

CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DE MASCARIN
ET DE L'OcéAN INDIEN

TYPOLOGIE DÉTAILLÉE DE LA VÉGÉTATION ET DES HABITATS DE L'ÎLE D'EUROPA

Fascicule 2

Systemes de sansouires et steppes salées coralliennes



Version provisoire 1a

Vincent BOULLET

Illustration originale : V. Boulet

Avril 2008

Conservatoire Botanique National



INTRODUCTION

La typologie des habitats (non marins) d'Europa s'appuie pour l'essentiel sur la typologie de la végétation de l'île, la végétation ayant été retenue comme seul descripteur pertinent et facilement accessible des habitats (voir notamment pour ces aspects, MOSS & DAVIES 1996, RAMEAU 2001, BOULLET 2003). Cette dernière typologie (synsystème des végétations d'Europa) découle de l'analyse, de l'ordination et de la classification des relevés phytosociologiques réalisés lors de la mission de mai-juin 2006. Cette étape d'analyse phytosociologique et d'ordination des résultats a été entièrement réalisée. Cependant la finalisation et la publication de cette monographie descriptive de la végétation d'Europa et du synsystème qui l'accompagne nécessitent de comparer les données d'Europa à l'ensemble des données concernant les végétations similaires ou affines de l'océan Indien et parfois des régions indopacifiques dans leur ensemble. Le rassemblement, l'analyse et la comparaison des données à de telles échelles étant particulièrement chronophage, il nous a semblé utile de devancer cette étape de comparaison et de positionnement régional et tropical et de fournir, dès à présent, les premiers éléments de connaissance typologique des habitats d'Europa

Méthodes

Les systèmes de sansouires et de steppes salées d'Europa ont fait l'objet d'une analyse phytosociologique selon les méthodes bien connues de la phytosociologie sigmatiste moderne (voir par exemple DIERSCHKE 1994). 74 relevés phytosociologiques (de surface libre¹) brossant les différents aspects de ces systèmes et 12 transects de végétation ont été réalisés au cours d'une mission en mai-juin 2006 à Europa.

Les relevés réalisés ont fait l'objet de diverses analyses multifactorielles (AFC, ACP et CAH sur Statbox Pro 6.6) et d'une analyse synoptique (méthode des tables phytosociologiques) sur tableur (Excel 2003) assistée par un logiciel de traitement des tables phytosociologiques synoptiques (SIGMA).

Les différentes unités statistiques (appelées Sy-E, syntaxons élémentaires) mises en évidence par ces analyses, ont ensuite été confrontées aux données écologiques de terrain afin de dégager de véritables unités phytosociologiques de végétation (Sy, syntaxons). Provisoirement en attendant les résultats de la comparaison avec les végétations paléotropicales similaires, ces unités consisteront en "groupements" informels.

L'établissement de la typologie des habitats des sansouires et steppes littorales d'Europa s'appuie fondamentalement sur celle des groupements végétaux, tout en conservant les compartiments écologiques (stationnels) comme ossature principale du système typologique. Tous les habitats du système étant végétalisés, l'information issue de l'analyse du tapis végétal est apparue suffisante, dans une première vision synthétique globale, pour caractériser les habitats sans avoir besoin de recourir à d'autres descripteurs.

Résultats

Les principaux résultats statistiques de l'analyse du tapis végétal des sansouires et steppes salées d'Europa figurent en annexes. En raison du faible relief de la plaine corallienne intérieure, les végétations de sansouires et de steppes salées s'inscrivent souvent dans une gradation végétale extrêmement fine et peu fractale. Néanmoins, les différentes analyses statistiques et tabulaires aboutissent à une ordination convergente similaire ou complémentaire des relevés phytosociologiques mettant en lumière, à la fois les grandes coupures typologiques et les différentes unités de végétation. Si le moteur de l'organisation du tapis végétal reste la position topographique et, en conséquence, l'inondabilité ou le degré d'imbibition marine et la salinité du substrat, deux facteurs peuvent contribuer largement au brouillage de ce moteur écologique structurel :

- d'une part, la variabilité texturale des boues coralliennes ainsi que l'épaisseur et le pattern de leur nappage sur le karst récifal ;
- d'autre part, l'activité des crabes et le creusement de terriers qui facilitent ponctuellement les remontées d'eau salée.

Le rôle de ces deux facteurs est non seulement observable sur le terrain, mais transparaît dans les résultats de l'analyse des relevés phytosociologiques qu'ils ont probablement contribué à complexifier.

¹ Dans une optique de description princeps semi-quantitative de la végétation et d'établissement d'un synsystème, où l'on recherche une très forte homogénéité écologique, morphologique et floristique des relevés phytosociologiques, l'utilisation d'une surface normée fixe (quadrat) est peu appropriée aux individus de végétation très variables de taille, de forme et de contour rencontrés dans ces milieux.

Curieusement, le type de substrat (boues calcaires ou karst récifal colmaté) ne paraît pas jouer de rôle discriminant perceptible et les différentes unités de végétation peuvent se trouver aussi bien sur boues calcaires que sur karst récifal colmaté.

Au total, 22 Sy-E ont été identifiés se répartissant en deux ensembles bien distincts (Annexe 1) : les sansouires littorales (12 Sy-E) occupant les niveaux topographiques inférieurs du système et les steppes salées à *Sclerodactylon macrostachyum* (8 Sy-E) développées dans la partie supérieure du système.

Sansouires

Trois ensembles principaux de sansouires, nettement corrélés au niveau topographique relatif des matériaux coralliens, ont finalement été retenus :

- les **sansouires de bas niveau**, médiolittorales ou situées juste en limite des étages médiolittoral et supralittoral (irrégulièrement inondées en fonction des coefficients de marée), à *Sesuvium portulacastrum* seul, ou rarement accompagné du rarissime, mais typique à ce niveau topographique, *Salicornia pachystachya* (Sy-E A) ;
- les **sansouires de niveau moyen**, occupant la partie inférieure de l'étage supralittoral, à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*, (Sy-E B, C, D et E) ;
- les **sansouires de haut niveau**, occupant la partie médiane de l'étage supralittoral, à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* (Sy-E J, K et L).

Ces trois ensembles correspondent probablement à trois associations végétales de sansouires à caractère mozambicain dont la caractérisation définitive devra tenir compte des végétations floristiquement similaires (bien que développées sur matériaux vaseux non coralliens) de la façade littorale de l'ouest de Madagascar et du Mozambique.

Quatre Sy-E (F, G, H et I) à caractère quelque peu intermédiaire entre les sansouires de bas et moyen niveau ont finalement pu être rattachés à l'un ou l'autre de ces niveaux.

Steppes

Deux grands ensembles de steppes salées, corrélés au niveau topographique des matériaux coralliens et à la salinité du substrat, ont été mis en évidence :

- les **steppes salées de bas niveau**, occupant la partie supérieure de l'étage supralittoral, exceptionnellement inondables, à *Halosarcia indica* et *Sclerodactylon macrostachyum* (Sy-E M, N, O, P et Q), au sein desquelles on peut encore séparer un ensemble typique (Sy-E M, N, O et P) et un groupe de transition (Sy-E Q) vers les steppes supérieures subsalées ;
- les **steppes subsalées de haut niveau**, en limite supérieure de l'étage supralittoral et marquant la fin du gradient salin, à *Fimbristylis* sp. et *Sclerodactylon macrostachyum*. L'ensemble se subdivise en deux sous-ensembles bien distincts selon le type de substrat :
 - les steppes subsalées sur boues coralliennes à *Chamaesyce* sp. ;
 - les steppes subsalées sur karst récifal colmaté à *Ipomoea pes-caprae*.

Ces deux ensembles correspondent probablement à deux associations végétales de steppes littorales à caractère malgache (*sensu lato*) dont la caractérisation définitive devra tenir compte des végétations floristiquement similaires (bien que développées sur matériaux vaseux non coralliens) de la région malgache.

Présentation typologique des types d'habitats

La présentation des différents types d'habitats du système suit l'ordre hiérarchique de la classification typologique établie. Les types d'habitats élémentaires (THE), constituant les nœuds principaux de la présentation typologique, ont leur titre tramé de gris.

La codification des types d'habitats suit de même l'ordre hiérarchique de la classification typologique établie pour chaque système. Cette codification est propre à Europa.

Compte tenu de la présence de deux systèmes parallèles reliés entre eux par des situations intermédiaires, la présentation typologique des types d'habitats des sansouires et steppes d'Europa s'est avérée plus complexe. Aux côtés d'une codification générale introduite par le code lettré "S", une codification parallèle a été développée lorsqu'on pouvait se référer précisément à l'un ou l'autre de ces systèmes (codes SB pour le système développé sur boues calcaires, code SK pour celui développé sur karst récifal), ou, dans le cas contraire, à une situation intermédiaire (code SM).

LES SYSTÈMES SUPRALITTORAUX DE SANSOIRES ET STEPPES SALÉES CORALLIENNES (S)

Présentation générale

Les **sansouires et steppes salées² coralliennes** sont largement développées sur les matériaux coralliens (boues calcaires, karst récifal colmaté) de la grande plaine intérieure qui enveloppe les rives occidentale et méridionale du grand lagon d'Europa. Tous ces habitats s'inscrivent dans un **gradient hydromorphe salin de l'étage supralittoral** qui, compte tenu des très faibles pentes des nappes de boues calcaires, peut dépasser le kilomètre.

Deux paysages végétaux majeurs d'Europa sont associés à ce gradient littoral :



- les **sansouires³**, occupant les **niveaux topographiques inférieurs** du système et constituant en certains endroits de véritables plaines littorales couvertes de prés salés aux couleurs rougeâtres caractéristiques ; elles sont formées par des **plantes vivaces crassulescentes** basses (chaméphytes succulents) appartenant aux familles des Chenopodiaceae (*Halosarcia indica* et *Salsola littoralis*) et Aizoaceae (*Sesuvium portulacastrum*).

- les **steppes salées**, développées dans la **partie supérieure du système** ; l'aspect steppique⁴ de la végétation est lié à une puissante graminée cespiteuse et rigide, *Sclerodactylon macrostachyum* qui forme une strate herbacée haute très caractéristique. Une strate succulente basse, ± développée et constituée des espèces précédentes de sansouires, l'accompagne sur une grande partie du gradient hydromorphe.

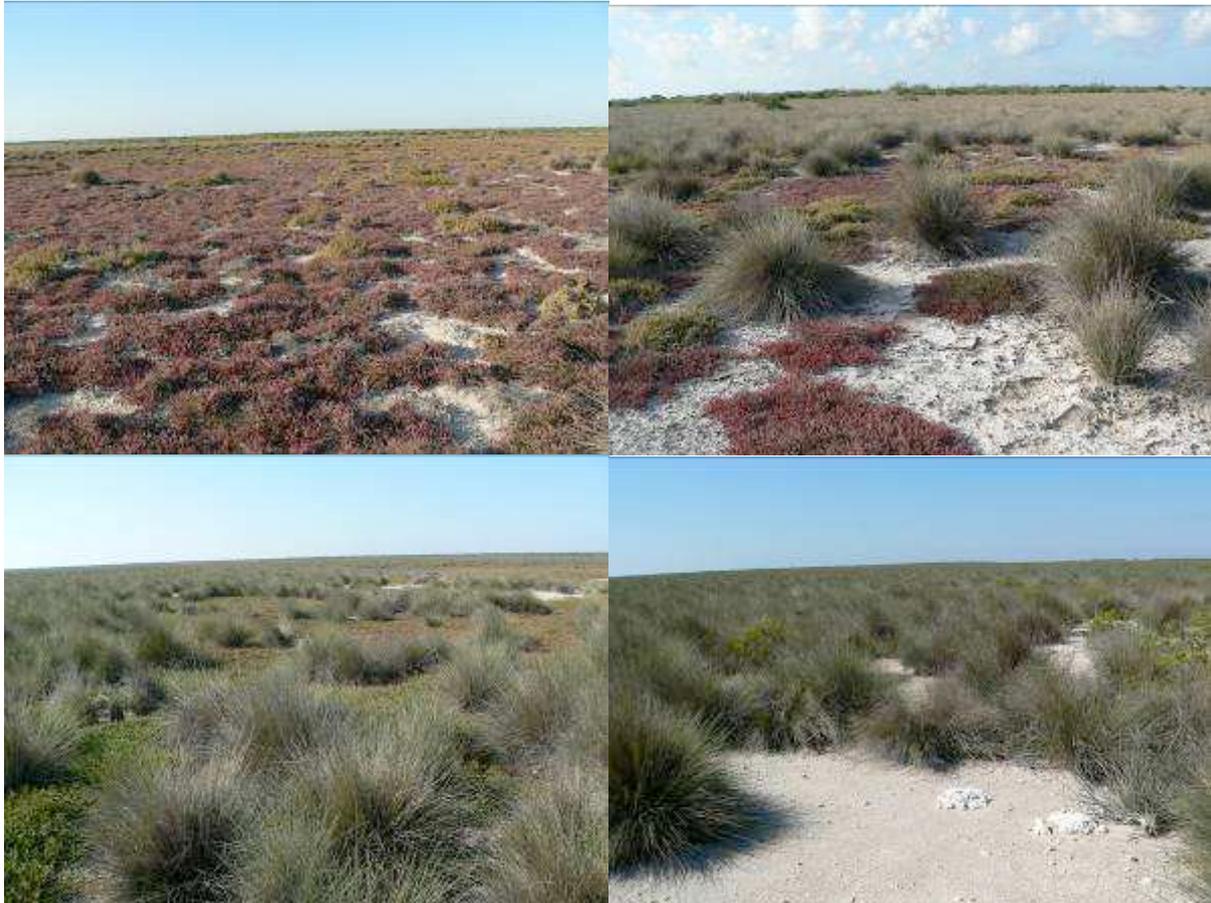


² Certains géographes (comme LEBIGRE 1997) utilisent le terme de "tannes herbacés" ou "tannes herbeux" pour désigner de telles formations végétales.

³ À l'origine, le terme 'sansouire' désigne une prairie halophile du littoral méditerranéen dominée par des salicornes (*Salicornia* et genres voisins) (DA LAGE & MÉTAILIÉ 2000). Plus précisément, il s'agit de salicornes vivaces du genre *Arthrocnemum*. Le terme a logiquement été étendu à des végétations similaires de l'ouest de l'océan Indien, notamment à Europa (CAPURON 1966) et Madagascar (BIGOT 1971), pour celles dominées par *Halosarcia indica* [= *Arthrocnemum indicum*]. Les auteurs australiens utilisent volontiers le terme de "samphire salt marsh" et les auteurs allemands "Chenopodiaceen reiche Salzmarsh" (KNAPP 1973).

⁴ L'usage du terme 'steppe' en régions tropicales a suscité de nombreux débats et polémiques. Pour notre part, d'un point de vue morphologique et structural, ces steppes littorales salées d'Europa ne diffèrent guère des steppes similaires sur sols salins comme, par exemple, celles des régions continentales eurasiatiques. On retrouve d'ailleurs souvent une même combinaison structurale bistratée, avec une strate graminéenne haute et une strate crassulescente basse à base de Chenopodiacees succulentes.

D'apparence bien distincte de prime abord, ces deux physionomies s'inscrivent en fait dans une **gradation floristique et morphologique progressive** que tend à masquer, sur une vue oblique, la silhouette écrasante de *Sclerodactylon macrostachyum*. Ainsi, lorsque l'étendue du gradient supralittoral le permet, et tout particulièrement sur boues coralliennes épaisses, la physionomie passe progressivement de la sansouire 'pure' (monostrate basse), à la 'sansouire steppe' (bistrate à strate basse dominante), puis à la 'steppe sansouire' (bistrate à strate haute dominante ou codominante), enfin à la steppe 'pure' (\pm monostrate haute).



Chaîne (caténa) morphostructurale le long du gradient hydromorphe supralittoral sur boues coralliennes d'Europa, avec de gauche à droite :

- la sansouire 'pure', monostrate basse à base de chénopodiacées succulentes (*Halosarcia indica*, *Salsola littoralis*) ;
- la 'sansouire steppe', bistrate avec une strate basse succulente dominante et une strate haute éparse de graminées sclérophylles (*Sclerodactylon macrostachyum*) ;
- la 'steppe sansouire', bistrate avec un équilibre des deux strates ou une dominance de la strate haute graminéenne ;
- la steppe 'pure', à strate basse nulle à très éparse.

Tous les formes de passage existent, bien entendu, entre ces différents stades morphologiques

Systèmes parallèles sur boues calcaires ou karst récifal colmaté

Les **sansouires et steppes salées** coralliennes s'inscrivent dans un **large éventail de situations édaphiques et géomorphologiques** en fonction du degré de dissolution des calcaires récifaux et, en conséquence, du niveau de nappage des boues calcaires issues de la dissolution sur le karst récifal érodé.



La dalle aplanie de karst récifal qui forme la bordure de la lagune de l'ouest, est recouverte d'une couche de boues calcaires coralliennes, bien visible dans la partie droite du cliché. Cette couche qui nappe le karst récifal en place, s'amenuise ici en bordure de la lagune et finit par laisser voir le récif en place.

Aux deux extrémités de cet éventail, on trouve des situations bien différentes qui, comme l'on fait DELÉPINE *et al.* (1976), justifie la reconnaissance de **deux ensembles de sansouires et steppes salées**.

Le **premier** de ces ensembles est installé sur **boues calcaires coralliennes** ± épaisses, ne laissant pas, ou alors très rarement, émerger le relief karstique sous-jacent ; ces boues calcaires, ± épaisses, reposent sur un socle karstique lapiazé, compact et constituent, lorsqu'elles sont suffisamment profondes, de véritables sols salins (solums salsodiques⁵). Ces sols salés développés sous climat presque subaride et liés à une nappe marine salée, se rapprochent classiquement des "solontchaks" ; selon le référentiel pédologique français (BAIZE & GIRARD 1995), compte tenu de la matrice carbonatée qui les constitue et des pH élevés (> 8,5) observés, ils pourraient être rapprochés des salisols carbonatés. Lorsque l'épaisseur des boues calcaires s'amenuisent et que le substratum karstique repose à moins de 10 cm de profondeur, ces sols passent progressivement à des lithosols salins. Sur ces boues calcaires, les pentes sont extrêmement faibles et l'étage supralittoral peut s'étendre sur un très long gradient hydromorphe.

⁵ Selon le référentiel pédologique français (BAIZE & GIRARD 1995).



Une 'steppe sansouire' développée sur boues coralliennes épaisses (à gauche). L'épaisse matrice de boues coralliennes (à droite) s'apparente aux sols salés carbonatés (salisols carbonatés). Elle présente souvent des états de surface caractéristiques : croûtes salines, souvent craquelées, efflorescences de sel, structure poudreuse.

Le **second** ensemble se développe sur **karst récifal érodé**, souvent lapiazé, **± colmaté** de boues coralliennes dans les concavités et anfractuosités du relief. Les sols toujours squelettiques sont des lithosols salins.

Contrairement au cas précédent, l'étage supralittoral déployé sur des pentes plus prononcées se rétrécit considérablement, tandis que le gradient hydromorphe devient moins perceptible compte tenu de la nature du substrat.



Lorsque le karst récifal est entièrement émergent, la végétation de sansouires s'installe dans les minces accumulations de boues coralliennes qui tapissent les concavités et anfractuosités du relief :

- à gauche, sansouire pionnière sur karst récifal lapiazé sursalé, en bordure de la mangrove perhaline à *Avicennia marina* ;
- en bas, à gauche, steppe et sansouire sur karst récifal salé en bordure du Petit Lagon ;
- en bas, à droite un plant d'*Halosarcia indica* installé dans une concavité colmatée du karst récifal salé.



Mais si les deux ensembles décrits précédemment paraissent nettement distincts, on peut trouver **toutes les situations intermédiaires entre ces deux organisations morphologiques**, mêlant de manière graduelle ou mosaïquée, boues et dalles karstiques émergentes.

Un exemple de situation intermédiaire entre les systèmes supralittoraux sur karst récifal colmaté et sur boues calcaires : en bordure de la mangrove du grand lagon et à l'extrémité de la plaine de boues calcaires, sansouires et steppes sont installées ici sur un karst récifal fortement disséqué, affleurant en dalles espacées et largement comblé de boues coralliennes épaisses. Il est difficile de placer cette situation intermédiaire dans l'un ou l'autre des systèmes supralittoraux de sansouires et steppes salées.



Curieusement, malgré toute cette variabilité stationnelle, les types de végétation et leurs séquences le long du gradient hydromorphe supralittoral ne paraissent pas pour autant véritablement affectés, sauf en limite supérieure des systèmes. Chaque type de végétation peut ainsi, dans la plupart des cas, se retrouver aussi bien sur boue calcaire que sur karst colmaté. Des variations structurales (taille et développement des végétaux, patterns horizontaux et verticaux, etc.) existent probablement, mais l'analyse phytosociologique du tapis végétal, peu informative à ce sujet, n'a pas permis de les mettre clairement en évidence.

Ce second argument, venant s'ajouter au large éventail de situations édaphiques intermédiaires, pourrait plaider à ne reconnaître qu'un unique système de sansouires et steppes salées coralliennes à Europa. Compte tenu des différences écologiques probablement déterminantes pour de nombreuses communautés animales, des micropaysages bien distincts, des superficies importantes occupées par les types extrêmes, deux systèmes supralittoraux de sansouires et de steppes salées ont néanmoins été maintenus en parallèle :

- un système supralittoral de sansouires et steppes salées sur boues calcaires coralliennes ;
- un système supralittoral de sansouires et steppes salées sur karst récifal colmaté.

Remarque - Les situations intermédiaires pourront être interprétées soit comme relevant d'un système intermédiaire, soit comme des mosaïques mêlant des habitats des deux systèmes. Dans tous les cas, la codification typologique proposée a tenu compte de cette situation complexe et de ses interprétations possibles (voir, plus haut, le chapitre " Présentation typologique des types d'habitats") et il sera toujours possible de se situer soit dans une situation différenciée entre les deux systèmes, soit dans une situation indifférenciée ou intermédiaire.

L'ensemble du gradient hydromorphe supralittoral de sansouires et de steppes salées ne se déroule pas forcément entièrement dans un seul type de système, mais peut se développer sur boues coralliennes dans les niveaux inférieurs, puis sur karst ± colmaté dans les niveaux supérieurs.



Dans la lagune nord, le gradient hydromorphe débute aux niveaux inférieurs sur boues coralliennes puis déborde sur le karst récifal. Selon le degré de raboutage de l'encorbellement karstique qui ceinture la lagune, le passage peut être plus ou moins brutal et sauter un (voire plusieurs) types de végétation. On voit très bien ici le saut entre la sansouire de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* installée sur les boues calcaires du fond de la lagune (à droite) et la sansouire de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica*, perchée sur les rebords de l'encorbellement.

Répartition à Europa

À Europa, les sansouires et les steppes salées sont essentiellement développées dans la plaine littorale intérieure qui s'étend sur de vastes étendues au sud et au sud-ouest du grand lagon.



Deux aspects caractéristiques de la vaste plaine salée intérieure d'Europa : sansouires (à gauche) et steppes (à droite) s'étendant à perte de vue le long d'une pente infime.

Elles sont encore présentes, mais sur de petites superficies, en périphérie du Petit Lagon et au niveau de la lagune nord, proche du camp militaire.



Deux petits ensembles de sansouires : saline du Petit Lagon, en bordure d'un chenal exutoire (à gauche) et la lagune nord (à droite) où circule fréquemment le tracteur du camp militaire.

Enfin, il existe ici et là quelques fragments épars de sansouires au niveau des lagunes du sud-est de l'île ou sur la rive occidentale du grand lagon.



Fragments de sansouires : sésviaie (sansouire pionnière de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum*) perchée sur un champignon corallien au milieu d'une lagune du sud de l'île (à gauche), ou en bourrelet médiolittoral au pied des dunes de la rive occidentale du grand lagon d'Europa (à droite).

Distribution mondiale

Dans l'**ouest de l'océan Indien**, des végétations crassulescentes littorales sur sols sursalés, à dominance de chaméphytes ou nanophanérophytes de la tribu des *Salicorniae* ("salicornes" *sensu lato* ou, en anglais, "samphires"), se retrouvent sur la côte est-africaine, depuis le Mozambique au sud, jusqu'en Somalie vers le nord (KNAPP 1973), sur la côte ouest de Madagascar (BIGOT 1971, THOMASSON & THEODORE 1993, KOEHLIN *et al.* 1997). Des sansouires littorales existent également sur les côtes septentrionales et orientales de l'océan Indien tropical : côtes de l'Inde, de Bombay au Bengale (LEGRIS 1963), du Sri Lanka, de Malaisie et d'Australie. Elles manquent par contre totalement dans les îles tropicales du Pacifique (MUELLER-DOMBOIS & FOSBERG 1998).

Ces végétations de **sansouires paléotropicales littorales** sont, le plus souvent, fortement liées à *Halosarcia indica*, une "salicorne" vivace qui demeure l'espèce structurante majeure de ces végétations⁶. Elles sont entièrement comparables aux sansouires méditerranéennes et saharo-sindiennes⁷ à *Arthrocnemum* [classe des *Salicornietea fruticosae* Br.-Bl. & Tüxen ex A. Bolòs & O. Bolòs in A. Bolòs 1950] dont elles représentent un vicariant tropical.

Quant aux faciès steppiques à *Sclerodactylon macrostachyum* des sansouires paléotropicales, ils se limitent au seul canal du Mozambique.

On peut en définitive conclure que les systèmes littoraux de sansouires paléotropicales ont une aire restreinte aux côtes de l'océan Indien. Au niveau des îles coralliennes, il semblerait que les **sansouires** n'existent que sur l'île **d'Europa** où elles représenteraient donc deux **systèmes uniques de sansouires et steppes salées développées sur matériaux coralliens hypercarbonatés** (boues calcaires et karst récifal colmaté)⁸.

⁶ Sur les côtes australiennes, ces sansouires s'enrichissent en espèces de la tribu des *Salicorniae* et présentent une grande diversité, nulle part atteinte ailleurs dans le reste de l'océan Indien.

⁷ Saharo-sindien : domaine biogéographique représenté par les zones désertiques de l'Afrique septentrionale à l'Inde.

⁸ Une salicorne, *Salicornia pachystachya*, présente dans les sansouires d'Europa, a été collectée une seule fois à Aldabra (FOSBERG & RENVOIZE 1980), mais aucun véritable système de sansouires n'existe dans cette île

Organisation et limites

Les systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa proposent un **enchaînement bien organisé de végétations le long d'un gradient hydromorphe salé.**

Séquence de végétations le long du gradient hydromorphe de la plaine intérieure salée d'Europa :

- dans le fond, basse mangrove à *Avicennia marina* ;
- en arrière-plan, sansouires crassulacées rougeâtres à Chenopodiaceae et Aizoaceae ;
- au premier plan, steppe sansouire à *Sclerodactylon macrostachyum* et Chenopodiaceae.



Les niveaux les plus bas du système semblent régulièrement inondés aux marées ordinaires et correspondraient plutôt à la limite supérieure du domaine médiolittoral. *Sesuvium portulacastrum* et la rarissime *Salicornia pachystachya* sont alors les seuls végétaux des sansouires à supporter ces inondations marines régulières.

Comme le souligne la présence éparse de plantules de palétuviers (*Ceriops tagal*, *Avicennia marina*), ces sansouires basses à *Sesuvium portulacastrum* sont en étroite relation avec les mangroves, notamment avec la **Basse mangrove interne sur vases coralliennes perhalines à *Avicennia marina***. Les **contacts entre mangroves et sansouires** peuvent d'ailleurs être abrupts ou, au contraire, nettement intriqués en voile.



Deux exemples de contacts entre systèmes de mangroves et de sansouires sur la périphérie de la mangrove centrale d'Europa : frontal, linéaire et abrupt (à gauche), intriqué en voile progressif (à droite).

Les limites des domaines médiolittoral et supralittoral restent d'ailleurs souvent **difficiles à fixer précisément** sur les très faibles pentes de la plaine centrale ou subsistent

(FOSBERG 1971), pas plus que dans toutes les Seychelles coralliennes où manquent *Halosarcia indica*, *Salsola littoralis*, *Salicornia pachystachya* (FRIEDMANN 1994).

de faibles cuvettes ou début de marigots. Les surfaces inondées peuvent, semble-t-il, fluctuer pour de faibles variations des coefficients de marée⁹. Les inondations de ces zones les plus basses ne se font pas forcément par débordement du flot depuis l'arrière-mangrove, mais plutôt par remontée de la nappe salée.

Des données précises (cartographie des niveaux d'inondation en fonction des marées) seraient nécessaires pour étayer quantitativement ces limites. La flore et la végétation sont, de toute façon, de bons intégrateurs de cette limite. *Salsola littoralis* semble en particulier être un indicateur valable : il s'aventure jusqu'aux plus bas niveaux de l'étage supralittoral mais ne supporte pas les inondations régulières par l'eau de mer. En association avec *Sesuvium portulacastrum*, l'apparition de *Salsola littoralis* dans les populations de *Sesuvium portulacastrum* paraît fournir à Europa un diagnostic relativement précis de cette limite.



Dans cette petite cuvette plane qui jouxte l'entrée du Petit Lagon, la sansouire à *Sesuvium portulacastrum* (vert bronze mêlé de rougeâtre au second plan) est inondée aux marées ordinaires de quelques centimètres. Tout autour, un anneau de *Salsola littoralis* (au premier plan) indique clairement la limite de cette inondation tidale régulière et marque le passage à l'étage supralittoral.

Sur karst récifal colmaté les limites médio-/supralittoral sont habituellement plus faciles à repérer, par la persistance de flaques d'eau marine dans les cuvettes du karst.

⁹ DELÉPINE et al. (1976) insistent cependant sur l'effet tampon joué en arrière-mangrove par le vaste lagon et ses mangroves en raison des distances à parcourir par le flot de jusant depuis l'exutoire, de l'atténuation de sa vitesse par les masses d'eau importantes subsistantes dans le lagon et les mangroves périphériques.

L'extrémité d'une 'ria' karstique (avec son couloir de mangrove) disséquant le karst récifal colmaté : la flaque d'eau persistante et l'auréole noire qui l'entoure marquent le niveau atteint par la dernière marée. Les plages de *Sesuvium portulacastrum* (bronze doré, au centre) ont au minimum été imbibées par les eaux salées à cette marée. Le pied de *Salsola littoralis* au premier plan indique clairement le début de l'étage supralittoral.



Quand elles ne buttent pas contre un talus karstique abrupt ou un relief dunaire élevé, les **limites supérieures du système** de sansouires et steppes salées coralliennes sont parfois difficiles à percevoir, surtout quand elles sont ennoyées dans une série steppique à *Sclerodactylon macrostachyum*. C'est en particulier le cas à l'extrémité ouest de la plaine intérieure salée où la nappe de boues coralliennes littorales passe progressivement au plateau récifal adlittoral. *Ipomoea pes-caprae*, la Patate à Durand, jalonne curieusement cette limite de système, correspondant peut-être à une ancienne ligne de rivage. Juste en arrière de cette ligne, *Psiadia altissima* agg. et *Euphorbia stenoclada* marquent à l'inverse le début du système adlittoral du plateau récifal fossile.



Limites supérieures et contacts abrupts du système de sansouires et steppes salées au niveau du Petit Lagon : à gauche, avec le système dunaire littoral ; à droite, avec le système adlittoral du plateau récifal et la forêt basse à *Euphorbia stenoclada*. On distingue aisément sur cette dernière photo, le talus récifal au fond, et les îlots relictuels de récif corallien qui parsèment la sansouire.



Limites supérieures douces du système de sansouires et steppes salées au contact du plateau récifal fossile. À gauche, quelques pieds d'*Euphorbia stenoclada* arrivent au contact de la steppe sansouire où persiste encore *Halosarcia indica*. À droite, la steppe subsalée à *Ipomoea pes-caprae* (feuillage bronze, bien visible au premier plan) forme la ceinture externe du système devant le matorral à *Psidia altissima* agg. et le bush épineux à *Euphorbia stenoclada* (second plan).

Gradients d'hydromorphie et de salinité

Si les séquences des végétations de sansouires et steppes salées traduisent bien un **gradient d'hydromorphie**, la caractérisation de ce gradient reste à établir dans le détail. **L'existence d'une nappe phréatique saumâtre** circulant sous le karst compact de surface au niveau d'une strate fossile à Scléactiniaires branchus (DELÉPINE *et al.* 1976) joue probablement un **rôle essentiel dans l'organisation de ce gradient** et dans l'imbibition ± prononcée des boues calcaires qui nappent ou colmatent le karst lapiazé. D'après DELÉPINE *et al.* (1976), cette nappe ne paraît pas influencée par la marée sous le karst récifal colmaté. Par contre, l'état de la marée semble jouer un rôle déterminant dans le degré d'imbibition des boues calcaires de la grande plaine intérieure. L'alimentation marine de la nappe pourrait provenir pour une bonne part des débordements de la lagune ouest, installée à la périphérie de la plaine intérieure.



La lagune de l'ouest à marée basse ; à marée haute, les eaux arrivent presque au niveau supérieur de l'encorbellement. Des débordements se produisent aux marées de vives eaux. Selon DELÉPINE *et al.* (1976), le volume d'eau apporté par ses débordements est fonction :

- de l'état de la marée,
- du débit du réseau karstique alimentant la lagune,
- des possibilités d'infiltration dans les sols entourant la lagune.

Une autre alimentation possible de la nappe peut se faire par infiltration à partir de l'arrière-mangrove. Le volume de cet apport est alors fonction du niveau altitudinal atteint par la marée dans cette arrière-mangrove (DELÉPINE *et al.* 1976).

D'une manière générale, l'influence de la marée se traduit par une humidification plus importante des boues calcaires dont la plasticité s'accroît. En temps normal, la plaine intérieure n'est pas inondée aux marées de grandes vives eaux (HMVE). Les quelques observations d'inondation de la plaine intérieure qui ont été rapportées semblent correspondre à des épisodes relatifs au passage de dépressions tropicales à proximité d'Europa. Dans des situations exceptionnelles (cyclones tardifs se produisant en période grandes marées), la mer, soulevée par la houle, a franchi le cordon littoral en plusieurs points et pu ainsi largement inonder la plaine intérieure.

Les variations de texture et d'épaisseur des boues coralliennes, les activités biotiques, peuvent aussi jouer un rôle non négligeable dans la perméabilité du substrat, les niveaux d'hydromorphie et d'imbibition par la nappe salée.

Les **activités biotiques**, en particulier celles du crabe *Cardisoma carnifex*, sont nombreuses dans les niveaux inférieurs du système, puis s'estompent progressivement en même temps que la topographie s'élève et que l'hydromorphie diminue. Dans ces situations globalement moins hydromorphes, les crabes et leurs terriers qui facilitent la circulation de la nappe salée, peuvent aussi ponctuellement modifier le gradient hydromorphe et favoriser l'installation de plantes halophiles hygrophiles, comme *Sesuvium portulacastrum*, à des niveaux plus élevés.



Activités biotiques : terrier du crabe *Cardisoma carnifex* dans la sansouire mozambicaine de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* (à gauche) et terrier dans la steppe salée de niveau supérieur (à droite).

L'ensemble du gradient hydromorphe de sansouires et steppes salées est marqué par de **fortes salinités** accentuées par les dépôts de sel lors des épisodes irréguliers d'inondation marine que suivent de fortes évaporations et par la faible pluviosité enregistrée à Europa¹⁰. Il est cependant impossible, en l'absence de mesures précises, de définir actuellement un gradient de salinité dans le système, pas plus que de caractériser exactement les sols salés du système. Des fleurs de sel, des encroûtements salins sont fréquents en surface et se retrouvent jusque dans les steppes pures. Ce n'est que vers les limites supérieures du système, lorsque *Ipomoea pes-caprae*, *Chamaesyce* sp.¹¹, *Panicum* cf. *voeltzkowii*¹² apparaissent que des conditions de moindre salinité existent nettement.

¹⁰ 623 mm de moyenne annuelle pour la période 1968-1972, avec 4 mois (juillet à octobre) quasiment sans pluies (DELÉPINE *et al.* 1976).

¹¹ L'identité des populations indigènes et littorales de *Chamaesyce* d'Europa est en cours d'examen. Elles ont été rapportées depuis BOSSER (1952) à *Chamaesyce glaucophylla* (Poir.) Croizat. Ces populations sont cependant



Aspects de surface des sols salés des sansouires d'Europa : croûtes salines au sein de la steppe sansouire à *Halosarcia indica* et *Sclerodactylon macrostachyum* (à gauche), boues compactées avec litage épars de graviers coralliens et bioturbations au sein de la sansouire médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum* (à droite).

Alors que l'organisation végétale générale des systèmes reflète les effets cumulés des fluctuations des conditions d'hydromorphie et de salinité sur de longs pas de temps, l'agencement précis des différentes communautés végétales peut par contre montrer une dynamique interne rapide et varier localement en fonction de fluctuations extrêmes des conditions d'hydromorphie et de salinité. Les taches de sansouires grillées (brûlins¹³) sont de bons exemples de ces fluctuations internes des systèmes.

très variables et pourraient correspondre à plusieurs taxons. Certains échantillons d'herbier du MNHN ont été rapprochés de *Chamaesyce mertonii* (Fosberg) Soják, endémique de la région malgache, par FRIEDMANN (*in sched.* et 1994).

¹² *Panicum voeltzkowii* Mez et *P. pseudovoeltzkowii* A. Camus sont deux espèces de graminées très proches ne différant que la présence (*P. pseudovoeltzkowii*) ou l'absence (*P. voeltzkowii*) de stolons. Ce caractère paraît cependant variable selon les conditions édaphiques et des données supplémentaires sont nécessaires pour conclure. Les populations d'Europa sont apparemment sans stolons et se rapporteraient donc à *P. voeltzkowii*.

¹³ "Brûlin" est le nom que l'on donne dans le nord et le nord-ouest de la France pour désigner des taches d'herbe brûlées, notamment en situation maritime par des remontées de sel.



Des brûlins peuvent être observés au sein des sansouires, ici à proximité de la mangrove basse perhaline à *Avicennia marina* du grand lagon.

La stagnation d'eau salée suivi d'une violente évapotranspiration pourrait avoir grillé les succulentes de cette sansouire mixte à *Halosarcia indica*, *Salsola littoralis* et *Sesuvium portulacastrum* (cette dernière espèce pourtant résistante aux variations d'inondation et d'exondation).

Conservation

L'ensemble des systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa est dans un état de conservation exceptionnel et pratiquement indemne de perturbations anthropiques. Cette situation est à l'opposé de celle des sansouires de la côte ouest de Madagascar, fortement exploitées par le pâturage et souvent dégradées par les activités humaines. En l'absence d'informations sur l'état des sansouires de la côte Est de l'Afrique et en raison de l'insuffisance des données concernant Madagascar, il est cependant difficile d'établir une comparaison fiable des états de conservation des sansouires et steppes de l'ouest de l'océan Indien. Mais, il est évident que compte tenu du développement unique de ces habitats sur matériaux coralliens et de leur état exemplaire de conservation, les **systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa** constituent un **patrimoine naturel exceptionnel** de l'océan Indien, dont la conservation et la protection s'imposent d'évidence prioritairement.

Quelques perturbations anthropiques (qui restent pour le moment marginales) ont cependant été observées. Elles concernent avant tout les sansouires de la lagune du camp militaire qui sont fréquemment traversées par les tracteurs. Des indices de pollution éventuelle de cette lagune (développement massif d'algues vertes filamenteuses, taches d'hydrocarbures) soulignent la nécessité de réfléchir à la conservation de cette lagune et du système de sansouires associé.

Enfin, diverses traces de roues dans les steppes et sansouires de la plaine salée intérieure indiquent que la zone est occasionnellement fréquentée par des véhicules, ce qui ne paraît pas utile.



La lagune nord, proche du camp militaire, est la seule lagune dégradée par les activités humaines à Europa : pistes de tracteur traversant les sansouires (à gauche), eutrophisation et développement de voiles algales (à droite).

Aucune plante exotique n'a été observée dans l'ensemble des systèmes de sansouires et steppes salées d'Europa, à l'exception d'une tache de *Zaleya pentandra* installée sur le chemin très peu fréquenté à l'extrémité de la plaine de boues coralliennes. *Zaleya pentandra*, plante herbacée halotolérante d'Afrique tropicale au Moyen-Orient, est typiquement une espèce cryptogène dont l'indigénat reste potentiellement possible à Europa. Pourtant, les deux seules populations connues à Europa sont situées en bordure de la piste d'aviation et sur le chemin qui traverse la plaine intérieure, ce qui semble être plus le comportement d'une plante introduite.



Zaleya pentandra (détail d'une inflorescence), un exemple de plante cryptogène (à statut d'indigénat incertain) à Europa.

DÉCLINAISON TYPOLOGIQUE DES HABITATS

S1 Sansouires coralliennes mozambicaines

[SB1 Sansouires coralliennes mozambicaines sur boues calcaires]

[SK1 Sansouires coralliennes mozambicaines sur karst colmaté]

[SM1 Sansouires coralliennes mozambicaines mixtes]

Diagnostic flore : *Halosarcia indica* (≡ *Tecticornia indica*), *Salicornia pachystachya*, *Salsola littoralis*, *Sesuvium portulacastrum*, *Suaeda monoica*

Les **sansouires paléotropicales** sont avant tout associées à une **salicorne succulente vivace**, *Halosarcia indica* subsp. *indica*¹⁴, qui remplace sur les rivages de l'océan Indien (Est africain, Madagascar, Péninsule indienne, Sri Lanka, Malaisie, Australie), les salicornes méditerranéennes et saharo-sindiennes du genre *Arthrocnemum*. On peut distinguer quatre groupes de sansouires paléotropicales :

- un groupe australien, riche en salicornes endémiques et très original ;
- un groupe indien, différencié par quelques espèces indiennes ;
- un groupe nord-est africain (Kenya à Somalie) pénétré de légères influences méditerranéennes (*Arthrocnemum macrostachyum*) ;
- un groupe mozambicain, différencié par *Salicornia pachystachya*, *Salsola littoralis* (endémique Madagascar et Europa¹⁵), *Sclerodactylon macrostachyum* (d'aire restreinte à la région malgache et aux côtes d'Afrique de l'est).

Ce dernier groupe sera désigné ici sous le nom de "sansouires mozambicaines". Compte tenu de leur développement sur matériaux coralliens hypercarbonatés, les sansouires coralliennes mozambicaines d'Europa sont a priori des habitats uniques, bien que les types de végétation qui les colonisent se retrouvent également sur la côte ouest de Madagascar et probablement du Mozambique.

Le fond de la végétation des sansouires d'Europa consiste en trois espèces de chaméphytes crassulescents, morphologiquement très différents, mais contribuant néanmoins à une tonalité d'ensemble assez homogène : *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., *Salsola littoralis* *Halosarcia indica* (Willd.) PaulG. Wilson [≡ *Tecticornia indica* (Willd.) K.A. Shepherd et PaulG. Wilson].



Les trois plantes édifcatrices des sansouires d'Europa :

- ci-contre, *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae), à feuilles crassulescentes opposées, de teinte générale variant du vert clair au bordeaux foncé, souvent en fonction des conditions d'hydromorphie ;
- en bas, à gauche, *Salsola littoralis* (Chenopodiaceae) à feuilles courtes, épaisses en forme d'écailles charnues imbriquées, de teinte générale bronze doré ;
- en bas, à droite, *Halosarcia indica* (Chenopodiaceae) à tiges charnues et feuilles transformées en écailles, peu visibles, de teinte ± rose grisâtre

¹⁴ Très récemment, SHEPHERD & WILSON (2007) ont incorporé le genre *Halosarcia* dans le genre *Tecticornia* Hook. f. Si l'on retient ce nouveau traitement systématique, *Halosarcia indica* (Willd.) Paul G. Wilson devient *Tecticornia indica* (Willd.) K.A. Shepherd et PaulG. Wilson. Outre la sous-espèce type largement répandue (subsp. *indica*), l'espèce compte quatre autres sous-espèces, trois australiennes, une d'Indonésie et de Papouasie-Nouvelle-Guinée..

¹⁵ Des plantes indéterminées (*Salsola* sp. A) de morphologie assez semblable à *Salsola littoralis* ont été signalées sur les côtes du Mozambique (BRENAN 1988).



Chacune de ces trois succulentes qui structurent les sansouires d'Europa occupe une plage topographique ± précise dans la séquence topographique des systèmes de sansouires d'Europa.

Avec un peu d'exercice, l'œil reconnaît assez aisément grâce à leurs teintes caractéristiques, les différentes populations de succulentes des sansouires ; dans cette plaine de sansouires bordant la mangrove du grand lagon, on distingue facilement :

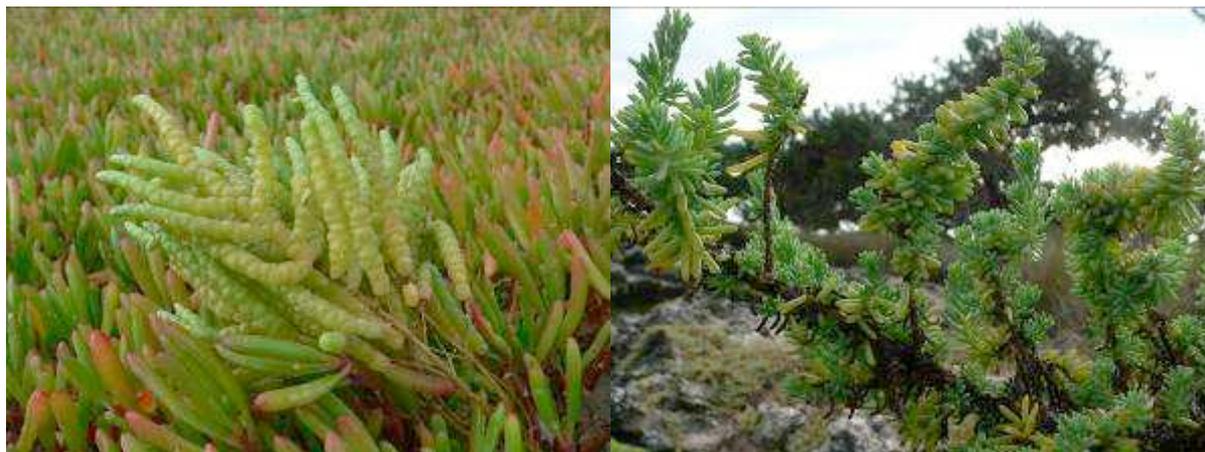
- au premier plan, en bordure de la cuvette sursalée, une auréole bronze rougeâtre à bordeaux sale de *Sesuvium portulacastrum* ;
- en arrière une nappe mêlant des populations bronze doré de *Salsola littoralis* et rose grisâtre de *Halosarcia indica*, sans qu'il soit possible d'expliquer la logique écologique ou biologique de leur pattern.



Deux autres plantes succulentes, très rares et localisées, ont été récemment observées dans les sansouires d'Europa (V. Boulet, mai-juin 2006) :

- *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ungern-Sternb. (Chenopodiaceae), d'aire¹⁶ restreinte aux côtes est-africaines (Sud Kenya au Natal) et Madagascar ;
- *Suaeda monoica* Forssk. ex J.F. Gmel., une soude des côtes du nord-ouest de l'océan Indien (Est Afrique à Égypte, Arabie, Sri Lanka, Inde (Madras), Madagascar), connue aussi au Proche-Orient (Israël, Syrie).

¹⁶ Voir note infraginale n°8.



Salicornia pachystachya (à gauche) est une salicorne annuelle, représentée à Europa par une unique population de quelques dizaines d'individus. *Suaeda monoica* (à droite) est un sous-arbrisseau, très rare à Europa, dont on ne connaît que deux petites populations à faible effectif.

Trois ensembles principaux de sansouires coralliennes, occupant des niches topographiques bien distinctes, se relaient le long des gradients hydromorphe et topographique d'Europa.



Une séquence topographique courte et télescopée des sansouires d'Europa dans la lagune nord :

- à droite, couleur rougeâtre, la sansouire médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum*, traversée de nombreuses traces de tracteur ;
- au centre, couleur bronze, la sansouire supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* ;
- à gauche, sur karst récifal colmaté, la sansouire supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica*.

S1.11 Sansouire mozambicaine médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum*

SB1.11 Sansouire mozambicaine médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum* sur boues calcaires

SK1.11 Sansouire mozambicaine médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum* sur karst colmaté

SM1.11 Sansouire mozambicaine médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum* mixte

Diagnostic structural : sansouire crassulescente basse (< 20 cm), monostrate, à base d'hydrochaméphytes herbacés succulents amphibies, supportant un marnage tidal salé et une faible inondation marine (de l'ordre de quelques centimètres), régulière et courte ; recouvrement végétal très variable (15 à 90 %).

Diagnostic écologique : boues calcaires coralliennes faiblement inondables à subinondables (fortement imbibées à très faiblement inondées) en limite des étages médiolittoral et supralittoral, surmontant le relief karstique lapiazé ; plus rarement, karst récifal colmaté subinondable.

Diagnostic flore : *Salicornia pachystachya*, *Sesuvium portulacastrum*.

Flore compagne : *Avicennia marina* (régénération), *Ceriops tagal* (régénération).

Correspondance végétation : groupement à *Salicornia pachystachya* et *Sesuvium portulacastrum* [Sy-E A].

Sansouire de très bas niveau (sésuviaie), se situant aux limites des domaines médiolittoral et supralittoral, supportant une faible inondation tidale régulière (de l'ordre de quelques centimètres).

Souvent fragmentaire : frange basse des cuvette inondables de la plaine intérieure de boues calcaires, estran de boues coralliennes sableuses (rive ouest du grand lagon), karst récifal colmaté. Des plages bien développées de sésuviaies inondables existent en quelques points : bordure du Petit Lagon, lagune ouest et lagune nord. C'est à ce niveau qu'a été observée la très caractéristique mais rarissime *Salicornia pachystachya*.

Deux variantes selon la situation géomorphologique.

S1.11.1 [SB1.11.1] Variante de bas d'estran

Variante ± médiolittorale de bas d'estran sur boues coralliennes sableuses, en relation avec le système dunaire littoral ; une évolution vers une mangrove pionnière est possible, comme le montre l'apparition de quelques plantules de *Ceriops tagal* ou d'*Avicennia marina*, et l'implantation au même niveau topographique de palétuviers épars.



La sansouire de bas d'estran à *Sesuvium portulacastrum* en limite de l'étage médiolittoral sur la rive ouest du chenal nord du Petit Lagon (à gauche) ; ce bourrelet rivulaire pentu passe, un peu plus en amont, à la variante de platier salin de très bas niveau (à droite).

S1.11.2 Variante de platier salin de très bas niveau

SB1.11.2 sur boues calcaires

SK1.11.2 sur karst colmaté

SM1.11.2 mixte

Variante médiolittorale de platier salin (saline), correspondant aux niveaux topographiques les plus bas des sansouires, en relation avec les mangroves comme le montre l'implantation de quelques plantules de *Ceriops tagal*. Surtout présente sur boues calcaires.



Deux exemples de salines de très bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* : à gauche, sur boues calcaires en périphérie du Petit Lagon (on aperçoit les restes secs de la salicorne annuelle, *Salicornia pachystachya*) ; à droite, sur karst récifal dans la lagune nord.

S1.12 Sansouire mozambicaine supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*

SB1.12 Sansouire mozambicaine supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* sur boues calcaires

SK1.12 Sansouire mozambicaine supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* sur karst récifal colmaté

SM1.12 Sansouire supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* mixte

Diagnostic structural : sansouire crassulescente basse (< 30 cm) et ± monostrate, mais passant à une structure herbacée bistrate et plus élevée (jusqu'à 80 cm) dans la variante substeppique ; végétation à base de chaméphytes herbacés succulents et adaptés aux sols sursalés ; recouvrement végétal très variable (15 à 90 %).

Diagnostic écologique : boues calcaires coralliennes influencées par la marée, exceptionnellement inondables mais ± fortement humidifiées, occupant la partie basale de l'étage supralittoral, surmontant le relief karstique lapiazé ; ou karst récifal colmaté et ± imbibé.

Diagnostic flore : *Salsola littoralis*, *Sesuvium portulacastrum*.

Flore compagne : *Halosarcia indica* (≡ *Tecticornia indica*), *Sclerodactylon macrostachyum*.

Correspondance végétation : groupement à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* [Sy-E B, C, D et E ; Sy-E F rattaché].

Sansouire occupant la partie inférieure de l'étage supralittoral, présente à la fois sur karst colmaté et sur boues calcaires, mais mieux développée sur ce dernier substrat. *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* codominent habituellement le tapis végétal, mais dans certains faciès *Sesuvium portulacastrum* peut manquer totalement et *Salsola littoralis* se raréfier.

Quatre variantes selon le niveau topographique et le type de substrat.

S1.12.1 [SK1.12.1 et SM1.12.1] Variante basse pionnière sur karst colmaté

Variante pionnière à la base de l'étage supralittoral sur karst récifal ± colmaté. *Salsola littoralis* est peu développé dans ces conditions et se limite ici à quelques individus (recouvrement < 5 %).

S1.12.2 [SB1.12.2 et SM1.12.2] Variante basse sur boues calcaires

Variante centrale du type d'habitat, présentant une codominance ou une dominance équilibrée des deux succulentes (*Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*). La variante peut constituer une ceinture de physionomie très caractéristique autour ou en arrière de la sansouire médiolittorale.



Deux exemples de sansouire mozambicaine supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* sur boues calcaires : à gauche, sur la bordure du Petit Lagon, en ceinture topographique supérieure (partie droite) de la sansouire médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum* ; à droite, dans la cuvette de boues calcaires de la lagune nord.

S1.12.3 Variante haute substeppique

SB1.12.3 sur boues calcaires
 SK1.12.3 sur karst colmaté
 SM1.12.3 mixte

Variante à caractère substeppique ('sansouire steppe'), occupant des niveaux topographiques plus élevés que les deux variantes précédentes et associée à des situations intermédiaires avec les steppes à *Sclerodactylon macrostachyum* ; des situations écologiques diverses mais ayant en commun une hydromorphie localement accrue dans un contexte topographique plus élevé, paraissent à l'origine de cette variante.

Un exemple de variante haute substeppique, installé sur un bombement de boues calcaires mêlées de sable, au sein d'une cuvette saline médiolittorale bordant le Petit Lagon (mangroves visibles en arrière-plan). Le contexte général très hydromorphe du bombement permet la cohabitation entre la graminée steppique (*Sclerodactylon macrostachyum*) et les succulentes hydromorphes des sansouires de bas niveau.

**S1.12.4 [SB1.12.1 et SM.12.1] Variante haute sur boues calcaires**

Variante de niveau topographique légèrement supérieur à *Salsola littoralis* seul, marquée par la disparition de *Sesuvium portulacastrum*, surtout observée le long de gradients hydromorphes sur substrat homogène de boues calcaires.



La variante haute sur boues calcaires correspond à des peuplements purs de *Salsola littoralis*. Ce type d'habitat n'a été observé que sur boues calcaires toujours au-dessus de la variante basse. Les individus de *Salsola littoralis* y ont un développement bien plus important (en moyenne 20-30 cm de haut) et un aspect de brosses étalées (évoquant les vieilles landes tempérées à Callune).

S1.13 Sansouire mozambicaine supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica*

SB1.13 Sansouire mozambicaine supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* sur boues calcaires
 SK1.13 Sansouire mozambicaine supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* sur karst récifal colmaté
 SM1.13 Sansouire supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* mixte

Diagnostic structural : sansouire crassulescente très basse à basse (ne dépassant souvent pas 15 cm, atteignant parfois 30 cm) et ± monostrate ; végétation à base de chaméphytes herbacés succulents et adaptés aux sols sursalés ; recouvrement végétal variable (30 à 90 %), mais plus souvent dense et supérieur à 60 %, pouvant atteindre 90 % sur boues calcaires..

Diagnostic écologique : boues calcaires coralliennes sursalées surmontant le relief karstique lapiazé, habituellement sèches au moins en surface, exceptionnellement inondables, occupant la partie moyenne de l'étage supralittoral ; ou karst récifal colmaté et ± sec.

Diagnostic flore : *Halosarcia indica* (\equiv *Tecticornia indica*), *Salsola littoralis*.

Flore compagne : *Sclerodactylon macrostachyum*, *Sesuvium portulacastrum*.

Correspondance végétation : groupement à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* [Sy-E H, I, J, K, L ; Sy-E G rattaché].

Sansouire centrale des systèmes (sur boues et sur karst) occupant de vastes superficies dans la plaine intérieure et composant un paysage rose-rouge, parmi les plus spectaculaires de l'île d'Europa. La combinaison variée (imbriquée ou en mosaïque) du bronze doré de *Salsola littoralis* et du rose grisâtre de *Halosarcia indica* ne paraît pas avoir de déterminisme écologique évident, mais pourrait simplement être liée à des dynamiques propres des populations.



À gauche, la sansouire mozambicaine supralittorale de haut niveau illumine de rose-rouge la plaine intérieure de boues calcaires d'Europa. De loin, le contraste avec les steppes vert gris est fort .

À droite, le cliché de profil montre la légère stratification verticale de la sansouire qui résulte d'une architecture différente des deux espèces édifiant la sansouire : *Halosarcia indica* (rose-rouge, au premier plan), *Salsola littoralis* (bronze doré, au second plan). Ces différences sont cependant toutes relatives quand on les compare à la haute strate steppique que forme *Sclerodactylon macrostachyum*. Dans la pratique, on a considéré que ces sansouires étaient monostrates.

Deux variantes selon la position topographique, chacune avec des faciès variés, selon le recouvrement relatif des différentes espèces.

S1.13.1 Variante de transition basse à *Sesuvium portulacastrum*

SB1.13.1 sur boues calcaires

SK1.13.1 sur karst colmaté

SM1.13.1 mixte

Variante hydromorphe de niveau topographique moyen, généralement associée à des sols compactés à faible profondeur, entraînant une plus longue stagnation des eaux ; parfois inscrite dans un gradient hydromorphe court et \pm télescopé.



Deux exemples de la variante basse de transition inscrites dans des gradients topographiques et hydromorphes raccourcis et ± télescopés sur la bordure occidentale de la mangrove d'Europa : à gauche, sur substrats mixtes (boues et karst), à droite, sur karst récifal colmaté.

S1.13.2 Variante type

SB1.13.2 sur boues calcaires

SK1.13.2 sur karst colmaté

SM1.13.2 mixte

Variante centrale, composant un type d'habitat à la fois bien caractérisé et bien marqué dans le paysage tant sur boues calcaires que sur karst colmaté, même si c'est au niveau de la plaine intérieure sur boues calcaires que ces sansouires salées prennent une extension spectaculaire.



Deux faciès bien différents de la variante type : rose et dense à *Halosarcia indica* dominant sur boues calcaires (à gauche), ouvert et bronze à *Salsola littoralis* dominant sur boues et karst mêlés.

S2 Steppes coralliennes salées mozambicaines

[SB1 Steppes coralliennes salées mozambicaines sur boues calcaires]

[SK1 Steppes coralliennes salées mozambicaines sur karst colmaté]

[SM1 Steppes coralliennes salées mozambicaines mixtes]

Diagnostic flore : *Sclerodactylon macrostachyum*, *Halosarcia indica* (≡ *Tecticornia indica*), *Salsola littoralis*, *Sesuvium portulacastrum*

Les **steppes coralliennes salées** d'Europa doivent leur **physionomie très saillante** dans les paysages d'Europa et qui n'a guère échappé aux différents observateurs, à une **puissante graminée cespiteuse**, *Sclerodactylon macrostachyum*.



Une touffe vigoureuse de *Sclerodactylon macrostachyum* : exemple parfait de cespite en boule. Sur les boues calcaires sursalées de la plaine intérieure, la steppe reste très ouverte et chaque cespite de *Sclerodactylon* présente une symétrie rayonnante équilibrée et complète. L'allure très décorative de cette graminée est cependant contrebalancée par son caractère agressif. En effet, les feuilles coriaces et sclérifiées se terminent en pointe vulnérante rendant pénible la progression dans ces steppes dès qu'elles se densifient.

Outre des possibilités de reproduction sexuée \pm efficaces, *Sclerodactylon macrostachyum* produit des pousses végétatives qui permettent à la plante une colonisation rapide et efficace.



Deux modes de reproduction contribuent au développement important des steppes à *Sclerodactylon* à Europa : sexuée (à gauche, inflorescence) et végétative (à droite, chaumes donnant naissance à un faisceau de jeunes innovations s'enracinant au contact du sol). La part exacte de la reproduction sexuée n'est pas établie ; à l'inverse, dans les milieux sursalés, hostiles aux germinations, la viviparie assure un succès reproducteur régulier.

Sinon le **reste de la flore** des steppes salées est, pour l'essentiel, **celle des sansouires** de niveau moyen, c'est-à-dire *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* ; très rarement, *Sesuvium portulacastrum* peut aussi y être observé.

Il existe à la fois une **continuité écologique, floristique et morphologique entre les sansouires et les steppes salées** qui relaient les premières dans la partie supérieure de l'étage supralittoral. Une bonne part de ce qui est appelé "steppe" est en fait une structure bistrate associant une strate haute "steppique" de *Sclerodactylon macrostachyum* et une strate basse de sansouire à *Halosarcia indica* et *Salsola littoralis*. On pourrait parler plus justement à propos de ce type de formation de 'steppe-sansouire'. Lorsque la longueur du gradient hydromorphe le permet, on observe une régression progressive des plantes de sansouire au sein des steppes salées et à partir d'un certain seuil topographique (variable et non définissable avec précision), de véritables steppes graminéennes 'pures', monostrates hautes, \pm réduites au seul *Sclerodactylon macrostachyum*.



Deux steppes sur boues calcaires structurellement et floristiquement très différentes, bien que codant à la même physionomie steppique générale pour un observateur non averti : bistraté et plurispécifique à strate basse de sansouire bien développée (à gauche), monostaté et paucispécifique, voire monospécifique (à droite).

En limite supérieure de l'étage supralittoral, sous une apparente homogénéité morphologique d'ensemble imposée par *Sclerodactylon*, la flore des steppes change radicalement avec l'arrivée d'*Ipomoea pes-caprae*, *Fimbristylis* sp.¹⁷ et *Chamaesyce* sp.¹⁸ et la disparition complète des plantes de sansouires. On passe alors à une **steppe subsalée** qui **termine le gradient topographique de l'étage supralittoral** d'Europa, aussi bien sur boues calcaires que sur karst récifal colmaté.



Flore discriminante des steppes subsalées en limite de l'étage supralittoral : *Ipomoea pes-caprae* (la Patate à Durand) caractéristique de la steppe subsalée sur karst récifal (à gauche), *Chamaesyce* sp. et *Fimbristylis* sp. formant la strate basse de la steppe subsalée sur boues calcaires.

Compte tenu de l'aire restreinte à l'ouest de l'océan Indien de *Sclerodactylon macrostachyum* (Madagascar, Europa, Juan de Nova, Glorieuses, Seychelles coralliennes, Sud de la Tanzanie) et de la flore à caractère mozambicain (*Salsola littoralis*) ou malgache (*Chamaesyce* sp.) qui les accompagnent, ces steppes salées ± hydromorphes sur matériaux coralliens d'Europa ont, tout comme les sansouires pures, une **aire mozambicaine restreinte**. Parallèlement aux sansouires d'Europa, cet ensemble sera désigné ici sous le nom de "steppes salées mozambicaines". Compte tenu de leur développement sur matériaux coralliens hypercarbonatés, les steppes salées coralliennes mozambicaines

¹⁷ Les populations de *Fimbristylis* d'Europa appartiennent au complexe de *F. cymosa* R. Br. dont la systématique est entièrement à revoir dans l'ensemble de l'océan Indien.

¹⁸ Voir note infrapaginale n° 11.

d'Europa sont a priori des habitats uniques, bien que les types de végétation qui les colonisent se retrouvent sous des formes proches sur la côte ouest de Madagascar, à Juan de Nova, aux Glorieuses et aux Seychelles coralliennes.

On retrouve également des steppes à *Sclerodactylon macrostachyum* dans d'autres milieux d'Europa : steppes dunaires supralittorales à *Chamaesyce* sp., steppes adlittorales à *Psiadia altissima* agg.

Deux ensembles principaux de steppes coralliennes, occupant des niches topographiques bien distinctes, se relaient le long des gradients hydromorphe, topographique et salin d'Europa.

S2.11 Steppe salée mozambicaine supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum*

SB2.11 Steppe salée mozambicaine supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* sur boues calcaires

SK2.11 Steppe salée mozambicaine supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* sur karst colmaté

SM2.11 Steppe salée mozambicaine supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* mixte

Diagnostic structural : steppe graminéenne haute (± 80 cm) ouverte, monostrate ou bistrate à strate basse de chaméphytes herbacés succulents ; recouvrement végétal variable (15 à 80 %), mais le plus souvent moyen à subdense (40 à 75 %).

Diagnostic écologique : boues calcaires salées surmontant le relief karstique lapiazé, sèches à faiblement imbibables en profondeur, exceptionnellement inondables, occupant la partie supérieure de l'étage supralittoral ; ou karst récifal colmaté et \pm sec.

Diagnostic flore : *Sclerodactylon macrostachyum*, *Halosarcia indica* (\equiv *Tecticornia indica*), *Salsola littoralis*.

Flore compagne : *Psiadia altissima* agg., *Sesuvium portulacastrum*.

Correspondance végétation : groupement à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* [Sy-E M, N, O, P et Q].

Steppe 'centrale' des systèmes (sur boues et sur karst) occupant de vastes superficies dans la plaine intérieure et composant un paysage gris bleuté très caractéristique de steppe rigide et piquante.

Sous cette tonalité steppique, plutôt monotone, cette steppe s'inscrit en fait dans un gradient morphologique progressif, parallèle au gradient d'hydromorphie et passe de la steppe bistrate, riche en chaméphytes succulents (*Halosarcia indica*, *Salsola littoralis*), à la strate monostrate et souvent monospécifique de *Sclerodactylon macrostachyum*.

Sur karst colmaté, la steppe est nettement moins luxuriante et plus basse.



Deux physiognomies typiques des steppes salées supralittorales de la plaine intérieure d'Europa : à gauche, haute et espacée sur boues calcaires fortement salées, à droite, plus basse et plus serrée sur karst récifal colmaté.

Deux variantes selon la position topographique.

S2.11.1 Variante hydromorphe bistrata de steppe sansouire

SB2.11.1 sur boues calcaires

SK2.11.1 sur karst colmaté

SM2.11.1 mixte

Variante légèrement hydromorphe en relation avec les sansouires de la partie moyenne de l'étage supralittoral, occupant de vastes espaces sur boues coralliennes et sur karst colmaté. Nombreux faciès ou sous-variantes (non codifiés) selon le développement ± important de la strate basse de sansouires et la dominance, dans cette strate, de *Salsola littoralis* ou de *Halosarcia indica*.

S2.11.2 Variante sèche monostrate

SB2.11.2 sur boues calcaires

SK2.11.2 sur karst colmaté

SM2.11.2 mixte

Variante sèche monostrate, située légèrement au-dessus des steppes sansouires précédentes, et marquant l'extinction du domaine écologique des espèces de sansouires.

S2.12 [SB2.12] Steppe subsalée mozambicaine supralittorale sur boues calcaires à *Chamaesyce* sp. et *Sclerodactylon macrostrachyum*

Diagnostic structural : steppe graminéenne assez haute (50-80 cm), assez dense (recouvrement végétal de 70 à 85 %), bistrata, à strate herbacée basse ne dépassant pas 20 cm de haut.

Diagnostic écologique : boues calcaires subsalées surmontant le relief karstique lapiazé, sèches, en limite de l'étage supralittoral.

Diagnostic flore : *Sclerodactylon macrostrachyum*, *Chamaesyce* sp., *Fimbristylis* sp..

Flore compagne : *Panicum* cf. *voeltzkowii*

Correspondance végétation : groupement à *Chamaesyce* sp. et *Sclerodactylon macrostrachyum* [Sy-E R et S] ; groupement à *Panicum* cf. *voeltzkowii* et *Sclerodactylon macrostrachyum* [Sy-E T].

Steppe périphérique du système sur boues calcaires, à caractère subsalé et représentant la limite supérieure de l'étage supralittoral.

Steppe bistrata avec une strate basse pelousaire à *Chamaesyce* sp. et *Fimbristylis* sp., observée uniquement sur les marges de la plaine intérieure d'Europa.



La steppe subsalée en limite de l'étage supralittoral sur le pourtour de la grande plaine intérieure : aspect général (à gauche) et détail de la strate basse à *Chamaesyce* sp. et *Fimbristylis* sp. (à droite).

Deux variantes selon le degré de compacité du sol.

S2.12.1 [SB2.12.1] **Variante type**

Variante centrale, sur boues coralliennes \pm compactées, mais sans horizon 'marneux' très compact.

S2.12.2 [SB2.12.2] **Variante sur boues compactées à *Panicum* cf. *voeltzkowii***

Variante très localisée observée sur des boues compactées de la plaine intérieure, à strate basse riche en *Fimbristylis* sp. et *Panicum* cf. *voeltzkowii*. Sous une boue pulvérulente limono-argileuse, peu épaisse (\pm 2 cm) très fine, légèrement humifère, beige gris clair, le sol possède un horizon "marneux" très compact (couteau non enfonçant), à effet probable de 'dalle marneuse'.

S2.13 [SK2.13] **Steppe subsalée mozambicaine supralittorale sur karst récifal à *Ipomoea pes-caprae* et *Sclerodactylon macrostachyum***

Diagnostic structural : steppe graminéenne assez haute (50-80 cm), ouverte à assez dense (recouvrement végétal de 45 à 85 %), bistraté, à strate herbacée basse ne dépassant pas 20 cm de haut.

Diagnostic écologique : karst récifal colmaté, sec, en limite de l'étage supralittoral.

Diagnostic flore : *Sclerodactylon macrostachyum*, *Fimbristylis* sp., *Ipomoea pes-caprae*.

Flore compagne : *Chamaesyce* sp.

Correspondance végétation : groupement à *Ipomoea pes-caprae* et *Sclerodactylon macrostachyum* [Sy-E U et V].

Steppe périphérique du système sur karst récifal colmaté, à caractère subsalé et représentant la limite supérieure de l'étage supralittoral.

Steppe à stratification complexe, \pm bistraté à échelonnée, observée uniquement sur les marges de la plaine intérieure d'Europa.

Deux variantes.

S2.13.1 [SK2.13.1] **Variante type**

Variante type, sans tonalité adlittorale marquée.



Structure et aspect général de la steppe subsalée sur karst récifal à *Ipomoea pes-caprae* (que l'on peut distinguer ici avec son feuillage vert clair parmi les touffes de *Sclerodactylon macrostachyum*).

La silhouette de jeunes euphorbes (*Euphorbia stenoclada*) en arrière-plan rappelle la position supralittorale/adlittorale limite de ce type d'habitat.

S2.13.2 [SK2.13.2] **Variante de transition à *Psiadia altissima* agg.**

Variante de transition vers les steppes adlittorales sèches à *Psiadia altissima* agg. et *Sclerodactylon macrostachyum*. Son positionnement aux confins des domaines supra- et adlittoral n'est pas évident compte tenu de la pauvreté de la flore. La balance paraît cependant pencher vers le domaine supralittoral par la présence de *Chamaesyce* sp.



À un niveau à peine supérieur à la steppe subsalée type, l'introggression de *Psiadia altissima* agg. annonce la transition vers l'étage littoral (à gauche). L'étage adlittoral commence réellement avec le mattoral à *Psiadia altissima* agg. et le bush pionnier à *Euphorbia stenoclada* que l'on peut voir, à droite, juste au-dessus de cette steppe de transition.

CLEF DE DÉTERMINATION DES HABITATS

Clé de détermination des principaux types d'habitats des systèmes de sansouires et steppes coralliennes d'Europa

(N.B. - Voir la typologie détaillée pour l'identification des autres variantes)

Présence d'une strate herbacée haute (60-80 cm, voire plus) à base d'une grande graminée (*Sclerodactylon macrostachyum*) croissant en touffes épaisses (cespites), à recouvrement supérieur à 5 % [Steppes, steppes sansouires, sansouires steppes]

Strate haute à *Sclerodactylon* épars (recouvrement <20%) associée à un tapis ± recouvrant de *Sesuvium portulacastrum*, dominant ou codominant.

S1.12.3 Variante haute substeppique de la Sansouire supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*

Sesuvium portulacastrum absent à épars (recouvrement < 5 %). Strate haute à *Sclerodactylon* recouvrante (> 20 %), souvent dominante ou codominante.

Steppe monostrate haute à *Sclerodactylon* seul, ou submonostrate avec une strate herbacée basse limitée à quelques pieds isolés (recouvrement < 5 %)

S2.11.2 Variante sèche monostrate de la Steppe salée supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostrachyum*

Steppe bistrate, à strate basse ± développée (> 5 %).

Steppe sansouire à strate basse constituée de plantes halophiles de sansouires : *Halosarcia indica*, *Salsola littoralis*.

S2.11.1 Variante hydromorphe bistrate de steppe sansouire de la Steppe salée supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostrachyum*

Steppe pelousaire à plantes de sansouires absentes et strate basse riche en *Fimbristylis* sp.

sur boues coralliennes.

S2.12 Steppe subsalée supralittorale sur boues calcaires à *Chamaesyce* sp. et *Sclerodactylon macrostrachyum*

sur karst récifal colmaté.

S2.13 Steppe subsalée supralittorale sur karst récifal à *Ipomoe pes-caprae* et *Sclerodactylon macrostrachyum*

Strate herbacée haute absente ou à recouvrement inférieur à 5 % [Sansouires mozambicaines]

Sansouires de très bas niveau topographique, aux limites des domaines médio- et supralittoral, souvent un peu inondables à chaque marée. Dominance de *Sesuvium portulacastrum*, souvent seul, rarement avec *Salicornia pachystachya*. Plantules de palétuviers éventuellement présentes, *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica* absents.

S1.11 Sansouire médiolittorale à *Sesuvium portulacastrum*

Sansouires supralittorales, au-dessus du niveau moyen des hautes mers. *Salsola littoralis* et/ou *Halosarcia indica* toujours présents, *Sesuvium portulacastrum* présent ou non.

Halosarcia indica absent ou rare (recouvrement < 5 %), exceptionnellement plus recouvrant (< 10 %), mais alors nettement dominé par les autres espèces.

S1.12 Sansouire supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*

Halosarcia indica abondant (recouvrement généralement > 25 %), rarement inférieur mais alors *Sesuvium portulacastrum* absent ou limité à quelques pieds épars

S1.13 Sansouire supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Halosarcia indica*

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT L. 1971. – Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar (Madagascar). III. – Les «sansouires» et les marais. *Annales de l'Université de Madagascar* **8** : 81-94.
- BOSSER J. 1952. - Note sur la végétation des îles Europa et Juan de Nova. *Le Naturaliste Malgache* **4** (1) : 41-42.
- BOULLET V. 2003. – *Réflexions sur la notion d'habitat d'espèce végétale*. Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux et Ministère de l'Écologie et du Développement Durable, 71 p.
- BRENAN J.P.M. 1988. - *Chenopodiaceae*, in LAUNERT E. (Ed.), *Flora Zambesiaca* **9**(1) : 133-161, London.
- BRIDGEWATER P.B. 1982. - Phytosociology of coastal salt-marshes in the mediterranean climatic region of Australia. *Phytocoenologia* **10** : 257-296.
- CAPURON R. 1966. - Rapport succinct sur la végétation et la flore de l'île Europa. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, N.S., A (Zool.), **41** : 19-21.
- CHAPMAN V.J. 1974. – *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*. Second, Supplemented Reprint Edition, J. Cramer, Vaduz, (92) + 392 p.
- DA LAGE A. & MÉTAILLIÉ G. 2000. – *Dictionnaire de biogéographie végétale*. 579 p., CNRS Éditions, Paris.
- DELÉPINE R., MAUGÉ L.-A., PADOVANI A. & Service Météorologique de la Réunion 1976. – Observations écologiques et climatologiques dans les îles Europa, Glorieuses, Tromelin, in *Biologie marine et exploitation des ressources de l'océan Indien occidental*, Communications présentées au Colloque Commerson La Réunion 16-24 Octobre 1973, *Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M.* **47** : 81-112, 1 carte h.t.
- DIERSCHKE H. 1994. – *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. 683 p., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FOSBERG F.R. 1971. – Preliminary survey of Aldabra vegetation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **260** : 215-225.
- FOSBERG F.R. & RENVOIZE S.A. 1980. - *The Flora of Aldabra and neighbouring islands*. Kew Bulletin Additional Series VII, 358 p.
- FRIEDMANN F. 1994. – *Flore des Seychelles – Dicotylédones*. Collection Didactiques, Éditions de l'Orstom, Paris, 663 p.

- KNAPP R. 1973. – *Die Vegetation von Afrika (unter Berücksichtigung von Umwelt, Entwicklung, Wirtschaft, Agra- und Forstgeographie)* [The Vegetation of Africa]. Fischer, Stuttgart, 626 p.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P. 1997. – *Flore et végétation de Madagascar*. A.R.G. Gantner Verlag, Vaduz, 687 p.
- LEBIGRE J.-M. 1997. – Les marais à mangrove du sud-ouest de Madagascar, in : LEBIGRE J.-M. (coord.), *Milieus et sociétés dans le sud-ouest de Madagascar*. Collection «Îles et archipels», **23** : 135-241. CRETECH, Bordeaux.
- LECORRE M. & JOUVENTIN P. 1997. – Ecological significance and conservation priorities of Europa Island (Western Indian Ocean), with special reference to seabirds. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* **52** : 205-220.
- LEGRIS P. 1963. - La végétation de l'Inde. Écologie et flore. *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry* **6** : 1-596, 32 fig., 21 cartes, 20 pl.
- MOSS, D. & DAVIES C., 1996 – *Habitat classification. Proposal for a European Classification*. European Environment Agency, European Topic Centre on Nature Conservation, 1996 Work programme : Task 7.4.2., draft, 35 p. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- MUELLER-DOMBOIS D. & FOSBERG R.F. 1998. - *Vegetation of the Tropical Pacific Islands*. Springer-Verlag, New York, Ecological Studies, vol. 132, 733 p., 521 illustr. (436 en couleurs).
- RAMEAU, J.C., 2001 – De la typologie CORINE Biotopes aux habitats visés par la Directive Européenne 92/43. *Le Réseau Natura 2000 en France et dans les pays de l'Union Européenne et ses objectifs*, Coll. Intern., Metz, 5 et 6 décembre 2000 : 57-63.
- SHEPHERD K.A. & WILSON P.G. 2007. – Incorporation of the Australian genera *Halosarcia*, *Pachycornia*, *Sclerostegia* and *Tegicornia* into *Tecticornia* (Salicornioideae, Chenopodiaceae). *Australian Systematic Botany* **20** : 319–331
- THOMASSON M. 1981. – Groupements végétaux de la plaine de Tuléar : marais, alluvions récentes et sols salés. *Madagascar, Revue de Géographie* **39** : 83-107.
- THOMASSON M. & THEODORE G. 1993. – La végétation des sols récents dans le Sud-Ouest de Madagascar : exemple de Tuléar. I – La série halophile ou série des sansouires. *Bulletin d'Écologie* **24**(2-3-4) : 167-178.

TYPOLOGIE DÉTAILLÉE DE LA VÉGÉTATION ET DES HABITATS DE L'ÎLE D'EUROPA

Fascicule 2

Systemes de sansouires et steppes salées coralliennes

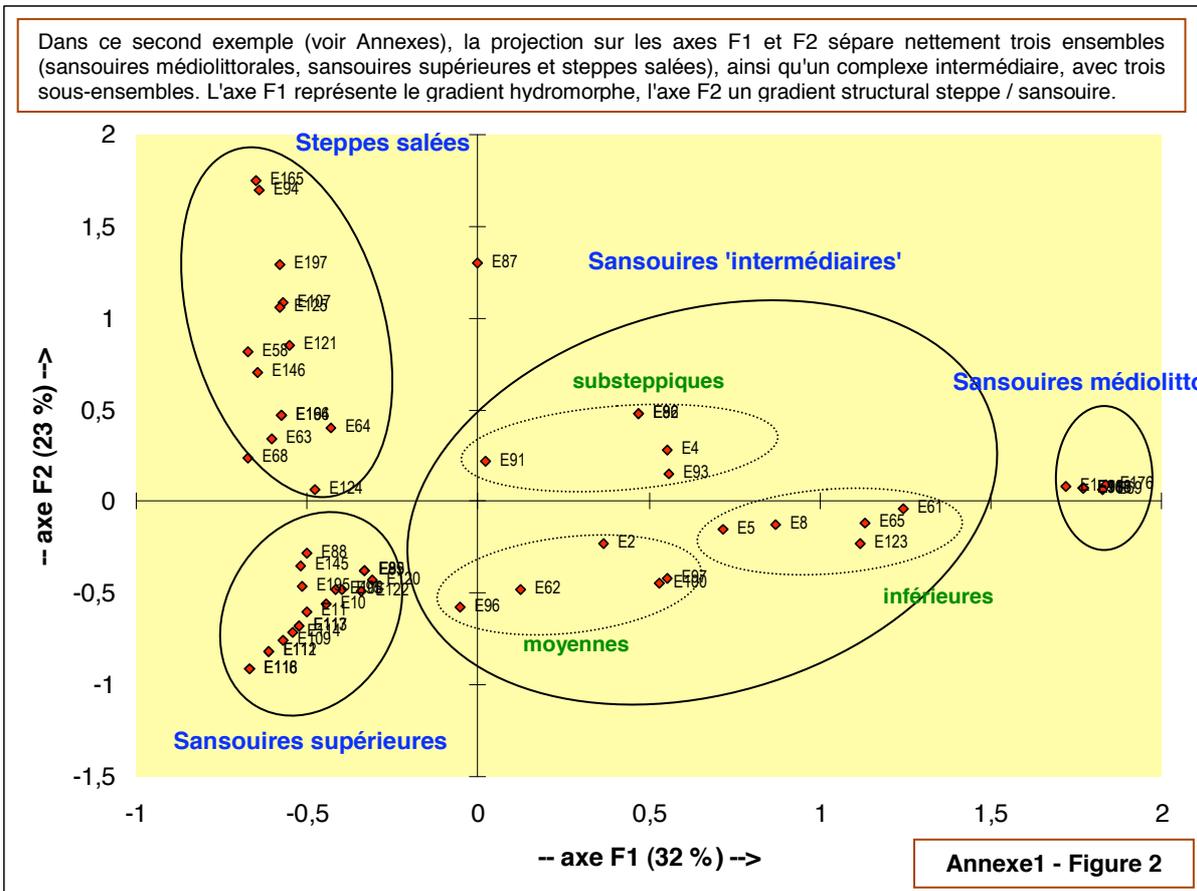
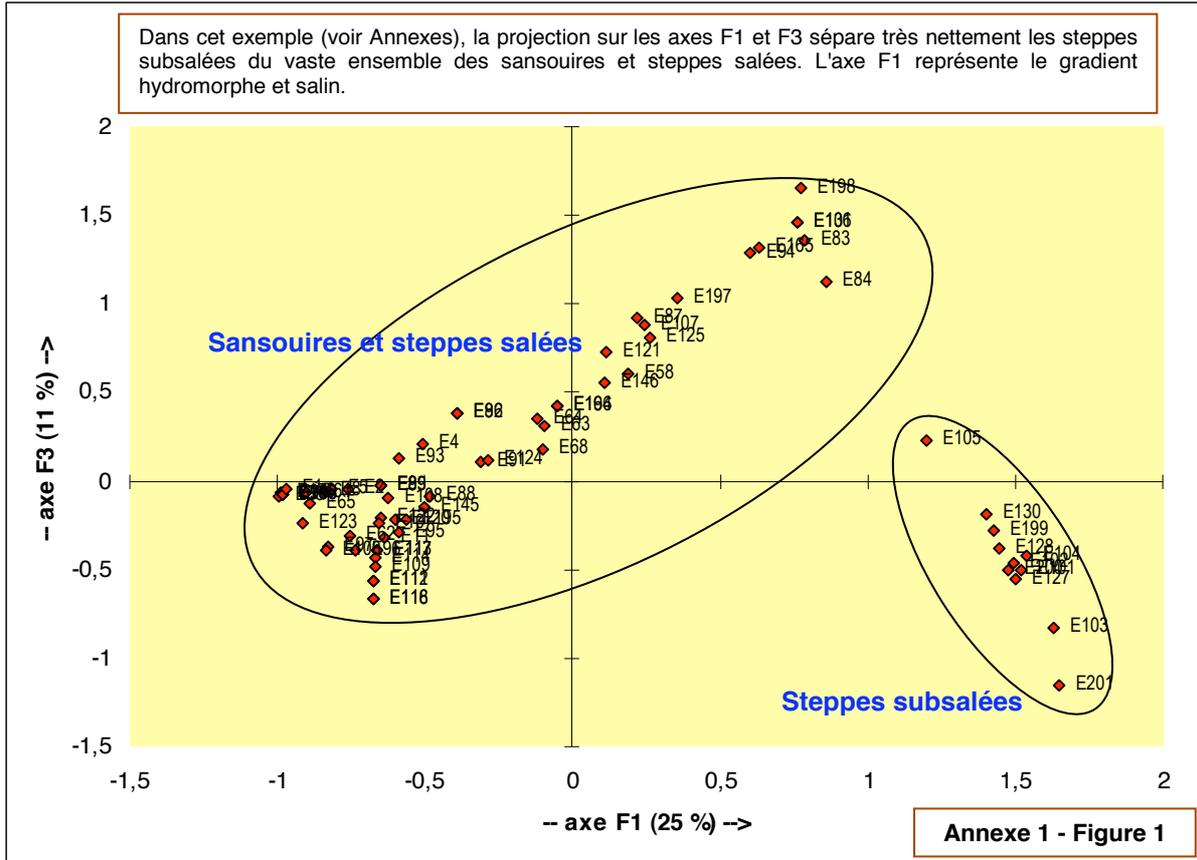
ANNEXES

Annexe 1 – Exemples de résultats de l'analyse multifactorielle (Statbox Pro 6.6) :

- Figure 1- Analyse factorielle des correspondances (AFC) des 74 relevés des systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa (steppes subsalées incluses). Projection sur les axes F1 et F3, affichage uniquement des relevés.
- Figure 2 - Analyse factorielle des correspondances (AFC) des 63 relevés des systèmes de sansouires et steppes salées (*sensu stricto*) coralliennes d'Europa (steppes subsalées exclues). Projection sur les axes F1 et F2, affichage uniquement des relevés.

Annexe 2 – Classification ascendante hiérarchique des 74 relevés des systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa.

Annexe 3 – Tableau phytosociologique des systèmes de sansouires et steppes salées coralliennes d'Europa.



ANNEXE 2 - SANSOIRES ET STEPPES SALÉES D'EUROPA (74 relevés)
CLASSIFICATION ASCENDANTE HIÉRARCHIQUE (Statbox Pro 6.6 – Corrélation de Pearson, Lien moyen, Similarité)
 N.-B. - Les syntaxons élémentaires (Sy-E) sont marqués au noeud par leur code lettré en rouge (voir, dans le texte, les rubriques "Correspondance végétation").

