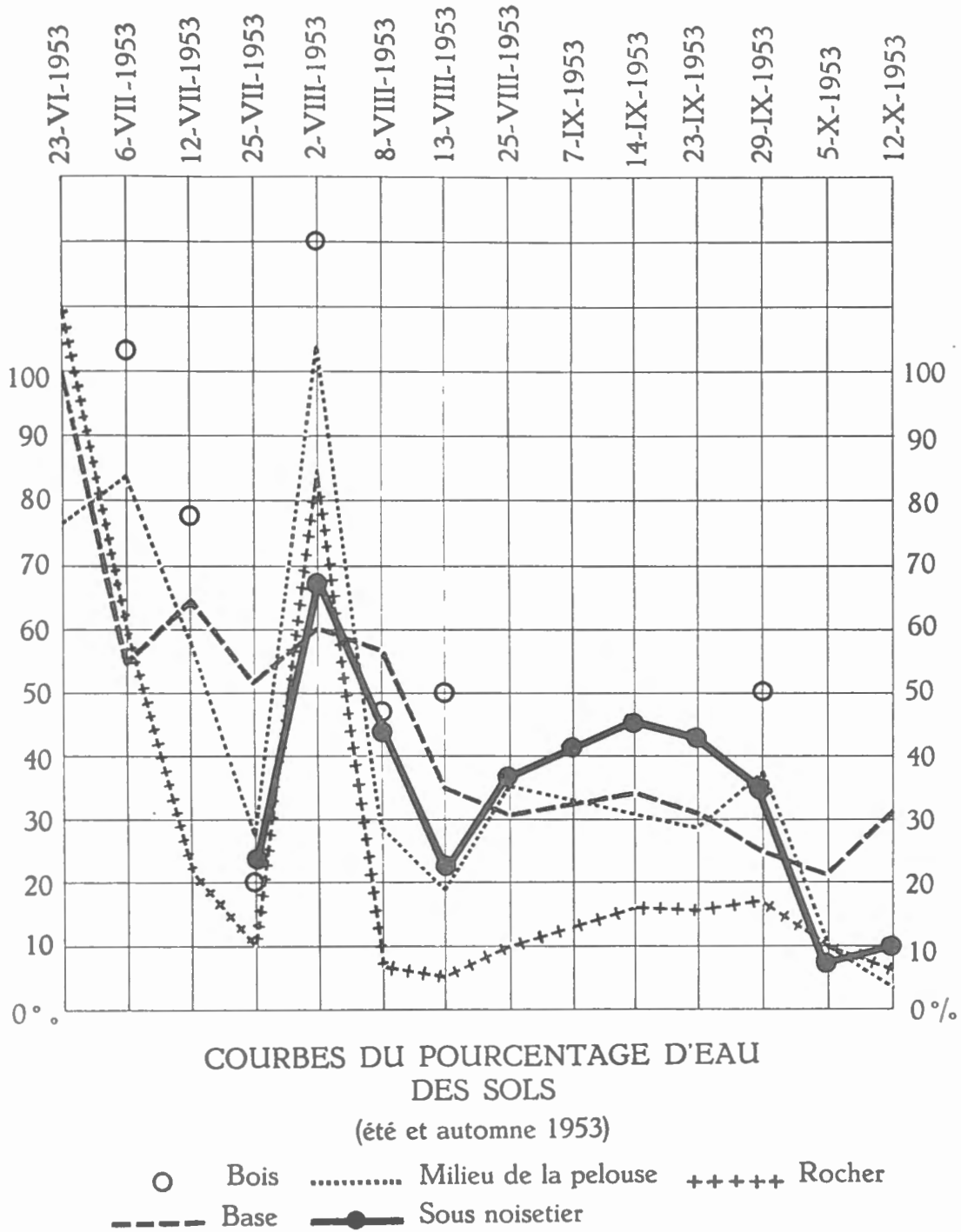


FIG. 8.

squelette, proportion augmentant avec la profondeur. Les fluctuations très amorties du pourcentage d'eau de la base s'expliquent à la fois par la couverture végétale dense, la compacité du sol et la situation qui soustrait cette zone aux échauffements excessifs. Sous le noisetier situé au milieu de la pelouse, le sol présente des conditions différentes du sol de la pelouse; cela tient à sa composition, riche en matières végétales en voie de décomposition, et au microclimat réalisé par le feuillage du buisson. Les fluctuations y sont beaucoup moins accentuées et lors des deux derniers mois, elles présentent un plus fort pourcentage que la base et le milieu, comportement se rapprochant un peu du sol du bois.

Le sol sous bois atteint la plus haute sursaturation (120%) et il se maintient au plus haut point, relativement aux autres, vers les 50°. Ce sol se compose en effet de feuilles mortes et autres débris végétaux qui s'imbibent d'eau; de plus, la couverture végétale y entrave l'évaporation.

Comme nous l'avons signalé plus haut, les considérations saisonnières sur les teneurs en eau des différents points doivent tenir compte des précipitations, abondantes l'été et très rares l'automne. Les mesures effectuées irrégulièrement en 1952 et au début de 1953 permettent néanmoins d'avoir une notion des teneurs durant une année normale (fig. 7, 8).

Le milieu de la pelouse. — En fin juin 1952, on note un % de 11,33%; à la mi-juillet, 32,52%; en novembre, 46,07%. Au printemps de 1953, le % est élevé : de 82,37% au début mars, il redescend à 58,71% à la fin de ce mois.

Le rocher. — En juin 1952, la teneur en eau est de 7,09%; en juillet, 36,92%; en novembre, 21,92%. En mars 1953, elle est au début de 29,45% et à la fin de 18,27%; en avril, de 45,45%

La base. — Une mesure effectuée le 2 mars 1953 donne une saturation de 81,0%.

En hiver, les courbes des % ont une allure différente. On remarque un pourcentage plus considérable et des sursaturations fréquentes et élevées; celles-ci sont dues aux gels successifs des précipitations, amenant la formation de couches de glace dans le sol et à la surface. Ce phénomène est évidemment plus prononcé là où le sol est meuble (pourcentage : 260%). Inversement, la structure compacte du sol de la base y provoque un plus faible pourcentage (maximum : 90%) (fig. 7).

Remarques. — Pour autant qu'on puisse en juger par ces quelques mesures, on remarque, ainsi que pour les chiffres de la courbe figure 7, que le milieu et les terrasses rocheuses présentent des valeurs rapprochées et accusent, en été, de faibles pourcentages. Néanmoins, la teneur des terrasses rocheuses est plus faible, par suite du petit volume de sol meuble et des conditions xérothermiques. Les chiffres dépendent évidemment du temps écoulé depuis la

dernière précipitation. En effet, si celui-ci est court, la quantité d'eau contenue dans le sol humique ne peut percoler à cause du substrat rocheux : elle y est relativement plus importante que sur la pelouse, mais elle s'évapore très vite.

3. Variations de la teneur en eau avec la profondeur.

Les relevés furent effectués dans les 5 à 10 premiers centimètres du sol, zone qui intéresse la faune et bon nombre de plantes. Il fut néanmoins procédé à des mesures suivant une stratification en profondeur. En fin juin 1952, on note 11,33% dans les deux premiers centimètres, 31,00% à — 5 cm, 33,37% à — 20 cm. En juillet 1952, on note 32,52% en surface, 25,53% à — 5 cm, 47,47% à — 20 cm. En septembre et en novembre 1952, on note 31,54% en surface, 117,99% à — 5 cm, 106,45% à — 10 cm. En résumé, les pourcentages varient beaucoup suivant la profondeur, mais en général l'écart se marque surtout dans les cinq premiers centimètres.

Comme pour le régime thermique, les conditions y sont liées à l'exposition et à la pente; ces deux facteurs provoquent, d'une part, une évaporation considérable et, d'autre part, une percolation difficile. De plus, des facteurs édaphiques entrent en ligne de compte.

L'influence des précipitations sur la teneur en eau du sol dépend des conditions d'humidité préexistantes; la terre sèche s'imbibe difficilement. A. DEMOLON (1932) donne un tableau de A. PETIT (1930) montrant la rétention de l'eau dans les couches supérieures du sol (tabl. IX).

TABLEAU III. — Rétention de l'eau dans les couches du sol.
(D'après A. PETIT, 1930.)

Hauteur d'eau	Humidité % g de terre				
	10	20	30	40	60
De 0 à 2,5 cm	12,6	14,0	15,6	16,0	17,2
De 2,5 à 5,0 cm	9,4	13,4	15,4	15,9	17,2
De 5,0 à 7,5 cm	2,4	10,9	13,6	14,9	17,1

Au Thiers Pirard, surtout en été, l'eau ne s'infiltré que rarement et en petites quantités dans le sol profond, elle s'évapore rapidement lors des fortes insola-tions. Néanmoins, beaucoup de plantes ont leur système racinaire très déve-loppé dans cette zone de surface. De plus, cette eau suffit à humidifier l'atmos-phère pour les animaux.

L'eau qui pénètre jusqu'aux couches plus profondes durant les mois pluvieux et lors des forts orages n'est pas retenue par suite de la porosité provoquée par le grand pourcentage du squelette d'éclats rocheux.

D. — FACTEURS CHIMIQUES.

pH. — Le sol indique une réaction basique : la terre noire des terrasses montre un pH 7,3 et le sol de la colline 7,7.

Ca. — Les analyses d'échantillons de terre réalisées par M. L. VAN MEEL (Bruxelles) ont donné les résultats suivants :

	Pelouse	Rocher
Par % de terre :		
Matières organiques	42,5 %	52,0 %
Ca O	33,5 %	26,5 %

E. — REMARQUES.

Les auteurs qui ont étudié des groupements proches de ceux du Thiers Pirard, notamment ceux où la *Sesleria* bleue domine, donnent les indications suivantes sur les sols.

G. KRAUS (1906), en Thuringe, constate leur richesse en CaCO_3 . Pour cet auteur, les terres rendzinoïdes où pousse le *Seslerietum calcariæ* présentent les caractéristiques suivantes : réaction alcaline, neutre ou rarement acide (pH 5,5); sols basiques et neutres, saturés absorptivement; (ions Ca^{++} ou ions Mg^{++}); sols rendzinoïdes, riches en humus. *Sesleria cœrulea* s.sp. *calcaria* y subit la réaction du sol comme un facteur de croissance, le premier maximum se situant au pH 5,5 et le second, à la neutralité. Pour G. KRAUS, cette graminée ne peut être considérée comme calciphile. Sa présence serait déterminée surtout par la réaction du sol et son cantonnement plus ou moins rigoureux sur certains sols provient du jeu de la concurrence des plantes. La différence de localisation avec *Sesleria cœrulea* sp. *uliginosa* proviendrait de l'humidité du sol.

POUR A. ZLATNIK (1928), les sols à *Sesleria* ont un pH oscillant entre 7,39 et 8,37, ce qui se rapproche du cas présent; il trouve de 0,7700 Ca% et 0,0043 Mg% à 0,0388 Ca% et 0,3071 Mg%. Il observe *Sesleria* sur des sols différents, soit profonds, soit superficiels, où la proportion du squelette atteint 70%, soit éboulis rocheux. Mais souvent les sols à *Sesleria* sont des rendzines typiques ou peu développés, sans profils. Sur les terrasses rocheuses se trouve un humus noir, alcalin, formé par la végétation; ces sols se rapprochent donc fortement de ceux observés au Thiers Pirard.

M. NIHOUL (1935) observe que le pH des terrains calcaires varie entre 7,3 et 6,0. Il ne pense pas qu'une association soit liée à un pH spécifique; il lui semble que l'amplitude des variations du pH basique supportable par une espèce soit propre à une région. Pour Comblain-au-Pont (« Les Tartines ») il donne :

capacité en eau moyenne, 48 %; capacité en gaz moyenne, 11 % : pH moyen, 7,3, ce qui correspond aux observations faites au Thiers Pirard. A. TANSLEY (1949) note pour six types de sol des « Chalk grassland ».

TABLEAU IV. — Teneur en Ca et Mg de sols à *Sesleria*, Tchécoslovaquie.
(D'après A. ZLATNIK, 1928.)

N°	Ca %	Mg %	Ca mg/équivalent.	Mg mg/équivalent.	Somme de mg/équivalent.
1	0,7700	6,0043	38,4319	0,3536	38,7855
2	0,2667	0,0258	13,3113	2,1217	15,4330
3	0,2453	0,0243	12,2444	1,9984	14,2428
4	0,4473	0,0410	22,3259	3,3717	25,6976
5	0,0984	0,4085	4,9114	33,5938	38,5052
6	0,1103	0,5021	5,5054	41,2911	46,7865
7	0,0388	0,3171	1,9366	25,2549	26,1915

TABLEAU V. — Composition de divers sols des « Chalk grassland ».
(D'après A. TANSLEY, 1949.)

	Sols gris et bruns				Sols foncés	
	0-2	0-3	0-3	0-5	0-1	0-3
Profondeur cm	0-2	0-3	0-3	0-5	0-1	0-3
Perte par ignition	25,9	23,0	17,3	32,0	32,6	42,6
Ca O	27,4	32,6	33,7	11,1	15,5	3,3
Mg O	0,32	0,51	0,31	0,35	0,62	0,77
K ₂ O	0,58	0,28	0,26	0,28	0,33	0,35
pH	7,4	7,9	7,8	6,9	7,8	7,2

C'est un type morphologique à rapprocher du Thiers Pirard (cf. ANDERSON, 1927 : « The surface soil was a brown friable leam; small lumps of chalk up to 12 mm diameter occurred at a depth of 2,5 cm and increased in size and frequency until the loam gave many to broken chalk at a depth of 20 cm. Solid chalk occurred at 25 cm ». « The pH values ranged from 7,4 at the surface to 7,6 for the underlying chalk. The upper 7 cm of soil were abundantly occupied by roots, which were less frequent in the zone below, while the lowest zone considered was tapped only of *Galium verum* and *Poterium sanguisorba*. ») Cette stratification souterraine est également à rapprocher de celle observée au Thiers Pirard.

TABLEAU VI. — Pourcentage en eau des sols de « Chalk Grassland »,
janvier 1924, août 1925.

(D'après A. TANSLEY, 1949.)

Profondeur en cm	0-7,5	15-22,5	30-37,5	68,5-76
Moyenne	36,78	26,63	25,84	27,20
Maximum	61,29	35,59	34,05	34,93
Minimum	8,58	11,50	10,76	15,34
Rang.	52,71	24,09	23,29	19,59

En résumé, les sols où s'établissent des groupements végétaux proches de ceux du Thiers Pirard présentent de fortes analogies : sols rendzinoïdes, sans horizon, à forte proportion de squelette et à faible pouvoir de rétention pour l'eau, ce qui contribue à leur donner le caractère xérique. Au Thiers Pirard en particulier, l'absence de litière humique et la forte proportion de squelette dans le sol déterminent un régime hydraulique très faible. Les saturations élevées atteintes lors des fortes précipitations sont éphémères. Ces caractéristiques édaphiques, jointes au gradient thermique élevé, y réalisent un microclimat xérothermique accentué. Le faible pouvoir calorifique du sol provoque des écarts de température brusques et localisés à la couche superficielle au niveau de laquelle s'effectuent les processus biologiques. Le pH est légèrement basique. Cependant l'évolution de ce sol est entravée par plusieurs facteurs : son aridité, l'apport continu d'éléments pierreux provenant de la falaise et un facteur biologique, le lapin, qui, creusant de nombreux terriers, brasse sans cesse les couches supérieures.

IV. — LA VÉGÉTATION.

A. — ASPECTS DE LA VÉGÉTATION.

Le site du Thiers Pirard comprend deux régions : la falaise et la pelouse dont les limites restent assez imprécises au point de vue physiographique et floristique. En effet, le rocher effrité présente des anfractuosités et des petites terrasses et, à sa base, les amas d'éboulis forment un intermédiaire entre la falaise et la pelouse (fig. 2).

a) Les rochers. — Dans les angles des roches et dans les fissures, une végétation abondante, principalement *Festuca glauca* LEJEUNE, y développe un réseau serré de racines (fig. 14) s'étendant parfois sur la roche nue et verticale.

Cette graminée, à souche cespiteuse, forme l'humus qui servira de point de fixation pour *Sedum mite* GIL., pour *Satureja acinos* SCHLUSTER et *Draba verna* LINNÉ. *Festuca glauca* LEJEUNE ne se trouve pas sur la colline (fig. 9; Pl. III, fig. 1).

Sesleria cœrulea ARDISSONE se comporte de façon analogue. Elle accumule également de l'humus, mais reste proportionnellement moins fréquente (Pl. II, fig. 10). *Sanguisorba minor* Scop. *Seseli libanotis* KOCH, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Origanum vulgare* LINNÉ, *Echium vulgare* LINNÉ, colonisent les petites crevasses contenant de l'humus. Leurs plantes malingres, sauf *Seseli libanotis* KOCH, développent de fortes racines dans les fissures. *Potentilla verna* LINNÉ se fixe dans les fentes du rocher et étend à la surface son réseau de racines (fig. 14). *Biscutella lævigata* LINNÉ plonge une forte racine dans les crevasses; elle forme coussinet accumulant de l'humus formé surtout de ses abondantes feuilles mortes (Pl. I, fig. 11). *Dianthus cæsius* SMITH agit de même; à partir d'une mince fente où pénètre ses racines, il étale ses touffes à la surface du rocher (Pl. II, fig. 6). *Sedum mite* GIL. se trouve partout où se forme de l'humus même en quantité minime. *Asplenium ruta-murariæ* LINNÉ se fixe dans les crevasses minces, surtout sous les roches en surplomb. De-ci de-là, poussent des buissons de *Cotoneaster intergerrima* MED. (Pl. II, fig. 7).

Au printemps, on observe sur ces petites terrasses une floraison de Thérophytes : *Draba verna* LINNÉ, *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ.

b) La pelouse proprement dite s'étire le long de l'Ourthe dont un sentier la sépare (fig. 2; Pl. I, fig. 2, 6).

La pente est une pelouse à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. Mais, si dans l'ensemble ce peuplement se montre très homogène, il présente néanmoins quelques différenciations dans le faciès : à la base du rocher, dans les éboulis, *Incetoxicum officinale* MOË se localise en grand nombre et la densité des *Sesleria* varie suivant les endroits.

En allant d'Ouest en Est, on observe d'abord, en aval, une couverture végétale assez lâche; *Sesleria cœrulea* ARDISSONE y forme une série de gradins (Pl. I, fig. 8), sur lesquels se trouvent *Seseli libanotis* KOCH, *Galium asperum* SCHREBER, *Origanum vulgare* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Teucrium scorodonia* LINNÉ, *Satureja acinos* SCHREBER, *Echium vulgare* LINNÉ. Les dominantes, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Origanum vulgare* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET développent au ras du sol des tiges qui s'interpénètrent (fig. 11, 12, 15 a et b; Pl. III, fig. 3,5). Entre les plantes se trouvent de nombreuses plages de sol nu, parfois envahies par des colonies denses d'*Hieracium pilosella* LINNÉ. Toutefois, le sol y reste souvent découvert; il y pousse alors *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Arabis hirsuta* SCOPOLI et surtout des Thérophytes : *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ, *Draba verna* LINNÉ, *Saxifraga tridactyles* LINNÉ, *Cardamine hirsuta* LINNÉ, *Euphrasia stricta* HOST. fig. 13, 15 a et b).

En allant vers l'amont, la pente est ensuite couverte par une colonie de *Prunus spinosa* LINNÉ, petits buissons d'une cinquantaine de cm, avec çà et là un individu de *Cratægus monogyna* JAC. On trouve sous ce bosquet quelques espèces de la colline, mais mal développées (Pl. III, fig. 7).

Aux prunelliers succède une zone presque entièrement couverte par *Sesleria cærulea* ARDISSONE dont les touffes, très fortes, laissent peu de terrain libre entre elles (fig. 12). On y trouve le même cortège d'espèces que ci-dessus mais proportionnellement moindre.

La plus grande partie de la pente présente ensuite un groupement à *Sesleria cærulea* ARDISSONE moins fréquente; la dominance appartient à *Origanum vulgare* LINNÉ. Les trois autres plantes typiques y sont *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET et *Seseli libanotis* KOCH. La structure de ce groupement, assez lâche, montre de nombreuses plages de sol nu où croissent les mêmes espèces qu'en aval de la pelouse.

Sur la pelouse en général et sur les premiers contreforts de la falaise grandissent çà et là des buissons de *Rosa rubiginosa* LINNÉ, *R. canina* LINNÉ, *Quercus* (sp.) *Berberis vulgaris* LINNÉ, *Cornus sanguinea* LINNÉ, *Coryllus avellana* LINNÉ, *Cratægus monogyna* JAC. Ces deux derniers forment souvent de gros buissons, sous lesquels la végétation, pauvre, ne comprend pas la plupart des espèces de la pelouse. Par contre *Helleborus fœtidus* LINNÉ y abonde; on la remarque bien au premier printemps, sous les arbres dénudés (Pl. III, fig. 6).

Entre la pelouse proprement dite et le bosquet dense qui suit se place une plage d'éboulis. En se dirigeant de la base de la falaise vers le centre de la pelouse, les éboulis sont de plus en plus anciens. Ils sont colonisés peu à peu par *Sesleria cærulea* ARDISSONE. Cette graminée forme des escaliers où les nouveaux éboulis s'entassent et sont recouverts peu à peu par d'autres plantes. Près de la falaise où les éléments sont récents, cette graminée et *Seseli libanotis* KOCH (fig. 11) poussent seules.

c) Le bosquet est principalement formé de *Coryllus avellana* LINNÉ, se présentant sous la forme de cépées d'où partent de nombreuses branches atteignant 3 à 4 mètres. Il s'y mêle *Fraxinus excelsior* LINNÉ. La strate herbacée y est surtout composée d'*Hedera helix* LINNÉ (fig. 10; Pl. III, fig. 8). Dans ce bosquet se trouvent des monceaux d'éboulis, et sur ces derniers s'est établi un fourré à *Prunus spinosa* LINNÉ, *Teucrium scorodonia* LINNÉ, *Helleborus fœtidus* LINNÉ (Pl. III, fig. 2).

Le bosquet à noisetiers est discontinu et entre les flots d'arbustes se retrouve la flore de la pelouse avec *Seseli libanotis* (Koch) particulièrement abondant et *Epipactis latifolia* ALLORGE en grand nombre.

d) La dernière région du Thiers Pirard, vers l'amont, présente une végétation plus développée, avec espèces silvatiques plus nombreuses : Chêne, Hêtre, Bouleau, Charme. Il semble que la forêt primitive fut supprimée et remplacée

par une plantation de résineux, disparue à son tour. Les gros chênes qui poussent près de la base de la falaise et sur les plates-formes de celle-ci représentent vraisemblablement des restes de la végétation initiale.

B. — STRATIFICATION AÉRIENNE.

La pelouse proprement dite ne renferme que deux strates, une herbacée occupant presque tout le terrain et une arbustive là où le maigre bosquet de Prunelliers se développe. Les quelques buissons, rares sur la pelouse, ne peuvent être considérés comme formant une strate arborescente. Cette dernière existe là où la pelouse est disparue, la végétation tendant alors vers le terme du cycle normal.

a) *Strate herbacée.* — Composée d'Héliophiles, elle forme un peuplement discontinu, disposé en gradins, canevas déterminé par l'enracinement des premières plantes — principalement la Séslerie — et par l'accumulation des débris en hiver.

Au début du printemps, cette strate a seulement quelques centimètres d'épaisseur; il ne demeure alors que les tiges sèches et des Chaméphytes avec peu de parties assimilatrices. En été, cette strate atteint environ 20 cm et 30 cm dans les peuplements denses à Sésleries (fig. 13).

b) *Strate arbustive.* — Composée principalement d'essences de lumière, *Prunus spinosa* LINNÉ, le bosquet bas, d'une soixantaine de centimètres, se développe rapidement par drageons; peu dense, il permet encore longtemps la survie de la strate herbacée.

Le bois. a¹) *Strates arborescente et arbustive.* — La végétation sylvatique de la partie Est du Thiers Pirard tient de ces deux strates. Il n'y a guère d'arbres de haute taille sauf, par-ci par-là, quelques chênes épargnés par l'homme. Cette futaie, formée de souches, émet des jets atteignant 2 à 3 m pour le noisetier et 4 à 5 m pour le frêne. Il s'agit donc d'un faciès déterminé par l'homme qui y pratique des coupes fréquentes dès que certaines tiges deviennent fortes. Homogène, sa composition varie suivant l'endroit. Le noisetier y domine, mais certains espaces ne sont plantés que de frênes et d'autres de bouleaux. La densité de cette strate est irrégulière; à certains endroits, elle est entrecoupée d'espaces ouverts où se retrouvent les plantes de lumière *Sesleria caerulea* ARDISSONE, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, et surtout *Seseli libanotis* KOCH qui domine; dans d'autres endroits, à l'extrême Est notamment et près de la base de la falaise verticale, sa densité permet l'établissement d'essences d'ombre tant dans le sous-bois que sur la base du rocher où poussent des sciaphiles (*Ribes grossulariata* LINNÉ, *Phyllites scolopendrium* NEW., *Asplenium trichomanes* LINNÉ). Le même faciès fut observé aux « Tartines » à Comblain-au-Pont (S. JACQUEMART, 1952).

b') Strate herbacée sous le couvert. — Là où la futaie laisse abondamment filtrer la lumière solaire, cette strate n'est représentée que par des lambeaux de la flore de la pelouse; par contre, aux endroits où le couvert devient dense, on trouve des espèces ombrophiles : des eu-sciaphiles comme *Cephalanthera grandiflora* BA et des méso-sciaphiles comme *Epipactis latifolia* ALLORGE. A certains endroits, *Hedera helix* LINNÉ a un recouvrement presque total.

Dans des fourrés denses à *Prunus spinosa* LINNÉ se trouve, en développement optimum, *Asplenium trichomanes* LINNÉ.

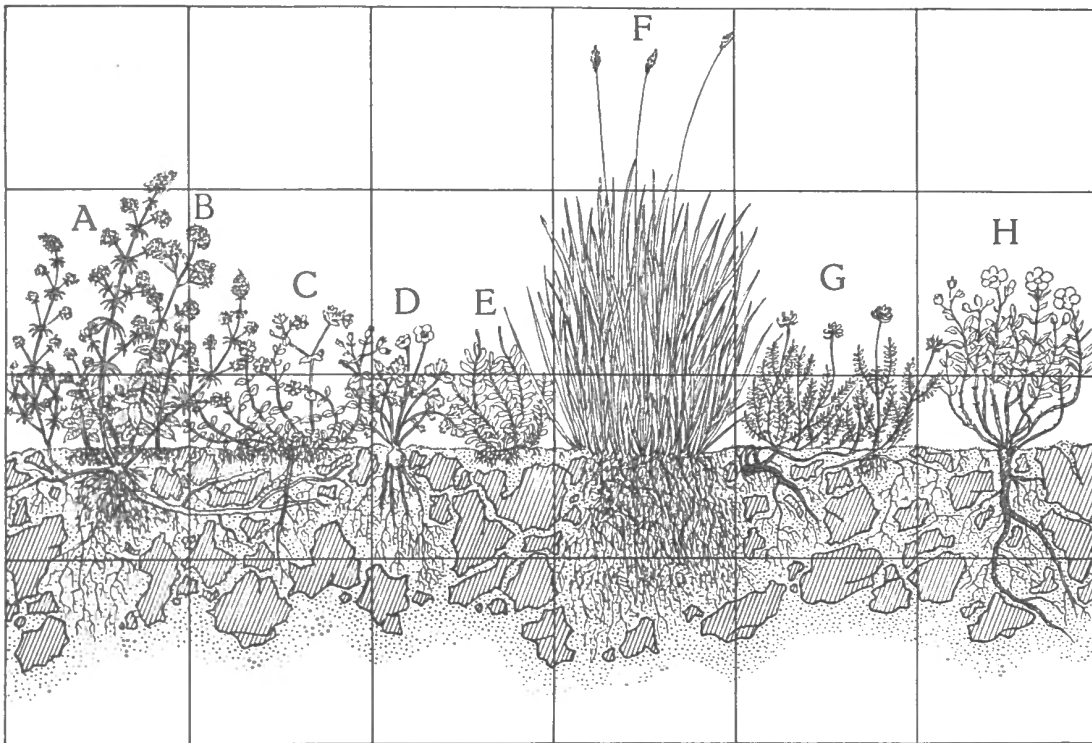


FIG. 13. — Profil schématique de la pelouse.

A = *Galium asperum* SCHRB. — B = *Origanum vulgare* L. — C = *Arenaria serpyllifolia* L. (taille doublée). — D = *Ranunculus bulbosus* L. — E = *Sedum mite* GIL. — F = *Sestertia caerulea* ARD. — G = *Hippocrepis comosa* L. — H = *Helianthemum nummularium* MIL.

C. — STRATIFICATION SOUTERRAINE.

Sur la pelouse. — On peut distinguer trois modes dans la stratification des racines. Celle-ci est influencée mécaniquement par le sol très squelettique et qui devient, vers les vingt centimètres de profondeur, difficilement pénétrable à cause de l'abondance de débris pierreux (fig. 13, 14).

1. Le premier type d'horizon racinaire est fourni par des plantes explorant le sol de surface; leurs racines ne pénètrent guère à plus de deux ou trois centimètres. Les Thérophytes vernaies se rangent dans cette catégorie : *Draba verna* LINNÉ, *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ, *Saxifraga tridactyles* LINNÉ, *Cardamine hirsuta* LINNÉ, *Hieracium pilosella* LINNÉ et *Sedum album* LINNÉ.

2. Le second type d'horizon est fourni par des plantes qui ont leurs racines au maximum de développement dans les dix premiers centimètres et qui forment un chevelu de racines très serré dès la surface. Parfois une des tiges rampant sur le sol émet quelques racines qui pénètrent plus profondément et la fixe (*Origanum vulgare* LINNÉ, *Sesleria caerulea* ARDISON, *Teucrium botrys* LINNÉ, *T. scorodonia* LINNÉ, *Thymus serpyllum* LINNÉ). Cette racine fixatrice prend quelquefois une grande importance par rapport au reste de la plante; néanmoins, les fines radicelles ont leur maximum dans les dix premiers centimètres (*Helianthemum nummularium* MILLET, *Hippocrepis comosa* LINNÉ).

Une telle structure, proche de la première vers la base de la colline, se rapproche de la seconde au fur et à mesure que le sol contient plus d'éléments rocheux. A cette profondeur, se situent également les racines de *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, dont seul subsiste le bulbe durant les mois chauds d'été, ainsi que les longues racines, émettant des drageons, de *Prunus spinosa* LINNÉ.

Les racines plongeant profondément dans le sol et s'insinuant entre les éclats de roches constituent le troisième type de strate souterraine dont la principale espèce est *Seseli libanotis* KOCH.

Sanguisorba minor SCOPOLI et parfois *Hippocrepis comosa* LINNÉ émettent des racines profondes.

On y rencontre aussi *Aquilegia vulgaris* LINNÉ et *Verbascum lychnitis* LINNÉ.

Dans une étude sur les pelouses calcaires anglaises, A. TANSLEY (1949) décrit des formations se rapprochant de celle-ci. Il donne comme profondeur de pénétration des racines : *Thymus serpyllum* LINNÉ : 28 cm, maximum entre 12 et 20; *Sanguisorba minor* SCOPOLI : 35 cm, maximum entre 16 et 26; *Helianthemum nummularium* MILLET : 11 cm, maximum entre 0 et 5 cm; *Origanum vulgare* LINNÉ : 13 cm, maximum entre 4 et 2 cm; *Teucrium botrys* LINNÉ : 4 cm, maximum entre 1 et 4 cm; *Hieracium pilosella* LINNÉ : 4 cm, maximum entre 1 et 4 cm.

L'auteur remarque une fanaison chez les plantes à courtes racines, tandis que les autres demeurent vertes et fraîches.

Comparaison entre les mêmes espèces végétales vivant dans les habitats différents (fig. 14).

Helianthemum nummularium MILLET. — Colline. Tiges formant, à partir d'une racine principale, un embranchement touffu; rampant sur le sol,

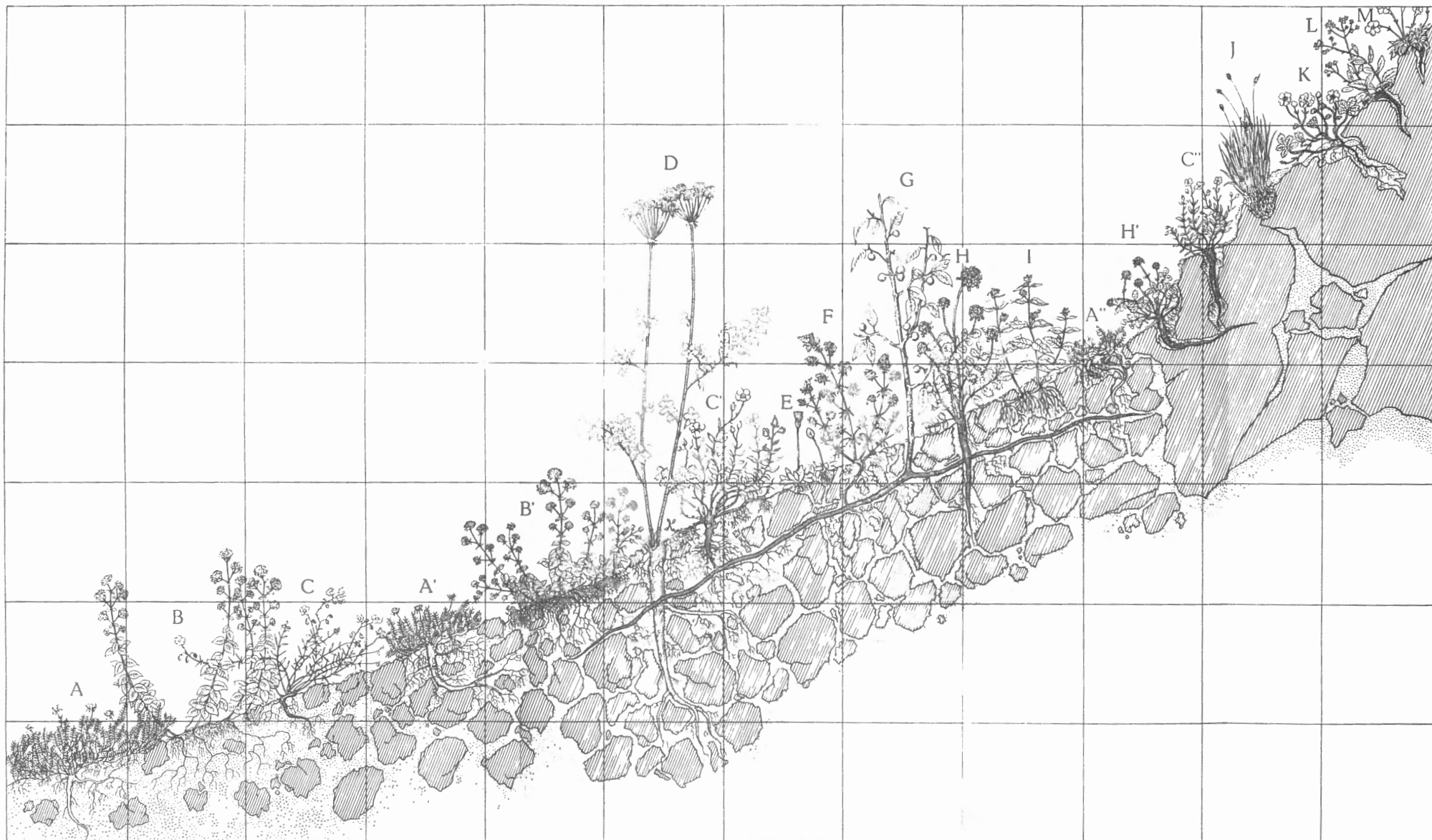


FIG. 14. — Coupe schématique de la couverture végétale de la pelouse et de la falaise, montrant les horizons racinaires.
(La taille des espèces E, K, M est doublée pour la clarté de la représentation.)

A, A', A'' = *Hippocrepis comosa* L. — B, B' = *Origanum vulgare* L. — C, C', C'' = *Helianthemum nummularium* MIL. — D = *Seseli libanotis* KOCH. — E = *Hieracium pilosella* L.
F = *Galium asperum* SCHR. — G = *Prunus spinosa* L. — H = *Sanguisorba minor* SCOP. — I = *Vincetoxicum officinale*. — J = *Festuca glauca* LEJ. — K = *Potentilla verna* L.
L = *Biscutella laevigata* L. — M = *Dianthus caesus* SM.

A, situe la base de la colline; A', le centre de la pelouse; A'', le rocher.



elles portent des radicelles. La partie aérienne occupe un volume beaucoup plus important que le système racinaire qui présente quelques racines pénétrant à une vingtaine de cm (Pl. II, fig. 9).

Rocher — Plantes en rosaces, c'est-à-dire petites tiges de 10 cm, rayonnant à partir d'une tige centrale très épaisse, longue et ligneuse; à mi-hauteur de la racine principale se trouvent des fines radicelles. La longueur de la racine représente trois ou quatre fois celle des tiges aériennes.

Seseli libanotis KOCH. — *Colline*. Grosse racine atteignant parfois cinquante cm, avec quelques racines secondaires. Même pour les jeunes plantes, les racines, très longues, s'enfoncent entre les morceaux de roche du sous-sol.

Rocher. — Les racines secondaires s'étendent parfois horizontalement à peu de profondeur ou pénètrent dans les crevasses.

Origanum vulgare LINNÉ. — *Colline*. Sur sol rocheux, la plante est en forme de coussinet avec quelques grosses racines pénétrant profondément. Ailleurs, la plante émet des tiges courant et se divisant au ras du sol. Sur ces tiges, se trouvent des radicelles. Les racines pénètrent peu profondément et réalisent, avec les radicelles, un feutrage au ras du sol. Dans le terrain humide, les tiges, grandes, s'étendent sur le sol, parfois sur une cinquantaine de centimètres, avant de se dresser en tiges hautes.

Rocher. — Plantes en rosette avec grosse racine centrale, peu de parties aériennes.

Hippocrepis comosa LINNÉ. — *Colline*. Tiges partant d'une grosse racine principale émettant quelques fortes racines latérales. Les radicelles longues et nombreuses se trouvent directement sur les racines principales près de la base surtout. La partie aérienne est plus développée là où le sol est moins rocheux et à caractère xéothermique moins accentué.

Rocher. — Plante aérienne peu développée, à grosse racine principale pénétrant profondément. De celle-ci, partent quelques grosses racines noueuses et courtes où sont attachées les fines racines latérales.

Galium asperum SCHREBER. — *Colline*. Grosse racine fibreuse. Les tiges aériennes atteignent 50 cm; elles prennent parfois contact avec le sol par de petites radicelles.

Rocher. — Grosse racine ligneuse et tortueuse pénétrant dans le roc; tiges aériennes peu développées.

Sanguisorba minor LINNÉ. — Colline. Une racine principale plongeant profondément.

Rocher. — Plante aérienne courte (10 cm), en rosace, avec grosse racine principale pénétrant dans les fissures du roc; atteint parfois 50 cm.

Remarque. — Les plantes marquent une certaine convergence de forme : une forte racine fixatrice s'enfonce dans le sol et s'insinue entre les morceaux de rocs du sous-sol. A mesure que le sol devient plus pierreux, cette structure s'accroît et la plante aérienne devient plus petite avec tendance à se présenter en coussinet. Une telle forme atteint son maximum sur le rocher; la plante alors ne présente que des petites tiges rayonnant autour d'une grosse racine centrale. Le rapport plante aérienne/système racinaire diminue avec l'accroissement du caractère xérique. Souvent les racines d'absorption se cantonnent dans les dix premiers centimètres de la surface sous la forme d'un feutrage de petites radicelles. Dans le cas des plantes poussant dans les crevasses du rocher, la racine principale est ligneuse et très développée.

Au Thiers Pirard, les plantes subissent l'action de trois facteurs principaux : une forte insolation, une forte xéricité et un sol très superficiel avec une inclinaison forte. Il est très probable que cette convergence de forme résulte de l'action de ces trois facteurs.

G. BONNIER (1920) a planté en montagne des plantes de plaine, notamment *Helianthemum nummularium* MILLET qui a montré une réduction du feuillage, une structure en coussinet et un développement de la racine centrale. Selon J. WEAVER (1919), les racines de surface sont caractéristiques d'un sol fin où l'humidité se trouve dans la couche superficielle. J. WEAVER et F. CLEMENTS (1929) constatent qu'une faible teneur en eau stimule la croissance des racines vers une plus grande surface d'absorption; sur les côtes de gravier, les plantes sont en rosettes avec de longues racines fixatrices. La structure en coussinet observée au Thiers Pirard provient certainement de la réduction du feuillage par suite de la forte évaporation, de même que le développement d'une forte racine principale, résultant également de la nécessité de se fixer dans un sol très incliné. On peut aussi émettre l'hypothèse d'une réserve aqueuse et de la nécessité de trouver de l'humidité; la formation de fines racines à la surface du sol servant à capter l'eau de précipitation et des rosées nocturnes (fig. 14).

En ce qui concerne *Hippocrepis comosa* LINNÉ, la dénudation complète produite par les chenilles peut amener des modifications de la plante. En effet, selon G. BATES (1934), la dénudation du feuillage réduit le système racinaire. D'après J. WEAVER et F. CLEMENTS (1929), les herbes non fauchées présentent un meilleur système racinaire.

Les lapins abondants sur la colline peuvent également jouer un rôle. En effet, dans une étude sur la végétation du calcaire anglais A. TANSLEY (1925)

remarque qu'une attaque modérée de ce rongeur n'exerce pas une grande influence sur la composition floristique. Toutefois, elle empêche le reboisement; là où l'attaque est considérable, il y a diminution des racines. *Helianthemum* serait peu attaqué. L'auteur observe également que certaines espèces comme *Hieracium pilosella* LINNÉ et *Origanum vulgare* LINNÉ, explorent la surface, ce qui se rapproche de nos observations au Thiers Pirard.

D. — SPECTRE BIOLOGIQUE ET PHÉNOLOGIE DES STRATES.

D¹. — SPECTRE BIOLOGIQUE.

Le spectre biologique montre une dominance d'Hémicryptophytes. Les autres types : Thérophytes, Chamæphytes, Phanérophytes représentent chacun 15% du total. Parmi ces derniers, il n'a été retenu que les arbustes poussant épars sur la colline et précédant la formation du bosquet; il n'est pas fait mention des espèces de la phase sylvatique : Chêne, Frêne, etc. On note cependant une importance relative des Chamæphytes et des Thérophytes due probablement à la structure de la couverture végétale laissant entre les plantes un réseau de sol nu. Dans ces espaces découverts, les Thérophytes n'ont pas à lutter contre les pérennantes. Ce fait rappelle, *mutatis mutandis*, les conditions des régions de steppes chaudes où ce groupe atteint son maximum. Néanmoins, il reste possible qu'ils soient éliminés de quelques plages de sols par suite d'excrétats racinaires libérés par certaines plantes.

TABLEAU VII. — Tableau des spectres biologiques des groupements végétaux étrangers, comparés avec ceux observés au Thiers Pirard.

	P. ALLORGE Le Vexin		A. ZLATNIK Tchéco- slovaquie	M. QUANTIN Jura méridional	J. BRAUN-BLANQUET (selon J. MELTZER et V. WESTHOFF)			THIERS- PIRARD
					Afrique du Nord	Europe centrale *	Territoire atlantique	
	Pelouse à <i>Festuca duriuscula</i>	Poches à accumulation humique						
Ph	6	2	10	13,4	9	10	8	15
H	52	11	64	41,2	19	50	51,5	35
Ch	19	12	15	29,7	14	5	6,5	15
G	19	—	9	12,6	8	15	25	0
Th	4	9	4	3,1	50	20	9	15

Les Géophytes font défaut au Thiers Pirard où l'association est pauvre en espèces. Dans des régions voisines de Comblain-au-Pont et dans des groupements de pelouse analogues, ce groupe est représenté par des Orchidées : *Orchis masculus* LINNÉ, *Ophrys apifera* HUDSON, *O. muscifera* HUDSON, *Platanthera montana* SCHM.

Par contre, *Ranunculus bulbosus* LINNÉ y présente un curieux caractère géophytique. Pendant les mois de fortes chaleurs, juillet et août, cette espèce se défeuille complètement : seul le bulbe persiste dans le sol; dès la fin de l'été, les feuilles réapparaissent. C'est un cas intéressant d'adaptation d'une plante non xérophile pour laquelle les conditions microclimatiques font, de l'été, sa saison défavorable.

La comparaison avec des spectres biologiques de certains groupes étrangers montre une certaine similitude. A. ZLATNIK (1928) remarque, en Tchécoslovaquie, dans le groupement du *Seslerion calcariæ*, une dominance d'Hemicryptophytes. Comme dans le cas présent, les parties épigées de ces plantes sont adaptées à des conditions de sécheresse : feuilles laciniées : *Seseli*, feuilles velues : *Verbascum*. L'auteur observe aussi des bisannuelles passant l'hiver sous forme de rosettes : *Arabis hirsuta* LINNÉ, *Verbascum lychnitis* LINNÉ et *Teucrium botrys* LINNÉ. Comme au Thiers Pirard, il remarque que la Thérophyte, *Satureja acinos* SCHLUSTER se comporte comme une Chamæphyte. On remarque dans les quatre spectres biologiques suivants que les Chamæphytes sont relativement nombreux, à cause des conditions de chaleur qui permettent l'installation de subméditerranéennes comme *Helianthemum*.

Dans le spectre de la pelouse à *Festuca duriuscula* LEJEUNE, P. ALLORGE (1921-1922) fait remarquer qu'on pourrait parler d'une association à Chamæphytes tandis que sur les petites terrasses horizontales les Thérophytes sont en proportion élevée; parmi ces dernières, il existe des espèces retrouvées au Thiers Pirard : *Draba verna* LINNÉ et *Saxifraga tridactylites* LINNÉ. En général, les pelouses calcaires présentent une dominance d'Hemicryptophytes où les formes graminoides dominent quantitativement.

D². — PHÉNOLOGIE DES STRATES.

1. Strate herbacée.

Synusie prévernale. — Elle comprend *Helleborus foetidus* LINNÉ et *Draba verna* LINNÉ qui fleurissent dès la fin de l'hiver, fin février-début mars. L'Hellébore assimile toute l'année; mais, dès la feuillaison des buissons, elle est fortement contrariée. N'étant pas à proprement parler une sciaphile, elle se réfugie pendant sous les buissons par suite de la concurrence des autres espèces.

Pour *Draba verna* LINNÉ, l'assimilation commence avec la floraison et se termine à peu près avec elle; car le temps de fructification se produit durant la floraison. Celle-ci s'étend jusqu'à fin avril où elle se mêle à la synusie ci-dessous.

Synusie vernale précoce. (fig. 15). — La présence d'un groupe de Thérophytes caractérise cette synusie. Elles colonisent toutes les parties de terrain nu tant sur la pelouse que sur la falaise (Pl. III, fig. 4).

La plus commune, *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ, apparaît en mars et fleurit en avril. Elle continue à assimiler jusqu'à fin juin; les tiges sèches et en graines demeurent jusqu'à l'automne.

Cardamine hirsuta LINNÉ apparaît durant un temps assez court, fin mars-avril; elle fructifie déjà à la fin de ce dernier mois.

Saxifraga tridactyles LINNÉ fait également une courte apparition et en petit nombre dans la première quinzaine de mars au plus tard; la floraison dure une quinzaine de jours.

Potentilla verna LINNÉ fleurit au cours des mois de mars jusqu'à la mi-avril; elle recouvre les terrasses d'un tapis jaune vif; elle continue à assimiler pendant tout le reste de l'année.

Arabis hirsuta LINNÉ fleurit à fin mars-avril et fructifie rapidement; dès la fin d'avril, il y a dissémination. Les rosettes de cette plante subsistent jusqu'au milieu de l'été où elles montrent une diminution des fonctions assimilatrices; elles reverdissent à l'arrière-saison.

Deux plantes caractéristiques du Thiers Pirard rentrent dans cette synusie; il s'agit de *Cotoneaster intergerrima* MÈD. et *Biscutella lævigata* LINNÉ. La première fleurit en mars; à ce moment, elle porte déjà des feuilles; la fructification est lente et se termine en août; vers la fin de ce mois, la défoliation commence. La seconde fleurit dès fin mars-avril; cette floraison dure trois semaines; puis a lieu la fructification; la dispersion se passe en fin mai; les feuilles subsistent jusqu'à l'hiver et par temps doux la plante montre encore des parties vertes.

Synusie vernale tardive. — Elle comprend la majorité des plantes représentées au Thiers Pirard. *Sesleria cœrulea* ARDISSONE et *Festuca glauca* LEJEUNE fleurissent en mai, ainsi que *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Dianthus cæsius* SMITH, *Aquilegia vulgaris* LINNÉ, *Silene nutans* LINNÉ, *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Vincetoxicum officinale* MOE., *Scabiosa columbaria* LINNÉ, *Echium vulgare* LINNÉ. Ces plantes ont une floraison relativement courte, à peine un mois. Elles assimilent à peu près toute l'année, sauf *Aquilegia vulgaris* LINNÉ et *Vincetoxicum officinale* MOE. qui, en octobre, se dépouillent et disséminent leurs graines. Par contre, *Helianthemum nummularium* MILLET étale sa floraison de mai à septembre, avec son plein épanouissement vers juin; la dissémination a lieu vers le début de septembre.

Ranunculus bulbosus LINNÉ qui fleurit à cette époque présente un cas particulier. Dès la fin de la floraison, en juin, l'assimilation se poursuit en un court laps de temps; puis, en juillet, les parties anciennes disparaissent et il ne demeure dans le sol que le bulbe turgescant; en septembre, les feuilles réapparaissent et la fonction assimilatrice se poursuit jusqu'au printemps. Cette plante évite ainsi les conditions excessives de chaleur au cours de l'été (Pl. III, fig. 8).

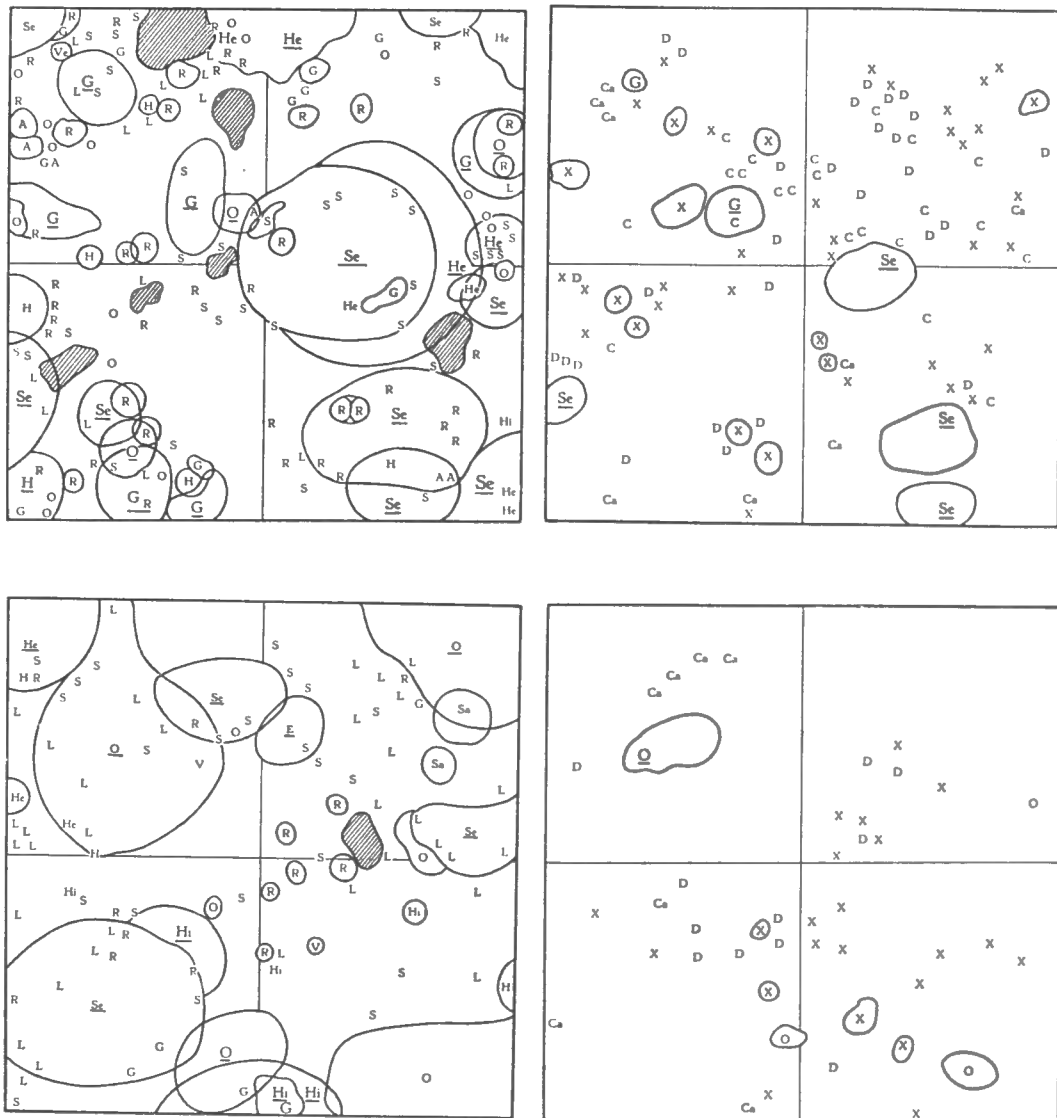


FIG. 15. — Aspects de la couverture végétale de la pelouse (aires-échantillons de 1 m²). Aspect printanier : les Thérophytes vernaes et l'aire de recouvrement réduite de certaines espèces sont représentées en A' et B' qui se superposent à A2 et B2 figurant la végétation en été.

A = *Arabis hirsuta* SCOP. — C = *Cerastium pumilum* CUV. — Ca = *Cardamine hirsuta* L. — D = *Draba verna* L. — E = *Echium vulgare* L. — G = *Galium asperum* SCHRB. — H = *Hieracium pilosella* L. — He = *Helianthemum nummularium* MIL. — Hi = *Hippocrepis comosa* L. — L = *Seseli libanotis* KOCH. — O = *Origanum vulgare* L. — R = *Ranunculus bulbosus* L. — S = *Sedun mite* GIL. — Sa = *Sanguisorba minor* SCOP. — Se = *Sesleria coerulea* ARD. — V = *Vincetoxicum officinale* MOE. — Ve = *Verbascum lychnitidis* L. — X = *Arenaria serpyllifolia* L.

Synusie estivale. — Elle comprend peu d'espèces; mais les individus étant nombreux, elle donne au site son cachet saisonnier particulier.

Origanum vulgare LINNÉ fleurit en juillet et août et se termine vers la mi-septembre; ses fonctions assimilatrices semblent pâtir des conditions de sécheresse; les parties aériennes sont presque disparues en fin d'été, puis elles réapparaissent à l'arrière-saison.

Seseli libanotis KOCH fleurit en juillet et août, ainsi que *Sanguisorba minor* SCOPOLI, *Sedum mite* GILLARD, *Verbascum lychnitis* LINNÉ, *Teucrium scorodonia* LINNÉ et *T. botrys* LINNÉ. Chez cette dernière, la phase végétative cesse dès fin septembre avec la fructification.

Synusie sérotinale. — Composée d'*Euphrasia stricta* Host et de *Thymus serpyllum* LINNÉ, elle présente peu d'importance dans la physionomie du site.

Synusie hiémale. — Il n'y a pas à proprement parler d'espèce se développant en plein hiver, sinon, à la fin de cette saison, les espèces de la synusie prévernale. Néanmoins, le site présente un aspect particulier, car beaucoup de plantes continuent à assimiler : *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, etc.

On remarque que, dans ce site, beaucoup de plantes demeurent vertes l'hiver et que certaines espèces ont leur rythme saisonnier décalé par rapport aux autres habitats : ce fait est dû aux conditions extrêmes de sécheresse et de chaleur durant la bonne saison. J. MASSART (1910) a observé ce phénomène de précocité d'apparition sur les pentes xérothermiques (*Draba verna* LINNÉ, *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ) ainsi que le reverdissement hiémal de *Ranunculus bulbosus* LINNÉ.

2. *Strate arborescente* (sur la pelouse).

Elle est formée principalement d'espèces fleurissant avant l'apparition de la fonction assimilatrice. Toutes ont une fructification lente avec dissémination en automne, après la chute des feuilles. *Coryllus avellana* LINNÉ en février, *Prunus spinosa* LINNÉ et *Daphne laureola* LINNÉ (Pl. II, fig. 4) en mars, *Cornus sanguinea* LINNÉ en mai, *Rosa canina* LINNÉ, *R. rubiginosa* LINNÉ, *Cratægus monogyna* JAC. et *Berberis vulgaris* en juin. La fin de l'assimilation se produit pour toutes ces espèces vers octobre. Leur feuillaison coïncide avec la fin de la strate à *Helleborus fœtidus* LINNÉ ce qui, sur la pelouse, représente la seule relation entre les rythmes fonctionnels des strates ligneuses et herbacées.

E. — DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS.

Il est intéressant de comparer les groupements observés au Thiers Pirard et sur les escarpements de Comblain-au-Pont, avec quelques formations analogues tant belges qu'étrangères.

Dans son étude sur les associations végétales du Vexin français, P. ALLORGE (1921-1922) décrit une pelouse à *Festuca duriuscula* LEJEUNE et *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. D'après cet auteur, ce groupement est le plus répandu dans le Bassin de Paris, sur les versants chauds où ces plantes se joignent à des espèces méditerranéennes.

Au Vexin français, ce groupement se rencontre également sur des terrasses minces là où existe peu de terre végétale; certaines des espèces qui y figurent se retrouvent dans le cortège floristique du Thiers Pirard : *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Festuca glauca* LEJEUNE, *Draba verna* LINNÉ, *Saxifraga tridactylites* LINNÉ, *Potentilla verna* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Seseli libanotis* KOCH, *Centaurea scabiosa* LINNÉ, *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Teucrium chamædrydrys* LINNÉ, *Thymus serpyllum* LINNÉ, *Arabis hirsuta* LINNÉ, *Rosa pimpinellifolia* LINNÉ (cette dernière est absente au Thiers Pirard, mais présente dans un site proche, à Comblain), *Poterium sanguisorba* SCOPOLI, *Helianthemum nummularium* MILLET. P. ALLORGE (1921-1922) décrit aussi des fourrés denses à *Prunus spinosa* LINNÉ et *Cratægus* avec *Helleborus fœtidus* LINNÉ, faciès observé au Thiers Pirard. Selon cet auteur, l'association à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE se retrouve dans le Bassin de Paris, les collines jurassiques de Lorraine, le talus de la plaine de Caen, les coteaux du Val de Loire et les collines de l'Artois; elle va s'appauvrissant du Sud au Nord. Il faut remarquer que les garrigues à *Juniperus communis* LINNÉ des collines du Poitou, les pelouses calcaires chaudes de l'Ardenne (cf. le cas présent), les pâturages crayeux (Chalk-pasture) de l'Angleterre méridionale, comprennent la plus grande partie des espèces de l'association à *Festuca duriuscula* KOCH et *Sesleria cœrulea* ARDISSONE comparable au groupement thermophile et « anthropo-zoogène » : *Xerobromion erecti*.

Dans un travail phytosociologique sur la Chaîne de la Sainte-Baume et la Provence, J. ARENE (1927) mentionne une association à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE (*Seslerietum*) sur les pentes chaudes et ensoleillées, riches en calcaire. Ce peuplement se rapproche de celui du Thiers Pirard. On y retrouve parmi les électives : *Teucrium chamædrydrys* LINNÉ, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Seseli libanotis* KOCH, *Rosa pimpinellifolia* LINNÉ, *Bromus erectus* HUDSON. Dans les pelouses d'un type voisin, à *Brachypodium ramosum* LINNÉ, à pente plus douce, *Origanum vulgare* LINNÉ et *Hippocrepis comosa* LINNÉ comptent parmi les accessoires principales.

Dans la monographie phytosociologique de P. CHOUARD (1927) sur la végétation des environs de Tonnerre (Yonne) et des pays Jurassiques au Sud-Est du Bassin de Paris, l'auteur distingue, sur les friches et les pentes calcaires, un groupement comprenant entre autres : *Bromus erectus* HUDSON, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum*, *Teucrium chamædrydrys* LINNÉ, *Thymus serpyllum* LINNÉ. Sur les pentes à humus rare, exposées au Midi, pousse *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. Cette graminée se retrouve aussi dans les corniches étagées avec cailloutis et dans les roches nues et fissurées où elle partage l'abondance avec *Anthyllis montana* LINNÉ.

B. NEGRE (1950) observe également dans le massif de Sainte-Victoire, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, mais en petit nombre, dans des pelouses au fond des vallons, la dominance étant ici assurée par *Bromus erectus* HUDSON. Dans la vallée de Joux au Nord du lac de Genève, S. AUBERT (1900) remarque que cette graminée forme un gazon inégal avec grosses touffes, sur les pentes sèches accompagnées par *Heliathemum nummularium* MILLET, *Cirsium acaule* WEB., *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Potentilla verna* LINNÉ, *Sanguisorba minor* SCOPOLI, *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Silene nutans* LINNÉ, *Cotoneaster intergerrima* MED.

O. GEILINGER (1908) mentionne sur la pente abrupte Ouest du Zucca Perturia (770 m) un groupement à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Bromus erectus* HUDSON, *Vincetoxicum officinale* MOE, *Teucrium chamædryes* LINNÉ, *Satureja acinos* SCHULSTER.

A. ZLATNIK (1928) décrit le *Sesleria calcariæ*; sa physiologie de colonisation est semblable à celle observée au Thiers Pirard. En effet, cette graminée se développe sur les rochers et colonise les fentes, formant ce que A. ZLATNIK nomme des steppes rocheuses; des *Stipa*, *Festuca*, *Koeleria gracilis* VERSCHUEREN, *Phleum phleiodes* SIM., poussent sur les pentes à sol mince exposées au Sud. Il fait un parallèle avec le spectre biologique des associations de la pelouse calcaire à « *Festuca duriuscula* et *Sesleria cœrulea* » décrite par P. ALLORGE (1921-1922).

Dans son essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne, P. JOUANNE (1925) observe un groupement à *Festuca duriuscula* KOCH et à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, sur les pelouses calcaires, aux stations chaudes, soumises à de grands écarts de température; il répondrait à une dégradation forestière, comme c'est le cas pour les pelouses du calcaire belge et pour le Thiers Pirard en particulier. Dans ce groupement, se rencontrent *Anemone pulsatilla* LINNÉ et *Dianthus Carthusianorum* LINNÉ. L'auteur rapproche ce groupement des « Xérothermiques » qui remontent jusqu'en Belgique et qu'il qualifie d'espèces méridionales : *Anemone pulsatilla* LINNÉ, *Buxus sempervirens* LINNÉ, *Dianthus carthusianorum* LINNÉ. Cette morphologie est analogue aux groupements observés au Thiers Pirard, mais certaines espèces du cortège manquent parfois, comme *Anemone pulsatilla* LINNÉ. Néanmoins, une telle absence ne peut infirmer une origine ni une évolution identique. En effet, ces espèces se trouvent en Belgique, à certains points, par exemple aux environs de Rochefort. Dans des groupements analogues à ceux de Comblain, ces derniers paraissent appauvris. P. JOUANNE (1925) note également, sur les pentes douces de l'Aisne, la présence de *Brachypodium pinnatum* PREUD. DE BORRE, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Carex glauca* MUR., *Helianthemum nummularium* MILLET.

Parmi les listes floristiques données par A. TANSLEY dans son étude sur les « Chalk Grassland » on retrouve des espèces bien représentées au Thiers Pirard : *Sanguisorba minor* SCOPOLI : espèce caractéristique, modérément exclusive, très abondante, localement dominante; *Thymus serpyllum* LINNÉ : modérément abondant; *Hieracium pilosella* LINNÉ : abondant sur les sols ouverts; *Helianthe-*

num nummularium MILLET : presque complètement exclusif; *Hippocrepis comosa* LINNÉ : presque complètement exclusif, localement abondant; *Origanum vulgare* LINNÉ : presque complètement exclusif, localement abondant; *Ranunculus bulbosus* LINNÉ : non caractéristique mais haute constance.

J. BRAUN-BLANQUET (1953) constate dans le *Xerobromion* des différenciations géographiques, écologiques et floristiques, présentant des combinaisons d'espèces caractéristiques avec des caractéristiques territoriales et où *Sesleria caerulea* ARDISSONE est à une place déterminante comme par exemple : *Sesleria caerulea-Teucrium montanum* (var. Wüzburg) et *Festuca duriuscula-Sesleria caerulea* (Bassin parisien).

P. CHOUARD (1926) observe aux environs de Tonnerre que la Séslerie bleue s'installe et forme des gradins là où les cailloutis forment une pente raide. I. ARENES (1927) considère, dans la Chaîne de la Sainte-Baume, *Sesleria caerulea* ARDISSONE comme un des principaux facteurs de stabilisation du sol. Elle se développe sur les pentes abruptes à larges surfaces rocheuses. Dans le Vexin, P. ALLORGE (1921-1922) constate un comportement identique sur le rocher, où existent de minces terrasses avec lambeaux de terre végétale; les racines de *Sesleria caerulea* ARDISSONE s'insinuent dans les crevasses ou s'étalent. La Séslerie bleue prospère le mieux sur les sols dépourvus d'humus et ceci expliquerait sa présence sur les pentes sèches et rapides où les débris organiques sont détruits et entraînés par les eaux de ruissellement. Son appareil végétatif aérien et le chevelu de ses racines contribuent à stabiliser le sol, en touffes étagées en gradins, le long des pentes. Toujours suivant cet auteur, elle s'installerait lorsque le substratum lui procurerait les conditions écologiques favorables et éliminerait les lithophiles initiales; ensuite le climax (taillis de Chêne sessile) suivrait, mais cette série s'observerait rarement.

A. ZLATNIK (1928) constate également la formation de gradins par *Sesleria caerulea* ARDISSONE qui accumule ainsi peu à peu les matériaux. Elle colonise les fissures des roches et la disposition des Sésleries fait prévoir le tracé des fentes. Il cite cette observation qui décrit exactement ce qui se passe pour les escarpements de Comblain-au-Pont : « Elle forme des touffes puissantes, radiales, qui se confondent quelquefois sur les terrasses des rochers et dans de longues fissures de gazon continu. Là, où il y a un mouvement incessant du détritux rocheux, les touffes en sont couvertes d'habitude à leur partie supérieure et se développent ainsi d'un seul côté seulement ».

La question de la dynamique de ce groupement à *Sesleria* et de la valeur syngénétique de ce dernier est très complexe. Il ne peut être considéré comme un simple groupement de transition. En général, ce groupement s'inscrivant dans le *Xerobrometum* est considéré comme une association anthrozoogène, en Belgique notamment, où les pelouses à *Sesleria caerulea* ARDISSONE s'installent dans les endroits où la forêt climax est dégradée. Ces pelouses sont donc relativement fugaces au Thiers Pirard et dans d'autres biotopes analogues (à Comblain-au-Pont) (Pl. I, fig. 5). *Prunus spinosa* LINNÉ constitue le principal envahisseur

de la pelouse; il se propage par drageons, formant ainsi un petit bosquet d'arbustes d'une cinquantaine de cm de hauteur, formation progressant rapidement et s'épaississant ensuite. *Cornus sanguinea* LINNÉ joue un rôle analogue; on l'observe très bien aux Roches Noires; à ces arbustes viennent s'ajouter *Rosa canina* LINNÉ, *R. rubiginosa* LINNÉ, *Coryllus avellana* LINNÉ, *Cratægus monogyna* JACQ., *Berberis vulgaris* LINNÉ. Ce fait à rapprocher des observations des auteurs précités. P. CHOUARD (1927) constate ce faciès intermédiaire avec la présence de *Cornus sanguinea* LINNÉ, *Prunus spinosa* LINNÉ, *Rosa canina* LINNÉ, *R. rubiginosa* LINNÉ, *Cratægus monogyna* JACQ., *Coryllus avellana* LINNÉ, *Cotoneaster vulgaris* MED., *Berberis vulgaris* LINNÉ. D'après P. ALLORGE (1921-1922) une succession analogue se présenterait dans le Vexin : Rocher à Lichens — Rocher gazonné à Thérophytes vernaies et Chamæphytes — Pelouse à *Festuca duriuscula* LEJEUNE et *Sesleria cœrulea* ARDISSONE — Broussailles (où il note *Coryllus avellana* LINNÉ, *Cornus sanguinea* LINNÉ, *Rosa canina* LINNÉ et *R. rubiginosa* LINNÉ) — Chênaie à chênes sessiles et pubescents. L'auteur remarque que le passage de la pelouse au climax se produit parfois sans l'intermédiaire du bosquet. Le même type de succession est observé dans le calcaire anglais.

Dans une étude floristique du Jura méridional, M. QUANTIN (1932) constate, au sujet du peuplement des éboulis, que la grosseur des éléments conditionne les pionniers. Les espèces observées sont à rapprocher de celles du site étudié : ici *Helleborus foetidus* LINNÉ, *Vincetoxicum officinale* MOE., *Coryllus avellana* LINNÉ, *Aquilegia vulgaris* LINNÉ; puis, la colonisation évoluant, apparaissent : *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Bromus erectus* HUDSON, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. Ce groupement est ensuite envahi par les espèces sylvatiques. Il observe que cette formation peut tendre vers l'association à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. Ce processus d'accumulation s'observe d'ailleurs dans la plupart des sites calcaires du val de l'Ourthe et de la Meuse. Lorsqu'il s'agit d'éboulis formés de gros blocs (1 dm³) et en couche assez épaisse, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE a peine à s'y fixer et il s'y installe un groupement à *Prunus spinosa* LINNÉ. Cet ensemble présente une physionomie particulière : à la place du taillis clairsemé de petits prunelliers, comme pour les pelouses, quelques gros buissons seulement se sont développés. L'épaisseur de leur tronc indique un âge avancé. Ils émettent de fortes et longues racines parmi l'enchevêtrement des pierres. Les seules plantes poussant à cet endroit sont *Helleborus foetidus* LINNÉ et *Teucrium scorodonia* LINNÉ, parfois *Aquilegia vulgaris* LINNÉ. Ce faciès est observé au Thiers Pirard et également aux Roches Noires (Pl. III, fig. 2).

Etant donné la rapidité avec laquelle se reforme la forêt climax, la question se pose de savoir comment ces espèces ne sont pas disparues, car leur compétition avec les autres groupements sériaux et climaciques date d'avant la dénudation par l'homme. Au Thiers Pirard et notamment aux Roches Noires, on observe très bien comment ont pu subsister ces éléments : *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Sanguisorba minor* SCOPOLI, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Hippocrepis*

comosa LINNÉ etc. Ces espèces se sont en effet « refugiées » sur les rochers, *Sesleria caerulea* ARDISSONE jouant d'ailleurs un rôle important (Pl. I, fig. 7) dans la formation des coussinets où s'installent les autres plantes. Les espèces s'établissent là où ne pourrait se réaliser le climax : surfaces verticales par exemple. Ce fait est très visible à un autre site de Comblain : « Les Tartines » ; cet aspect saxicole de l'association se retrouve d'ailleurs un peu partout en Europe (Pl. I, fig. 4).

Si l'on compare, au Thiers Pirard, les taillis et l'aspect des plantes poussant sur la falaise et les terrasses rocheuses, avec les mêmes espèces croissant dans la pelouse, on constate que les premières y trouvent des conditions défavorables et y vivent tant bien que mal. Sur les falaises, l'aspect malingre des espèces du *Xerobrometum* contraste avec la luxuriance de celles du *Festuceto-Asplenietum* LEBRUN (*Festuca glauca* LEJEUNE, *Biscutella laevigata* LINNÉ, *Cotoneaster intergerrima* MED.). Par contre, le contraire se produit à la base du rocher à cause de la concurrence vitale que supportent mal ces espèces vis-à-vis de celles de la pelouse. A certains endroits, lorsque la physiographie du rocher le permet, des petites pelouses s'installent et la Sesslerie s'y développe bien ; il y végète quelques arbustes et buissons (*Prunus spinosa* LINNÉ, *Cornus sanguinea* LINNÉ). Dans ces conditions, le groupement n'atteint jamais le climax. D'après P. ALLORGE (1921-1922), le climax s'établit difficilement sur les pentes rocheuses. D'ailleurs, l'existence des pelouses à *Sesleria* serait devenue précaire s'il ne se produisait, dans certaines conditions physiographiques, une sorte de « statu quo ». K. DOMIN (1923) constate que, dans l'Europe centrale, la géomorphologie est très compliquée et que les différents microclimats sont décisifs pour la création de communautés de plantes. Il existe selon lui une stabilité considérable dans la végétation actuelle ; il se forme un état d'équilibre. L'auteur emploie d'ailleurs une image très adéquate, « une paix armée », les communautés végétales oscillant sans cesse.

A. ZLATNIK (1928) constate également que, pour le *Seslerietum*, les conditions stationnelles dans les colonies de fentes de rocher font que, parfois, l'état primitif se conserve et que les facteurs s'annulent ; on ne pourrait dans ce cas situer ce groupement dans une série qui aurait pour point final la forêt climax. L'auteur donne une idée de cette dynamique qui s'applique parfaitement au cas présent : « Le développement suivant est déterminé par la formation du sol et la désagrégation du rocher et se reflète surtout dans la densité grandissante du peuplement et naturellement aussi dans la substitution des espèces exclusivement rocheuses par des types qui peuvent vaincre dans la lutte des racines de plus en plus rude au fur et à mesure que le tapis végétal se ferme ».

Il est difficile d'estimer l'avenir du groupement du Thiers Pirard. Il est évident que la désagrégation de plus en plus poussée de la roche en profondeur, l'agrandissement et l'approfondissement des fissures permettront aux buissons et enfin même aux arbres, quoique rabougris, de s'y fixer et s'y développer.

L'apparition de l'ombre rend possible localement l'invasion des espèces plus mésophiles. C'est tout ce que l'observation faite dans la nature nous permet de supposer pour la succession.

Notre association vit dans de telles conditions stationnelles (insolation intense) où la formation du sol procède très lentement et où les facteurs contraires (sécheresse, manière de désagrégation du calcaire, terre fortement emportée sur les pentes) sont tellement puissants que l'état primitif se conserve. Il n'existe pas de conditions favorables pour la formation d'un sol ou d'un humus acide qui provoquerait un changement dans la composition du tapis végétal. En résumé, nous pourrions dire que si les conditions stationnelles actuelles persistent (et elles dureront, étant donné le climat présent ainsi que les parois et les pentes rocheuses), aucun changement d'association ne peut avoir lieu, ni par la naissance d'une forêt, ni par le remplacement par une société plus mésophile. Le Thiers Pirard et les autres rochers de Comblain-au-Pont montrent des exemples de ce groupement sérial stabilisé, sorte de climax par rapport à des conditions particulières de physiographie et de microclimat, conditions stationnelles produites d'ailleurs en partie par les plantes elles-mêmes, notamment par *Sesleria caerulea* ARDISSONE élaboratrice de sol humique sur les plans rocheux.

Les rochers conservent donc, émergeant de la forêt climax, une potentialité de formation de pelouses. Les plantes édifiatrices de cette dernière végètent tant bien que mal dans les crevasses et les petites terrasses rocheuses où elles ont à lutter contre la concurrence de lithophiles bien adaptées. Dès qu'il y a ablation de la Chênaie ou formation de cônes d'éboulis, ces plantes s'y répandent, « descendent » des rochers. *Sesleria caerulea* ARDISSONE, la première, établit ses gradins caractéristiques et peu à peu la pelouse classique se constitue et *Bromus erectus* HUDSON élimine la première espèce. Ce processus s'observe au « Thiers Pirard », mais on peut mieux le suivre aux « Roches Noires » où se produit la colonisation d'un éboulis relativement récent : de loin, on distingue très bien la structure lâche et en escalier de cette pelouse à *Sesleria*, tranchant ainsi sur la végétation gazonnante compacte du reste de la pelouse (Pl. I, fig. 5). On peut constater à cet endroit les relations sociologiques existant entre la pelouse à *Sesleria caerulea* ARDISSONE et celle à *Bromus erectus* HUDSON. En effet, sur toute la pente ayant la même inclinaison et jouissant du même microclimat, la pelouse constituée depuis un temps assez long montre une dominance de *Bromus erectus* HUDSON. Or, dans la formation à *Sesleria*, *Bromus* ne s'y trouve pas, il s'installerait donc quand *Sesleria* a préparé suffisamment le sol et il éliminerait ensuite cette dernière. Le facteur topographique joue en ce sens que, suivant le pourcentage de pente, *Sesleria* met un temps plus ou moins long à édifier un sol convenant au *Bromus erectus* HUDSON. Les pelouses à *Sesleria caerulea* ARDISSONE sont donc différentes de la pelouse à *Bromus erectus* HUDSON; elles sont fugaces. *Sesleria* y est à son optimum de développement, par suite vraisemblablement des conditions à allure steppique; sécheresse, chaleur,

lumière. Mais ce faciès disparaît rapidement devant l'invasion d'espèces mieux en rapport avec le climat général.

La pelouse à *Sesleria caerulea* ARDISSONE semble, néanmoins, être naturelle en certains points d'Europe où elle ne provient pas d'une dégradation de la forêt climacique; mais, étant en équilibre avec le climat, c'est-à-dire en montagne, cette plante étant une espèce alpine, s'y maintient sous forme de prairies véritables, ni disloquées, ni réfugiées sur les plans rocheux.

Il est à remarquer que si dans nos contrées *Sesleria caerulea* recherche les pentes à forte exposition, son comportement change dans la zone méditerranéenne où elle recherche les flancs Nord recevant peu de soleil. A Comblain, d'ailleurs, cette graminée croît sur des rochers peu ensoleillés.

L'hypothèse émise par E. DE MARTONNE (1932), selon laquelle les pelouses à *Sesleria caerulea* ARDISSONE du Bassin de Paris seraient des prairies vraies, est aujourd'hui abandonnée. P. ALLORGE (1921-1922) constate qu'une fois détruite, la pelouse à *Festuca duriuscula* KOCH et à *Sesleria caerulea* ARDISSONE ne se reconstitue pas intégralement; il se présente des formes altérées auxquelles manquent les éléments qui caractérisent la pelouse primitive, ce qui confirmerait l'existence de telles formations à l'état naturel.

F. — POSITION PHYTOSOCIOLOGIQUE.

On peut distinguer au Thiers Pirard :

1. Groupements à *Sesleria caerulea* ARDISSONE.

Cette plante, dominante, y joue un rôle dynamique important. Les groupements se présentent sous trois aspects.

a) Rocher. — *Sesleria caerulea* ARDISSONE s'infiltré dans les crevasses et entre les aspérités des roches, y édifiant des coussinets de terre végétale. Elle est accompagnée d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Sanguisorba minor* SCOPOLI et *Seseli libanotis* KOCH. La physiographie de la roche ne permettant souvent la fixation que d'un seul individu, ce groupement discontinu est figé et n'évolue pratiquement pas (Pl. I, fig. 7).

b) Terrasses. — Le rocher présente parfois un autre faciès. *Sesleria caerulea* ARDISSONE couvre complètement les petites terrasses y formant une pelouse stable, si l'on peut ainsi nommer de si petites surfaces. A cet endroit, les autres groupements sériaux (bosquet et forêt climacique) ne peuvent se maintenir et la « pelouse » devient une sorte de groupement-climax vis-à-vis de conditions stationnelles particulières.

c) Pelouse proprement dite. — Dérivant des activités humaines, elle correspond à une coupe forestière. *Sesleria caerulea* ARDISSONE en est la colo-

nisatrice : elle fixe les éboulis et établit ses gradins caractéristiques offrant des plages de sol nu où s'établissent : *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Teucrium botrys* LINNÉ, *Potentilla verna* LINNÉ, *Echium vulgare* LINNÉ, *Draba verna* LINNÉ, *Saxifraga tridactyles* LINNÉ, etc. A ces espèces, se joignent évidemment celles qui poussent sur les rochers en compagnie de *Sesleria cœrulea* ARDISSONE : *Seseli libanotis* KOCH, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Sanguisorba minor* SCOPOLI. Dans ce groupement colonisateur qui succède à l'ablation de la forêt climacique, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE joue le rôle principal au point de vue dynamique. Cette graminée « descend » des rochers et colonise les éboulis, les stabilisant par sa formation de gradins où s'installent *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Seseli libanotis* KOCH, *Sanguisorba minor* SCOPOLI, espèces poussant primitivement dans les anfractuosités. Cette colonisation se fait plus ou moins rapidement suivant qu'il s'agit d'éboulis fins ou de gros matériaux. A ce stade de la colonisation, on se trouve en présence de caractéristiques de la sous-alliance *Xerobromion* BRAUN-BLANQUET et MOOR, alliance *Bromion* BRAUN-BLANQUET.

Les auteurs qui ont étudié des sites analogues en Belgique y ont observé des groupements appartenant à cette sous-alliance. Dans leur travail « Les Associations végétales de Belgique », J. LEBRUN, A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VAN DEN BERGHEN (1952) décrivent une association *Xerobrometum mosanum* LEBRUN (syn : *Xerobrometum erecti* LOUIS et LEBRUN). Ils font remarquer qu'il existe au sein de celle-ci plusieurs associations et distinguent deux groupements répondant à des variations édaphiques : 1° un *Xerobrometum* initial à dominance de *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, sur les gradins, avec comme différentielles : *Melica ciliata* LINNÉ, *Arabis hirsuta* LINNÉ, *Vincetoxicum* MOE., *Geraneum sanguineum* LINNÉ, *Carex humilis* LEYSS, *Cardaminopsis arenosa* HAY; 2° avec plus d'espèces mésophiles : *Brachypodium pinnatum* PREUDH. DE BORRE, *Koeleria pyramidela* LINK., *Brunella alba* LINNÉ sur les sols plus profonds et sur les pentes moins déclives.

Ils distinguent également des variantes géographiques : le vrai *Xerobrometum mosanum* avec *Helianthemum nummularium* MILLET, *H. apenninum* MILLET; *H. nummularium* MILLET correspondrait à la variante Buis du *Querceto-Lithospermetum*.

Dans son étude phytosociologique des terrains calcaires de Belgique, relative aux plateaux et rochers de la vallée de l'Ourthe (Comblain-au-Pont) et de la Meuse, M. NIHOUL (1953) mentionne que les groupements se rapprochent des associations décrites par SCHWICKERATH (*Bromion erecti*) aux environs d'Aix-la-Chapelle, dans les prairies arides. L'auteur trouve d'ailleurs dans ses relevés 41 % des caractéristiques et 40 % des compagnes du *Bromion erecti*.

W. MULLENDERS et A. NOIRFALISE (1946), dans l'étude du ravin du Colebi, notent des groupements analogues à ceux du Thiers Pirard :

1° *Xerobrometum*. — Sur les sols superficiels avec *Sanguisorba minor* SCOPOLI, *Potentilla verna* LINNÉ, *Teucrium chamædrydrys* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Silene nutans* LINNÉ, *Vincetoxium officinale* MOE., *Sesleria cœrulea* ARDISSONE, *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Sedum album* et *Melica ciliata* LINNÉ.

2° *Mesobrometum*. — Provoqué et stabilisé par le pâturage; après son abandon de ce dernier, il y a formation du bosquet à Aubépines et Prunelliers et retour vers le *Querceto-Carpinetum Primuletosum veris* (KLIKA) TÜXEN et DIEMONT.

Le groupement du Thiers Pirard se rapproche du *Xerobrometum* initial de J. LEBRUN, A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VANDEN BERGHEN (1949); il entre dans le *Xerobrometum erecti* LOUIS et LEBRUN, se différenciant du *Xerobrometum mosanum* LEBRUN par un appauvrissement en espèces.

Si l'on considère la dynamique de la végétation, ce groupement à dominance de *Sesleria* doit certes être traité comme un aspect particulier du *Xerobrometum*, synégénétiquement antérieur.

La désignation du groupement à *Sesleria cœrulea* ARDISSONE comme association propre ne semble pas justifiée. La forme « pelouse » constitue un accident antrozoogène. Cette pelouse est antérieure au vrai *Xerobrometum* dont elle diffère morphologiquement; en effet, la Séslerie colonise, la première, le terrain découvert, le stabilise et les autres espèces s'installent sur les gradins formés par cette graminée. Il s'agit principalement d'espèces que l'on trouvera dans le *Xerobrometum* : *Origanum vulgare* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET. En outre, comme l'association est discontinue, des plantes peuvent se maintenir dans les plages nues : des Thérophytes vernaies, *Ranunculus bulbosus* LINNÉ, *Teucrium botrys* LINNÉ, *Satureja acinos* SCHLUSTER, etc.

Sesleria cœrulea ARDISSONE est à la fois la dominante et l'édificatrice, condition, *sine qua non*, de l'existence de l'association. Certes, les associations sont en général des aspects d'une série continue, avec une pause plus ou moins longue dans leur évolution. Mais certaines ont une existence particulièrement éphémère; c'est le cas pour ce groupement. Néanmoins, suivant certaines conditions, la pente du terrain par exemple, ou des facteurs plus complexes (lapin, homme) comme dans le cas présent, l'association se maintient en place. Normalement, elle disparaît étouffée par la pelouse à *Bromus erectus* HUDSON qui forme alors un gazon dense où se perd le canevas du groupement pionnier. Non seulement *Sesleria cœrulea* ARDISSONE y disparaît complètement, mais de nombreuses espèces sont détruites et celles qui subsistent restent malingres (*Helianthemum nummularium* MILLET, *Hippocrepis comosa* LINNÉ) ou rares (*Seseli libanotis* KOCH). La morphologie et l'évolution différentes de ses deux associations ainsi

que leurs antagonismes les différencient nettement. Il ne s'agit pas d'un faciès local, car ce type de groupement et son évolution s'observent sur tout le calcaire belge ou étranger.

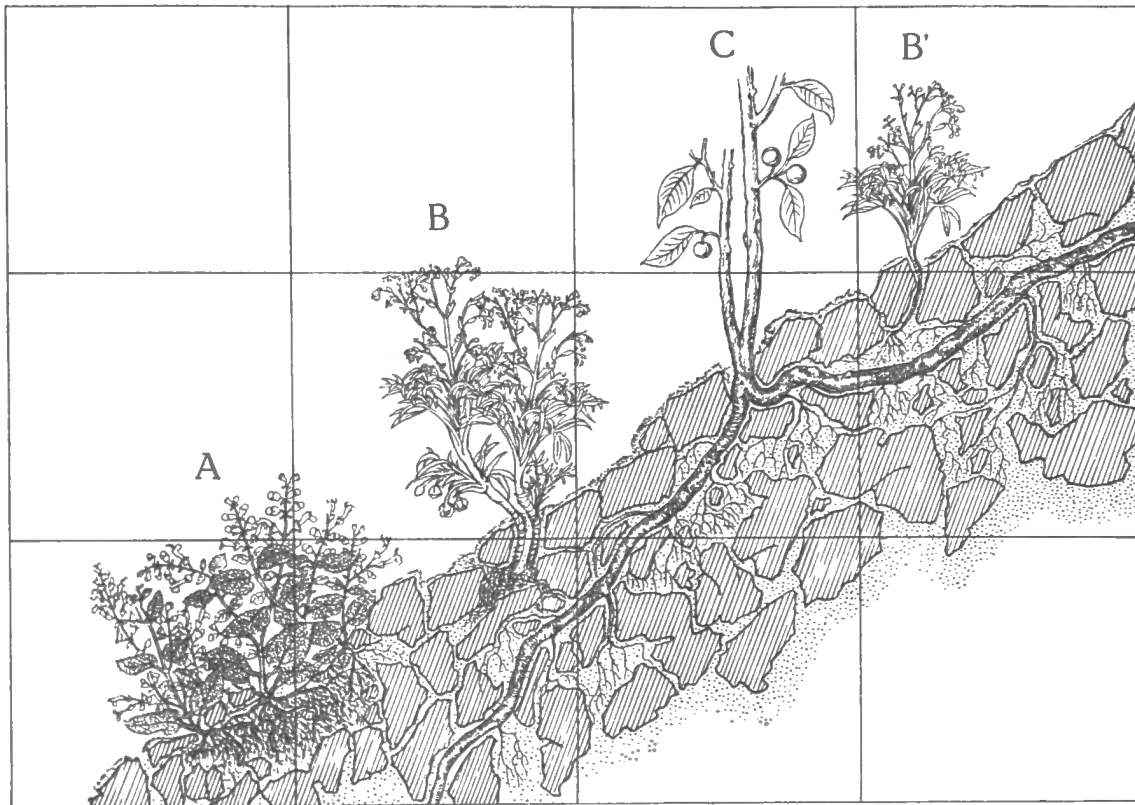


FIG. 16. — Coupe schématique du bosquet à *Prunus spinosa* L.
A = *Teucrium scordonia* L. — B = *Helleborus foetidus* L. — C = *Prunus spinosa* L.

On ne peut ranger cette association dans l'ordre *Seslerietalia cœrulea*, alliance *Seslerion cœrulea*, car les associations de la classe des *Elyno-Seslerietea* sont des groupements d'altitude, alpins ou sub-alpins. Il semble plus logique de l'inclure dans l'alliance du *Xerobromion* comme J. BRAUN-BLANQUET (1952) pour l'association à *Festuca duriuscula-Sesleria cœrulea* du Bassin parisien. Vu son intrication avec les espèces du *Xerobrometum mosanum* LEBRUN, on pourrait la ranger dans le *Xerobrometum* initial dont les relations avec l'association typique peuvent être ainsi résumées : les espèces de ce groupement se comporteraient en chasmophytes quand la forêt climacique entoure le rocher, formant parfois sur les petites terrasses des sortes de pelouses naturelles n'évoluant pas; dès l'ablation de la forêt ou dès la formation d'éboulis, ce groupement s'étend et atteint son maximum; les différentes espèces y sont florissantes; peu à peu, il y a envahissement de *Bromus erectus* HUDSON, disparition de la pelouse

discontinue à *Sesleria* et réalisation du *Xerobrometum mosanum* LEBRUN, dans la vallée de la Meuse, et en général du *Xerobrometum erecti*, formation continue, sans plages de sol nu où *Bromus erectus* HUDSON domine.

Au Thiers Pirard, il n'y a pas de *Xerobrometum* proprement dit. On se trouve devant la formation initiale immédiatement envahie par le bosquet à *Prunus spinosa* LINNÉ (Pl. III, fig. 7).

2. Le taillis envahisseur de la pelouse.

Groupe d'espèces arbustives, il colonise peu à peu les parties débroussées. *Prunus spinosa* LINNÉ y joue le rôle principal; il se propage par drageons et forme un bosquet bas et touffu. Il est accompagné de *Cornus sanguinea* LINNÉ, *Berberis vulgaris* LINNÉ, *R. rubiginosa* LINNÉ, *Cratægus monogyna* JACQ. et *Corylus avellana* LINNÉ qui forme la dernière phase du bosquet par un fort taillis.

Forme particulière du bosquet. — Il s'agit du groupement à *Prunus spinosa* LINNÉ, *Helleborus fœtidus* LINNÉ et *Teucrium scorodonia* LINNÉ. Il s'installe où les éboulis sont formés de gros éléments et où aucune autre plante ne peut vivre. *Prunus spinosa* LINNÉ n'émet pas de drageons; la taille des buissons indique que ces groupements sont anciens et qu'ils évoluent peu. Ce groupement est décrit par M. NIHOUL (1935); il le nomme *Prunetum spinosæ* (*Prunus spinosa* LINNÉ, *Helleborus fœtidus* LINNÉ, *Vincetoxium officinale* MOE.). Il semble légitime de considérer ce groupement comme une association propre (fig. 16; Pl. III, fig. 2).

3. Le *Festuceto-Asplenietum* LEBRUN.

Alliance : *Potentillion caulescentis* BRAUN-BLANQUET; Classe : *Asplenieta rupestris*. Cette association présente comme caractéristiques : *Festuca glauca* LEJEUNE, *Cotoneaster intergerrima* MED., *Biscutella lævigata* LINNÉ et comme caractéristiques de l'ordre : *Asplenium ruta-muraria* LINNÉ et 1. *trichomanes* LINNÉ. Au Thiers Pirard, cette association se montre assez pauvre en caractéristiques (Pl. III, fig. 1); *Cotoneaster intergerrima* MED. et *Biscutella lævigata* LINNÉ y sont assez rares. Par contre, à d'autres endroits de Comblain-au-Pont, ces espèces abondent, surtout aux Roches-Noires. A ce groupement chasmophyte, on peut rattacher *Dianthus cæsius* SMITH dont les touffes de fleurs roses, rares, se voient à flanc de rocher.

4. Groupement à *Sedum reflexum*, *S. mite*.

Décrit par J. LEBRUN, A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN et C. VANDEN BERGHEN (1952), avec les caractéristiques données par ces auteurs : *Sedum reflexum* LINNÉ, *S. mite* GILLARD, *Teucrium botrys* LINNÉ.

5. Groupement sylvatique.

Au Thiers Pirard, la forêt climacique proprement dite n'est pas réalisée. Théoriquement, il devrait s'agir de la Chênaie à Charme médio-européenne. Le groupement sylvatique du Thiers Pirard est un fort bosquet de *Corylus avellana* LINNÉ avec *Fraxinus excelsior* LINNÉ et, çà et là, *Quercus*. Cette formation reste assez lâche à certains endroits et, entre les îlots de buissons, on retrouve des espèces de la pelouse. Elle correspond à une ablation plus ancienne de la forêt climacique.

Si au Thiers Pirard, les conditions physiographiques déterminant un habitat hélio-xéothermique peuvent entrer en jeu pour des associations de pelouse, groupements d'espèces de petite taille, elles sont, par contre, trop peu accentuées pour un groupement sylvatique et ceci est le cas pour les groupements calcicoles de la Vallée de l'Ourthe. Car, pour cette dernière, la portion jouissant de conditions de sécheresse et d'exposition est trop peu étendue, contrairement aux vastes escarpements rocheux des bords de la Meuse, où peut s'établir le *Querceto-Lithospermetum* (BRAUN-BLANQUET TUXEN, alliance *Quercion pubescentis-sessilifloræ* (BRAUN-BLANQUET)). Dès lors, si le groupement forestier prend une légère extension, il pénètre dans une zone plus mésotherme. On observe au Thiers Pirard des espèces de la Chênaie à Chêne pubescent, s'accrochant surtout aux rochers là où l'insolation est bonne et où ils n'ont pas à lutter contre la concurrence, comme *Rhamnus cathartica* LINNÉ et *Cornus sanguinea* LINNÉ communs sur les pans rocheux des sites de Comblain. A ces espèces se joignent des éléments de la s.a. *Querceto-Carpinetum primuletosum* (KLIKA) TUXEN et DIEMONT, dont on retrouve des caractéristiques à d'autres endroits de Comblain-au-Pont « Roches Noires » (F. DARIMONT et A. MARÉCHAL, 1947); aux « Tartines », à flanc de colline, se trouvent les différentielles par rapport au *Querceto-Carpinetum medio-europeus* (TUXEN) : *Primula veris* LINNÉ, *Orchis masculus* LINNÉ, *Carex digitata* LINNÉ, *Viola hirta* LINNÉ (S. JACQUART, 1952).

Au Colebi, cette association est signalée voisine du *Querceto-Lithospermum* par W. MULLENDERS et A. NOIRFALISE (1948); mais là, elle s'installe sur un sol plus frais et à microclimat moins aride. D'ailleurs, sur le versant Nord de ce même vallon se remarque l'association à Érables et à Frênes. Au pied de la falaise du Thiers Pirard, on trouve des restes de cette association des ravins humides à faible luminosité, l'*Acereto-Fraxinetum* (GRADMAN) TUXEN que l'on retrouve aux « Tartines » avec *Acer campestre* LINNÉ, *Tilia platyphyllos* SCOPOLI, *Lunaria rediviva* LINNÉ (F. DARIMONT et A. MARÉCHAL, 1947). Ces étages d'associations si bien observés au Colebi existent au Thiers Pirard, aux « Tartines », aux « Roches Noires », démembrés suivant le caprice d'une physiographie compliquée.

G. — DYNAMIQUE INTERNE.

La principale association du site, proposée comme *Seslerietum mosanum*, est pauvre en espèces, mais le peuplement est très homogène tant taxonomiquement que morphologiquement. Sa physionomie et son évolution sont déterminées à la fois par des facteurs externes provenant du milieu au sens large, et internes, dépendant de la végétation.

On sait qu'une association constitue un ensemble de groupes de plantes ayant chacun des besoins écologiques propres; quand certains facteurs se trouvent réunis, ces groupes coexistent et forment ainsi une entité. Comme le dit P. DUVIGNEAUD (1946), « le groupe le plus favorisé et qui est en général dominant, forme le noyau caractéristique de l'association; celle-ci se présente sous un aspect d'autant plus typique que les conditions du milieu ambiant sont plus proches de l'optimum de ce groupe caractéristique. Si l'on s'écarte progressivement de cet optimum, on voit d'autres groupes prendre un développement plus considérable; à un certain moment un de ces groupes prend le dessus et, arrivé à son optimum, devient dominant; on a alors à faire à une autre association ». Cependant, la physionomie particulière d'une association n'est pas nécessairement fournie par un groupe à son maximum, mais par un certain nombre d'espèces qui, seules, peuvent subir des conditions inacceptables pour d'autres. Au Thiers Pirard, les conditions extrêmes de sécheresse jouent un rôle prépondérant, ce qui se vérifie par l'état chétif des plantes et la structure discontinue du tapis végétal montrant un réseau de sol nu entre les touffes de plantes. Fait remarquable, ce groupement se retrouve, identique tant par sa composition que par sa physionomie, à d'autres endroits de Comblain-au-Pont : sur les « Tartines », à la base des rochers dépourvue d'arbres et à forte xérothermicité, à « Chession » à flanc de colline et aux « Roches Noires ». Si l'on examine des sites analogues, dans la vallée de la Meuse ou de la Lesse, la flore y est identique avec, très souvent, plus d'espèces. Mais bien que les groupements à *Sesleria caerulea* ARDISSONE observés suivent une même évolution et une morphologie identique, certaines espèces sont parfois dominantes. A Furfooz, Champalle, Rochefort, Poilvache, par exemple, *Teucrium chamædrys* LINNÉ se trouve en grand nombre; par contre, à Comblain-au-Pont, cette plante existe uniquement aux « Roches Noires » sur une station d'à peine 1 m².

Il apparaît donc qu'une même association peut présenter des variantes légèrement différentes; la dominance et l'abondance de certaines espèces y varient. Il ne s'agit pas d'un faciès propre à une seule station; en effet, cet aspect peut se répéter dans la limite d'un territoire donné mais de surface relativement exigüe comme c'est le cas pour la région de Comblain-au-Pont. A ces légères variations du faciès, s'ajoutent évidemment les changements dus à la pente du terrain et à des facteurs édaphiques jouant un grand rôle par l'admission de plantes plus mésophiles et par une évolution plus rapide vers la pelouse à *Bromus erectus* HUDSON. Par contre, le groupement à Séslieries, dans sa phase statique

sur les pans rocheux, présente une uniformité remarquable dans la zone calcaire. Une étude approfondie des autres groupements du calcaire des vallées de l'Ourthe, de la Lesse, de la Meuse, permettrait d'avoir une vue d'ensemble sur les variations de cette association. Évidemment, la physionomie floristique varie suivant le degré d'évolution de la pelouse. Lorsque la colonisation est récente, *Sesleria caerulea* ARDISNONE domine avec *Seseli libanotis* KOCH. Ce groupement est à structure discontinue, à cause de l'action mécanique de la graminée qui provoque la formation de gradins où s'amassent les éboulis. Les autres plantes poussant primitivement sur la falaise s'installent peu à peu, principalement *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Origanum vulgare* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Seseli libanotis* KOCH, *Sanguisorba minor* SCOPOLI. Elles caractérisent un *Xerobrometum*, sensu lato, atteignant un fort développement par suite de l'espace dont ces plantes disposent.

Les facteurs provoquant le rassemblement sont complexes. La calciphilie fut évoquée. Pour C. FLAHAULT (1901), certaines plantes réputées calciphiles dans le Nord de la France deviendraient indifférentes dans la zone méditerranéenne; le facteur chimique ne serait pas déterminant. Ces plantes rechercheraient le caractère xérothermique des pentes calcaires et n'y subiraient pas la concurrence de certaines calcifuges.

Des conditions climatiques présideraient souvent à la formation d'une telle association, à la fois en assurant des conditions hélio-xérothermiques nécessaires à certaines plantes et en éliminant d'autres qui offriraient une concurrence dangereuse. Un exemple de cette compétition est fourni par *Origanum vulgare* LINNÉ qui, au Thiers Pirard, tient une place importante. Cette espèce n'est pas propre au calcaire; sur le Thiers Pirard, elle pousse très mal et les plantes, en touffes, ont les tiges courtes. Dès les fortes chaleurs, elles présentent des signes de fanaison et la floraison se passe trois ou quatre semaines plus tard que chez les autres Origans qui poussent à la base de la colline. Ces faits semblent dus à une très forte évaporation causée par l'insolation considérable et non à la faible épaisseur de sol meuble. En effet, sur un sol meuble presque absent, cette plante forme souvent un épais feutrage de racines et se développe très bien. Il est probable qu'au Thiers Pirard, cet Origan prend une telle expansion par suite de la disparition des concurrentes et peut-être aussi par la libération d'excréments toxiques.

Les deux autres espèces, *Hippocrepis comosa* LINNÉ et *Helianthemum nummularium* MILLET, semblent atteindre leur optimum qui diminue vite dès que le sol devient trop rocheux.

On remarque qu'avec l'accentuation de la xérothermicité et la diminution du sol de surface, l'association devient de plus en plus discontinue au Thiers Pirard. Les espaces de terrain nu se faisant de plus en plus larges autour des plantes, celles-ci prennent l'aspect « en coussinet ». L'association vient alors mourir sur les premiers contreforts de la falaise d'où proviennent les caractéristiques et où, petites et malingres, elles colonisent tant bien que mal les

anfractuosités. D'une part, certaines plantes y trouvent leur optimum biologique (*Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Sesleria cœrulea* ARDISSONE). D'autre part, il se produit une élimination par suite des facteurs climatiques qui dépassent la limite de tolérance de certaines espèces mais qui permettent la vie d'autres espèces (*Origanum vulgare* LINNÉ, certains Thérophytes). Des espèces peuvent aussi s'y maintenir et partager la dominance avec les premières bien qu'elles soient affectées par les conditions extérieures. De plus, des relations autres que des interactions simplement mécaniques interviennent entre les plantes. L. GUYOT (1951) a spécialement étudié la question. Il cite P. ALLORGE (1921) observant dans le Vexin que la pelouse à *Festuca duriuscula* KOCH et *Sesleria cœrulea* ARDISSONE ne comporte que 4% d'annuelles; le gazon à *Bromus erectus* HUDSON en est également pauvre (6 à 7%). De même I. LAURENT (1921) n'en trouve que 8% en Champagne dans les pelouses à *Festuca duriuscula* KOCH d'où elles sont éliminées petit à petit.

Certaines plantes jouent un rôle essentiel dans la physionomie du Thiers Pirard en intervenant activement lors de colonisation des terrains où la culture est abandonnée : *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Origanum vulgare* LINNÉ, *Thymus serpyllum* LINNÉ, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Echium vulgare* LINNÉ. I. LAURENT (1921) remarque que, dans les petites cuvettes colonisées par *Thymus serpyllum* LINNÉ et *Hieracium pilosella* LINNÉ, les Thérophytes sont absents et que la végétation reste malingre; néanmoins, au centre de la cuvette d'*Hieracium pilosella* LINNÉ, là où toute végétation est disparue depuis un certain temps, il peut y germer des Thérophytes tels qu'*Arenaria serpyllifolia* LINNÉ. Ayant fait des expériences à l'aide d'extraits racinaires, il constate qu'*Helianthemum nummularium* MILLET est assez tonique et que *Thymus serpyllum* LINNÉ, *Hieracium pilosella* LINNÉ, *Teucrium chamædrydrys* LINNÉ, *Origanum vulgare* LINNÉ sont nettement toxiques. Cette toxicité pourrait expliquer l'expansion au Thiers Pirard d'*Origanum vulgare* LINNÉ et son maintien sur de petites plages nues; cependant certains Thérophytes y germent.

Les facteurs externes interviennent également et, en premier lieu, les hommes qui, par l'ablation de la forêt climacique, permettent l'établissement de la pelouse. Mais au Thiers Pirard, l'évolution de cette dernière est très lente; en effet, à d'autres endroits de Comblain-au-Pont, ces pelouses passent rapidement au stade de *Xerobrometum* typique. L'aspect actuel, le *Seslerietum*, est maintenu surtout par le lapin qui, creusant sans cesse la pelouse en tous points, détruit la couverture végétale et reforme des éboulis neufs. Il faut y ajouter le continuels apport de débris rocheux par la falaise, surtout lors du dégel; ces rocailles s'amoncellent et *Sesleria cœrulea* ARDISSONE peut seule en entreprendre la colonisation. De plus, une pente très raide et des matériaux s'éboulant continuellement se prêtent mal à la formation d'un gazon continu. *Sesleria cœrulea* ARDISSONE s'adapte très bien à ces conditions rudes qui la défendent contre l'invasion du *Bromus erectus* HUDSON.

H. — ORIGINE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX.

L'origine du groupement floristique du Thiers Pirard peut logiquement être déduite par comparaison avec les groupements analogues d'Europe.

E. DE MARTONNE (1932) mentionne l'existence de fragments d'associations à caractère steppique qui auraient persisté sur le calcaire; il s'agirait de relictés d'espèces sarmatiques immigrées dans le domaine médio-européen. L'hypothèse de cet auteur, selon laquelle les pelouses à *Sesleria caerulea* ARDISSONE du Bassin parisien seraient peut-être une station de steppe et qu'il se trouverait des prairies vraies dans les Causses Cévénoles, est abandonnée. Il n'existe en fait pas de steppe naturelle en Europe moyenne.

Anemone pulsatilla LINNÉ, dont l'origine steppique est bien connue, se présente très souvent parmi les espèces du groupement du *Xerobromion erecti*. Rare en Belgique, elle existe néanmoins aux environs de Rochefort dans un groupement végétal analogue à celui du Thiers Pirard. Étudiant la végétation du Jurassique située au Sud-Est de Paris et qui présente une ressemblance avec les groupements étudiés ici, P. CHOUARD (1927) lui trouve des affinités subméditerranéennes et sarmatiques.

A propos de groupements analogues au *Xerobromion* (Vexin), P. ALLORGE (1921-1922) cite des espèces d'origine pontique : *Avena pratensis* LINNÉ, *Koeleria cristata* PERS, *Seseli libanotis* KOCH et alpines : *Sesleria caerulea* ARDISSONE. Suivant cet auteur, les coteaux calcaires possèdent une flore où les éléments méditerranéens et pontiques sont juxtaposés à des éléments montagnards et alpins, complexe comparable en tous points aux collines xéothermiques du Jura et des Alpes; il leur trouve une origine commune. Cette même intrication se retrouve au Thiers Pirard.

BRAIN-BLANQUET (1919) désigne comme sous-élément sarmatique (pontique), un élément de transition entre les steppes asiatiques et les feuillus médio-européens. Vers l'Ouest et le Nord-Ouest, il n'y a aucun obstacle physiographique s'opposant à l'avance des flores; seul, le climat intervient. Ce sous-élément rayonne en Hongrie et en Bohême ainsi que dans le Centre de l'Allemagne où le climat est excessif, continental. Près de Mayence, la végétation des sables mouvants est nettement sarmatique. En France, il y a des enclaves sarmatiques dans les vallées intérieures des Alpes centrales (pluies annuelles de 60 à 80 cm); dans le Massif Central, elles sont rares et le caractère steppique des Causses est donné par quelques-unes de ces espèces. Des espèces pontiques apparaissent dans l'étage du *Quercus sessilifolia* : *Stipa capillata* LINNÉ, *St. pennata* LINNÉ, *Adonis vernalis* LINNÉ, *Anemone pulsatilla* LINNÉ, *Seseli libanotis* KOCH. Les rochers calcaires de Belgique sembleraient être une irradiation de cet élément.

D'après K. DOMIN (1921), *Sesleria caerulea* ARDISSONE, qui donne le faciès particulier au Thiers Pirard, serait une déalpine. Selon cet auteur, les espèces déalpines, descendues des montagnes durant la période glaciaire, auraient sur-

vécu durant l'augmentation de la température du post-glaciaire, et, s'adaptant, elles pousseraient actuellement dans les habitats bas et chauds, au contact d'associations méditerranéennes et pontiques. A. ZLATNIK (1928) confirme cette origine de *Sesleria cœrulea* ARDISSONE. L'auteur observe cependant que le *Seslerietum caricetorum* diffère des groupements de steppe rocheuse par la dominance de *Sesleria*; car *Sesleria calcaria* manque dans les groupements de steppes. Des espèces propres aux groupements steppiques chevauchent les deux associations à *Sesleria*.

La possibilité d'existence de stations de plantes à conditions édaphiques particulières est bien mise en évidence par I. MANTON (1924) pour *Biscutella lævigata* LINNÉ (Pl. I, fig. 11). Cet auteur découvre, chez cette espèce, des diploïdes et tétraploïdes. La race tétraploïde se trouve uniquement dans une aire continue des montagnes de l'Europe centrale. La race diploïde, au contraire, se rencontre dans des aires peu étendues et fortement discontinues dont on peut distinguer trois centres : le Rhin, le Danube autrichien et l'Elbe. Cette race serait préglaciaire et interglaciaire; ses relictés occuperaient à peu près la même place que celle où elles vivaient primitivement. Les régions occupées actuellement par les tétraploïdes étaient alors couvertes de glace; cette race serait donc une immigrante postglaciaire, colonisant les montagnes lors du retrait des glaciers. Selon cet auteur, les tétraploïdes pourraient plus facilement se répandre par suite de leur possibilité d'émettre des bourgeons sur leurs racines, ce qui leur procurerait une plus forte vitalité. D'après A. SCHULZ (1899) cité par l'auteur, la cause de l'aire disjointe de la race diploïde serait une éventuelle période xérothermique. Mais on suppose actuellement qu'il s'agirait de conditions à allure steppique (H. GAMS et R. NORDHAGEN, 1923). Cette race se serait cantonnée aux endroits chauds; elle entrerait dans ce que les auteurs allemands nomment « flore xérothermale » où beaucoup de plantes sont des relictés pré-glaciaires.

Ces faits montrent une fois de plus le rôle important que jouent la physiographie et surtout le microclimat dans la localisation de relictés dans des habitats d'aire très restreinte. Le cas de *Biscutella lævigata* LINNÉ est particulièrement intéressant. En effet, à Comblain-au-Pont, elle vit en abondance surtout sur les Roches Noires où, au printemps, la falaise se couvre des fleurs jaunes de cette crucifère; on l'observe aussi sur les rochers de la vallée de la Meuse. Les conditions stationnelles particulières des rochers calcaires, milieu xérothermique, protection contre la concurrence d'autres espèces, etc., ont permis la survivance de cette plante.

Il est légitime de supposer un caractère également relictuel à certains autres membres du groupement végétal du Thiers Pirard. Ces types de rochers calcaires sont d'ailleurs favorables au maintien d'une flore en déséquilibre avec le climat général comme le prouve le cas de *Buxus sempervirens* LINNÉ, présent dans la vallée de la Meuse mais absent au Thiers Pirard. Cette espèce fait partie du *Querceto-Lithospermetum* (BRAUN-BLANQUET) TÜXEN, groupement climacique des côtes xérothermiques. Or, d'après E. LENOBLE et C. BROYER (1945), cette plante

serait relictuelle. Elle peut être considérée comme sub-méditerranéenne (péninsule ibérique, France Sud-orientale, Italie, péninsule balkanique, Caucase, Asie mineure), mais elle a néanmoins des stations en Angleterre et en Allemagne. On constate, d'une part, que le Buis est thermophile, lorsque les stations sont discontinues; par contre, sur le littoral méditerranéen, la sécheresse et la chaleur paraissent l'avoir fait disparaître et n'existe que vers les 700 m d'altitude. D'autre part, le Buis n'est pas un calcicole exclusif et ses stations discontinues sur sol calcaire proviendraient de l'absence de compétition. Toujours, selon ces auteurs, ces stations de Buis seraient les relictues de son aire vaste du Pliocène et non des recolonisations datant de la période xéothermique; en effet, ils constatent l'absence de Buis dans les grandes vallées alpines où des glaciers existèrent, ainsi que dans l'ancien golfe Plaisancien du Rhône.

Le caractère relictuel caractérisant une majeure partie de la flore du calcaire est indiscutable; mais il convient de déterminer à quel élément se rapportent les espèces et quand elles apparurent, la pelouse du Thiers Pirard n'étant qu'un cas particulier de la végétation du calcaire. Les auteurs ayant étudié des groupements analogues s'accordent généralement pour y distinguer des caractères à la fois subméditerranéens et sarmatiques (P. CHOUARD, 1927). A quelle époque ces groupements du *Xerobromion* (sensu lato) ont-ils colonisé les rochers ? D'après E. DE MARTONNE (1932), le domaine médio-européen aurait subi l'invasion de ces espèces aux temps interglaciaires. Selon J. BRAUN-BLANQUET (1923), la première forte invasion du sous-élément sarmatique aurait eu lieu dans la période mio-pliocène; les avant-postes auraient pénétré jusque dans la péninsule ibérique, les lacunes actuelles s'expliquant par les vicissitudes climatiques du Quaternaire. Une autre hypothèse serait celle d'une invasion post-glaciaire et ceci revient à la question de la période xéothermique. Cette hypothèse est mise en doute par J. BRAUN-BLANQUET (1933); néanmoins, celui-ci, dans un article sur les Cévennes méridionales, admet que l'on observe en Suisse, au stade BUHL-GSCHMITZ (le préboréal des Scandinaves), une période un peu plus sèche que l'actuelle; de cette époque daterait l'immigration des espèces steppiques dans les vallées alpines. A ce moment, le Pin sylvestre et l'*Hippophæ rhamnoides* LINNÉ atteignaient leur extension maximum dans les Alpes. Ensuite, serait venue une période plus chaude permettant l'installation de la chênaie mixte dans les basses altitudes et de la sapinière en montagne. Cet état de choses ne paraît pas uniforme pour l'Europe.

A propos de *Biscutella lævigata* LINNÉ, I. MANTON (1934) envisage l'hypothèse de A. SCHULZ (1889) selon laquelle une période post-glaciaire chaude serait la cause de l'aire interrompue de cette plante. Elle constate que l'analyse des tourbières européennes indique plutôt une période assez chaude qui aurait réalisé des conditions extrêmes de steppe. R. CHADOT (1923-1924) écrit que les espèces caractéristiques des Alpes sont des plantes qui y trouvent leur limite septentrionale et proviendraient d'irradiations post-glaciaires d'origine australe ou austro-orientale.

L'origine de deux plantes caractéristiques du Thiers Pirard : *Cotoneaster intergerrima* MED. (Pl. II, fig. 7) et *Dianthus cæsius* SMITH (Pl. II, fig. 6) est plus complexe. J. BRAUN-BLANQUET (1923) considère cette dernière comme subalpine. Selon cet auteur, les subalpines apparaissent dans les Vosges et les basses montagnes d'au-delà du Rhin, ainsi que dans les plaines du Nord et du Nord-Ouest de la France; elles deviendraient exclusivement montagnardes au contact de la région méditerranéenne où elles recherchent l'ombre et la fraîcheur. Il en observe des colonies discontinues de *Dianthus cæsius* SMITH dans les chaînes montagneuses, isolées, du Centre de la France. Il reste à savoir s'il s'agit de survivants d'une fragmentation de l'aire primitive ou d'espèces provenant d'une immigration récente ce qui suppose le franchissement de distances considérables. L'auteur penche pour la première hypothèse; car les contrées les plus riches sont précisément les plus éloignées des foyers alpins et pyrénéens. Il y aurait eu échange d'orophiles durant les glaciations Rissienne et Würmienne : l'installation des flores alpines dans le Massif Central daterait de cette époque et serait en partie contemporaine à l'immigration de l'élément boréal. L'auteur inclut *Dianthus cæsius* SMITH dans le groupe des alpigènes, plantes de souches diverses, ayant leur maximum d'abondance dans les Alpes. Il cite *Dianthus cæsius* SMITH sur les sommets de l'Auvergne (Cantal et Mont-Dore) de 1600 à 1870 m et *Cotoneaster intergerrima* MED. dans les Cévennes méridionales (Aigoual 1200 m-1500 m), dans les Causses dès 600 m, le mont Lozère, le Vivarais (1500-1750 m); mais ces plantes restent cantonnées dans la partie de la montagne jouissant d'un climat à allure océanique (zone des brouillards). La période glaciaire aurait été très favorable aux migrations notamment par charriage par les cours d'eau.

Il semble qu'au Thiers Pirard, et ceci vaut pour les autres rochers calcaires de Belgique, on se trouve devant une flore d'origines diverses où le caractère sarmatique domine. Une des caractéristiques du site : *Seseli libanotis* KOCH est nettement sarmatique, ainsi qu'*Anemone pulsatilla* LINNÉ absente au Thiers Pirard mais accompagnant souvent ce groupement du calcaire avec en plus *Carex humilis* LEYSS. L'espèce *Sesleria cærulea* ARDISSONE joue, dans l'association, le rôle important tant au point de vue morphologique que dynamique. C'est une espèce d'origine alpine de même que *Dianthus cæsius* SMITH et *Cotoneaster intergerrima* MED. Si l'on tient compte des observations des différents auteurs, on constate que cette plante forme presque uniquement des groupements de transition qui colonisent peu à peu les rochers à pentes déboisées artificiellement et qui disparaissent devant les autres groupements élaborateurs du climax. Les mêmes faits s'observent au Thiers Pirard où la colline est colonisée par *Sesleria cærulea* ARDISSONE, puis envahie par des espèces arbustives. Sur la falaise, dans les anfractuosités de rochers, grandissent, tant bien que mal, *Sesleria cærulea* ARDISSONE, *Seseli libanotis* KOCH, *Hippocrepis comosa* LINNÉ, *Sanguisorba minor* SCOPOLI, etc. L'évolution y est stoppée ou quasi nulle; mais c'est cette « réserve » qui élabore ensuite la pelouse dès que les conditions le permettent (déboisement). Ce phénomène se manifeste sur tout le calcaire de l'Ourthe et de la Meuse; il doit

exister dans les autres pays sinon ces espèces seraient disparues, chassées par l'installation de la forêt climacique. C. PIGOTT et S. WALTERS (1954) remarquent également des espèces steppiques et méridionales réfugiées sur les rochers, hors d'atteinte de la forêt, et auxquelles l'activité humaine procure ensuite un plus large espace aux relictés. La comparaison du développement intense des *Sesleria* colonisant les pelouses avec la taille malingre des touffes fixées sur les rochers, montre assez que l'optimum de la plante se trouve dans le premier cas. Or, les conditions de lumière et de xéothermicité qui y règnent peuvent être comparées à un climat steppique; de plus, la vie éphémère de ces pelouses montre qu'elles ne sont pas en équilibre avec le climat actuel.

Un autre groupe de plantes du Thiers Pirard peut être considéré comme subméditerranéen. Il comprend *Helianthemum nummularium* MILLET (Pl. II, fig. 5), *Teucrium chamædryas* LINNÉ, *T. botrys* LINNÉ, *Satureja acinos* LINNÉ. Plantes de lieux secs et chauds, elles remontent vers le Nord où le microclimat leur procure des conditions de sécheresse et de chaleur nécessaires. A. NOIRFALISE et J. CALEMBERT (1953) écrivent à propos du *Querceto-Lithospermetum* : « Sans valeur ni rapport au point de vue forestier, la chênaie thermophile revêt un grand intérêt sur le plan phytogéographique; elle jalonne, en effet, les irradiations relictuelles d'une flore sylvatique plus méridionale et plus chaude, témoignage vivant des modifications climatiques qui ont affecté nos régions dans le passé ». Mélange d'apports méridionaux, sarmatiques et alpins, la colonisation dut se faire à une époque où le climat permettait à ces plantes de vivre hors des localisations exigües où elles se trouvent actuellement confinées. Les barrières que constituent les forêts climaciques n'existaient pas comme à présent et un climat assez chaud et sec (interglaciaire et tardiglaciaire) favorisait une immigration sarmatique et une extension des espèces subméditerranéennes. En définitive, on peut conclure que l'immigration générale de la flore s'est produite, d'une part, durant les temps interglaciaires et vraisemblablement au tardiglaciaire et pour les déalpines il y eut un apport durant les glaciations. J. BECKER (1952) constate au tardiglaciaire (—12000 à —10000) une formation prairiale à *Artemisia*, *Helianthemum*, Chénopodiacées, Caryophyllacées, *Hippophæ rhamnoides* LINNÉ, végétation de « steppe sèche ». S'étendant après le retrait du glacier Würmien, elle précède l'extension de la forêt au subarctique lors de l'amélioration du climat.

Étudiant la distribution de certaines espèces des îles britanniques, C. PIGOTT et S. WALTERS (1954) observent que certains endroits ont une végétation analogue à un type de prairie de steppe. D'après ces auteurs, la colonisation daterait du tardi-glaciaire avant la période boréale (« Birch pine ») et l'installation de la forêt caduque atlantique; ils citent à ce propos la présence de pollen d'*Helianthemum* dans les tardiglaciaires d'Angleterre et de Danemark.

V. — LA FAUNE.

Pauvre en espèces mais riche en individus, la faune du Thiers Pirard (et des autres escarpements rocheux de Comblain-au-Pont) joue souvent un rôle influent sur la couverture végétale. Elle se localise sous les pierres et les touffes des plantes, le réseau de sol nu entre les végétaux étant à peu près vide d'animaux.

Parmi les organismes du Thiers Pirard, on peut distinguer plusieurs catégories :

A. — Ubiquistes très influents sur la végétation;

B. — Ubiquistes indifférents à la végétation;

C. — Propres à la pelouse xérothermique, soit comme parasites de plantes particulières au site, soit adaptés aux conditions stationnelles particulières; influents sur la végétation;

D. — Propres à la pelouse; indifférents à la végétation.

A. — Ubiquiste, le lapin, *Oryctolagus cuniculus* LINNÉ, abonde sur la colline, à en juger par les individus aperçus, les terriers et les déjections. Ce rongeur, principal influent sur la couverture végétale, agit en mangeant certaines plantes et en creusant des terriers qui bouleversent continuellement le sol. Son action sur les plantes ne se limite pas à une destruction plus ou moins intense de telle ou telle espèce; elle modifie le sens de l'évolution des groupements végétaux.

Les plantes particulièrement recherchées par les lapins sont : *Sesleria caerulea* ARDISSONE, *Seseli libanotis* KOCH, *Sanguisorba minor* SCOPOLI, *Biscutella laevigata* LINNÉ, *Potentilla verna* LINNÉ et les jeunes pousses de *Prunus spinosa* LINNÉ; les autres espèces végétales ne paraissent pas souffrir de ses ravages. Par contre, cet animal aide à maintenir l'état de pelouse par la destruction des jeunes pousses d'arbustes, notamment des Prunelliers et des Noisetiers. Son activité détermine également la morphologie de l'association. D'après les expériences de A. TANSLEY (1949), le faciès des associations change selon qu'il y a ou non un enclos empêchant l'introduction du lapin. D'après cet auteur, le lapin rend impossible l'apparition d'espèces ligneuses et il remarque qu'en l'absence du lapin, les pelouses calcaires ont tendance à être envahies par des espèces caractéristiques du bosquet. De son côté, P. DUVIGNEAUD (1946), au sujet d'un coteau schisteux à Monville (Famenne), accorde au lapin une influence prépondérante pour empêcher l'installation du climax forestier à la place du groupement du *Bromion erecti*.

Parmi les plantes épargnées que cite A. TANSLEY (1949) on retrouve des espèces caractéristiques du Thiers Pirard : *Teucrium scorodonia* LINNÉ, *Helianthemum nummularium* MILLET, *Thymus serpyllum* LINNÉ, *Arenaria serpylli-*

folia LINNÉ, *Galium asperum* SCHRB. D'après cet auteur, les plantes colonisant le terrain nu sont principalement des espèces épargnées par les lapins; par contre, *Origanum vulgare* LINNÉ se répand surtout là où ce rongeur est commun.

Il ressort de ces remarques et de nos observations au Thiers Pirard, que l'action du lapin modifie la concurrence vitale normale des espèces végétales dont certaines peuvent y acquérir un développement optimal alors que d'autres sont désavantagées. Dans le site étudié, le lapin contribue à la formation d'une mosaïque lâche de plantes à la place d'une pelouse serrée à graminées suivie de l'installation du bosquet.

Il exerce également une action par ses terriers, car il creuse des excavations sur toute la colline et les monticules de terre extraite recouvrent les plantes environnantes. Ces déblais sont colonisés par des Thérophytes vernaies : *Draba verna* LINNÉ, *Saxifraga tridactyles* LINNÉ, *Arenaria serpyllifolia* LINNÉ, *Cardamine hirsuta* LINNÉ (Pl. III, fig. 4). En outre, le creusement de ces terriers provoque un brassage des débris organiques de surface et une destruction de l'horizon humique qui pourrait se former. A. TANSLEY (1949) signale un phénomène analogue produit par les taupes; celles-ci en retournant le sol, l'exposent à l'action de la pluie qui le lave, entraînant en profondeur les matières humiques et ne laissant à la surface que des fragments de roches.

B. — Les animaux ubiquistes mais indifférents à la végétation n'ont pas été étudiés spécialement, car ils ne constituent pas des éléments stables de la biocénose. Dans cette catégorie entrent les populations d'insectes des Ombellifères. On observe en général que ces animaux sont peu nombreux à cause des facteurs extrêmes de chaleur et de sécheresse, sauf certains ubiquistes, certaines araignées (Lycoses), des Mollusques (*Helix pomatia* LINNÉ), qui, sans exiger ces conditions, les supportent. Les Hyménoptères et Lépidoptères butinent les Origans et l'Hélianthème.

C. — Parmi les animaux propres au site et influents sur la végétation, *Lysandra corydon* PODA est l'organisme dominant et typique du site, où sa larve exerce un dommage considérable sur une des caractéristiques de l'association : *Hippocrepis comosa* LINNÉ. Ce Lépidoptère est donc localisé aux pelouses xéothermiques par sa plante nourricière. Toutefois, une certaine exigence de conditions microclimatiques particulières existe vraisemblablement, car les plantes d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ, situées à la base de la colline, abritent moins de chenilles que ceux de la pelouse pourtant malingres. Leur feuillage réduit subit une défoliation rapide de la part des Chenilles. Celles-ci fuiraient donc la plus forte humidité de la base de la pelouse. D'ailleurs, E. FORD (1946) cite cette espèce comme cantonnée aux collines calcaires (dénommée d'ailleurs Chalk-hill Blue); elle suit étroitement la distribution d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ.

La chenille apparaît dès avril. Elle se trouve pendant le jour à la base des tiges ou dans les racines si le sol est assez lâche. Chaque plante en abrite de six

à dix (Pl. II, fig. 2). La chenille demeure active jusqu'à juillet, époque de la nymphose; à ce moment, les plantes d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ sont complètement défoliées, surtout sur les terrasses rocheuses où l'appareil aérien de cette plante est peu développé. La chrysalide se trouve dans les débris et dans le sol directement sous la plante. Au mois d'août, l'éclosion a lieu; elle coïncide avec la floraison d'*Origanum vulgare* LINNÉ que les imagos butinent en très grand nombre, à raison parfois de 5 à 6 individus par touffe (Pl. II, fig. 1). Une grande partie des papillons sont accouplés, les mâles étant nettement plus nombreux que les femelles. Ce Lycène ne s'éloigne pratiquement pas de la colline; il vole peu, allant d'un origan à l'autre de sorte qu'à une centaine de mètres de la colline, ces plantes sont rarement visitées par ce Lépidoptère. Durant la nymphose, de nouvelles feuilles ont repoussé sur les *Hippocrepis* et les plantes peuvent recevoir les pontes. La fin du mois d'août voit la disparition brusque de *Lysandra corydon* PODA.

Ce papillon se trouve en relation avec les fourmis (*Tapinoma erraticum* LATREILLE et *Lasius niger* LINNÉ) communes sous les pierres et les touffes de plantes, principalement d'*Hippocrepis comosa* LINNÉ. Sa myrmécophilie le caractérise : ses larves possèdent, dans les derniers segments abdominaux, deux glandes qui sécrètent un liquide léché par les fourmis. Selon E. FORD (1946), les fourmis prennent les larves de *Lysandra corydon* PODA dans leurs mandibules et les transportent près de leur nid qui se trouve à proximité de la plante nourricière. Au Thiers Pirard, nous avons souvent observé les fourmis s'affairant autour des chenilles. Il ne s'agit pas dans ce cas d'une véritable symbiose comme pour *L. arion* LINNÉ. En effet, cette dernière espèce dépend des fourmis pour son cycle biologique; sa chenille rentre, en hiver, dans la fourmière où elle mange des larves de fourmis.

Un autre Lépidoptère, *Colias australis* VTY., est étroitement lié à la pelouse par cette même *Hippocrepis comosa* LINNÉ, papilionacée nourricière de sa larve. Beaucoup moins commun que *Lysandra corydon* PODA, il n'affecte pratiquement pas la couverture végétale. Longtemps confondue avec *Colias hyale* LINNÉ, cette espèce fut signalée en Belgique par L. BERGER et M. FONTAINE (1948). Selon ces auteurs, *Colias hyale* LINNÉ se rencontre surtout sur les champs de luzerne et de trèfle alors que *Colias australis* VTY. vole sur les coteaux calcaires où pousse *Hippocrepis comosa* LINNÉ. Ce dernier présente deux générations, une printanière et une estivale, parfois une troisième lorsque la saison est bonne. Il vole au Thiers Pirard et sur les autres pelouses de Comblain-au-Pont, de mai à juillet, butinant fréquemment *Origanum vulgare* LINNÉ.

Un autre organisme exerçant une influence notable sur la flore est *Timarcha violacea-nigra* DE GEER (Pl. II, fig. 3). Sa larve vit sur *Galium asperum* SCHREBER. Chaque plante en abrite 2 à 3, vivant enterrées à la base pendant le jour. La larve apparaît en avril et détruit complètement les parties vertes des plantes; en juin, elle subit sa nymphose jusqu'en novembre, moment où les adultes apparaissent

très nombreux et se reproduisent. A cette époque, les *Galium* qui avaient émis des jeunes pousses, sont de nouveau fortement attaqués. L'adulte apparaît dès février-mars.

La larve de *Papilio podalirius* LINNÉ vivant sur le Prunellier ne se localise pas, à proprement parler, sur les côtes xérothermiques. Cependant, elle ne vit que sur les arbres bien exposés au soleil. Aussi des coteaux calcaires comme le Thiers Pirard constituent-ils des stations favorables pour ce Lépidoptère que l'on voit souvent voler, en mai, sur la colline.

D. — Parmi les organismes propres à la pelouse mais indifférents à la végétation, localisés par les conditions de xérothermicité, le carabide *Harpalus tenebrosus* DEJEAN est le plus caractéristique. Jusqu'à présent, ce Coléoptère a été signalé sur les coteaux chauds de Torgny dans le Jurassique, coteaux connus pour leur faune et leur flore à allure subméditerranéenne. Il habite les endroits secs et chauds. Très commun au Thiers Pirard, ce carabide ne circule pas sur le terrain nu; il se tient à la base des plantes et surtout parmi les éboulis rocheux où il vit en compagnie d'autres carabides : *Harpalus æneus* F., *Badister bipustulatus* F. et *Amara communis* PANZER.

Parmi la faune arachnologique, l'espèce typique est *Argenna subnigra* (CAMBRIDGE) à distribution géographique restreinte et probablement localisée aux endroits chauds et secs. Au Thiers Pirard, presque chaque pierre en abrite un spécimen. On la trouve toute l'année, même en hiver; à cette époque les rares individus demeurent actifs. Deux espèces du genre *Zelotes*, également communes, ont les mêmes mœurs pétricoles : *Z. pedestris* (C.L. KOCH) et *Z. electus* (C.L. KOCH) abondent dans les amas de grosses pierres. *Homalenotus quadridentatus* (CUVIER) est souvent observé à la base des plantes. A ces espèces se joignent, mais en nombre moindre : *Ocyptila atomaria* (PANZER), *Heliophanus flavipes* C.L. KOCH, *Erigone atra* THORELL. Sur le sol circulent en abondance *Lycosa agricola* THORELL et *Acelonia albimana* (WALCK),

Il est probable que certaines espèces de fourmis recherchent le climat sec et chaud du Thiers Pirard où elles abondent. Chaque pierre abrite une fourmilière de *Tapinoma maticum* LATREILLE, *Tetramorium cæspitum* LINNÉ, *Lasius niger* LINNÉ ou *Lasius flavus* var. *flavo-myops* FOR. Sur le sol circulent en grand nombre *Myrmica* (*Myrmica*) *sabuleti* MEINERT, *Formica* (*Kaptiformica*) *sanguinea* LATREILLE, *Formica* (*Serviiformica*) *fusca* LINNÉ, *Formica rufa* var. *polycтена* FORST.

Un Hémiptère, *Graphosoma lineatum* LINNÉ, pullule sur *Seseli libanotis* KOCH; il se tient principalement sur l'Ombelle où il chasse les petits insectes. On le trouve aussi sur les autres escarpements rocheux de Comblain là où pousse cette ombellifère.

Recherchant un sol calcaire et peut-être des conditions climatiques spéciales, les Mollusques abondent, tant en espèces qu'en individus; le sol de la pelouse et les amas d'humus de la falaise sont recouverts de coquilles mortes (Pl. I, fig. 9).

Les Mollusques vivants se tiennent sous les pierres, à la base des plantes et dans les anfractuosités des rochers. Ils se rassemblent en grand nombre sous les pierres durant l'hiver principalement. L'espèce la plus commune est *Clausilia parvula* STUDER; ensuite viennent *Vallonia costata* MULLENDERS, *Helicella ericetorum* MULLENDERS et *Pupilla muscorum* LINNÉ. Sur les terrasses rocheuses, abondent *Pyramidula rupestris* STUDER. Dans les gros éboulis rocheux, entre les pierres, circulent *Milax rusticus* (MILLET) et *Arion intermedius* NORMAN.

Ce coteau sec et chaud abrite deux reptiles. Le lézard des murailles, *Lacerta muralis muralis* (LAURENTI) commun, se rencontre d'ailleurs dans tous les rochers de la zone calcaire. La couleuvre lisse, *Coronella austriaca austriaca* (LAURENTI), très localisée au contraire, affectionne les escarpements rocheux, les carrières abandonnées; elle est beaucoup plus rare que la couleuvre à collier. Très commun, au Thiers Pirard, ce serpent se trouve soit enroulé dans les herbes et se chauffant au soleil, soit sous les pierres; en activité de fin avril à septembre, il se nourrit de lézards et de petits mammifères.

E. — LISTE DES ESPÈCES ANIMALES OBSERVÉES.

Mollusques (dét. W. ADAM).

- Succinea putris* (LINNÉ) : 11.V.1952.
Pyramidula rupestris (DRAPARNAUD) : 20.V.1953, 15.VI.1953.
Truncatellina cylindrica (DE FÉRUSSAC) : 20.V.1953.
Vertigo pygmæa (DRAPARNAUD) : 20.V.1953.
Pupilla muscorum (LINNÉ) : VIII.1952, 20.V.1952, 20.IX.1952, 11.III.1953, 15.IV.1953.
Lauria cylindracea (DA COSTA) : 15.VI.1953.
Abida secale (DRAPARNAUD) : 20.V.1953, 15.VI.1953.
Chondrina avenacea (BRUGUIÈRE) : 11.V.1952, VIII.1952, 20.V.1953, 15.VI.1953.
Vallonia costata (MÜLLER) : VIII.1952, 20.V.1953, 15.VI.1953.
Ena obscura (MÜLLER) : 11.V.1952, VIII.1952, 15.VI.1953.
Clausilia parvula [(STUDER) DE FÉRUSSAC] : 11.V.1952, VIII.1952, 20.IX.1952, 11.III.1953, 20.V.1953, 27.V.1952, 15.VI.1953, 3.IX.1953.
Clausilia nigricans (MATON et RACKETT) : 15.VI.1953.
Clausilia rolphii (LEACH) TURTON : 15.VI.1953.
Cochlodina laminata (MONTAGU) : 15.VI.1953.
Cæcilioides acicula (MÜLLER) : 20.V.1953.
Discus rotundatus (MÜLLER) : 20.V.1953.
Vitrea crystallina (MÜLLER) : VIII.1952, 20.V.1953, 27.V.1953, 15.VI.1953.
Oxychilus cellarium (MÜLLER) : 20.IX.1952, 27.V.1953.
Arion hortensis DE FÉRUSSAC : 27.V.1953.
Arion intermedius NORMAN : 3.IX.1953.
Milax rusticus (MILLET) : 27.V.1953.
Fruticicola fruticum (MÜLLER) : 27.V.1953.
Helicella ericetorum (MÜLLER) : VIII.1952, 20.IX.1952, 15.I.1953, 20.V.1953, 27.V.1953, 3.IX.1953.
Zenobiella incarnata (MÜLLER) : 27.V.1953.

Trichia hispida (LINNÉ) : 11.V.1952, 27.V.1953.
Helicigona lapicida (LINNÉ) : 11.V.1952, 27.V.1953.
Cepæa nemoralis (LINNÉ) : 27.V.1953.
Helix pomatia LINNÉ : 11.III.1953, 20.IX.1953.

Coléoptères (dét. † A. JANSSENS).

CARABIDES.

Harpalus æneus F.
Harpalus tenebrosus DEJEAN.
Badister bipustulatus F.
Amara communis PANZER.

Présent sous les pierres durant la bonne saison.

SCARABÉIDES.

Onthophagus ovatus LINNÉ.
 Dans les excréments de lapins.

HÉTÉROMÈRES.

Edemera nobilis SCOPOLI.

CHRYSOMILIDES.

Timarcha violacea nigra DE GEER.

CURCULIONIDES.

Otiorhynchus ovatus LINNÉ.

Hyménoptères (dét. R. P. J. VAN BOVEN).

FORMICIDES.

Tetramorium cæspitum LINNÉ.
Leptathorax (Leptathorax) nylanderi FORSTER.
Myrmica (Myrmica) sabuleti MEINERT.
Tapinoma erraticum LATREILLE.
Lasius (Lasius) niger LINNÉ.
Lasius (Chthonolasius) flavus var. *flavo-myops* FOREL.
Formica (Raptiformica) sanguinea LATREILLE.
Formica (Serviformica) fusca LATREILLE.
Formica (Formica) rufa var. *polycytena* FORST.

Lépidoptères (dét. S. JACQUEMART).

RHOPALOCÈRES.

Papilio podalirius LINNÉ.
Colias hyale LINNÉ.
Colias australis VTY.
Lysandra corydon PODA.

Extrêmement abondant de juin à juillet.

Polyommatus icarus LATREILLE.

Hémiptères.

PENTATOMIDES.

Graphosoma lineatum LINNÉ.

Arachnides (dét. F. ROEWER).

Erigone atra THORELL : 15.IV.1953, 1 ♂.

Lycosa agricola THORELL : 15.VI.1953, juv., 2.VIII.1953, 1 juv.

Aulonia albimana (WALCK) : 15.VI.1953, 1 ♂, 3.IX.1953, 1 ♂, 1 ♀, 1 juv.

Zelotes pedestris (C. H. KOCH) : 13.VIII.1953, 1 ♀, 2 juv.

Zelotes electus (C. H. KOCH) : 15.VI.1953, 1 ♀, 1 ♂, 1 juv.

Zelotes sp. : 3.IX.1953, 5 juv.

Ocyptila atomaria (PANZER) : 3.IX.1953, 1 ♂.

Heliophanus flavipes C. H. KOCH : 3.IX.1953, 1 juv.

Argenna subnigra (CAMBRIDGE) : 15.VI.1953, 2 ♀, 12.VIII.1953, 5 ♀, 4 juv.,
13.VIII.1953, 1 juv., 3.IX.1953, 1 ♂, 6 ♀, 10 juv.

OPILIONS.

Homalenotus quadridentatus (CUVIER) : 3.IX.1953, 1 ♂, 1 ♀.

Reptiles (dét. S. JACQUEMART).

SAURIENS.

Lacerta muralis muralis (LAURENTI).

OPHIDIENS.

Coronella austriaca austriaca (LAURENTI).

Communs sur la pelouse.

Mammifères.

RONGEURS. — LÉPORIDES.

Oryctolagus cuniculus LINNÉ.

V. — CONCLUSIONS.

On peut considérer le Thiers Pirard comme un biome (5a) à limites restreintes et nettes. En effet, le biome, entité que forment le biotope, ses associations végétales et ses synécoses (5b) (au sein desquels règnent des biocénoses (5c) particulières) présente une homogénéité remarquable. L'aire minimum de l'association végétale de la pelouse est d'environ 1 m² et sur cet espace se trouvent les principales synécoses. On y constate combien un changement dans le relief, et par conséquent dans les facteurs microclimatiques, provoque la formation

(5a) Ensemble des êtres vivant sur un même territoire et pouvant être considérés comme un organisme social, sans tenir compte d'un ordre de grandeur pour la surface de ce territoire comme le font les auteurs américains.

(5b) Terme employé par P. VERDIER et P. QUEZEL (1951) à propos de populations de carabiques de la région littorale languedocienne. Ces groupements répondent aux critères proposés par FLAHAULT pour l'Association végétale : « Rapprochement de formes spécifiques et morphologiques adaptées au milieu avec le profit exclusif de chacune d'entre elles pour objet ». Il y a donc cohabitation dans des conditions stationnelles uniformes.

(5c) Au sens de J. THEODORIDES (1950) : « une interdépendance générale nuancée, résultant d'un certain équilibre entre les faits de coopération et de compétition qui s'exercent au sein du groupement ».

LÉGENDE

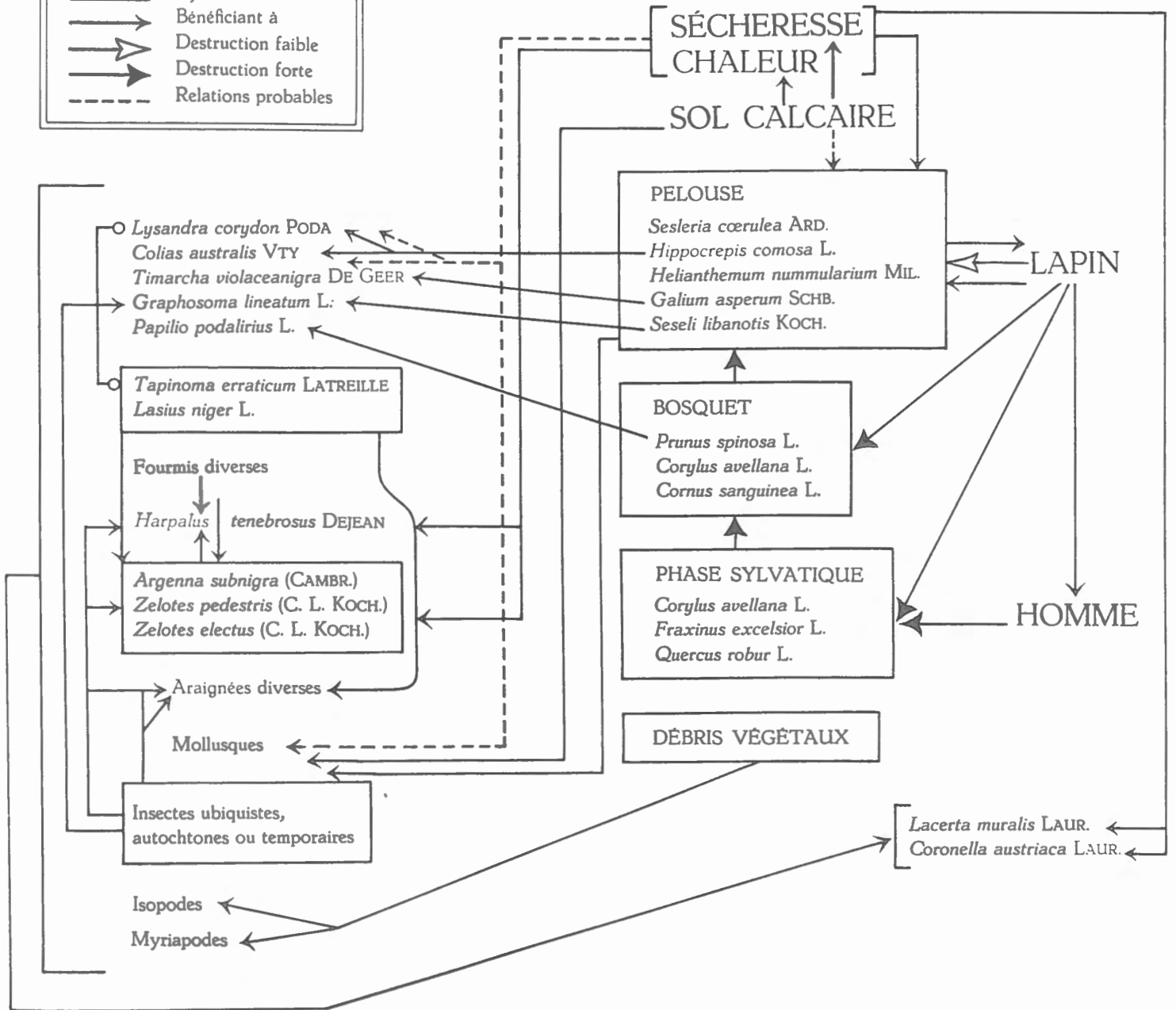
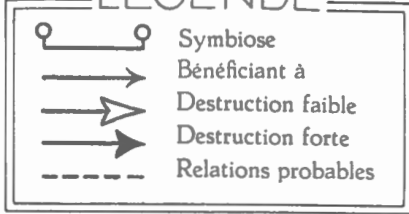


FIG. 17. — Schéma des relations flore-faune au Thiers Pirard.

d'un faciès biologique totalement différent du milieu environnant. En effet, la physiographie particulière de l'endroit a permis la localisation et le maintien d'une végétation particulière qui y trouve refuge contre une flore mieux adaptée au climat actuel. Lorsque la forêt climacique a subi l'action intensive de l'homme, les escarpements rocheux furent en partie épargnés et leur faciès se différencia de plus en plus du paysage voisin. Parfois l'homme provoqua, comme au Thiers Pirard, la constitution de larges pelouses comprenant des éléments préexistants, réfugiés sur les rochers. Ces pelouses ont permis un grand développement de plantes et d'espèces animales liées soit aux plantes, soit aux conditions stationnelles.

Dans ces conditions, un site semblable conserve une flore et des éléments faunistiques qui y persistent à l'abri des vicissitudes du climat et de l'homme, mais qui, par la suite, prennent parfois de l'extension grâce à des facteurs humains (déboisement).

Tout le groupement suit une dynamique interne; qui peut se résumer comme suit (fig. 17) :

1. Localisation des espèces végétales et animales sur les terrasses et dans les crevasses du rocher, lors de l'extension de la forêt-climax;
2. Action humaine et création d'espaces libres;
3. Extension des espèces animales et végétales dans ces espaces libres (pelouses);
4. Évolution vers le bosquet, puis la forêt; deux cas possibles :
 - a) le site retourne à son stade initial,
 - b) le développement de la strate arbustive est freiné par le lapin (cas du Thiers Pirard) ou parfois par l'homme.

Les espèces animales spéciales à ces coteaux xéothermiques sont-elles contemporaines ou postérieures à l'installation de la flore ? Ont-elles subsisté comme parasites d'une plante localisée ou comme espèces relictées localisées au micro-climat ? Seules de nombreuses données faunistiques sur les sites analogues de Belgique et des pays environnants apporteront des éclaircissements à cette question.

Quelle que soit l'origine de la faune, elle y subit nettement l'influence de la sécheresse et de la chaleur. En effet, certaines espèces y sont attirées soit directement par les facteurs xéothermiques (Coléoptères, Reptiles) soit indirectement par l'intermédiaire d'une plante nourricière (*Lysandra*, *Colias*). Par contre, de nombreuses espèces évitent les conditions microclimatiques de cette colline calcaire. Il en résulte une faune spéciale, riche en individus mais pauvre en espèces. De plus, au sein du biotope, le microclimat préside au cantonnement des animaux sous les plantes ou sous les débris rocheux et les pierres.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEE, W., 1931, *Animal aggregations*. (University Chicago Press, Chicago.)
- ALLORGE, P., 1921-1922, *Les Associations végétales du Vexin français*. (Rev. gén. Botanique, France.)
- ARENES, J., 1927, *Étude phytosociologique sur la chaîne de la Sainte-Baume et la Provence*. (Bull. Soc. botanique de France, 74, 75, III.)
- AUBERT, S., 1900, *La flore de la vallée de Joux*. (Bull. Soc. vaudoise de Sc. nat., 36.)
- BECKER, J., 1952, *Étude palynologique des tourbes flandriennes des Alpes françaises*. (Mém. Serv. Carte Géologique Alsace-Lorraine, n° 11, Strasbourg.)
- BECKER, Y., GUYOT, L., MASSENOT, M., MONTEGUT, J., 1950, *Sur la présence d'excrétats radiculaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à Brachypodium pinnatum du Nord de la France*. (C. R. Ac. Sc., Paris, juillet.)
- BERGER, L. et FONTAINE, M., 1947-1948, *Une espèce méconnue du genre Colias F. (Lambillionea, 11, 1947 et 11-12, 1948.)*
- BONNIER, G., 1920, *Sur les changements obtenus expérimentalement dans les formes végétales*. (C. R. Ac. Sc., CLXX, pp. 1356-1359.)
- BRAUN-BLANQUET, J., 1923, *L'Origine et le développement des flores dans le Massif Central de France*. (282 p., Paris.)
- 1933, *Analyse pollinique et « période xéothermique » dans les Cévennes méridionales*. (Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 65, pp. 327-341.)
- 1951, *Pflanzensoziologie*. (631 p., Vienne.)
- CARPENTER, J., 1938, *An Ecological glossary*. (Londres.)
- CHOUARD, P., 1927, *Monographies phytosociologiques*. II: La végétation des environs de Tonnerre (Yonne) et des pays Jurassiques au Sud-Est du Bassin de Paris. (Bull. Soc. botanique de France, 74, III, pp. 44-64.)
- CLEMENTS, F., 1916, *Plant succession*. (Carnegie Inst., Washington, Publ. 242, pp. 165-12.)
- 1936, *Nature and structure of the Climax*. (J. Ecology, 24, pp. 252-284.)
- CLEMENTS, F. et SHELFORD, V., 1939, *Bio-ecology*. (New York et Londres.)
- COSYNS, G., 1907, *Essai d'interprétation chimique de l'altération des schistes et calcaires*. (Bull. Soc. belge Géologie, XXI, pp. 325-346.)
- DARIMONT, F. et MARÉCHAL, A., 1946, *Compte rendu de l'herborisation annuelle de la société, les 15 et 16 juin 1946 dans les environs de Liège*. (Bull. Soc. roy. Bot. Belgique.)
- DE MARTONNE, E., 1932, *Traité de Géographie physique*. (Tome III, Biogéographie, Paris.)
- DEMOLON, A., 1938, *La Dynamique du sol*. (Paris.)

- DOMIN, K., 1923, *Is the evolution of the Earth's vegetation tending towards a small number of climatic formation?* (Acta Botanica Bohemica, II.)
- DU RIETZ, G., 1926, *Fundamental units of vegetation.* (Proc. Intern. Congress Plant Sc., 1.)
- DUVIGNEAUD, P., 1946, *Variabilité dans les Associations végétales.* (Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, XXVIII, 1-2, pp. 107-134.)
- FLAHAULT, C., 1901, *Flore descriptive et illustrée de la France par H. COSTE.* — *Introduction de* (Paris).
- FLAHAULT, C. et SCHRÖTER, C., 1910, *Phytogeographical nomenclature, reports and propositions.* (III Intern. Botanical Congress, Brussels, Zurich.)
- FORD, E., 1946, *Butterflies.* (New Naturalist, London.)
- FURRER, E., 1914, *Vegetation studien in Bormiesischen.* (Vierteljahrschr. Nat. Ges., Zurich, 59.)
- GAMS, H. et NORDHAGEN, R., 1921, *Einige homologe Pflanzengesellschaften in der subalpinen und alpinen Stufe der Alpen und Skandinaviens.* (Schweiz. Naturf. Gesell. Verhandl., 102, pp. 142-143.)
- GLEASON, A., 1936, *Is the synusia an association?* (Ecology, XVII, 3, pp. 444-451.)
- GUYOT, L., 1951, *Sur un aspect du déterminisme biologique de l'évolution floristique de quelques groupements végétaux.* (C. R. Soc. biographie, pp. 3-16.)
- JACQUEMART, S., 1952, *Des réserves naturelles en général et de deux sites protégés à Comblain-au-Pont.* (Parcs nationaux, Gembloux, VII, 3, pp. 81-85.)
- JOUANNE, P., 1925, *Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne.* (Bull. Soc. botanique de France, 72, pp. 314-336.)
- KELLER, P., 1931, *Die post glaziale Waldgeschichte des südlichen Tessin.* (Vierteljahrschr. Naturf. Gesell., Zürich, 75, pp. 1-34.)
- LAURENT, J., 1921, *La végétation de la Champagne crayeuse. Étude de géographie botanique.* (Études sur la flore et la végétation de la Champagne crayeuse, I, 355 pp.)
- LEBRUN, J., NOIRFALISE, A., HEINEMANN, P., VANDEN BERGHEN, C., 1949, *Les associations végétales de Belgique.* (Centre Rech. écol. et phytos. Gembloux, Comm. 8.)
- LENOBLE, F., et BROYER, C., 1945, *Sur la distribution du Buxus sempervirens LINNÉ en France.* (Bull. Soc. botanique de France, 92, pp. 118-130.)
- LITYNSKI, M., 1937, *La structure et la dynamique des associations de la faune aquatique.* (Verhandl. int. Ver. theor. app. Limnologie, VIII, 3, pp. 139-151.)
- LOUIS, J. et LEBRUN, J., 1942, *Premier aperçu sur les groupements végétaux de Belgique.* (Centre Rech. écol. phytos., Gembloux, Comm. 1.)
- MANTON, I., 1934, *The problem of Biscutella lævigata LINNÉ.* (Zeit. für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, LXVII, pp. 41-57.)
- MASSART, J., 1910, *Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique.* (Bruxelles.)
- MELTZER, J. en WESTHOFF, V., 1944, *Inleiding tot de Plantensociologie.* (Graveland.)
- MULLENDERS, W. et NOIRFALISE, A., 1948, *Les groupements végétaux du Colebi.* (Centre Recher. écol. et phytos., Gembloux, Comm. 7.)

- NEGRE, R., 1950, *Associations végétales du Massif de Sainte-Victoire*. (Encyclopédie biogéographique et écologique, Paris.)
- NIHOUL, M., 1935, *Contribution à l'étude phytosociologique des terrains calcaires de Belgique*. (Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, XVII, 2, pp. 196-223.)
- PHILIPPS, J., 1930, *The biotic community*. (J. Ecology, 19, pp. 1-24.)
- PICARD, F., 1932, *Quelques exemples d'associations animales et remarques sur les fausses biocénoses*. (C. R. Soc. Biogéographie, 70.)
- PIGOTT, C. and WALTERS, S., 1954, *On the interpretation of the discontinuous distributions shown by certain british species of open habitats*. (J. Ecology, 43, 1, pp. 95-115.)
- PRAEGER, R., 1901, *Irish topographical botany*. (Dublin.)
- PRENANT, M., 1934, *Adaptation, Écologie et Biocoenotique*. (Actualités sci. et ind., 103, Paris.)
- QUANTIN, M., 1932, *Note sur l'association à Centranthus angustifolius et Erysimum dubium dans le Jura méridional*. (Bull. Soc. Linnéenne Lyon, 6, pp. 86-91.)
- RUOFF, S., 1922, *Das Dachauer Moor*. (Ber. Bayer. bot. Ges., München, 17.)
- SCHLUSTER, F., 1923, *The Dealpines, their nature and importance*. (Vest. L. Sj. Csl. bot., v. Praze-Prague.)
- TANSLEY, A., 1949, *The British Island and their vegetation*. (Cambridge University Press.)
- THEODORIDES, J., 1950, *Quelques concepts récents en écologie animale et en biocénotique*. (Rev. Gén. Sc., LVII, 1-2, pp. 27-28.)
- UVAROV, B., 1931, *Insects and climate*. (Transac. Entom. Soc. London, 70, pp. 1-247.)
- VERDIER, P. et QUEZEL, P., 1951, *Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale*. (Actualités sci. et ind., Paris, I, fasc. 1, pp. 69-95.)
- WARMING, 1909, *Ecology of Plants. An introduction to the study of plant communities*. (University Press, Oxford.)
- WEAVER, J., 1919, *The ecological relations of roots*. (Carnegie Inst. Wash. Publ., pp. 191, 151.)
- WEAVER, J. and CLEMENTS, F., 1929, *Plant ecology*. (New York.)
- ZLATNIK, A., 1928, *Études écologiques et sociologiques sur le Sesleria cœrulea et le Seslerion calcariae en Tchécoslovaquie*. (Trav. Soc. roy. Sc. Bohême, Cl. Sc. nouv. sér., VIII, 1.)
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	3
I. — Situation topographique	5
II. — Le microclimat	5
A. — Température :	
1. Échauffement du sol	5
2. Variation journalière du gradient thermique des différents biotopes	11
3. Discussion	12
B. — Humidité	13
C. — Remarques	15
III. — Le sol	16
A. — Profil et origine	16
B. — Densité et composition granulométrique	17
C. — Eau et sol :	
1. Comportement hydrostatique	18
2. Variations saisonnières du % d'eau	20
3. Variations de la teneur en eau, avec la profondeur	25
D. — Facteurs chimiques	26
E. — Remarques	26
IV. — La végétation	28
A. — Aspects de la végétation	28
B. — Stratification aérienne	32
C. — Stratification souterraine	33
D. — Spectre biologique et phénologie des strates	37
E. — Dynamique des groupements végétaux	41
F. — Position phytosociologique	48
G. — Dynamique interne	54
H. — Origine des groupements végétaux	57
V. — La faune	62
A. — Ubiquistes, influents pour la flore	62
B. — Ubiquistes, indifférents pour la flore	63
C. — Propres à la pelouse xérothermique, influents pour la flore ...	63
D. — Propres à la pelouse xérothermique, indifférents pour la flore ...	65
E. — Liste des espèces animales observées	66
VI. — Conclusions	68
