

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	90 (2006)
Heft:	1
Artikel:	Flore du littoral sableux : description et conservation de la plage roussillonnaise en tant que théâtre écologique de l'évolution
Autor:	Parisod, Christian / Baudière, André
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-282001

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Flore du littoral sableux: description et conservation de la plage roussillonnaise en tant que théâtre écologique de l'évolution

par

Christian PARISOD¹ et André BAUDIÈRE²

Résumé.—PARISOD Ch. et BAUDIÈRE A., 2006. Flore du littoral sableux: description et conservation de la plage roussillonnaise en tant que théâtre écologique de l'évolution. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 90.1: 47-68. La formation d'un système dunaire implique l'action réciproque du vent, du sable et des végétaux. De cette interaction intime entre les facteurs physiques et les organismes vivants résulte une zonation typique où chaque peuplement est affecté par des forces différentes.

Cette étude décrit la composition spécifique et l'écologie du littoral sableux méditerranéen par une approche phytosociologique. Les attributs adaptés, expliquant la répartition caractéristique des espèces rencontrées dans la région de Perpignan, sont passés en revue pour illustrer les liens qui unissent l'écologie, la biogéographie et l'évolution végétale. Il apparaît que, pour prétendre coloniser un habitat aussi sélectif que la dune pionnière, les espèces doivent s'armer de stratégies spécialisées qui se mettent en place au détriment de leur compétitivité. Il s'ensuit que l'arrière dune s'enrichit d'espèces héliophiles plus généralistes.

Le littoral sableux présente une riche biodiversité, tant au niveau de sa richesse floristique que dans l'originalité de ses représentants et, passant par un partage des connaissances, mérite une plus grande attention en terme de conservation.

Mots clés: Système dunaire littoral, végétation, biogéographie, phytosociologie, gradient écologique, zonation, biodiversité.

¹Département d'Écologie et d'Évolution, Biophore, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne.

E-mail: Christian.Parisod

²Prof. Hon., Laboratoire de botanique et de biogéographie, 39 Allées Jules Guesde, Université Paul Sabatier-Toulouse III, F-31000 Toulouse. France.

Tél: +33 (0)5 61 53 03 26

Fax: +33 (0)5 61 53 03 82

Abstract.— PARISOD Ch. and BAUDIÈRE A., 2006. Flora of the sandy shoreline of Roussillon. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 90.1: 47-68.

The sand dune formation is due to the reciprocal action of wind, sand and plant species. Resulting from these interactions, vegetation typically shows a clear zonation where the species belts are influenced by different forces.

This study describes the species composition of the sandy littoral by a phytosociological approach. Adapted traits explaining the characteristic distribution of species observed in the region of Perpignan are reviewed to illustrate the links between ecology, biogeography and evolution of plant species. It appears that species colonising the front dunes show highly specialised strategies that implicate a lower competitive ability. The rear dunes are thus occupied by generalist heliophilous species.

Sandy littoral presents a great biodiversity in terms of species richness as well as regarding the originality of its inhabitants. Thus, this habitat should be better considered and conserved, at least by sharing knowledge about its species.

keywords: Dunal coastlands, vegetation, biogeography, phytosociology, ecological gradient, zonation, biodiversity

INTRODUCTION

Durant de nombreuses années, les étudiants en biologie de l'Université de Lausanne cherchant à se spécialiser en botanique se sont vus proposé un stage de biogéographie et d'écologie méditerranéenne et, de toutes les formations végétales abordées sur le terrain, celle du littoral sableux laisse souvent la plus forte impression ; probablement en raison de son caractère si familier et pourtant surprenant. En effet, pour ceux qui, l'été venu, jugulent le stress citadin sur les littoraux du sud de l'Europe, la plage est le plus souvent le cadre de réjouissances épidermiques qui n'incitent guère à l'herborisation. De nombreuses personnes s'étonnent même que l'on puisse pratiquer la botanique en un tel lieu tant il leur semble que la plage n'a que sable et eau salée à offrir à ses visiteurs. Pourtant, cet habitat présente une riche biodiversité et fournit aussi un cadre heuristique de réflexion sur l'écologie, la biogéographie et l'évolution végétale. Bien étudié (p. ex. CHAPMAN 1986), cet habitat est relativement simple et présente des caractéristiques particulièrement didactiques pour comprendre les relations réciproques qui peuvent unir milieux biotiques et abiotiques.

Le but de cette étude est d'illustrer la composition spécifique et l'écologie du littoral sableux méditerranéen par une approche phytosociologique. En outre, les caractères adaptés expliquant la répartition des espèces rencontrées dans la région de Perpignan sont passés en revue.

Formation d'un système dunaire

En Europe, l'accumulation de sable qui préside la formation des systèmes dunaires est surtout confinée au littoral maritime. Il existe quelques dunes intérieures au nord de l'Allemagne, de l'Autriche et de la Pologne, ainsi

que quelques restes au bord du lac Léman (Excenevex). Ces systèmes sont majoritairement d'origine récente (post-glaciaire) en relation avec les fluctuations du niveau des eaux. Dans les régions actuellement arides et semi-arides, ils peuvent apparaître à l'intérieur des terres. Ce type de système peut être considéré comme azonal dans la mesure où les conditions climatiques ne déterminent pas sa localisation.

La formation d'un système dunaire est due à l'action réciproque de trois composantes (figure 1, KÜHNHOLTZ-LORDAT 1923, CORRE 1971).

La formation de dunes est d'abord conditionnée par l'accumulation de sable, matière première du système. Ce matériau provient des roches arrachées aux montagnes et transportées par les fleuves et les courants marins (alluvions). La nature chimique du sable (calcaire ou siliceux) est tributaire des roches traversées par les fleuves qui alimentent le système. La nature physique est quant à elle tributaire du régime fluviatile et de la longueur du trajet effectué par les alluvions. Dans le cas d'un long trajet, les sables sont homométriques (petits grains de taille identique) car les roches ont été longuement érodées. Dans le cas d'un système montagneux proche, les sables accumulés sont hétérométriques (présentent une grande diversité de taille, du dixième de millimètre à plus d'un centimètre).

Le second ingrédient nécessaire à la formation de dune est le vent (BAUDIÈRE et SIMMONEAU 1971). Sur les côtes, les vents de terre sont souvent violents mais, soufflant de l'intérieur vers la mer, traversent des régions fixées par la végétation. Ils sont peu riches en sable et ont une influence mineure sur

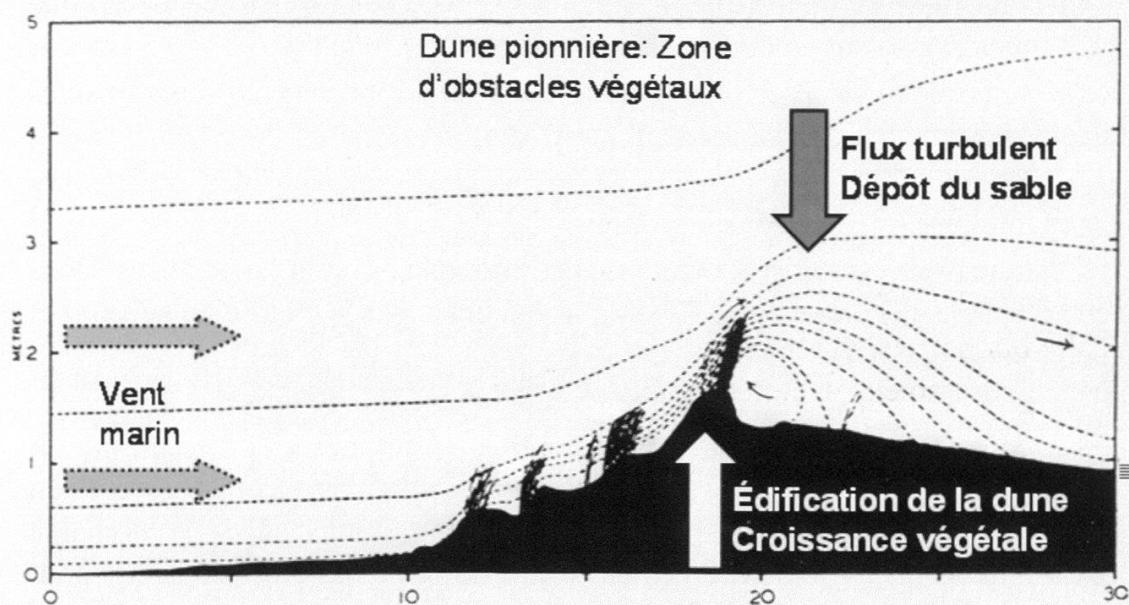


Figure 1.—Trinôme dynamique: relations schématiques entre les composantes formant le modèle dunaire. Le vent transporte le sable et butte contre le végétal; le sable se dépose et le végétal réagit à l'ensevelissement par croissance. Avec le temps, il y a formation de la dune.

le système dunaire. À l'inverse, les vents marins qui soufflent de la mer vers la terre sont de moindre intensité mais plus constants. Ils traversent la portion nue de la plage, la zone intertidale et celle où vagues et tempêtes inhibent toute végétation, et y arrachent la portion fine du sable qui pourra s'accumuler pour former les dunes.

Pour que ce sable, transporté par le vent, se dépose et s'accumule, il est nécessaire que le vent rencontre un obstacle qui modifera son flux, le rendant plus tourbillonnaire. Les végétaux jouent ce rôle (CORRE 1983). Le premier obstacle rencontré par le vent est la laisse de mer (principalement des débris végétaux arrachés par la mer et déposés par les plus grandes vagues) qui joue le rôle d'initiateur de la formation des dunes. La colonisation de cette dune embryonnaire par des végétaux vivants assiste la formation des dunes et permet au système de s'édifier. En plus de représenter un obstacle majeur au vent, les plantes vont fixer le sable par leur système racinaire. À mesure que la couverture végétale devient importante, la dune cesse sa croissance et se stabilise (ex. *Ammophila arenaria* en transition entre dunes mobiles et sable stabilisé).

Écologie du système dunaire

Le système dunaire est un écosystème dont la dynamique est le fait de l'action réciproque de facteurs physiques et d'organismes vivants végétaux. Il en résulte une zonation, décrite en détails plus loin, où chaque ceinture d'organismes (ici, associations végétales) est affectée par des forces différentes:

La plage nue ne comporte pas d'organismes végétaux car la force mécanique des vagues et du vent empêche leur fixation.

La dune pionnière (parfois nommée dune jaune) présente des organismes adaptés pour éviter l'enfouissement par le sable).

La dune stabilisée (nommée aussi dune grise) présente des organismes variés tolérant les conditions maritimes.

La dune finale, stabilisée, comporte des organismes moins spécialisés. Dans cette ceinture, la composition floristique est dictée par la chimie du substrat et la compétition.

Le système peut se fondre en une forêt de chênes ou de pins.

Les dunes peuvent être considérées comme un milieu sec (LEE et IGNACIUK 1985) et les plantes devront y entretenir des relations étroites avec l'eau atmosphérique. En effet, les dunes peuvent représenter, dans le domaine extratropical, un milieu extrêmement aride et particulièrement sélectif pour les espèces à enracinement superficiel. Cependant, les dunes ne sont pas aussi arides qu'il peut paraître car elles sont surtout constituées de la portion fine du sable. Les interstices entre les grains de sables sont de petite taille, permettant la rétention de l'eau par capillarité, et pour les végétaux à appareil souterrain

profond, les eaux d'infiltration demeurent constamment disponibles. De plus, en période de grande évaporation, la texture des sables, responsable de la porosité élevée, entraîne la rupture des films capillaires ascendants, de sorte que l'eau disponible se trouve littéralement piégée en profondeur. Ainsi, les plantes qui prétendent vivre dans ces conditions doivent puiser dans cette importante quantité d'eau «potable» en allouant des ressources importantes à la production de racines denses et profondes. De nombreuses espèces présentent des caractères adaptés à l'économie d'eau; c'est qu'au plus fort de la sécheresse estivale, la dune peut devenir véritablement aride. Avec la stabilisation de la dune (corrélativement avec son âge), il y a formation et accumulation d'un certain humus qui retient l'eau et la met à disposition des végétaux. Le sel n'est paradoxalement pas un facteur limitant pour les plantes du littoral sableux. Partout où cela a été mesuré la concentration en NaCl du sable littoral est faible. Il apparaît que cet élément minéral, souvent toxique pour les plantes, est rapidement lessivé et éliminé dans les couches les plus profondes de la dune. Hormis celles qui s'aventurent en avant de la dune pionnière (ex. *Agropyrum junceum*, Poaceae), peu de plantes des dunes littorales présentent un véritable caractère halophile (BOYCE 1955).

La température est un facteur important car, en été, le sable peut superficiellement s'échauffer jusqu'à 60°C. Cependant, en mauvais conducteur thermique, le sable profond (dès 5 cm) présente des températures beaucoup moins hostiles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude, facteurs physiques

La plage de Canet se situe dans la région de Perpignan, entre Canet en Rousillon et Saint Cyprien, au pied du massif pyrénéen des Albères (figure 2). Les trois principaux fleuves qui alimentent le site en alluvions sont la Têt, le Tech et l'Agly. Ils prennent naissance dans les Pyrénées. Ils transportent des roches majoritairement siliceuses, en régime torrentiel sur de faibles distances, rendant le sable de Canet siliceux et hétérométrique. L'Agly traversent cependant quelques zones calcaires et il n'est pas exclu que les alluvions du Rhône (homométriques et riches en calcaire) aient localement, au gré des courants marins, une influence sur la composition du sable.

La Tramontane est le vent de terre principal de la région et souffle entre 180 et 200 jours par an, en moyenne à 50 km/h avec des pointes à 120 km/h. Le vent marin provient du sud-ouest et déplace le sable fin vers l'intérieur. Il souffle entre 60 et 80 jours par an et n'est pas violent, même s'il peut dépasser les 60 km/h et parfois amener des tempêtes.

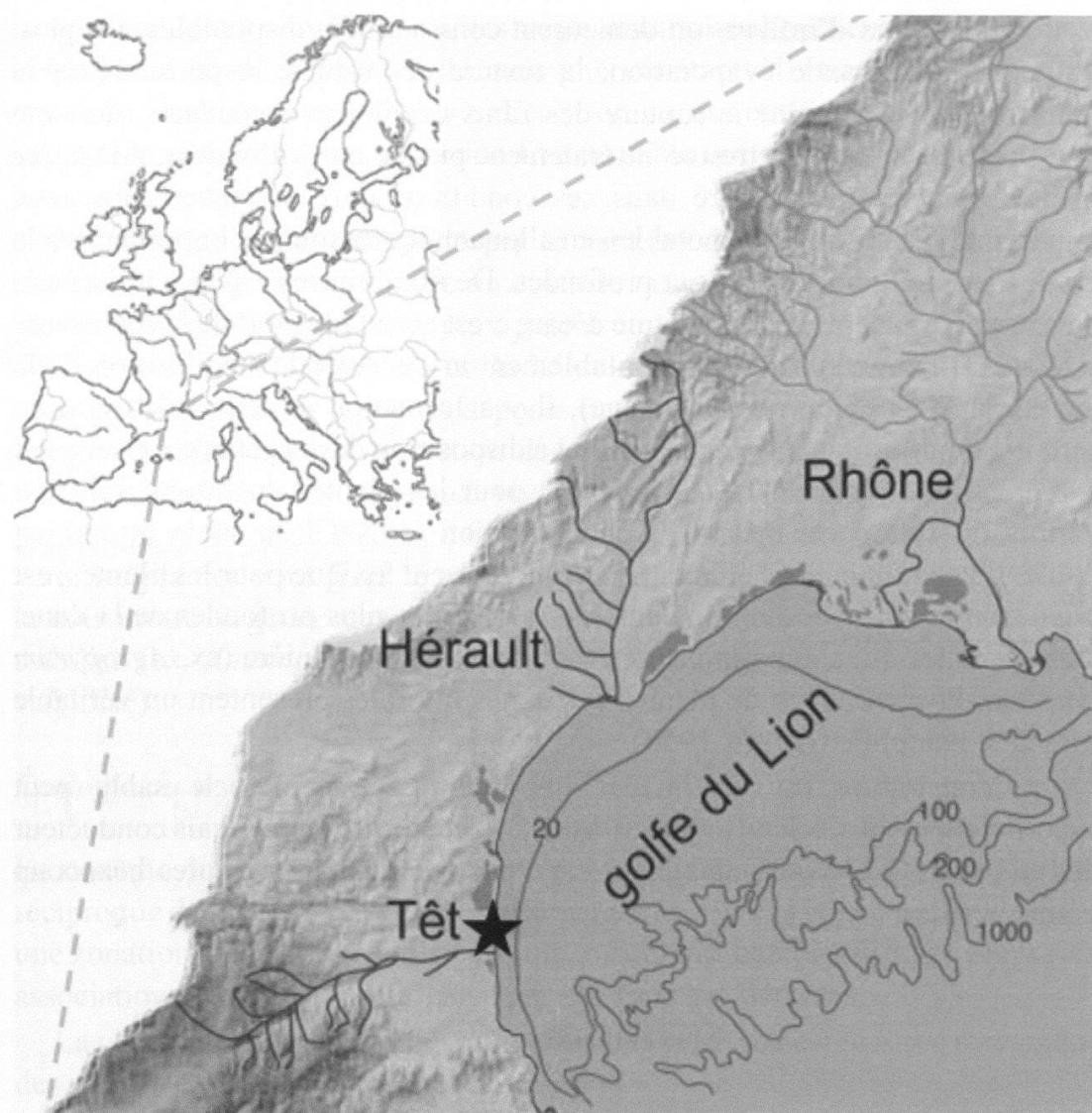


Figure 2.—Carte de l'Europe et du Golfe du Lion, situant la plage de Canet (figurée par une étoile) le long du littoral roussillonnais.

Étude de la végétation et stratégie d'échantillonnage

La zonation des littoraux sableux étant relativement bien connue et non moins constante (p. ex. DOING 1984), il est possible d'effectuer un échantillonnage dirigé, équilibré dans chaque zone d'intérêt. La zonation retenue (figure 3) comporte, de la mer vers l'intérieur des terres:

0 - la plage; 1 - l'avant dune; 2 - la dune pionnière; 3 - le sommet et l'arrière de la dune pionnière; 4 - (et 5) l'arrière dune stabilisée.

Dans chacune de ces zones, un relevé des espèces présentes a été effectué dans une surface de 2x2 m. Le recouvrement végétal a été estimé comme le pourcentage du relevé occupé par la végétation. La présence de calcaire dans le sable a été recherchée par la méthode du HCl 10% et le pH a été estimé

à l'aide de la solution du pH-mètre Hellige. Toutes les espèces présentes au moment des relevés ont été identifiées et leur abondance notée selon le système de Braun-Blanquet. En suivant cette zonation, 6 transects ont été réalisés du 19 au 21 mai 2005. Trois sites, situés à plus de 500 m les uns des autres, ont été choisis le long de la plage et deux transects indépendants (à moins de 50 m) ont été réalisés en parallèle. Deux relevés ont encore été réalisés le 22 mai 2005 dans les zones 3 et 4, pour un total de 32 relevés de végétation.

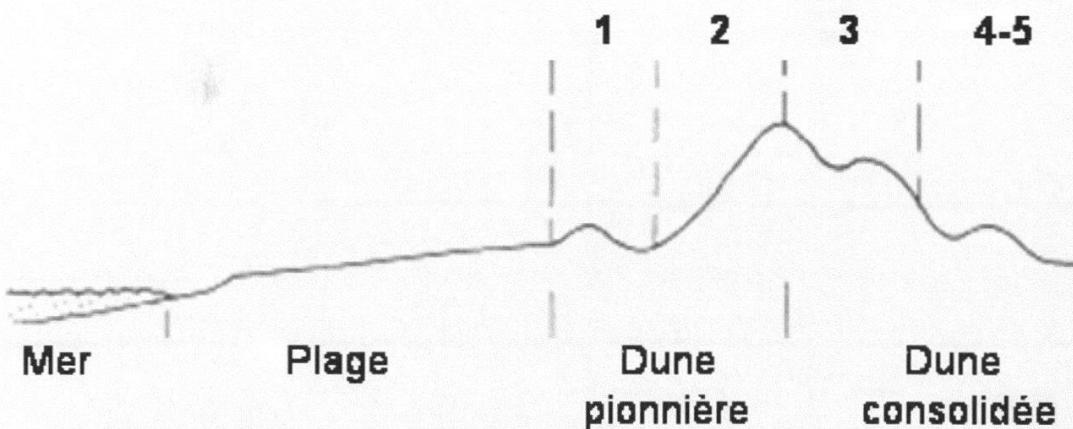


Figure 3.—Zonation attendue des formations végétales sur la plage de Canet (d'après LE CORRE 1985). 1: l'avant dune; 2: la dune pionnière; 3: le sommet et l'arrière de la dune pionnière; 4-5: la dune stabilisée.

Principe de l'analyse de végétation

La diversité spécifique peut être approchée par un indice de diversité rendant compte à la fois de la richesse spécifique et de l'abondance des différentes espèces. L'indice de Shannon a ici été privilégié. Les caractéristiques écologiques de la végétation du littoral sableux (recouvrement, diversité spécifique, pH) ont été analysés à l'aide de régressions linéaires, traitant les 5 zones comme un paramètre semi-quantitatif de distance à la mer.

$$\text{Indice de Shannon:} \quad H = -\sum p_i * \ln(p_i)$$

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été effectuée à l'aide du logiciel ADE-4 (THIOULOUSE *et al.* 1998). Cette ordination consiste en fait en une double Analyse en Composantes Principales (ACP) cherchant à maximiser simultanément la variance entre les relevés et entre les espèces pour établir entre eux une correspondance. Elle permet donc de disposer les relevés selon le motif principal qui les caractérise, puis d'expliquer ce motif à l'aide de leur composition spécifique.

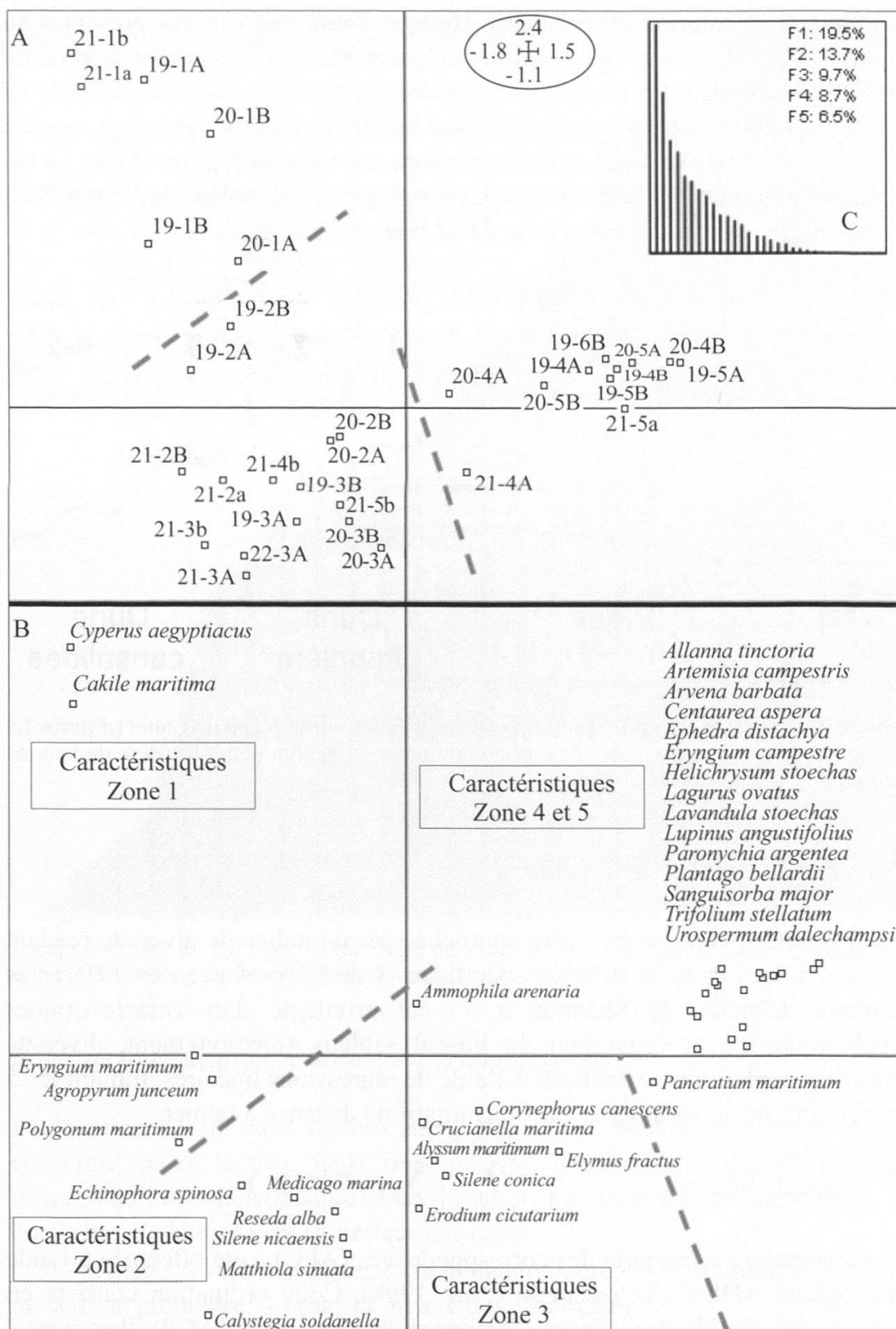


Figure 4.—Représentation graphique des deux premiers axes de l'AFC (représentant 33% de la variance totale). En A: position des relevés de végétation nommés par la date et (après le trait tillé) un code désignant la zone théorique du relevé. En B: position correspondante des espèces. Les traitillés gras séparent les zones 1, 2-3 et 4-5, respectivement (voir figure 3).

RÉSULTATS

Analyse de la végétation

Le tableau 1 présente la composition et l'abondance des espèces pour chaque relevé, ainsi que les différents estimateurs de la végétation présentés ci-dessous. Le recouvrement de la végétation est significativement différent dans les différentes zones du littoral et la régression linéaire montre que le recouvrement devient plus important à mesure que le relevé est éloigné de la mer ($R^2 = 0.75$, $p < 0.001$). De même, l'indice de diversité spécifique montre que cette dernière augmente à mesure que le relevé est éloigné de la mer ($R^2=0.55$, $p < 0.001$).

Aucune effervescence au HCl 10% n'a été observée, indiquant un substrat pauvre en calcaire. Le pH, tel que mesuré dans cette étude, n'est pas significativement différent entre les différentes zones (ANOVA, $p = 0.87$). Les valeurs locales de pH vont de 5 à 8 (tableau 1), mais la valeur moyenne mesurée est plutôt acide ($pH=6,65$) et caractéristique des substrats siliceux. Avec la stabilité et l'âge de la dune, une acidité croissante de la mer à la terre était attendue en raison du lessivage important subit par le substrat stable.

L'ordination (AFC) permet de soutenir l'existence à Canet Plage de la zonation typique de la végétation des littoraux sableux. En effet, la figure 4 montre que, dans l'espace réduit à 2 dimensions présentant 33% de la variance totale, les relevés se regroupent selon la zonation retenue pour l'échantillonnage. Une répartition ordonnée des relevés de la zone 1 à la zone 5 est observable sur le premier axe de l'espace réduit (de gauche à droite). Elle prend la forme d'un gradient typique, comme le souligne la répartition parabolique des relevés.

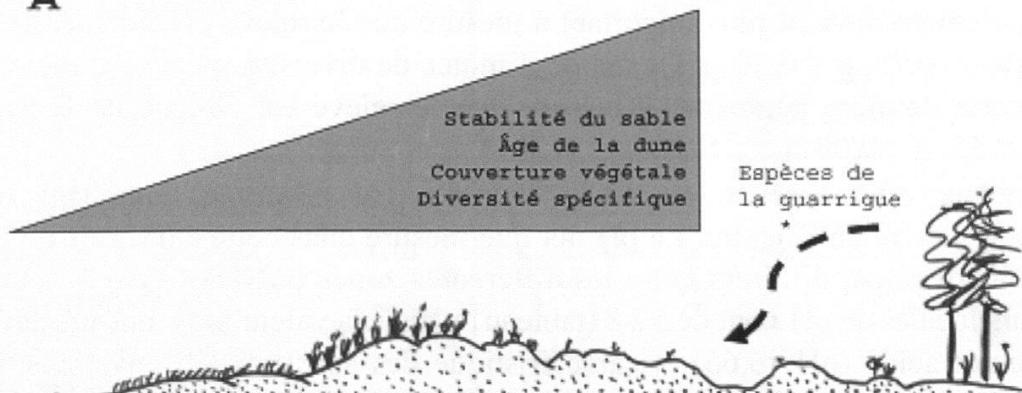
Les relevés de la zone 1 forment un groupe cohérent (en haut à gauche), caractérisé par la dominance de *Cyperus aegyptiacus* et *Cakile maritima*. De même, les relevés de la zone 2 et 3 forment un autre groupe, principalement caractérisé par *Echinophora spinosa* et *Eryngium maritimum*. Les relevés de la zone 4 et 5 sont tous regroupés à droite et sont caractérisés par différentes espèces, dont *Ephedra distachya* et *Eryngium campestre*.

DISCUSSION

Le comportement de la diversité spécifique et du couvert végétal souligne l'importance de la stabilité du substrat pour la végétation et montrent déjà que le littoral est hautement structuré en fonction de la distance à la mer. L'avant dune et la dune pionnière sont influencés par une forte dynamique du sable et présentent un faible recouvrement végétal, ainsi qu'une flore monotone. Une

plus grande stabilité du sable permet aux espèces de couvrir de plus grandes surfaces et favorise, par ailleurs, la coexistence d'espèces plus nombreuses.

Il apparaît donc que l'AFC a été en mesure de révéler le patron classique de la végétation littorale tel que décrit par KÜNHOLTZ-LORDAT (1923). Au niveau phytosociologique, les dunes maritimes appartenant à l'alliance de l'*Ammophilion*, caractérisée par *Cakile maritima*, *Eryngium maritimum* et

A**B**

zone 1	zone 2 - 3	zone 4 - 5
<i>Agropyretum</i>	<i>Ammophiletum</i>	<i>Crucianellietum</i>
<i>Agropyrum junceum</i>	<i>Ammophila arenaria</i>	<i>Crucianella maritima</i>
<i>Cakile maritima</i>	<i>Eryngium maritimum</i>	<i>Pancratium maritimum</i>
	<i>Echinophora spinosa</i>	<i>Mathiola sinuata</i>
	<i>Cyperus aegyptiacus</i>	<i>Reseda alba</i>
		<i>Lupinus angustifolius</i>
	<i>Calystegia soldanella</i>	<i>Silene nicaensis</i>
		<i>Pancratium maritimum</i>
		* <i>Ephedra distachya</i>
		* <i>Helichrysum stoechas</i>
		* <i>Teucrium polium</i>
		* <i>Artemisia campestris</i>
		* <i>Eryngium campestre</i>

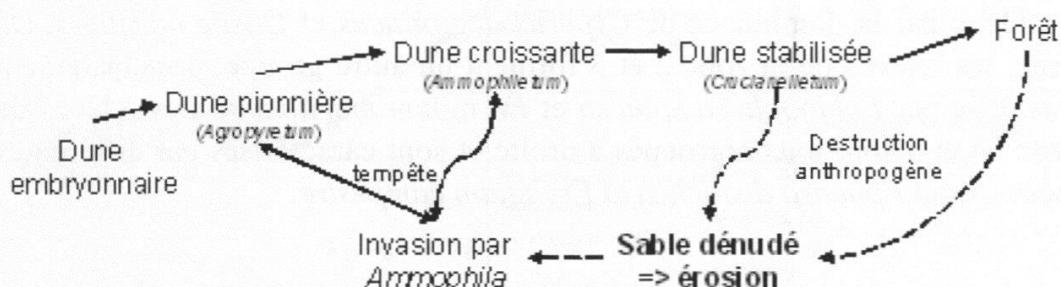
C

Figure 5.—Synthèse schématique de l'écologie du littoral sableux. En A: Physionomie de la plage et résumé de l'action réciproque des principaux facteurs physiques et de la végétation. En B: Associations végétales typiques des différentes zones de la plage de Canet, avec leurs espèces caractéristiques. Ces espèces sont disposées typiquement selon leur ordre d'apparition. En C: Succession des principales associations végétales du littoral sableux. Les perturbations (antropogènes ou naturelles, flèches en trait-tillé) entraînent une régression de la végétation. La dynamique naturelle du système entraîne la mise en place d'un processus cyclique.

Calystegia soldanella. La végétation y forme un complexe d'associations végétales disposées parallèlement au rivage (tableau 1 et figure 5) et richement décrites par MOLINIER et TALLON (1965). L'*Agropyretum mediterraneum* est l'association typique qui forme la première ceinture à la base des dunes (zone 1). Ses espèces caractéristiques, toutes observées dans la zone 1 de Canet, sont: *Agropyrum junceum*, *Polygonum maritimum* et *Cyperus aegyptiacus*. L'*Ammophiletum arundinaceae* est l'association typique de la dune croissante (zone 2 et 3). Elle est caractérisée par: *Ammophila arenaria*, *Medicago marina* et *Echinophora spinosa*. Enfin, le *Crucianelletum* s'établit sur les dunes consolidées (zone 4 et 5) et présente typiquement: *Crucianella maritima*, *Medicago littoralis* et *Pancratium maritimum*.

Les indications de l'analyse de végétation effectuée dans cette étude soutiennent cette vision, mais il convient de ne pas considérer ces associations et leurs espèces caractéristiques trop strictement. En effet, les analyses présentées ici soulignent aussi le caractère continu des modifications de la végétation.

Zonation à Canet Plage, de l'observation phytosociologique à l'explication écologique et évolutive

La plage nue (zone 0) ne présente aucune végétation. Aussi, les relevés de végétation effectués dans cette zone n'ont pas été retenus pour l'analyse. Cette zone est en effet continuellement balayée par des vagues qui ne permettent à aucune plante de se fixer. Le sable est donc nu jusqu'à la zone des vagues de plus grande amplitude. Par ailleurs, comme la Méditerranée présente des marées de faible amplitude, cette portion de la plage n'est jamais couverte d'eau et ne permet pas non plus à une faune particulière de s'installer. Hormis son intérêt touristique récent et le fait qu'elle représente la zone d'arrachement du sable constitutif des dunes, cette portion de la plage méditerranéenne présente un faible intérêt biologique.

La dune pionnière et l'avant dune (principalement zone 1) présentent principalement des espèces vivaces qui doivent faire face à un important ensevelissement par le sable. Dans cette zone, seules les espèces qui présentent une stratégie spécialisée pourront s'implanter (figure 6).

C'est le cas notamment de *Cakile maritima* (Roquette de mer, Brassicaceae) qui se trouve en avant de la dune pionnière grâce à sa biologie particulièrement adaptée au littoral. D'une part, cette espèce présente des feuilles grasses dont les vacuoles cellulaires séquestrent le sel et lui permettent dans une certaine mesure de faire des réserves d'eau quand celle-ci est disponible. D'autre part, elle présente un système de dispersion des graines par hydrochorie susceptible d'expliquer sa distribution (CLAUSING *et al.* 2000). En effet, le fruit est typiquement une silique, mais celle-ci a perdu sa capacité de déhiscence et le

Tableau 1.—Tableau des relevés spécifiques. Les relevés sont agencés selon la zonation attendue (figure 3) et l'abondance des espèces a été estimée à l'aide des indices de Braun-Blanquet (0.1: 1-2 individus; 0.5: <1% du relevé; 1:1 à 5%; 2: 5 à 25%; 3: 25 à 50%; 4: 50 à 75%; 5: 75 à 100%). Les estimateurs de diversité de Shannon et de richesse spécifique figurent sous chaque relevé, ainsi que le pH et le recouvrement de la végétation mesuré sur le terrain.

Tableau 1.—Suite.

Relevé	21 .1b .1a	21 .1b .1a	19 .1a	20 .1b	21 .2a	19 .2b	20 .2a	21 .3a	22 .3b	19 .3a	20 .3b	21 .3a	20 .3b	21 .4a	21 .4b	19 .4b						
<i>Alyssum maritimum</i>																						
<i>Dianthus catalaunicus</i>																						
<i>Paronychia argentea</i>																						
<i>Silene conica</i>																						
<i>Halimne portulacoides</i>																						
<i>Ephedra distachya</i>																						
<i>Trifolium stellatum</i>																						
<i>Lavandula stoechas</i>																						
<i>Plantago bellardii</i>																						
<i>Alkanna tinctoria</i>																						
<i>Ferula communis</i>																						
<i>Eryngium campestre</i>																						
<i>Artemisia campestris</i>																						
<i>Anthemis maritima</i>																						
<i>Malcolmia ramosissima</i>																						
<i>Dianthus catalaunicus</i>																						
<i>Lupinus angustifolius</i>																						
<i>Glaucium flavum</i>																						
<i>Avena barbata</i>																						
<i>Sanguisorba major</i>																						
<i>Scrophularia sp.</i>																						
Diversité (H)	1.6	1.8	1.8	1.5	1.0	1.3	1.4	2.1	2.4	2.4	2.0	2.7	2.3	2.5	2.3	2.7	2.8	2.4	2.2			
Richesse	5	5	4	4	2	3	5	5	6	6	5	8	8	9	7	9	6	9	10	6	8	
pH	7.0	6.5	7.0	7.0	6.5	5.5	6.5	5.5	7.0	8.0	6.5	6.5	7.5	6.5	6.8	6.5	6.5	8.0	8.0			
Recouvrement [%]	30	30	15	5	25	25	35	50	25	40	30	25	65	25	50	50	45	35	45	100	70	97

Tableau 1.—Suite.

	Relevé	19 .4a	20 .4b	20 .4a	21 .5a	19 .5b	19 .6b	19 .5a	20 .5b	20 .5a
<i>Eryngium maritimum</i>										
<i>Cakile maritima</i>										
<i>Cyperus aegyptiacus</i>										
<i>Agropyrum junceum</i>					2					
<i>Ammophila arenaria</i>	2			2		0.5	2		3	0.5
<i>Corynephorus canescens</i>					0.5	0.5	1	1		
<i>Polygonum maritimum</i>										
<i>Crucianella maritima</i>	2									
<i>Echinophora spinosa</i>	0.1		0.1			0.5	0.1			
<i>Medicago marina</i>					1	0.5	0.1			
<i>Reseda alba</i>	0.1	0.1	0.5			1			0.1	0.1
<i>Pancratium maritimum</i>					0.5			0.1		
<i>Reichardia picroides</i>	0.1			0.5	0.1		1			
<i>Centaurea aspera</i>	0.5	0.1	0.1			0.5	1			
<i>Matthiola sinuata</i>					0.1					
<i>Silene nicaeensis</i>	0.1							1		
<i>Calystegia soldanella</i>										
<i>Erodium cicutarium</i>					0.1					
<i>Elymus fractus</i>					0.5			0.5		0.1
<i>Lagurus ovatus</i>		0.5			0.5		0.1	0.5	1	0.1
<i>Helichrysum stoechas</i>	4			0.1			1	0.5	0.1	0.1
<i>Urospermum dalechampsi</i>	0.5			0.1		0.1	0.5	0.5		
<i>Alyssum maritimum</i>						0.5			0.1	
<i>Dianthus catalaunicus</i>	1	0.1								
<i>Paronychia argentea</i>	2			0.5	1	0.5		2	3	3

nombre de graine s'est réduit à deux. Sa portion distale est composée de tissus externes aérenchymateux qui assurent la flottabilité du fruit et de tissus internes particulièrement imperméables à l'eau de mer. Ce fruit est ainsi capable d'être dispersé à longue distance par les courants marins et semble garder, dans ces conditions, les graines viables durant plus de deux mois. La portion proximale du fruit ne présente pas ces caractères spécialisés et semble plutôt impliquée dans la colonisation locale de la plage (BARBOUR 1970).

Cyperus aegyptiacus (Cyperaceae) présente une stratégie de croissance particulièrement adaptée pour résister à l'enfoncement par le sable. Afin de toujours rester à la surface du sable, la plante édifie son appareil végétatif en dessous des parties ensablées (figure 6A). Ainsi, la plante s'élève régulièrement et s'étale sur de grandes surfaces. Cette croissance en escalier est aussi le fait d'autres plantes de la dune pionnière, comme *Agropyrum junceum* (Chiendent

Tableau 1.—Suite.

	Relevé	19 .4a	20 .4b	21 .4a	21 .5a	19 .5b	19 .6b	19 .5a	20 .5b	20 .5a
<i>Silene conica</i>					1					
<i>Halimne portulacoides</i>		0.1								
<i>Ephedra distachya</i>	4	4	1	3		3	2	3	2	1
<i>Trifolium stellatum</i>		0.1								
<i>Lavandula stoechas</i>	0.1									
<i>Plantago bellardii</i>	0.1					0.5	0.5	0.5	0.1	0.1
<i>Alkanna tinctoria</i>										
<i>Ferula communis</i>				0.1						
<i>Eryngium campestre</i>		0.5						0.1		
<i>Artemisia campestris</i>		0.1								
<i>Anthemis maritima</i>									0.1	
<i>Malcolmia ramosissima</i>									0.1	
<i>Dianthus catalaunicus</i>		3			1					
<i>Lupinus angustifolius</i>					0.5	0.5	1		0.1	
<i>Glaucium flavum</i>		0.1								
<i>Avena barbata</i>									0.1	
<i>Sanguisorba major</i>						0.5	0.1			
<i>Scrophularia sp.</i>										0.1
Diversité (H)	2.7	1.7	3.0	3.1	2.7	3.2	3.0	2.3	2.5	
Richesse	10	10	5	14	12	11	11	8	16	
pH	6.0	5.6	8.0	5.0	8.0	7.5	8.0	5.5	5.0	
Recouvrement [%]	100	95	85	100	50	90	95	100	95	80

des sables, Poaceae) ou *Ammophila arenaria* (Oyat, Poaceae). L'Oyat mesure près d'un mètre de hauteur et est souvent plantée par les urbanistes dans le but de fixer les dunes mobiles (HUISKES 1979, WIEDERMANN et PICKART 1996). Elle présente une morphologie foliaire particulière, souvent décrite comme une adaptation contrant la dessiccation. Tandis que la face externe de ses feuilles est constituée d'un sclérenchyme protecteur, la face interne montre des villosités poilues au fond desquelles se situent les stomates. Selon l'état hydrique de la plante, certaines cellules aquifères judicieusement placées à la base des replis entrent en turgescence ou en plasmolyse, ce qui permet à la feuille de s'étaler ou de s'enrouler. En cas de sécheresse et/ou de grands vents, ce mécanisme entraîne l'enroulement de la feuille. La plante expose ainsi la face foliaire sclérifiée à l'action abrasive du sable et maintient les stomates dans un microclimat relativement humide, évitant une transpiration

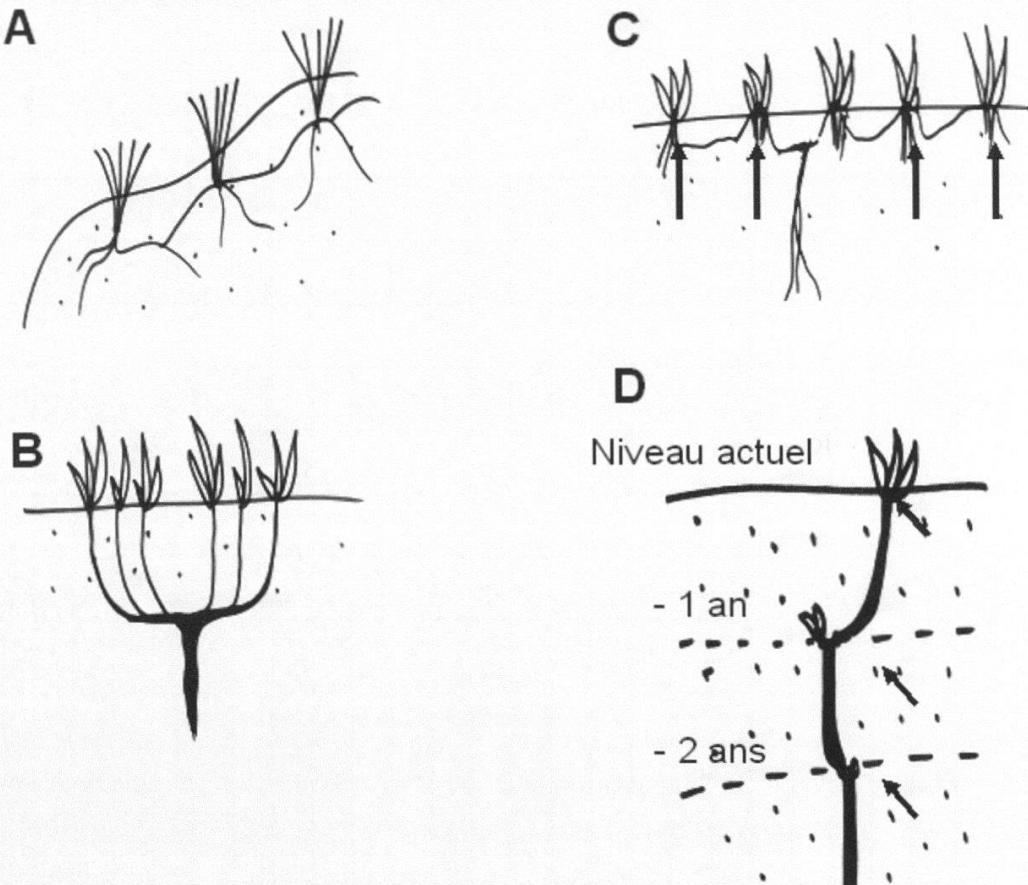


Figure 6.—Stratégies de croissance des plantes du littoral pour supporter l'ensevelissement par le sable. A: Édification ascendante des rameaux (p. ex. *Ammophila arenaria*); B: croissance ligneuse souterraine (p. ex. *Medicago maritima*); C: Croissance par migration (p. ex. *Calystegia soldanella*), les flèches indiquent l'enracinement de rameaux physiologiquement indépendants; D: Croissance en baïonnette (p.ex. *Echinophora spinosa*).

excessive. Cette morphologie sophistiquée, mise en place dans la zone sahélienne où la présente espèce a son origine, ne l'avantage guère sur la plage méditerranéenne, relativement humide. Ces observations illustrent le principe des contraintes phylogénétiques qu'il convient de garder à l'esprit lorsque la notion d'adaptation est abordée. Comme le montre son succès sur les plages, *Ammophila arenaria* est certes en harmonie avec son environnement abiotique (adaptée pour ainsi dire) mais sa morphologie foliaire, fixée et sans grande utilité ici, n'a rien d'une adaptation (au sens dynamique).

La dune en croissance ascendante (de la zone 2 à la zone 3) comprend de nouvelles espèces vivaces à croissance spécialisée.

Medicago marina (Luzerne maritime, Fabaceae) représente le modèle de croissance continue souterraine. Cette espèce, ligneuse, est en effet un véritable arbuste enterré dont seules les branches terminales émergent au niveau du

sable (figure 6B). Le tronc, dont le diamètre peut atteindre 8 cm, est enseveli à 50 cm, voire 1 m, de profondeur. Ce sont les branches qui, s'allongeant considérablement, permettent à l'appareil photosynthétique, essentiellement constitué par les feuilles, de jouer son rôle. L'observation superficielle fait penser à un regroupement d'individus là où se côtoient en fait les *ramets* (rameaux) d'un seul et même *genet* (clone).

Calystegia soldanella (Liseron des sables, Convolvulaceae) est, comme les autres membres de sa famille, une espèce dont la tige est volubile. La plupart du temps, ces espèces utilisent ce type de croissance pour pallier leur port lianescent en s'accrochant à diverses plantes et autres substrats. Dans cet écosystème, l'espèce utilise ce mode de croissance pour se frayer un chemin à travers le sable, à la recherche de la lumière. Cette stratégie «migratrice» lui permet d'éviter l'enfoncissement par le sable. La dune est donc parsemée de touffes de feuilles et de fleurs qui appartiennent au même individu dont la tige peut mesurer quelques dizaines de mètres (figure 6C). Cette stratégie de croissance, comme celles évoquées ci-dessus, est retrouvée parmi les plantes qui parviennent à vivre dans les éboulis rocheux du monde alpin (p. ex. KÄSERMANN *et al.* 2003, p. 70).

Echinophora spinosa (Panaïs porte-épines, Apiaceae) et *Eryngium maritimum* (Panicaud marin, Apiaceae) présentent, elles aussi, une croissance particulière qui leur permet de résister à l'enfoncissement par le sable : la stratégie de croissance en baïonnette (figure 6D). Dans ce cas, de nouvelles tiges sont continuellement émises, à gauche puis à droite, depuis le plateau végétatif situé juste en dessous de la rosette de feuilles. Lorsque cette dernière est submergée par le sable, elle se nécrose, laissant une cicatrice, et une nouvelle pousse est émise pour ramener l'appareil photosynthétique au niveau du sable. Ce type de croissance permet d'ailleurs d'estimer l'augmentation du niveau annuel de sable en mesurant la distance qui sépare les cicatrices.

La dune stabilisée (de la zone 3 à la zone 5) s'appauvrit en espèces spécialisées, c'est à dire adaptées contre l'ensevelissement, pour s'enrichir en plantes plus compétitives.

Crucianella maritima (Crucianelle maritime, Rubiaceae) est une espèce typique de la dune en voie de stabilisation même si elle présente une distribution dispersée et n'est que localement abondante. À part sa puissante racine en pivot, elle ne présente pas une croissance particulièrement adaptée contre l'ensevelissement et semble plutôt s'en protéger en formant des groupes denses d'individus qui empêchent la destruction du substrat.

Pancratium maritimum (Lys de mer, Amaryllidaceae) est une espèce rencontrée dans les zones où l'ensevelissement n'est pas trop important. Elle ne possède qu'un bulbe, ce qui lui permet de se multiplier mais pas de s'étendre. Cette stratégie lui permet certainement de disséminer ses clones à hauteur de sable, mais entrave son installation sur les dunes en pleine croissance. Ce bulbe

présente toutefois des racines contractiles qui réagissent à l'humidité de telle manière que le bulbe est toujours situé dans les couches humides du sable. Dans la mesure du possible, la plante subira une élongation souterraine de ses feuilles afin de porter l'appareil photosynthétique à hauteur de sable.

Sur les sables relativement stables, il est possible d'observer de nombreuses annuelles. *Matthiola sinuata* (Brassicaceae) est une espèce à cycle de vie court et, dans de bonnes conditions, elle est capable de boucler son cycle en deux ans. Cela lui permet d'éviter l'ensevelissement tant que la croissance dunaire n'est pas trop importante. *Reseda alba* (Resedaceae) est une bis-annuelle qui peut boucler son cycle en un an dans de bonnes conditions. Les annuelles présentent des stratégies germinatives différentes. Certaines adoptent primitivement une stratégie de «flambeur» car leurs graines sont affectées d'une dormance qui est levée systématiquement lorsque les conditions abiotiques favorables sont remplies. Ainsi, l'ensemble du stock de graines de ces espèces (ex. *Lupinus angustifolius*, Fabaceae) germe lors du premier épisode pluvieux. Le risque principal qu'elles encourrent est de perdre tous leurs descendants si la germination est suivie d'une sécheresse importante. Ainsi, dans les milieux secs où la période humide est sporadique, d'autres annuelles présentent une stratégie dite de «père de famille». Dans ce cas, la dormance est telle qu'une faible proportion des graines germe au premier épisode pluvieux. Au second épisode pluvieux, d'autres graines germeront et ainsi de suite. Chez ces espèces, il est donc possible d'observer très localement une structure d'âge et certains individus (les plus précoce) sont déjà montés en graines alors que d'autres n'en sont qu'au stade de plantule. Cette stratégie est observable chez *Silene nicaensis* (Caryophyllaceae) ou *Erodium cicutarium* (Geraniaceae) et a longtemps obscurci la systématique de ces espèces par la description abusive de variétés géantes ou naines.

Sur la dune consolidée, lorsque le sable est stable, la flore littorale gagne quelques espèces des formations voisines et différentes espèces peu spécialisées coexistent.

Ephedra distachya (Uvette, Ephedraceae) est une pré-angiosperme dioïque proche de l'*Ephedra helvetica* des climats continentaux de nos Alpes. Bien qu'elle présente une croissance lente, elle vit très longtemps et supporte des conditions de vie stressantes. Pieds mâles et pieds femelles prennent un grand développement sur la plage de Canet, ce qui est particulièrement remarquable, dès la mi-août, lorsque les «fruits» mûrissent et que la plage se pare d'une teinte rouge vif. Cette espèce émet un important système racinaire et un appareil aérien dense qui en font un véritable piège à sable. Elle participe donc à l'édification de dunes secondaires, dans le sens de la Tramontane.

Différentes espèces héliophiles, fréquemment trouvées dans les formations végétales alentours (ex. garrigue), font aussi leur apparition dans l'arrière dune.

Helichrysum stoechas (Immortelle, Asteraceae) et *Teucrium polium* (Germandrée tomenteuse, Lamiaceae) apparaissent comme espèces compagnes des relevés de l'arrière dune. Certains auteurs ont donné à ces formes littorales la valeur de variétés (var. *maritima*, resp. var. *maritimus*) par opposition aux formes de l'intérieur des terres. Au vu des caractéristiques écologiques du littoral sableux, ce type de taxa fournirait un cadre adéquat à des études modernes de biosystématique visant à démontrer ou non leur statut d'écotype.

Certaines espèces se retrouvent dans leur forme typique aussi bien dans la dune stabilisée que dans d'autres habitats: *Artemisia campestris* (Armoise champêtre, Asteraceae), *Lagurus ovatus* (Queue de lièvre, Poaceae) ou *Lavendula stoechas* (Lavande vagabonde, Lamiaceae). *Eryngium campestre* (Panicaud champêtre, Apiaceae) est aussi fréquemment observé dans l'arrière dune. Contrairement à son proche parent habitant la dune pionnière, *Eryngium maritimum*, cette espèce ci ne présente pas de croissance en baïonnette évidente et les deux espèces n'ont jamais été observées côte à côte. Cette ségrégation illustre bien l'écologie des dunes littorales et démontre que, pour prétendre coloniser un habitat aussi sélectif que la dune pionnière, les espèces doivent s'armer de stratégies spécialisées afin d'en supporter les contraintes et d'y être compétitives. Cette spécialisation à une gamme restreinte de milieux se met en place au détriment d'une compétitivité générale et les espèces qui dépensent leur énergie pour adopter des stratégies complexes se retrouvent dépourvues dans les milieux moins sélectifs où elles cèdent leur place à d'autres espèces plus aptes à survivre face à la compétition interspécifique.

Il manque à ce tableau quelques acteurs locaux qu'il est possible d'observer sur d'autres plages de la région (par exemple sur la plage de Barcarès). *Euphorbia paralias* ou *Anthemis maritima*, espèces caractéristiques de l'*Ammophilion*, ne sont pas présentes dans nos relevés bien qu'elles soient facilement observables dans la région. Il est possible d'observer un autre type de plantes qui sans l'action de l'homme n'auraient pas quitté leur patrie d'origine et ne feraient donc pas partie de la flore littorale de la région de Canet (Fox 1990). *Alkanna tinctoria* (Borraginaceae) est une espèce qui s'est répandue dans le bassin méditerranéen au Moyen-Âge en raison de l'écorce de sa racine qui produit un carmin qui était fort apprécié des nobles pour colorer leurs pourpoints. Aujourd'hui, ce colorant naturel est remplacé par divers produits de synthèse, mais l'espèce se maintient dans les alentours d'anciens centres de tissage et égaye certaines plages. *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae), un néophyte originaire d'Afrique du Sud, est bien répandu dans la région de Canet et est véritablement problématique. Ses feuilles anguleuses et succulentes lui permettent de parfaitement résister aux aléas de la vie littorale et, depuis qu'elle s'est échappée des jardins où elle prospérait comme espèce ornementale, cette plante ne cesse de gagner du terrain, notamment sur les plages. Son importante croissance végétative lui permet d'occuper efficacement l'espace et étouffe la

végétation autochtone. Ici, il convient de rappeler qu'en cette période de «crise écologique» généralisée, la plus grande menace qui pèse sur la biodiversité, hormis l'homme, est la compétition engendrée par les plantes exotiques introduites. Enfin, il n'a pas été possible d'observer la transition habituelle vers le climax climatique forestier. Tout au plus, un frêle bosquet de pins maritimes, propice aux pique-niqueurs sciaphiles, est venu rappeler que ces phanéophytes peuvent vivre dans l'arrière dune et forment théoriquement, avec diverses espèces compagnes, la série d'atterrissement de la dune littorale.

CONCLUSION

Le littoral sableux est un écosystème bien compris même si les aspects pédologiques, peu étudiés (notamment ceux qui concernent la microbiologie du sol), peuvent réservé quelque bouleversement dans les années à venir. Quoi qu'il en soit, tous les systèmes dunaires littoraux tempérés sont régis par des contraintes similaires et, si les espèces peuvent varier subtilement, les types écologiques et la structure de la végétation sont identiques (DOING 1985). Par ailleurs, les plages d'Europe présentent toutes le même cortège floristique et il s'ensuit que les espèces présentées ici ont toutes une large distribution ainsi qu'une histoire récente semblable. Durant les vicissitudes climatiques du Quaternaire, ces espèces ont subi des cycles de contraction - expansion de leur aire de répartition et, selon leur tolérance aux basses températures, ont survécu dans divers refuges au sud-est et au sud-ouest de l'Europe. Ainsi que le reflète leur taxonomie infraspécifique, la plupart des ces taxa montrent une importante différentiation génétique. Si la vicariance occidentalo-orientale est presque de règle, divers autres groupes de populations côtières ont été démontrés: Mer Noire-Mer Egée, Mer Adriatique, Méditerranée occidentale, Atlantique-Mer du Nord-Mer Baltique (KADEREIT *et al.* 2005).

Le littoral sableux prend un grand développement dans les régions méridionales peu affectées par les vicissitudes climatiques du Quaternaire et pour mesurer toute l'ampleur et la beauté de ces formations, il convient de se rendre, début mars, dans le sud de l'Espagne et du Portugal. Dans le Parc National espagnol de Doñana, les premières dunes mesurent quelques dizaines de mètres de hauteur et le système dunaire s'étend loin à l'intérieur des terres. L'écosystème présente là une diversité spécifique exubérante dont il serait hors de propos de décrire les représentants (POLUNIN et SMYTHIES 1988). Si ce réservoir d'espèces xéro-thermophiles de milieux ouverts enrichit certains de nos territoires septentrionaux en espèces rares, aucune espèce à part le magnifique *Pancratium maritimum* n'est véritablement menacée. Il n'en reste pas moins que le littoral sableux est un milieu sensible. D'une part, l'évolution naturelle de la végétation tend vers un système forestier peu diversifié en

espèce et l'écosystème dunaire est littéralement mangé depuis l'intérieur des terres. Mais surtout, il est fragilisé par les activités humaines. S'il n'est que rarement converti en terrain agricole, en raison de son attrait touristique pour les estivants nordiques, le littoral sableux subit une urbanisation alarmante. Les plages naturelles, où de nombreuses espèces trouvent leur espace vital, tendent à régresser au profit de plages de sable fin, artificiellement immaculées. Même si le littoral sableux est par nature dynamique et que les touristes tendent à occuper la zone de faible intérêt biologique, le piétinement des dunes réduit le couvert végétal, les expose à l'érosion éolienne et entraîne inéluctablement une dynamique régressive du système (figure 5). Cet écosystème, coincé naturellement entre les vagues et la forêt, subit de toutes parts des pressions anthropiques et il convient d'y porter une attention particulière en raison de l'originalité et de la richesse biologique de ses habitants permanents.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont en premier lieu à Madame la Prof. Nicole Galland qui a permis à cette immersion méridionale de se reproduire à plusieurs reprises; cela n'aurait probablement pas été pareil sans les apports des Prof. Pierre Hainard et Antoine Guisan. Merci à Jean-Louis Moret pour sa lecture enthousiaste du présent manuscrit. Enfin, un grand merci à Guillaume Besnard, à Pascal-Antoine Christin et à tous les étudiants qui ont su adopter un comportement parfaitement héliophile lors du relevé des espèces durant le stage 2005.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBOUR M.G., 1970. Seedling ecology of *Cakile maritime* along the California coast. *Bull. Torrey Bot. Club* 97: 280-289.
- BAUDIÈRE A. et SIMONNEAU P., 1971. Influence des vents dans l'édification du modèle dunaire sur le cordon littoral roussillonnais. *Coll. Phytosoc.* I: 225-236.
- BOYCE S.G., 1955. The salt spray community. *Ecol. Mono.* 25: 29-64.
- CHAPMAN V.J., 1986. Coastal vegetation. Pergamon. New-York. 523 pp.
- CLAUSING G.; VICKERS K. et KADEREIT J.W.; 2000. Historical biogeography in linear system: genetic variation of Sea Rocket (*Cakile maritime*) and Sea Holly (*Eryngium maritimum*) along European coasts. *Mol. Ecol.* 9: 1823-1833.
- CORRE J.J., 1971. Étude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen. Structure et dynamique du milieu et de la végétation. *Coll. Phytosoc.* I: 201-224.
- CORRE J.J., 1983. Structure de la végétation littorale. Les relations entre peuplements végétaux: un conséquence de leur action sur le milieu. *Acta Oecol.* 4: 17-27.
- CORRE J.J., 1985. Environmental structures and variation in coastal vegetation of the Golfe du Lion (France). *Vegetatio* 61: 15-22.
- DOING H., 1985. Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio* 61: 65-75.
- FOX M.D., 1990. Mediterranean weeds: exchanges of invasive plants between the five Mediterranean regions of the world. In DI CASTRO F., HANSEN A.J. and DEBUSSE M. (Eds): Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. Kluwer Academic Publishers, The Netherland, Dorecht: 179-200
- HUISKES A.H.L., 1979. *Ammophila arenaria*. *J. Ecol.* 67: 363-382.

- KADEREIT J.W., ARAFEH R., Somogyi G and WESTBERG E., 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a european scale. *Taxon* 54: 861-876.
- KÄSERMANN C., MEYER F. et STEINER A., 2003. Les richesses de la nature en Valais: Le monde végétal de Zermatt. Rotten Verlags AG, Visp. 248 p.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT G., 1923. Les dunes du Golfe du Lion. Essai de géographie botanique. Les Presses Universitaire de France. Paris. 307 p.
- LEE J.A. and IGNACIUK R., 1985. The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio* 62: 319-326.
- MOLINIER R. et TALLON G., 1965. Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. *La Terre et la Vie* 1-2: 46-82.
- POLUNIN O. and SMYTHIES B.E., 1988. Flowers of South-West Europe, a field guide. Oxford University Press: Oxford, New-York. 480 pp.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S. and OLIVIER J.M., 1998. ADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.* 7: 75-83.
- WIEDERMANN A.M. and PICKART A., 1996. The *Ammophila* problem on the northeast coast of North America. *Land. Urban Plan.* 34: 287-299.

Manuscrit reçu le 3 février 2006