

Résumé

La végétation de l'île Europa (canal du Mozambique).

1 - Sansouïres et steppes salées

La végétation de l'île Europa est restée longtemps méconnue, comme celle des autres îles coralliennes tropicales du canal du Mozambique (Juan de Nova, Glorieuses). Nous présentons ici les premiers résultats des investigations phytosociologiques menées en 2006 et 2011 dans l'île. Ce volet est consacré aux sansouïres et steppes salées qui constituent l'un des paysages et écosystèmes majeurs d'Europa. Plusieurs associations nouvelles sont décrites et un premier cadre synsystématique des végétations de sansouïres paléotropicales est proposé pour l'ouest de l'océan Indien.

Mots clés : Europa, îles Éparses, Canal du Mozambique, atoll, végétation, sansouïre, phytosociologie.

Abstract

The vegetation of the island of Europa (channel of Mozambique).

1 - salt marshes and steppes

Like that of the other tropical coral islands of the channel of Mozambique (Juan de Nova, Glorieuses), the vegetation of the island of Europa remained ignored for a long time. We present here the first results of the phytosociological investigations carried out in 2006 and 2011 on this island. This part is devoted to the salt marshes and steppes which constitute one of the landscapes and major ecosystems from Europa. Several new associations are established and a first synsystematical framework of the paleotropical vegetations of salt marshes of the west of the Indian Ocean is proposed.

Key words: Europa, Scattered Islands, Mozambique Channel, atoll, vegetation, saltmarsh, phytosociology.

La végétation de l'île Europa (canal du Mozambique). 1 - Sansouïres et steppes salées

Vincent BOULLET¹

¹ Vourlhac
43230 Frugières-le-Pin
(France)



Photo ci-contre

Aspect général des sansouïres
de la cuvette centrale d'Europa.

Introduction

L'île Europa est une petite île tropicale de l'océan Indien, isolée dans la partie sud du canal du Mozambique, à 300 km environ de Madagascar et 500 km du Mozambique. Territoire français depuis

1896, elle fait partie avec quelques autres îles coralliennes de l'ouest de l'océan Indien (Juan de Nova, Bassas da India, Glorieuses, Tromelin) du groupe des îles Éparses, aujourd'hui sous administration des Terres australes et antarctiques françaises.

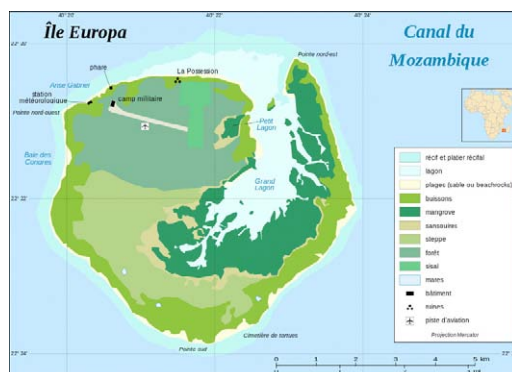


Figure 1

Carte simplifiée d'occupation
du sol de l'île Europa [Source
: *Europa Island simplified land
cover map-fr*, Éric Gaba et
Bruno Navez, mai 2008]

Comme d'autres îles du canal du Mozambique, Europa a très probablement pour fondation un ancien volcan océanique, sur lequel s'est développée une couronne corallienne, presque circulaire, d'âge karimbolien (90 000 BP) (BATTISTINI 1966, DELÉPINE *et al.* 1976). D'environ 28 km² de superficie, l'île est occupée en son centre par une vaste dépression soumise aux marées, constituée d'un lagon frangé de mangroves, et rolongé sur ses marges de sansouïres¹ et de steppes graminéennes, baignées par les seules hautes mers (Fig. 1).

Cette dépression centrale, héritée du lagon originel karimbolien, est partiellement entourée d'une ceinture surélevée de calcaire corallien, formation karstique correspondant aux restes d'une ancienne caye, de largeur variable (100 m à 2 km au nord) et plus haute de quelques dizaines de centimètres seulement (BATTISTINI 1966). La présence de nombreuses microcavités à la surface du karst récifal et de roches champignons traduit l'intense dissolution du karst corallien, à l'origine de la formation de la dépression centrale et de son lagon. Un cordon dunaire cerne l'ensemble de l'île et crée les seuls éléments de relief, pouvant atteindre une altitude d'environ 8 m (LE CORRE & JOUVENTIN 1997).

Le climat de l'île est sec, avec un bioclimat de type semi-aride (pluviosité moyenne annuelle de 540 mm/an, température moyenne annuelle de 21.4°), un régime général d'alizés de sud-est et une longue période de sécheresse de 7 mois (pluviosité mensuelle inférieure à 30 mm) (Fig. 2). La saison des pluies (de novembre à mai) consiste principalement en épisodes violents, orageux ou cycloniques.

La colonisation humaine d'Europa a été limitée par les contraintes climatiques, maritimes et biologiques. Les essais de colonisation au cours de la seconde moitié du XIX^e et début du XX^e ont été de courte durée et semés d'échecs, probablement par manque d'eau douce (PAULIAN 1950, LE CORRE & JOUVENTIN 1997) ; il n'en subsiste plus guère que quelques plantations de sisal à l'abandon. L'occupation plus stable de l'île n'est que récente (années 1950-1970) et liée aux activités météorologiques, militaires et scientifiques (CACERES 2003).

Une escale à Europa, le 28 avril 1859, de l'expédition de Speke et Grant à la découverte des sources du Nil est à l'origine de la toute première indication naturaliste et la première mention de sansouïres : « *a small island of coralline, covered with salsolacious shrubs, and tenanted only by sea-birds, owls, finches, rats and turtles* » (SPEKE 1863). La connaissance de la flore de l'île s'est longtemps limitée à une succession d'observations botaniques succinctes, à la suite de séjours généralement brefs dans l'île ou de l'examen du matériel végétal ramené au cours d'autres missions : VOELTZKOW 1904, PERRIER DE LA BÂTHIE 1921, POISSON 1923, DECARY 1937, PAULIAN 1950, BOSSER 1952, CAPURON 1966, BATTISTINI 1966, DELÉPINE *et al.* 1976, LE CORRE & JOUVENTIN 1997. La connaissance approfondie de la flore de l'île débute en fait avec les missions d'inventaire du Conserva-

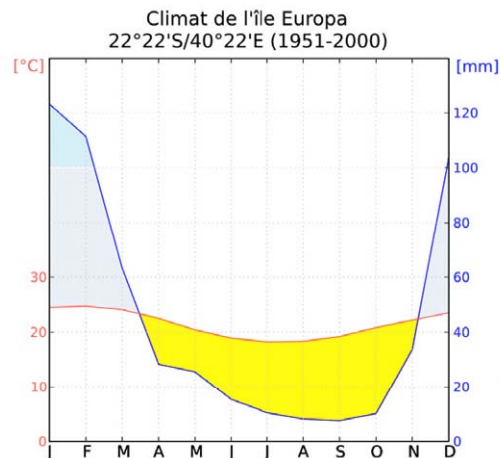


Figure 2
Diagramme ombrothermique de l'île d'Europa [Source : données Météo France in CACERES 2003]

toire botanique national de Mascarin (V. Boulet 2006, V. Boulet, J. Hivert et L. Gigord 2011, J. Hivert 2013). Plusieurs synthèses sur la flore de l'île ont été présentées (BOULLET 2006 et 2010) et le dernier bilan établi (CBN Mascarin, septembre 2013) indique 90 espèces de flore vasculaire dont 46 (51 %) sont indigènes.

Quant à la végétation de l'île d'Europa, elle n'a fait l'objet d'aucune étude détaillée. Les grands ensembles de végétation ont été présentés par CAPURON (1966) et leurs relations écologiques et géomorphologiques précisées par BATTISTINI (1966) et surtout DELÉPINE *et al.* (1976). Ces derniers publient une carte précise des biocénoses de l'île, s'appuyant à la fois sur des données géomorphologiques et végétales. Cette carte, dont LE CORRE et JOUVENTIN (1997) ont établi une version simplifiée, donne un premier cadre d'ensemble aux habitats et formations végétales de l'île. Enfin, diverses informations utiles concernant la végétation et les habitats d'Europa peuvent également être extraites des travaux publiés antérieurement (VOELTZKOW 1904, PERRIER DE LA BÂTHIE 1921, POISSON 1923, DECARY 1937, PAULIAN 1950, BATTISTINI 1966).

L'objectif de ce travail, s'inscrivant dans un plus large projet d'étude de la végétation des îles Éparses, est de fournir une première typologie et description de la végétation de l'île. Il fait suite à une première mission botanique (24 mai au 3 juin 2006), complétée par un bref séjour en 2011, et la réalisation de deux études typologiques d'habitats sur les mangroves, les sansouïres et les steppes salées de l'île (BOULLET 2008a, 2008b). Au total, 242 relevés phytosociologiques et 50 transects ont été réalisés, permettant de dégager neuf grands systèmes de végétation, se répartissant en deux groupes :

1 « sansouïre » (ou « sansouire ») vient d'un terme provençal (« sansouiro ») désignant à l'origine un « terrain qui se couvre d'efflorescences salines pendant les grandes chaleurs » ou par métonymie la « plante » ou « salicor » qui y croît (MISTRAL 1979) ; en biogéographie, il s'applique aux prairies halophiles du littoral méditerranéen dominées par des salicornes vivaces (DA LAGE & MÉTALLIÉ 2000, GÉHU 2006). Plus précisément, il a pris le sens de formations végétales à dominance de chaméphytes ou nanophanérophites crassulescents, typiques des sols salés de la Méditerranée. Cette utilisation a été par la suite étendue à des formations semblables ailleurs dans le monde (par exemple à Madagascar, BIGOT 1971). À l'usage, sansouïre désigne aujourd'hui indistinctement aussi bien la formation végétale que l'habitat portant ces formations. Le terme de « marais salin » (HERVIEU 1966), correspondant à l'anglais « salt marsh » et s'appliquant à l'habitat, est rarement utilisé. La notion de « pré salé » doit, comme l'on fait BARDAT *et al.* (2004) pour le Prodrome des végétations de France, être préférentiellement utilisée pour les végétations à dominante d'hémicryptophytes, souvent des graminées.

• **groupe littoral (correspondant aux étages médiolittoral et supralittoral) :**

- système médiolittoral de mangroves lagunaires, d'aspect assez homogène, mais présentant une certaine diversité en fonction des conditions hydrodynamiques, de substrat, de salinité et d'exondation ;
- système médio- à supralittoral de sansouïres et steppes salées lagunaires tropicales (« marais salins » crassulescents) développé sur boues coralliennes ;
- système supralittoral de sansouïres et steppes salées à *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus, installé souvent en lien étroit avec le précédent sur le relief karstique plus ou moins ennoyé de boues coralliennes ;
- système littoral sableux, variable et diversifié selon la morphologie et la dynamique des plages et des dunes bordières ; il occupe une bonne partie des rivages d'Europa ;
- système supralittoral sur calcaires et blocailles coralliens, souvent plus ou moins recouverts de sables et pouvant alors passer au système précédent ;
- système littoral sur graviers et galets coralliens, uniquement observé à la pointe sud-est de l'île ;

• **groupe intérieur (correspondant à l'étage adlittoral), marqué par la présence constante d'une euphorbiacée arborescente, *Euphorbia stenoclada* Baill. :**

- système rocheux sur karst corallien brut, encore marqué par une nette influence maritime présentant des caractères supralittoraux et adlittoraux intermédiaires ;
- système adlittoral sur plateau récifal fossile et caye grésifiée ;
- système dunaire adlittoral fragmentaire, correspondant au soufflage intérieur de nappes sableuses de la dune bordière.

Le présent travail s'attache à la description des végétations des systèmes de sansouïres et steppes salées sur boues coralliennes et karst récifal. L'analyse phytosociologique paysagère de ces systèmes sera exposée dans un second volet.

Méthodes

Les systèmes de sansouïres et de steppes salées d'Europa ont fait l'objet d'une analyse phytosociologique selon les méthodes bien connues de la phytosociologie sigmatiste moderne (DIERSCHKE 1994). 76 relevés phytosociologiques (de surface libre, réalisés dans de conditions strictes d'homogénéités morphologique, floristique et stationnelle), brossant les différents aspects de ces systèmes et 12 transects associés de végétation ont été réalisés au cours d'une mission en mai-juin 2006, complétée par une courte visite en avril 2011.

Les principales informations écologiques, outre la pente et l'exposition, ont été la position topographique par rapport à la zone intertidale, le type de substrat, l'épaisseur des matériaux sédimentaires coralliens, les activités biotiques (notamment des crabes).

La matrice des données (tableau phytosociologique brut) a été analysée par méthodes numériques de classification (CAH) et d'ordination (AFC) sur Statbox Pro 6.6 et Ginkgo (Système d'analyse multivariée de M. de Cáceres, Université de Barcelone, Espagne).

Les classifications principales du tableau ont été obtenues par classification ascendante hiérarchique (Agglomerative Hierarchical Clustering), à partir de matrices de similarité utilisant l'index de Jaccard (Ellenberg) ou la corrélation de Pearson et de matrices de distance utilisant la distance euclidienne. L'algorithme hiérarchique utilisé correspond à la méthode « UPGMA (Unweighted arithmetic average clustering) » qui convient bien aux échantillonnages de végétation. Les autres algorithmes testés (WPGMA, Complete linkage...) n'ont pas apporté d'améliorations substantielles.

Les ordinations à partir de la matrice rectangulaire du tableau brut ont été réalisées par analyse factorielle des correspondances (AFC), en utilisant toutes les valeurs propres. Diverses éditions graphiques (projections) ont été réalisées pour exprimer les résultats de l'ordination, soit planes (2D) sur deux axes, soit en 3D sur trois axes. Plusieurs matrices

ont été successivement traitées : matrice originelle complète et matrices partielles issues des partitions majeures obtenues.

Le tableau phytosociologique brut a également été analysé par méthode tabulaire synoptique (méthode dite « des tableaux ») sur SIGMA2 (V. Boulet, développement personnel dans l'environnement d'Excel).

L'ordination et la classification des relevés, de même que l'analyse tabulaire, ont abouti à une proposition de partition du tableau phytosociologique brut, mettant en évidence les différentes unités statistiques (appelées Sy-E, syntaxons élémentaires). Celles-ci ont ensuite été confrontées aux données écologiques de terrain, afin de rechercher leur déterminisme et de dégager les unités phytosociologiques de végétation.

Résultats

En raison du très faible relief de la plaine corallienne intérieure, les végétations de sansouïres 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 et une classification convergentes ou complémentaires des relevés phytosociologiques, mettant en lumière les grandes coupures typologiques et les différentes unités de végétation. Les principaux résultats statistiques de l'analyse du tapis végétal des sansouïres et steppes salées d'Europa sont insérés à la suite, le tableau phytosociologique général ordonné figure lui en annexe (Tab. 1).

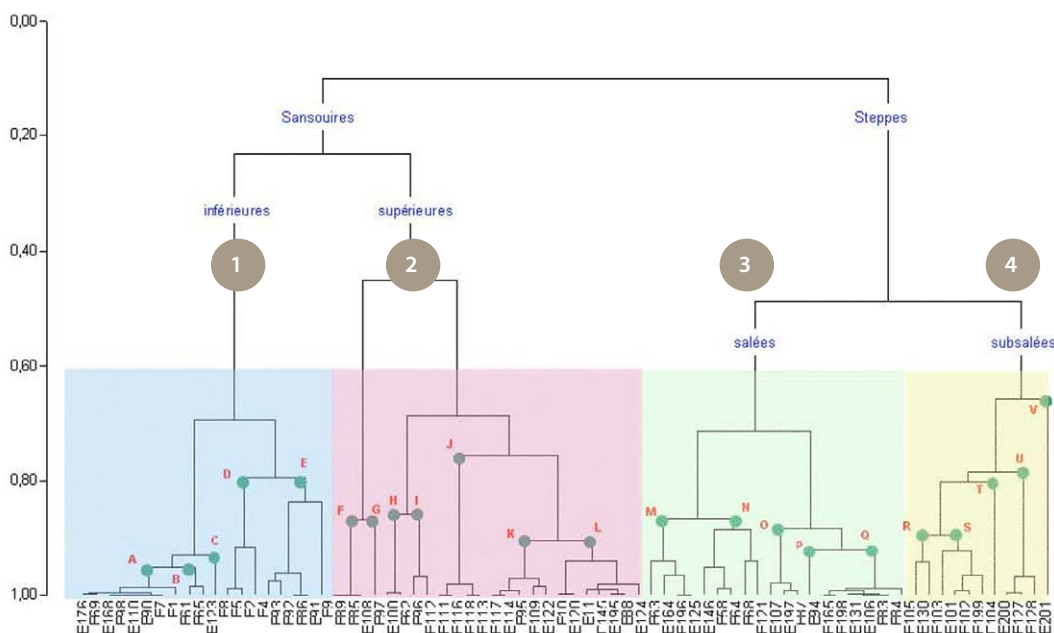


Figure 3
Classification ascendante hiérarchique des sansouïres et steppes salées d'Europa (74 relevés de 2006) (Statbox Pro 6.6 – Corrélation de Pearson, Lien moyen, Similarité). Groupes 1 à 4.

La partition majeure de la table met en évidence quatre groupes principaux répartis en deux ensembles bien caractérisés (Fig. 3, 4 et Tab. 2) :

- les sansouïres littorales occupant les niveaux topographiques inférieurs du système (groupes 1 et 2), se subdivisant en sansouïres basses, du médiolittoral au supralittoral inférieur (groupe 1) et sansouïres hautes du supralittoral moyen (groupe 2) ;
- les steppes supralittorales à *Sclerodactylon macrostachyum* (groupes 3 et 4), développées dans la partie supérieure du système ; elles sont partagées, selon le niveau topographique des matériaux coralliens et la salinité du substrat, en steppes « salées » (supralittoral supérieur, groupe 3) et steppes « subsalées » en limite supérieure de l'étage supralittoral et marquant la fin du gradient salin (groupe 4).



Figure 4

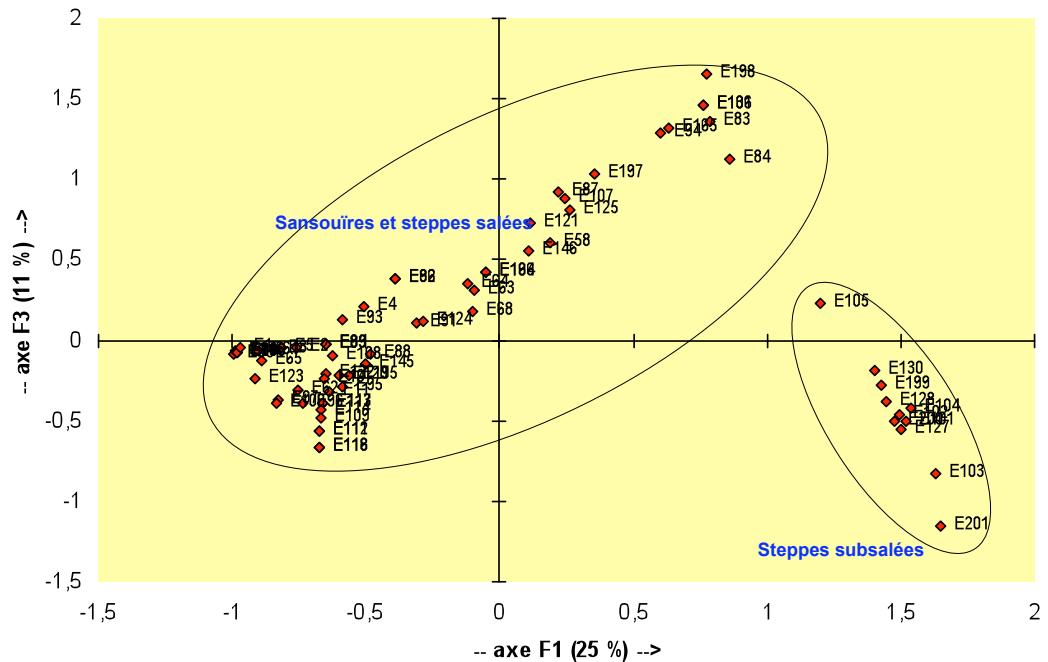
Physionomie générale des sansouïres (à gauche) et des steppes salées (à droite) d'Europa [Source : V. Boulet].

Les steppes subsalées (groupe 4), jalonnant la limite de l'étage supralittoral, s'individualisent nettement dans l'AFC de l'ensemble des données. La projection sur les axes 1 et 3 les sépare du vaste ensemble des sansouïres et des steppes salées (groupes 1-3), l'axe 1 représentant le gradient hydromorphe et salin (Fig. 5).

Points-lignes et points-colonnes (axes F1 et F3 : 36 %)

Figure 5

Analyse factorielle des correspondances (AFC) des 74 relevés des systèmes de sansouïres et steppes salées coralliennes d'Europa (steppes subsalées incluses). (Statbox Pro 6.6).



Ces résultats isolant les steppes subsalées du reste du gradient hydromorphe salin, soulignent leur proximité avec les steppes adlittorales sèches à *Sclerodactylon macrostachyum* du plateau récifal.

L'ordination du complexe « sansouïres et steppes salées » (Fig. 6), s'inscrit dans un gradient d'hydromorphie et de salinité très fin, et correspond, dans les tendances, aux partitions des CAH. La projection sur les axes F1 et F2 sépare nettement trois ensembles (sansouïres inférieures, sansouïres supérieures et steppes salées). Au sein des sansouïres inférieures (groupe 1), les sansouïres médiolittorales se détachent nettement d'un ensemble supralittoral, intermédiaire avec les sansouïres supérieures (groupe 2) et les steppes salées (groupe 3), où l'on peut encore reconnaître trois sous-ensembles. L'axe F1 représente le gradient hydromorphe, l'axe F2 un gradient structural steppe / sansouïre. L'analyse de la similarité par la corrélation de Pearson fournit la partition affinée la plus proche des résultats de l'AFC (Fig. 3).

Le moteur principal de l'organisation du tapis végétal et de la partition des données a trait à la position topographique et l'exposition à la marée qui déterminent, en conséquence, l'inondabilité (fréquence, durée), le degré d'imbibition marine et la salinité du substrat. Deux facteurs peuvent néanmoins contribuer au brouillage de ce déterminisme écologique structurel :

- la variabilité texturale des boues coralliennes ainsi que l'épaisseur et le pattern de leur nappage sur le karst récifal qui modulent notamment la circulation des eaux marines ;
- l'activité des crabes [notamment *Cardisoma carnifex* (Herbst 1796), crabe des rivages tropicaux indo-pacifiques fréquentant les bordures supralittorales des mangroves] 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 se ressent dans les résultats de l'analyse des relevés phytosociologiques qu'ils ont probablement contribué à complexifier quelque peu.

Le type de substrat (boues calcaires ou karst récifal colmaté) ne paraît pas jouer de rôle fortement discriminant et les principales unités de végétation peuvent se trouver aussi bien sur boues calcaires que sur karst récifal colmaté. Tous ces substrats alcalins, fortement carbonatés, ont en commun un pH très élevé (8-8,5).

Points-lignes et points-colonnes (axes F1 et F2 : 55 %)

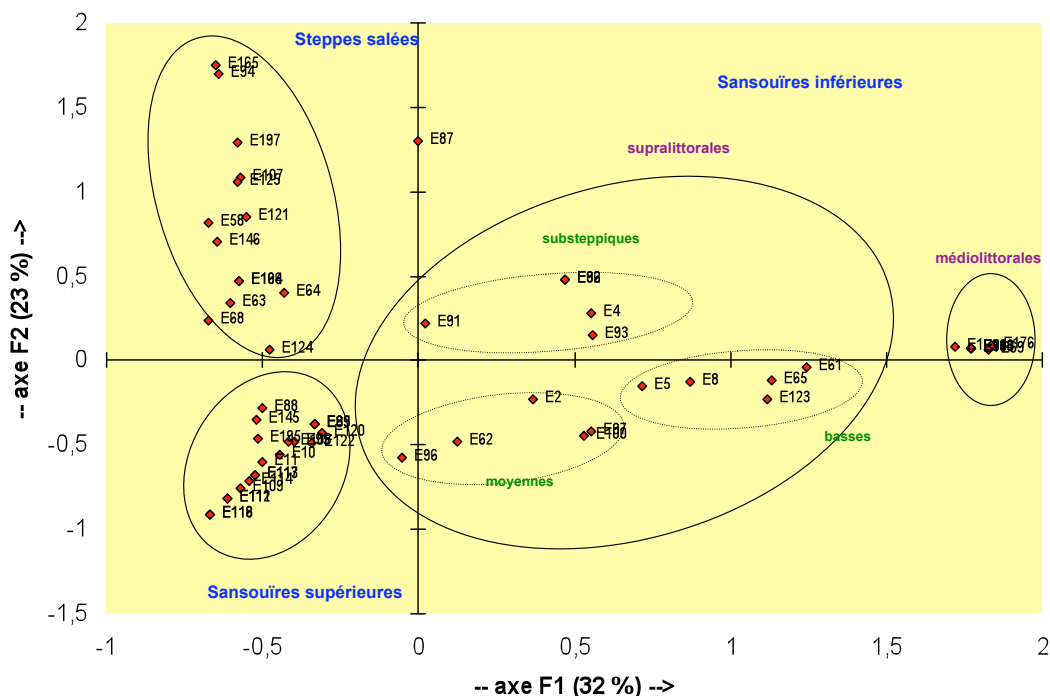


Figure 6
Analyse factorielle des correspondances (AFC) des 63 relevés des systèmes de sansouïres et steppes salées coralliennes d'Europa (steppes subsalées exclues). (Statbox Pro 6.6).

Tableau 2

Analyse factorielle des correspondances (AFC) des 63 relevés des systèmes de sansouïres et steppes salées coralliennes d'Europa (steppes subsalées exclues). (Statbox Pro 6.6).

index taxon	strate	TABLEAU 2 - GROUPES DE SANSOUIRES ET STEPPES SALÉES CORALLIENNES D'EUROPA				fréquence	fréquence relative (%)	indice de fréquence	
		Groupe (voir texte pour le détail)							
		Nb. spécifique	1	2	3	4			
		Nb. de relevés	10	8	9	13			
			19	26	20	11			
1	H	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.	V	II	I		3	4	r
2	H	<i>Salicornia pachystachya</i> Bunge ex Ung.-Sternb.	+				1	1	r
3	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq.	III	V	IV	+	4	5	+
4	H	<i>Tecticornia indica</i> (Willd.) K.A. Sheph. et Paul G. Wilson	II	V	III		3	4	r
5	H	<i>Portulaca</i> sp.		r			1	1	r
6	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus	II	II	V	V	4	5	+
7	H	<i>Fimbristylis</i> gr. <i>cymosa</i>				V	1	1	r
8	H	<i>Euphorbia</i> subg. <i>Chamaesyce</i> Raf.				IV	1	1	r
9	H	<i>Panicum voeltzkowii</i> Mez				I	1	1	r
10	H	<i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) R. Br.				III	1	1	r
11	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake	+		I	II	3	4	r
12	H	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i> L.				+	1	1	r
13	H	<i>Capparis cartilaginea</i> Decne.			r		1	1	r
14	H	<i>Fimbristylis</i> gr. <i>cymosa</i> , j.				IV	1	1	r
15	H	<i>Ceriops tagal</i> (Perr.) C.B. Rob., j.	II				1	1	r
16	H	<i>Avicennia marina</i> (Forssk.) Vierh., j.	I	r			2	3	r
17	H	<i>Pemphis acidula</i> J.R. Forst. et G. Forst., j.	+		r		2	3	r
18	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus, j. et pl.			r	+	2	3	r
19	H	<i>Panicum voeltzkowii</i> Mez, j.				+	1	1	r
20	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake, j.				+	1	1	r
21	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq., mort	+	r	r		3	4	r
22	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake, mort				+	1	1	r
23	a2	<i>Avicennia marina</i> (Forssk.) Vierh.		r			1	1	r

Groupe de sansouïres de niveau topographique inférieur [Sy-E A, B et C]

Ce groupe, rassemblant les sansouïres des niveaux topographiques inférieurs, régulièrement ou fréquemment baignés par la marée, est fortement associé à *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., une aizoacée supportant aisément l'inondation marine (THOMASSON & THOMASSON 1993).

Les subdivisions au sein du groupe sont plus délicates à établir. Deux ensembles principaux de sansouïres inférieures, corrélés au niveau topographique relatif des matériaux coralliens, ont finalement été retenus (Tableau 1) :

- les sansouïres de bas niveau (Sy-E A), 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* Bunge ex Ung.-Sternb. ; quelques plantules de palétuviers [*Ceriops tagal* (Perr.) C.B. Rob., *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh.] s'observent ici et là, évoquant la proximité voire la potentialité de mangrove ;

- les sansouïres de niveau moyen (Sy-E B et C), occupant la partie inférieure de l'étage supralittoral, à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* Moq. ; une variation s'observe selon le niveau topographique fin et le type de substrat (boues coralliennes versus karst récifal).

Groupe de sansouïres de niveau topographique supérieur [Sy-E D, E, F et G]

Ce groupe rassemble les sansouïres de plus haut niveau topographique, occupant la partie médiane de l'étage supralittoral, typiquement à *Salsola littoralis* et *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica*. De faibles variations des conditions d'hydromorphie peuvent permettre à *Sesuvium portulacastrum* de se maintenir (Sy-E D, imbibition marine des boues coralliennes plus marquée) ou à *Sclerodactylon macrostachyum* d'apparaître (Sy-E F, boues plus sèches). Des faciès fragmentaires à *Salsola littoralis* seul (Sy-E E) ou *Tecticornia indica* seul ont été rattachés à cet ensemble.

Groupe de steppes-sansouïres (ou steppes salées) [Sy-E H, I et J]

Vers la partie supérieure de l'étage supralittoral, exceptionnellement inondable par la marée, la physionomie rougeâtre des sansouïres cède sa place, dans un premier temps à des steppes-sansouïres (ou steppes salées) bistrates, alliant la morphologie steppique en grands cespites de *Sclerodactylon macrostachyum* (strate herbacée haute) aux nappes crassuléscentes des halophytes des sansouïres (strate herbacée basse).

On peut y déceler un ensemble typique (Sy-E H) au faciès de mixte de steppe-sansouïre, évoluant aux niveaux plus élevés vers une steppe à chénopodiacées rares (Sy-E I) et un groupe de transition (Sy-E J) vers les steppes supérieures subsalées où subsiste souvent seul *Sclerodactylon macrostachyum*.

Groupes des steppes subsalées [Sy-E K et L]

Les steppes subsalées occupent les hauts niveaux du système, en limite supérieure de l'étage supralittoral et marquent la fin du gradient salin. *Fimbristylis gr. cymosa*, *Euphorbia* subg. *Chamaesyce* Raf. différencient ces steppes sèches à *Sclerodactylon macrostachyum* des steppes précédentes. Deux sous-ensembles se distinguent selon le type de substrat :

- les steppes subsalées sur boues coralliennes à *Euphorbia* subg. *Chamaesyce* abondant (Sy-K) ;
- les steppes subsalées de la bordure du plateau récifal à *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. (Sy-E L).

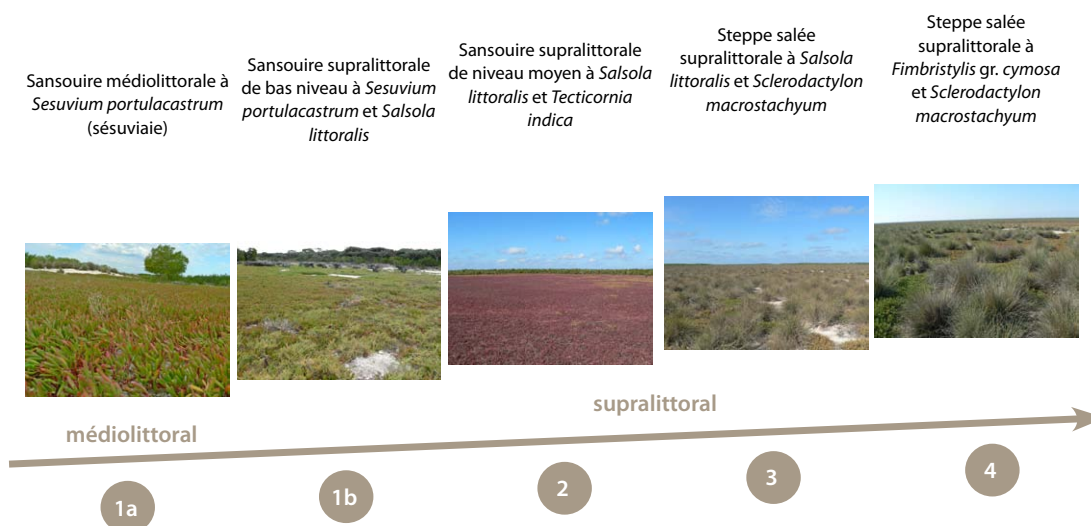


Figure 7
Position topographique des 4 groupes de sansouïres et steppes sur boues coralliennes d'Europa. Le gradient topographique (flèche tournée vers le haut) est aussi un gradient inverse d'hydromorphie et probablement de salinité.

Discussion

Plusieurs aspects des sansouïres et steppes salées d'Europa, brièvement évoqués dans le chapitre précédent, appellent quelques développements.

Physionomie de la végétation

Deux paysages végétaux majeurs d'Europa sont, comme on l'a vu, associés à ce gradient littoral :

- les sansouïres, occupant les niveaux topographiques inférieurs des systèmes et constituant en certains endroits de vastes prés salés aux couleurs rougeâtres caractéristiques ; elles sont édifiées par des halophytes stricts, crassulescents et vivaces (chaméphytes succulents), de taille basse, appartenant aux familles des Aizoaceae (*Sesuvium portulacastrum*) et des Amaranthaceae², sous-familles des Salicornioideae (*Tecticornia indica* et *Salicornia pachystachya*) et Salsoloideae (*Salsola littoralis*).

- les steppes salées à subsalées, développées dans la partie supérieure du système ; l'aspect steppique 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, plus ou moins développée et constituée des espèces précédentes des sansouïres, l'accompagne sur une grande partie du gradient hydromorphe.

D'apparence bien distincte, ces deux physionomies s'inscrivent en fait dans une gradation floristique et morphologique progressive que tend à masquer 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 sansouïre « pure » (monstrate basse), à la « sansouïre steppe » (bistrata à strate basse dominante), puis à la « steppe sansouïre » (bistrata à strate haute dominante ou codominante), enfin à la steppe « pure » (plus ou moins monstrate haute) (Fig. 8). De tels enchaînements morphostructuraux ont été également signalés dans les sansouïres du sud-ouest malgache (THOMASSON & THOMASSON 1993).

2. La famille des Chenopodiaceae que les travaux phylogéniques récents tendent à inclure dans les Amaranthaceae est maintenue par certains auteurs (STEFFEN *et al.* 2010).

Figure 8

Enchaînement morphostructural le long du gradient hydromorphe supralittoral sur boues coralliennes d'Europa, avec de gauche à droite et de haut en bas :

- la sansouïre « pure », monstrate basse à base de chénopodiacées succulentes (*Tecticornia indica*, *Salsola littoralis*) ;

- la « sansouïre steppe », bistrata avec une strate basse succulente dominante et une strate haute éparses de graminées sclérophylles (*Sclerodactylon macrostachyum*) ;

- la « steppe sansouïre », bistrata avec un équilibre des deux strates ou une dominance de la strate haute graminéenne ;

- la steppe « pure », à strate basse nulle à très éparses.

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



Systèmes parallèles sur boues coralliennes ou karst récifal colmaté

Les sansouïres et les 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 du karst récifal érodé par les boues calcaires issues de sa dissolution. Aux extrêmes de cette palette, les situations bien différentes peuvent justifier, comme l'on fait DELÉPINE *et al.* (1976), la reconnaissance de deux ensembles distincts de sansouïres et de steppes salées.

Le premier de ces ensembles est installé sur boues calcaires coralliennes de dissolution, plus ou moins épaisses, ne laissant pas, ou alors très rarement, émerger le relief karstique sous-jacent. Ces boues calcaires fortement carbonatées reposent sur un socle karstique lapiazé, compact et constituent, lorsqu'elles sont suffisamment profondes, de véritables sols salins (solums salsodiques). Ces sols salés développés sous climat semi-aride 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'amenuise et que le substratum karstique repose à moins de 10 cm de profondeur, ces sols passent progressivement à des lithosols salins. La texture des boues coralliennes mêle sables, argiles et limons dans des proportions très variables, ce qui impacte la mobilité de l'eau dans le sol.

Sur ces boues calcaires, les pentes sont extrêmement faibles et l'étage supralittoral peut alors s'étendre sur un très long gradient hydromorphe.

Le second ensemble se développe sur karst récifal érodé, souvent lapiazé, plis ou moins 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.

Des situations intermédiaires existent, mêlant boues et dalles karstiques émergentes de manière graduelle ou mosaïquée ; dans ce dernier cas, elles donnent naissance à un système composite.



Figure 9
Systèmes de sansouïres et steppes salées d'Europa : sur boue corallienne (en haut), intermédiaire (en bas, à gauche), sur karst récifal (en bas, à droite).

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.

Organisation et limites des systèmes

Les systèmes de sansouïres et de steppes salées coralliennes d'Europa proposent un enchaînement bien organisé de végétations le long d'un gradient hydromorphe salé. 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 *Salicornia pachystachya* sont alors les seuls végétaux des sansouïres à supporter ces inondations marines régulières. Comme le souligne la présence éparse de plantules de palétuviers (*Cerriops tagal*, *Avicennia marina*), ces sansouïres basses

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.

à *Sesuvium portulacastrum* sont en étroite relation avec les mangroves, notamment avec les mangroves internes sur vases coralliennes perhalines à *Avicennia marina*. Les contacts entre mangroves et sansouïres peuvent d'ailleurs être abrupts ou, au contraire, nettement intriqués en voile arbustif mangrovienn pionnier. Ces contacts entre sansouïres et mangroves pionnières à *Avicennia marina* sont signalées presque partout sur le littoral tropical de l'océan Indien (KNAPP 1973, KOEHLIN *et al.* 1997, DEIL 1999, MUCINA *et al.* 2006, SAINTILAN 2009b).



Figure 10

Deux exemples de contacts entre systèmes de mangroves et de sansouïres 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 souvent difficiles à fixer précisément sur les très faibles pentes de la plaine centrale où subsistent de faibles cuvettes ou début de marigots. Compte tenu de la très faible pente, les surfaces inondées peuvent, semble-t-il, fluctuer pour de faibles variations des coefficients de marée. Les inondations des 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 donc fournir à Europa un diagnostic relativement précis de cette limite.

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.

Quand elles ne butent pas contre un talus karstique abrupt ou un relief dunaire élevé, les limites supérieures du système de sansouïres 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* et *Euphorbia stenoclada* marquent à l'inverse le début du système adlittoral du plateau récifal fossile.



Figure 11

Limites supérieures douces du système de sansouïres et steppes salées au contact du plateau récifal fossile. À gauche, quelques pieds d'*Euphorbia stenoclada* arrivent au contact de la steppe-sansouïre où persiste encore *Tecticornia 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 *Psiadia altissima* et le bush épineux à *Euphorbia stenoclada* (second plan).

Gradients d'hydromorphie et de salinité

Si les séquences des végétations de sansouïres 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 \pm 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.

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 entièrement 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 a 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 facilement 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.

L'ensemble du gradient hydromorphe de sansouïres et steppes salées est marqué par de fortes salinités accentuées par les dépôts de sel lors des épisodes irréguliers d'inondation marine suivis par de fortes évaporations et par la faible pluviosité enregistrée à Europa.

Dans le sud-ouest de Madagascar, sous bioclimat sub-aride et sur matériaux fins sablo-vaseux, BIGOT (1971) observe un gradient de salinité décroissant des sansouïres basses à *Salicornia pachystachya* aux steppes à *Sclerodactylon macrostachyum* ; les teneurs en sel, le long de ce gradient, sont cependant très variables d'un site à l'autre. La transposition à Europa, à la pluviosité un peu plus importante et sur des substrats très différents, est tentante, mais reste

une hypothèse en l'absence de mesures précises. Des fleurs de sel et 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*, *Euphorbia* subg. *Chamaesyce*, *Panicum voeltzkowii* apparaissent que des conditions de moindre salinité existent nettement.

Répartition à Europa

À Europa, les sansouïres 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. 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.

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

Distribution mondiale

Sur les littoraux tropicaux de l'océan Indien, des végétations crassulescentes sur sols sursalés, à dominance de chaméphytes ou nanophanérophyles des *Salicornioideae* («salicornes» *sensu lato* ou, en anglais, «samphires») et *Salsoloideae*, se retrouvent sur la côte est-africaine, depuis le Mozambique au sud, jusqu'en Somalie vers le nord (KNAPP 1965, 1973), sur la côte ouest et sud-ouest de Madagascar (BOSSER & HERVIEU 1958, DERIJARD 1963, HERVIEU 1966, BIGOT 1971, DURANTON 1975, THOMASSON & THÉODORE 1993, KOECHLIN *et al.* 1997). Des sansouïres littorales existent également sur les côtes septentrionales et orientales de l'océan Indien tropical : sud-est du Pakistan (DEIL 1998), côtes occidentales et orientales de l'Inde, de Bombay au Bengale (LEGRIS 1963), Sri Lanka (KNAPP 1965), Malaisie et Australie (BRIDGEWATER & CRESSWELL 2003, SAINTILAN 2009a et 2009b). Elles manquent par contre totalement dans les îles tropicales du Pacifique (MUELLER-DOMBOIS & FOSBERG 1998).

les îles granitiques (Seychelles) et volcaniques (Comores, Réunion, Maurice) de l'ouest de l'océan Indien. À Mayotte, elles sont remplacées par divers prés salés à dominante graminéenne (BOULLET 2005) présents également à Madagascar.

Les sansouïres monospécifiques à *Sesuvium portulacastrum* (*Aizoaceae*), régulièrement baignées ou aspergées par les eaux marines, ont une distribution un peu plus large et se retrouvent encore isolément aux Roches Vertes (Glorieuses) (obs. pers.), à Aldabra, Astove, Cosmoledo, Saint-Pierre, etc. (Seychelles coralliennes) (FOSBERG 1971, FOSBERG & RENVOIZE 1980, FRIEDMANN 1994). Sur le littoral rocheux calcaire du sud de l'île de Rodrigues, au niveau inférieur de l'étage supralittoral en permanence humecté par les embruns et inondé lors des fortes mers, ces sansouïres sont remplacées par une végétation halophytique crassulescente très originale (CADET 1972, 1975) et réduite au seul *Sesuvium ayresii* Marais, endémique de Rodrigues longtemps confondu avec *Sesuvium portulacastrum* (L.) L.

Au niveau des îles coralliennes de l'océan Indien, il semblerait que les sansouïres à *Salicornioideae* et *Salsoloideae* n'existent que sur l'île d'Europa où elles représenteraient donc deux systèmes uniques et endémiques de sansouïres et steppes salées développées sur matériaux coralliens hypercarbonatés (boues calcaires coralliennes et karst récifal colmaté) (BOULLET 2008b). Elles sont, en tout cas, absentes des autres îles Éparses (Juan de Nova, Glorieuses, Tromelin) et des Seychelles coralliennes³. De telles sansouïres manquent également dans

Quant aux faciès steppiques à *Sclerodactylon macrostachyum* des sansouïres paléotropicales, ils se limitent à l'aire de l'espèce et, en son sein, au seul canal du Mozambique. Outre Europa, ils sont mentionnés des dépressions salées colmatées par des sables du sud-ouest de Madagascar (BIGOT 1971, THOMASSON & THOMASSON 1993, KOECHLIN *et al.* 1997).

3. FOSBERG & RENVOIZE (1980) et FRIEDMANN (1994) signalent la présence de *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb. à Aldabra (Seychelles coralliennes), connu d'un unique exemplaire probablement récolté sur l'estran à la périphérie du lagon (FRIEDMANN 1994). Néanmoins, FOSBERG (1971) n'indique aucune formation végétale pouvant correspondre à des sansouïres dans cette île.

Conservation

L'ensemble des systèmes de sansouïres 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 sansouïres 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 sansouïres 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 sansouïres et steppes salées 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 sansouïres et steppes salées coralliennes d'Europa constituent un patrimoine naturel exceptionnel de l'océan Indien, dont la conservation et la protection s'imposent en priorité.

Quelques perturbations anthropiques (qui restent pour le moment marginales) ont cependant été observées. Elles concernent avant tout les sansouïres de la lagune du camp militaire qui sont fréquemment traversées par les tracteurs. Des indices de pollution éventuelle de cette lagune (développe-

ment massif d'algues vertes filamenteuses, taches d'hydrocarbures) soulignent la nécessité de réfléchir à la conservation de cette lagune et du système de sansouïres associé.

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

L'ensemble des systèmes de sansouïres et steppes salées d'Europa est préservée des plantes exotiques, à l'exception de petites taches de *Zaleya* gr. *pentandra* (herbacée halotolérante de la famille des Aizoaceae) installée sur le chemin très peu fréquenté à l'extrémité de la plaine de boues coralliennes. La taxonomie du groupe demande à être confirmée ; les plantes d'Europa pourraient se rattacher à *Zaleya camillei* (Cordem.) H.E.K. Hartmann, endémique de Madagascar et de La Réunion, mais de valeur taxonomique douteuse. Quoiqu'il en soit, *Zaleya* gr. *pentandra*, a tous les caractères d'une espèce cryptogène à Europa. Les deux seules populations connues à Europa sont néanmoins 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.

Propositions synsystématiques

Sansouïres et steppes salées littorales paléotropicales

État des connaissances phytosociologiques

Les sansouïres littorales paléotropicales sont surtout connues par les travaux écologiques et physiologiques menées en Australie et dont SAINTILAN (2009b) donne un aperçu synthétique. Dans le reste de l'océan Indien, les informations, souvent associées à des études locales de sites patrimoniaux, sont éparpillées et fragmentaires. Les recherches phytosociologiques sont, quant à elles, restées embryonnaires et se limitent, à notre connaissance, à deux cas.

1. Dans sa supervision des unités supérieures de végétation du Sri Lanka (Ceylan) et, pour partie, du centre et de l'est de l'Afrique (KNAPP 1965), Rüdiger Knapp propose une nouvelle classe de végétation pour les sansouïres des littoraux paléotropicaux (« Palaeotropische Küsten-Salzmarschen »), les *Suaedo-Arthrocnemetea indici* Knapp 1965 avec

un seul ordre, les *Suaedo-Arthrocnemetea indici* Knapp 1965, décrit très brièvement et indiqué du Sri Lanka et des côtes est-africaines.

2. En marge des végétations herbacées décrivant les biotopes du Criquet migrateur malgache (*Locusta migratoria capito* Sauss.), DURANTON (1975) évoque sommairement les végétations des mares salées de la plaine côtière Mahafely ; il décrit une association nouvelle basée sur deux relevés phytosociologiques, qu'il nomme « *Arthrocnemetum indici* », et crée pour elle la classe des « *Arthrocnemetea indici* ».

Compte tenu de ces indications sommaires et de l'absence d'autres études phytosociologiques sur les sansouïres et steppes salées tropicales de l'ouest de l'océan Indien, les différents syntaxons

élémentaires mis en évidence par l'ordination et la classification des relevés phytosociologiques de sansouïres et steppes salées d'Europa constituent des matériaux phytosociologiques originaux. Leurs points de repère et de calage sont à rechercher dans la chorologie des espèces, les travaux écologiques locaux et les végétations similaires décrites dans d'autres régions de l'océan Indien (Péninsule arabe, Afrique du Sud, Australie méridionale et Tasmanie, Nouvelle-Zélande).

Vers une classe paléotropicale de sansouïres littorales

Mises à part la brève proposition synsytématique de KNAPP (1965), tombée depuis dans l'oubli, et celle de DURANTON (1975) basée sur deux relevés phytosociologiques provenant du sud-ouest de Madagascar, les végétations de sansouïres paléotropicales du littoral de l'océan Indien, dominées par des halophytes crassulescents de taille basse (*Amaranthaceae* subfam. *Salicornioideae* et *Salsolideae*, *Aizoaceae*), ne paraissent pas avoir fait l'objet, à notre connaissance, d'investigations phytosociologiques. Leurs affinités sont à rechercher :

- vers le nord-ouest avec les sansouïres sud saharo-arabes, à affinités tropicales, des *Haloplepido-Suaedetetea* Knapp 1968 *nom. inval.* (art. 2b, 8)⁴, notamment l'*Odysseion mucronatae* Deil 1999 dont l'aire s'étend, au sud, aux rivages de la Somalie (DEIL 1998, 1999, 2000) ; cette classe de sansouïres relaie dans ces régions la classe des *Salicornietea fruticosae* Braun-Blanq. & Tüxen ex A. Bolòs & O. Bolòs in A. Bolòs 1950, des sols salés et «sansouïres» méditerranéo-atlantiques à saharo-sindiennes (DEIL 1999) ;

- vers le sud-ouest, avec les sansouïres subtropicales et australes d'Afrique du Sud (MUCINA *et al.* 2003, MUCINA *et al.* 2006, STEFFEN *et al.* 2010) dont on connaît 11 associations et 6 alliances (MUCINA *et al.* 2003) ;

- vers le sud-est, avec les sansouïres australes, développées sous le climat méditerranéen, des côtes méridionales de l'Australie (BRIDGEWATER 1982, ADAM *et al.* 1988, BRIDGEWATER & CRESSWELL 2003, SAINTILAN 2009a et 2009b, BOON *et al.* 2011). BRIDGEWATER (1982) distingue selon la zonation littorale : la classe des *Sarcocornietea* Bridgewater 1982 médiolittorale, la classe des *Samolo-Suaedetetea* Bridgewater 1982 en limite médiolittoral/supralittoral, la classe des *Halosarcietea* Bridgewater 1982 supralittorale.

L'élaboration d'un premier synsystème pour les végétations de sansouïres et steppes salées d'Europa doit donc être considérée comme une première contribution à une vision régionale (ouest de l'océan Indien) de ces végétations et leur positionnement au sein des végétations des sansouïres littorales paléotropicales.

Comme l'ont souligné différents auteurs (MUCINA *et al.* 2006, SAINTILAN 2009a et 2009b), les sansouïres ont un optimum de diversité spécifique et phytocoenotique dans les régions tempérées méditerranéennes, tant dans l'hémisphère boréal qu'austral (côtes sud de l'Australie, sud de l'Afrique, notamment la région du Cap). Cette diversité s'amenuise quelque peu aux latitudes subtropicales (MUCINA *et al.* 2006) et chute brutalement en domaine tropical. Les sansouïres tropicales se caractérisent donc par une faible (est de l'océan Indien) à très faible (ouest de l'océan Indien) diversité floristique (KNAPP 1973). Les communautés monophytiques sont fréquentes et les peuplements mixtes généralement dominés par une espèce (BIGOT 1971).

Outre *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., à large distribution pantropicale, *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [= *Halosarcia indica* (Willd.) Paul G.Wilson subsp. *indica* ; = *Arthrocnemum indicum* (Willd.) Moq.] est le seul taxon paléotropical des rivages de l'océan Indien (Afrique de l'Est, Madagascar, Péninsule indienne, Sri Lanka, de la Malaisie à l'ouest de l'Australie) qui peut faire le lien entre les différents secteurs où se développent des sansouïres. Les liens floristiques entre ces sansouïres tropicales et les groupes périphériques précédents sont faibles, sauf en Australie où les sansouïres tropicales et méditerranéennes possèdent plusieurs espèces en commun (SAINTILAN 2009b). Enfin, les sansouïres tropicales de la région indienne sont en étroite relation topographique avec les mangroves indo-pacifiques à *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh., *Ceriops tagal* (Perr.) C.B.Rob., *Rhizophora mucronata* Lam., *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny, etc. Elles se substituent d'ailleurs souvent à ces mangroves à la suite d'atterrissement provoquant une salinisation importante du milieu (BIGOT 1971, LEGRIS 1973, THOMASSON & THOMASSON 1993, KOECHLIN *et al.* 1997).

4. Le nom de classe publié par R. Knapp est invalide (KNAPP 1968), les trois ordres nouveaux cités étant invalides [articles 2b et 8 du Code international de nomenclature phytosociologique (WEBER *et al.* 2000)]. La première validation de ce nom paraît être imputable à la publication du synsystème des végétations halophiles des côtes de la Péninsule arabe (DEIL 1999) et la citation correcte de la classe serait *Haloplepido-Suaedetetea* Knapp ex Deil 1999.

Compte tenu des faibles liens floristiques avec les sansouïres méditerranéennes et subtropicales et ce, malgré l'insuffisance des données et la faible diversité spécifique, l'hypothèse d'une classe de sansouïres, propres aux rivages tropicaux de l'océan Indien, est clairement posée et vient conforter la proposition de KNAPP (1965).

Côté ouest de l'océan Indien, la flore des sansouïres tropicales, pour laquelle tous les problèmes taxonomiques ne sont pas entièrement résolus, est étroitement liée à la région afro-malgache :

- le genre *Salicornia* y est représenté par un clade particulier (clade de *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb.) (KADEREIT *et al.* 2007) ;

- le genre *Salsola* comprend une espèce endémique du sud-ouest de Madagascar et d'Europa, *Salsola littoralis* Moq. ;

- *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus, graminée des îles coralliennes de l'ouest de l'océan Indien et des régions côtières de l'ouest malgache, connu aussi du sud de la Tanzanie, pénètre fréquemment dans les niveaux supérieurs des sansouïres, notamment lorsqu'elles s'enrichissent en sable.

Les deux seuls éléments communs avec les sansouïres subtropicales saharo-arabes des *Halopeplido-Suaedetia* seraient :

Suaeda monoica Forssk. ex J.F.Gmel.⁵, xérohalophyte tropical-saharo-sindien (Afrique de l'Est, au nord jusqu'en Égypte, Palestine et Syrie, à l'est jusqu'en Arabie, Sri Lanka et Inde), connu d'Europa et Madagascar (BRENAN 1954, 1988, CAVACO 1954, THULIN 1993, DEIL 1998, 2000).

Cressa cretica L., signalé des alluvions argileuses salées de l'ouest-malgache et du littoral est-africain (VERDCOURT 1963, HERVIEU 1966, BIGOT 1971, THOMASSON & THOMASSON 1993, KOEHLIN *et al.* 1997) ; cette convolvulacée est largement répandue dans les communautés tardi-vernales ou pré-estivales, halophiles et subnitrophiles en bordure de zones momentanément inondées mais sèches en été des régions subméditerranéo-saharo-arabes des *Frankenietalia pulverulentae* Rivas-Martínez ex Castrov. et J.Porta 1976 et pénétrant dans les *Halopeplido-Suaedetia* (DEIL 1999).

De même, les liens avec les sansouïres australes du sud de l'Afrique restent à préciser, notamment dans le sud du Mozambique où les flores australe et tropicale entrent en contact. BIGOT (1971) signale la présence de *Sarcocornia natalensis* (Bunge ex Ung.-Sternb.) A.J.Scott [= *Arthrocnemum natalense* (Bunge ex Ung.-Sternb.) Moss] à Madagascar dans la plaine côtière Mahafaly au sud de Tuléar et l'extrême sud-ouest de l'île ; c'est une plante des sansouïres littorales et adlittorales subtropicales à australes du sud-est et du sud de l'Afrique (du sud du Mozambique à la région du Cap) (STEFFEN *et al.* 2010).

Sur la base des réflexions précédentes, nous proposons :

- de réunir les sansouïres et steppes salées d'Europa dans un nouvel ordre spécifique aux régions littorales tropicales de l'ouest de l'océan Indien, les *Salsola littoralis-Tecticornietalia indicae* Boulet ;

- de rattacher cet ordre à la classe des sansouïres paléotropicales proposée par KNAPP (1965) qu'à cette occasion nous validons et dont nous actualisons le nom : les *Suaeda monoicae-Tecticornietea indicae* Knapp ex Boulet.

En l'absence de descriptions et matériaux phytosociologiques précis, la position exacte et la contribution des Poacées et Cypéracées (en particulier des genres *Sporobolus*, *Aeluropus*, *Paspalum*, *Fimbristylis*, *Cyperus*...), souvent citées dans les marais salins en compagnie des halophytes crassuléscentes, mais formant par ailleurs de véritables prés salés tropicaux comme à Mayotte et Madagascar (BOULLET 2005), restent à préciser, tout comme les végétations qu'elles constituent. Ces graminoides manquent totalement dans les sansouïres d'Europa.

Abréviations utilisées pour les taxons : CK : caractéristique de classe ; CO : caractéristique d'ordre ; DK : différentiel de classe ; DO : différentiel d'ordre ; M : compagne ; TP : transgressive associée à la dynamique progressive ; ? : affinités sociologiques incertaines.

Les taxons précédés d'un astérisque [*] ne sont pas présents à Europa.

5 *Suaeda monoica* est présent à Europa, mais réduit à quelques individus épars en situation marginale des sansouïres. Sa position phytosociologique n'est d'ailleurs pas très claire. Il paraît plutôt lié au niveau supérieur du karst récifal colmaté et semble profiter de situations légèrement nitrophiles, comme en bordure de la lagune nord de l'île.

☉ ***Suaeda monoicae-Tecticornietea indicae* Knapp ex Boulet class. nov. hoc loco**

Sansouïres littorales paléotropicales

Typus nominis : *Salsola littoralis-Tecticornietalia indicae* Boulet ord. nov. hoc loco.

Syn. : *Suaedo-Arthrocnemetea indica* Knapp 1965 nom. inval. (art. 2b, 8) ; *Arthrocnemetea indica* Duranton 1975 nom. ined. (art. 1) et inval. (art. 2b, 8).

Espèces caractéristiques : **Salicornia brachiata* Roxb. [CO], *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ungern-Sternb. [CO], *Salsola littoralis* Moq. [CO], **Suaeda arbusculoïdes* L.S.Sm. [CO], **Suaeda nudiflora* (Willd.) Moq. [CO], *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK], *Tecticornia australasica* (Moq.) Paul G.Wilson, *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *julacea* (Paul G.Wilson) K.A.Sheph. & Paul G.Wilson [CO], *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *leiostachya* (Benth.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson [CO], *Tecticornia pergranulata* (J.M.Black) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *queenslandica* (Paul G.Wilson) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson [CO].

Autres espèces diagnostiques : *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M], *Suaeda monoica* Forssk. ex J.F.Gmel. [M].

Commentaire - Le nom de « *Suaedo-Arthrocnemetea indica* Knapp 1965 » [Pflanzengesellschaften und höhere Vegetations-Einheiten von Ceylon und Teilen von Ost- und Central-Afrika. *Geobotanische Mitteilungen* 33 : 11 (1965)] est invalide (ICPN, art. 2b, 8) en raison d'une diagnose insuffisante. KNAPP (1965) mentionne pour cette classe (p. 11 et p. 20), un ordre unique nouveau, les « *Suaedo-Arthrocnemetalia indica* » pour lequel il cite quelques espèces diagnostiques, sans indication associée d'alliance ou association. Ce nom d'ordre est invalablement publié (ICPN, art. 2b, 8), invalidant par conséquent le nom de classe proposé « *Suaedo-Arthrocnemetea indica* ». Nous donnons ici formellement une première validation de cette classe de sansouïres paléotropicales en reprenant, après précision et mise à jour taxonomique, le nom proposé par KNAPP (1965). *Suaeda monoica* Forssk. ex J.F.Gmel., présent de l'Afrique de l'Est à l'Inde orientale et le Sri Lanka, cité par KNAPP (1965) dans sa brève diagnose, est retenu pour préciser la mention « *Suaedo-* » ; quant au second membre du binôme, basé sur « *Arthrocnemetum indicum* », il est mis à jour sur la base des travaux de SHEPERD & WILSON (2007).

La classe des *Arthrocnemetea indica* Duranton 1975, proposée pour l'*Arthrocnemetum indica* Duranton 1975 basé sur deux relevés du sud-ouest malgache (DURANTON 1975, Tableau phytosociologique n°1), ne peut être retenue d'un point de vue nomenclatural (art. 2b, 8). La seule indication de diagnose fournie pour cette nouvelle classe se trouve dans la liste des unités de végétation (Tableau 3a, page 17) qui représente une ébauche de synsystème : « *Arthrocnemetea indica* / (*Arthrocnemetalia indica*) / (*Arthrocnemion indica*) / *Arthrocnemetum indica* ». La citation entre parenthèses de l'ordre des *Arthrocnemetalia indica*, de même que celle de l'alliance de l'*Arthrocnemion indica*, dont les noms ne sont pas repris ailleurs dans le texte, peut être assimilée, comparativement au reste du tableau, comme une mention provisoire (ICPN, art. 2d, 3b). De plus, la publication de la thèse de Jean-François Duranton ne serait pas effective en raison du type d'impression (ICPN, art. 1). Enfin, les deux relevés publiés de l'*Arthrocnemetum indica* Duranton 1975, réalisés sur de grandes surfaces (400 m²) nous paraissent hétérogènes.

BRIDGEWATER (1982) suggère que la classe des sansouïres supralittorales méditerranéennes du sud de l'Australie, les *Halosarcietea* Bridgewater 1982, soit étendue aux côtes tropicales de l'Australie. L'analyse biogéographique globale des sansouïres australiennes (SAINTILAN 2009a et 2009b) montre au contraire une forte disjonction floristique entre les sansouïres tropicales et méditerranéennes du continent.

Variabilité - La classe pourrait comprendre trois ordres : l'un afro-malgache de l'ouest de l'océan Indien, les *Salsola littoralis-Tecticornietalia indica* Boulet, type de la classe et décrit ci-après ; le second nord-indien (de la péninsule indienne à l'archipel malais) différencié notamment par *Salicornia brachiata*, *Suaeda nudiflora* ; le dernier est-indien (Australie tropicale) dont la position vis-à-vis des sansouïres méditerranéennes australiennes devra être précisée, avec *Suaeda arbusculoïdes*, *Tecticornia indica* subsp. *julacea*, *T. indica* subsp. *leiostachya*, *T. pergranulata* subsp. *queenslandica*... Fautes de descriptions phytosociologiques des sansouïres des rivages nord et est indiens, aucune formalisation synsystématique de ces deux derniers ordres hypothétiques n'est pour le moment envisageable.

◆ **Salsola littoralis-Tecticornietalia indicae** Boulet ord. nov. hoc loco

Sansouïres littorales tropicales afro-malgaches (côtes de l'Afrique de l'Est du sud de la Somalie au sud du Mozambique, ouest et sud-ouest de Madagascar, Europa)

Typus nominis : *Salsola littoralis-Tecticornion indicae* Boulet all. nov. hoc loco.

Syn. : *Suaedo-Arthrocnemetalia indici* Knapp 1965 nom. inval. (art. 2b, 8) pro parte ; *Arthrocnemetalia indici* Duranton 1975 nom. ined. (art. 1) et inval. (art. 2d, 3b).

Espèces caractéristiques : *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ungern-Sternb. [CO], *Salsola littoralis* Moq. [CO].

Autres espèces diagnostiques : **Cressa cretica* L. [M], *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus [DO], *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M], **Sporobolus coromandelianus* (Retz.) Kunth [M], **Sporobolus halophilus* Bosser [DO], **Sporobolus virginicus* (L.) Kunth [M], *Suaeda monoica* Forssk. ex J.F.Gmel. [M], *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK].

Commentaire - Outre le matériel d'Europa, les observations personnelles faites dans le sud-ouest de Madagascar (secteurs de Morondava à Belo-sur-Mer et de Toliara [Tuléar]), les indications fournies par les flores régionales (BRENAN 1954 et 1988, THULIN 1993), les travaux généraux sur la végétation de l'Afrique et de Madagascar (KNAPP 1973, KOEHLIN *et al.* 1997), les rares travaux évoquant ou concernant plus particulièrement ces végétations (BIGOT 1971, DURANTON 1975, THOMASSON & THÉODORE 1993), permettent d'étayer et de préempter au sein des sansouïres tropicales de l'océan Indien, un ordre de déterminisme phytogéographique associé à des taxons de l'ouest de l'océan Indien, absents des régions littorales de la Péninsule indienne, d'Afrique du Sud et de l'Australasie.

Les végétations crassulescentes à *Sesuvium ayresii* du littoral rocheux calcaire de Rodrigues (CADET 1972, 1975), régulièrement aspergées d'eaux marines, pourraient trouver leur place dans cet ordre.

Variabilité - L'ordre comprend provisoirement deux alliances en fonction des étages littoraux, des niveaux d'hydromorphie marine et de salinité.

□ **Salsola littoralis-Sesuvion portulacastris** Boulet all. nov. hoc loco

Sansouïres littorales tropicales afro-malgaches de bas niveau topographique [Tab. 1 (Sy-E A-C)]

Typus nominis : *Sesuvio portulacastris-Salsoletum littoralis* Boulet ass. nov. hoc loco.

Espèces diagnostiques - *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ungern-Sternb. [CO], *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [CK], **Sporobolus virginicus* (L.) Kunth [M].

Écologie - Sansouïres développées en limite des domaines médiolittoral et supralittoral, ± soumises régulièrement ou assez fréquemment au flux tidal sur substrats variés coralliens ou vaseux.

Répartition - Ouest et sud-ouest de Madagascar, Europa, littoral est-africain.

Commentaire - Les sansouïres monospécifiques à *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae) des littoraux afro-malgaches, régulièrement baignées ou aspergées par les eaux marines, prennent place dans cette alliance ; elles ont un caractère nettement fragmentaire. Sur le littoral sud-ouest-malgache, *Sesuvium portulacastrum* est souvent associé, à ce niveau topographique, à *Sporobolus virginicus* ; l'implantation de cette graminée y est favorisée par les apports sableux et une légère surélévation du sol (THOMASSON & THOMASSON 1993).

● **Groupement à *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb. et *Sesuvium portulacastrum* (L.) L.**

Sansouïre médiolittorale afro-malgache à *Salicornia pachystachya* et *Sesuvium portulacastrum* (sésuviaie), de très bas niveau topographique, se situant aux limites des domaines médiolittoral et supralittoral, supportant une faible et courte inondation tidale régulière (de l'ordre de quelques centimètres) [Tab. 1 (Sy-E A) et Tab. 3]

Combinaison caractéristique - *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb. [CO], *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M].

Diagnostic structural - Sansouïre 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 de courte durée ; 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. Substrats alcalins (pH 8-8,5), fortement carbonatés.

Diagnostic chorologique - Europa et peut-être Aldabra ; à rechercher sur substrats non coralliens dans le sud-ouest de Madagascar et sur le littoral est-africain où *Salicornia pachystachya* est signalé du sud Kenya au Natal (Afrique du Sud).

Flore compagne - *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. (régénération) [TP], *Ceriops tagal* (Perr.) C.B.Rob. (régénération) [TP]. En contact avec le groupement suivant, *Salsola littoralis* Moq.

Commentaire - À Europa, le groupement est souvent fragmentaire et réduit au seul *Sesuvium portulacastrum*. Compte tenu du matériel restreint disponible et du manque d'informations sur la présence éventuelle de cette sansouïre submédiolittorale ailleurs sur les rivages du canal du Mozambique, seul un groupement est proposé. Des affinités sont possibles avec la « zone à *Salicornia pachystachya* » des vases exondées sèches, fortement salées des dépressions littorales des environs de Tuléar (Madagascar), signalée par BIGOT (1971).

index taxon		strate								fréquence	fréquence relative (%)	indice de fréquence	
		1	2	3	4	5	6	7	8				
N° relevé tableau / Nb relevés		1	2	3	4	5	6	7	8	8			
Sy-E (syntaxon élémentaire)		A	A	A	A	A	A	A	A				
N° relevé original		E168	E176	E69	E98	E110	E90	E7	E1				
Date		20060601	20060601	20060528	20060529	20060530	20060529	20060525	20060524				
Pente		5	5	± 0	0	0	± 2	0	± 0				
Exposition		S (170)	SE (120)	/	/	/	SW (240)	/	/				
Type substrat		E	E	E	B	B	B	B	B				
Recouvrement total (%)		15	25	90	20	30	50	100	80				
Recouvrement herbacé H (%)		15	25	90	20	30	50	80	80				
Hauteur strate herbacée H (cm)		(1-)2-10(-13)	1-10	1-14(-33)		(3-)8-20(-22)	(2-)8-20	(7-)14-20(-26)	(2-)5-8(-12)				
Recouvrement muscinal M (%)		0	0	0	0	0	0	0	0				
Transect		T29	T31	T15			T18	T4	T1				
Aire (m ²)		50	20	10	30	25	25	50	60				
Nb spécifique / Nb spéc. moyen		1	2	3	1	1	1	1	5				1,88
1	H	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.											8
2	H	<i>Salicornia pachystachya</i> Bunge ex Ung.-Sternb.								1	1	r	
3	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq.								1	1	r	
4	H	<i>Cerriops tagal</i> (Perr.) C.B. Rob., j.								3	4	r	
5	H	<i>Avicennia marina</i> (Forssk.) Vierh., j.								1	1	r	
6	H	<i>Pemphis acidula</i> J.R. Forst. et G. Forst., j.								1	1	r	

Tableau 3
Groupement à *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb. et *Sesuvium portulacastrum* (L.) L.

Légende du tableau 3

Type de substrat : B = boue corallienne ; E : boue et sable coralliens de bas estran.

- E168 Sésuviaie de haut d'estran en bordure du système dunaire.
- E176 Banquette de haut d'estran à *Sesuvium portulacastrum*, en bordure de système dunaire.
- E69 Bourrelet dunaire médiolittoral sup. à *Sesuvium portulacastrum*.
- E98 Cuvette (marigot) ; fond plat craquelé (croûte sablo-salée-algale avec voile algal noir séché. Boue corallienne minérale fraîche, beige jaunâtre clair (blanchit en séchant).
- E110 Cuvette inondable à *Sesuvium portulacastrum* ; niveau plus bas d'au moins 15 cm que la sansouïre à *Salsola littoralis* et *Tecticornia indica*. Recouvrement algal : 70 %.
- E90 Sansouïre inférieure à *Sesuvium portulacastrum* ; topo irrégulière, fort. bosselée (relief primaire irrégulier du plateau récifal érodé + activité des crabes). Sol identique à E89, mais plus meuble et humecté avec voile algal fin en surface, avec crêtes affleurantes et émergentes du plateau récifal érodé sous-jacent. Activité de crabes.
- E7 Haute slikke à *Sesuvium portulacastrum*, en fond de cuvette lagunaire plane ; limite sup. étage médiolittoral, avec développement d'un voile algal important protégeant un lit de gastéropodes. Boues calcaires coralliennes compactes avec nombreuses coquilles entières de gastéropodes. a) 0-0,5 cm lit de coquilles et granules coralliens sableux (bioturbation ?) ; b) 0,5-1,5 cm argile sableuse vert glauque ; c) 1,5-[8,5] cm sable corallien coquillier compact ocre crème. Terriers de crabe.
- E1 Schorre inférieur dans cuvette plane, plus longuement inondable sur sol sablo-corallien compact à texture sableuse, troué d'orifices animaux. Sables coralliens compactés, homogènes sur 32 cm (jusqu'au calcaire corallien), frais, non humiques, traversés par une racine vivante (? *Pemphis acidula*) ; pH = 8,5.

● ***Sesuvio portulacastris-Salsoletum littoralis* Boulet** *ass. nov. hoc loco*

Sansouïre mozambicaine supralittorale de bas niveau à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* [Tab. 1 (Sy-E B et C) et Tab. 4]

Typus nominis : relevé n° 5 [E5], tableau n° 4 *hoc loco*.

Combinaison caractéristique - *Salsola littoralis* Moq. [CO], *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M].

Diagnostic structural - Sansouïre 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 plus ou moins fortement humidifiées, occupant la partie basale de l'étage supralittoral, surmontant le relief karstique lapiazé ; ou karst récifal colmaté et plus ou moins imbibé. Substrats alcalins (pH 8-8,5), fortement carbonatés.

Diagnostic chorologique - Europa. À rechercher à Madagascar. Endémique du canal du Mozambique.

Flore compagne - *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK], *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus [DO], *Portulaca* sp. (taxon indéterminé à grandes fleurs et feuilles cylindriques légèrement aplaties, rappelant par certains côtés *Portulaca mauritiensis* Poelln) [?].

Variabilité - Deux variantes :

- type [Tab. 1 (Sy-E B) et Tab. 4 (rel. 1-6)], dominée par *Sesuvium portulacastrum* (rel. 1-3) ou co-dominée par *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*, des niveaux les plus bas ;

- à *Sclerodactylon macrostachyum* [Tab. 1 (Sy-E C) et Tab. 4 (rel. 7-11)], sur des bosselages au sein de la variante type.

Commentaire - *Salsola littoralis* est endémique de l'ouest et du sud-ouest de Madagascar, de Morondava au pays Mahafely (CAVACO 1954) et d'Europa.

index taxon strate		TABLEAU 4 - <i>Sesuvium portulacastrum</i> - <i>Salsolium littoralis</i> Boulet											fréquence	fréquence relative (%)	indice de fréquence
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
N° relevé / Nb relevés		B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	11	3,2	
Sy-E (syntaxon élémentaire)															
N° relevé original		E61	E65	E123	E8	E5	E2	E4	E93	E92	E86	E91			
Date		20060528	20060528	20060530	20060525	20060524	20060524	20060524	20060529	20060529	20060529	20060529			
Pente		± 0	± 0	0	± 1	± 0	± 0	± 0	0	0	0	± 0			
Exposition		/	SE (130)	/	NNE (20)	/	SW (230)	/	/	/	/	/			
Type substrat		K	K	K	B	B	B	B	B	B	B	B			
Recouvrement total (%)		35	25	30	100	65	65	70	40	70	80	40			
Recouvrement herbacé H (%)		35	25	30	90	65	65	70	40	70	80	40			
Hauteur strate herbacée H (cm)		1-12	2-7	7-20(-40)	(2-18-12(-17)	(1-14-8(-15)			(1-13-80(-100)		4-80	(1)5-80(-100)			
Recouvrement muscinal M (%)		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Transect				T21	T4	T2	T1	T2		(T18)	T17	T18			
Aire (m ²)		25	25	50	50	25	25	80	500	150	100	300			
Nb spécifique / Nb spéc. moyen		2	3	4	2	2	2	5	4	3	3	5			
1	H	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.											11	14	I
2	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq.											10	13	I
3	H	<i>Tecticornia indica</i> (Willd.) K.A. Sheph. et Paul G. Wilson											5	7	+
4	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus											5	7	+
5	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake											1	1	r
6	H	<i>Cerriops tagal</i> (Perr.) C.B. Rob., j.											1	1	r
7	H	<i>Avicennia marina</i> (Forssk.) Vierh., j.											1	1	r
8	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq., mort											1	1	r

Tableau 4
Sesuvium portulacastrum-
Salsolium littoralis Boulet

Légende du tableau 4

Type de substrat : B = boue corallienne ; K : karst récifal.

- E61 Sansouïre de bas niveau sur karst ciselé, installé dans la «plaine matricielle». Boue corallienne calcaire, humide.
- E65 Sansouïre à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis* sur platier récifal corallien (sous E64, niveau + bas).
- E123 Sansouïre sur karst récifal (idem E122, mais niveau topo plus bas) ; cuvette plus longuement inondable avec colonisation en bordure par *Avicennia marina* ; topo irrégulière, platier récifal noirci, érodé, avec colmatage dans les zones érodées.
- E8 Bas schorre à *Sesuvium portulacastrum* et *Salsola littoralis*, entrecoupé de quelques marigots [bandes dénudées de niveau plus bas (couloirs drainants) bordées de *Sesuvium portulacastrum*, non inclus dans le relevé] ; socle calcaire corallien peu profond. a) 0-0,5 cm : lit de coquilles et granules sableux bioturbés ; b) 0,5-3 cm : sable humique brun clair, corallien, légèrement argileux, coquillier ; c) 3-4,5 : sable corallien beige, légèrement argileux, collant ; d) 4,5-[] cm karst corallien. Recouvrement algal : 100 %.
- E5 Schorre en position de subcuvette interne à topo bosselée (ident. à E2), avec quelques champignons coralliens émergés ; sables plus compactés que pour E4 ; en surface, lit épars de fragments coralliens (graviers) et de coquilles. Sables coralliens frais, imbibés par la nappe salée lagonaire, comblant les interstices et le relief du plateau corallien avec blocs coralliens émergents en surface ou en champignon ; profil homogène observé sur 24 cm, puis karst corallien ; pH = 8,5.
- E2 Schorre supérieur, en ceinture de E1 ; microtopographie bosselée avec activité de gros crabes. Sol moins compacté que pour E1, avec fragments coralliens grossiers. Activité de gros crabes.
- E4 Schorre perché en contact d'une dune à *Sclerodactylon macrostachyum* ; topo très irrégulière de boues de sables coralliens, ± frais sur relief érodé éclaté de calcaires coralliens. Sables coralliens ± secs en surface, frais dès 1 cm ; pH =(8,5-9) ; a) 0-1 cm : sables coralliens secs (± mobiles) ; b) : 1-[22] cm sables coralliens très légèrement enrichis en MO, frais avec lacis fin de racines.
- E93 Saline à *Sesuvium portulacastrum* ; sol avec croûtes craquelées en plaque. a) 0-0,5/0,8 cm : croûte salée sèche de boues coralliennes, se désquamant facilement ; b) 0,5/0,8-[7] cm : boue corallienne très compacte (couteau entrant difficilement), cohérente après extraction, avec des perforations cylindriques (bioturbation), friable en limon sablo-calcaire, très fin, frais, beige clair.
- E92 Steppe-sansouïre salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Sesuvium portulacastrum* ; id. E91, + au NE ; bistrate id. E91. Sol identique à E91 ; fleurs de sel ± apparentes. Quelques terriers de crabe.
- E86 Steppe-sansouïre salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica*. Sol compact ; boue corallienne un peu humifère, gris beige sale, un peu limoneuse avec lit épars de coquilles, graviers et cailloux coralliens.
- E91 Steppe-sansouïre salée à *Sclerodactylon macrostachyum*, *Tecticornia indica* et *Sesuvium portulacastrum*. Sol identique à E87.

□ **Salsola littoralis-Tecticornion indicae Boulet** *all. nov. hoc loco*

Sansouïres littorales tropicales afro-malgaches de haut niveau topographique [Tab. 1 (Sy-E D-K)]

Typus nominis : *Salsola littoralis-Halosarcietum indicae* Boulet *ass. nov. hoc loco*.

Syn. : *Arthrocnemion indici* Duranton 1975 *nom. ined.* (art. 1) et *inval.* (art. 2d, 3b).

Espèces diagnostiques - *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK], *Salsola littoralis* Moq. [CO], *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus [DA].

Écologie - Domaine supralittoral médian et supérieur, inondé aux seules grandes marées. Salinité généralement moindre que pour l'alliance précédente.

Répartition - Ouest et sud-ouest de Madagascar, Europa, littoral est-africain du sud de la Somalie au sud du Mozambique.

Commentaire - L'*Arthrocnemum indici* Duranton 1975, dominé par les graminées du genre *Sporobolus* (*S. coromandelianus* et *S. virginicus*), semble prendre place dans cette alliance. Néanmoins, les relevés pris sur de vastes superficies (400 m²) paraissent, au vu de leur composition floristique, mêler des niveaux topographiques différents. « *Salicornia* sp. 1 » indiqué par l'auteur est probablement *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ungern-Sternb. De nouveaux matériaux phytosociologiques seront nécessaires pour situer cette association.

● **Salsola littoralis-Tecticornietum indicae Boulet** *ass. nov. hoc loco*

Sansouïre mozambicaine supralittorale de haut niveau à *Salsola littoralis* et *Tecticornia indica* [Tab. 1 (Sy-E D-H) et Tab. 5]

Typus nominis : relevé 19 (E113), tableau n° 5 *hoc loco*.

Combinaison caractéristique - *Salsola littoralis* Moq. [CO], *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK].

Diagnostic structural - Sansouïre crassulescente très basse à basse (hauteur 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. Substrats alcalins (pH 8-8,5), fortement carbonatés.

Diagnostic chorologique - Europa, ouest et sud-ouest de Madagascar.

Flore compagne - *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus [DO], *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M].

Variabilité - Deux variantes :

- à *Sesuvium portulacastrum* [Tab. 1 (Sy-E D) et Tab. 5 (rel. 1-4)], indiquant la transition vers les sansouïres de bas niveau ;

- type [Tab. 1 (Sy-E E-H) et Tab. 5 (rel. 5-26)], de physionomie variable (faciès) selon la dominance ou la codominance de *Tecticornia indica* et/ou *Salsola littoralis* ; l'apparition ici et là de quelques pieds de *Sclerodactylon macrostachyum* traduit des niveaux topographiques légèrement plus hauts.

Commentaire - Constitue les paysages rougeâtres de sansouïres, typique de la dépression centrale d'Europa !

Légende du tableau 5

Type de substrat : B = boue corallienne ; K : karst récifal.

- E97 Sansouïre de niveau topo plus bas que E96, à proximité du marigot ; topo très irrégulière (activité intense des crabes) ; drainage de la zone avec un marigot sinueux (incomplet). Boue corallienne crème beige clair, moyennement compacte, plus fraîche que dans E95.
- E100 Sansouïre en contact avec la mangrove pionnière à caractère supralittoral, récemment inondée et grillée ; topo irrégulière, bosselée, faite de cuvettes et petits bombements à microhétérogénéité sensible ; nombreux individus de *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis* (\pm entiers.) grillés et morts. Sol à compacité très variable, \pm encroûté en surface, localement craquelé ; boue corallienne légèrement humifère beige clair sale
- E62 Sansouïre rocheuse, niveau moyen sur platier récifal \pm plat.
- E96 Sansouïre prostrée bistratée (identique à E95, mais sans *Sclerodactylon macrostachyum*). Sol plus compact que pour E95.
- E9 Schorre moyen à *Salsola littoralis* ; topo plane mais localement perturbée par les activités des crabes (non relevées). a) 0-1 cm : croûte algale agglomérante mat. humique et coquilles ; b) 1-1,3 cm : pellicule humique brute argileuse ; c) 1,3-14,5 : sable corallien, faiblement humifié, gris beige clair, avec lacis de racines ; d) 14,5 -[] cm : karst corallien. Recouvrement algal : 95 %.
- E89 Salsolaie sous-arbustive de schorre inférieur, identique à E85 ; quelques affleurements épars de karst récifal. Sol 'lavé en surface' à dépôt algal, faiblement humifère en surface. a) 0-0,5 cm : boue cor. faiblement humifère, litée de graviers épars avec algues en voile surfacique ; b) 0,5-[6] cm : boue crème, « pure », moyennement compacte.
- E85 Sansouïre sous-ligneuse à *Salsola littoralis* ; boue corallienne de niveau moyen au-dessus de l'encorbellement, compacte.
- E204 Sansouïre de niveau moyen à *Salsola littoralis* sur microplateau corallien, faiblement relevé de karst récifal. Boue corallienne crème beige, un peu plastique, pulvérulente, humide, faiblement humique. Recouvrement algal : 95 %.
- E108 Frange externe de sansouïre, en contact avec la steppe salée ; topo irrégulière bosselée par les activités des crabes ; aspect de « garrigue salée ». Sol meuble, avec quelques coquilles en surface dans les concavités.
- E122 Idem E120 ; stratification identique à E120.
- E10 Schorre supérieur. Sables coralliens compactés nappant irrégulièrement la surface du karst corallien. a) 0-1,5 cm : sable corallien brun beige, un peu humique ; b) 1,5-7 cm : sable corallien très peu humifère, beige sale ; c) 7-[] cm : karst corallien.
- E120 Sansouïre sur platier récifal colmaté ; topo de dalle irrégulière, alternant crêtes récifales et cuvettes colmatées (bordure de mangrove externe à *Avicennia marina*, mais séparée par une bande rocheuse à colmatage partiellement enlevé et érodée, d'env. 5 m de large). Karst corallien colmaté.
- E11 Queue de sansouïre en limite sup. de schorre, à *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis*. Sables coralliens compactés nappant le karst corallien avec litage graveleux et quelques cailloux en surface. a) 0-1 cm : lit épars de coquilles, graviers, cailloux ; b) 1-2 cm : sable corallien humique, brun ; c) 2-11 cm : sable corallien un peu humifère, beige brun ; d) 11-[] cm : dalle de karst corallien.
- E145 Sansouïre subsubstrate de niveau moyen à *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis* sur platier récifal colmaté, érodé ; relief récifal en crêtes et dalles érodées, ciselées avec colmatage interstitiel. Sol encroûté en surface avec litage de graviers et petits cailloux pris dans la croûte. a) 0-0,5 cm : croûte sablo-humique, gris brun ; b) 0,5-[7] cm : boue corallienne assez pure, crème jaunâtre, fraîche, assez compacte.
- E195 Sansouïre à *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis*. Boue corallienne fraîche litée de graviers et cailloux, encroûtée en surface.
- E88 Sansouïre de schorre moyen sur boue corallienne encroûtée en surface. a) 0-1 cm : sable corallien un peu humifère, beige sale ; b) 1-[7] cm : boue corallienne très compacte, pure, crème sale.
- E112 Identique à E109, en position de subcuvette. Sol identique à E109.
- E111 Identique à E109, plus à l'ENE ; stratification et sol identique à E109. Sol identique à E109.
- E113 Identique à E109, légèrement plus haut que E112 (position de subplateau) ; stratification et sol identique à E109.
- E117 Sansouïre monostrate à *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis* ; légèrement au-dessus de E116, en position latérale de la cuvette centrale.
- E114 Identique à E109, en bordure de la mangrove pionnière à *Avicennia marina* ; stratification et sol identique à E109.
- E95 Sansouïre prostrée de niveau moyen, tristrate, à *Tecticornia indica* ; proximité d'un microtanne nu avec un *Avicennia marina*. Sol homogène compact. a) 0-[10] cm : boue corallienne assez cohérente, mi-sèche, légèrement encroûtée en surface, friable en sable corallien beige clair.
- E109 Sansouïre de niveau moyen à *Tecticornia indica* et *Salsola littoralis* ; topo faiblement ondulée, + microtopographie imposée par les touffes de *Tecticornia indica*, les terriers de crabes, quelques cuvettes ; aspect microhétérogène dans une grande homogénéité d'ensemble ; aspect bistratée (rouge prostré de *Tecticornia indica*, « garrigue » vert bronze de *Salsola littoralis*). Boue corallienne homogène sur son profil (observé sur 0-[17] cm), crème jaunâtre, fraîche, très friable, mi-meuble/mi-compacte, avec quelques cailloux coralliens et graviers dans le profil, très légèrement humique en surface [sur 0-1 cm].
- E116 Sansouïre monospécifique à *Tecticornia indica*, au milieu de la grande dépression centrale. a) 0-1 cm : croûte sablo-humique algale (fraîche) ; b) 1-3 cm : boue corallienne, très légèrement humique, beige sale clair ; c) 3-[23] cm ; boue corallienne légèrement argileuse, beige très clair, minérale, fraîche, très faiblement plastique.
- E118 Sansouïre monospécifique prostrée rase à *Tecticornia indica*, identique à E116 ; stratification et sol identique à E116.
- E236 Sansouïre de haut niveau monospécifique à *Tecticornia indica*. Boue corallienne mêlée de sables et graviers, un peu plastique et humique, avec litage de quelques cailloux et rares galets.

● **Salsola littoralis-Sclerodactylum macrostachyi Boulet** *ass. nov. hoc loco*

Steppe salée mozambicaine supralittorale à *Salsola littoralis* et *Sclerodactylon macrostachyum* [Tab. 1 (Sy-E I-K) et Tab. 6]

Typus nominis : relevé n° 4 [E196], tableau n° 5 *hoc loco*.

Combinaison caractéristique - *Tecticornia indica* (Willd.) K.A.Sheph. et Paul G.Wilson subsp. *indica* [CK], *Salsola littoralis* Moq. [CO], *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus [DO].

Diagnostic structural - Steppe graminéenne haute (\pm 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 imbibées en profondeur, exceptionnellement inondables, occupant la partie supérieure de l'étage supralittoral ; ou karst récifal colmaté et plus ou moins sec. Substrats alcalins (pH 8-8,5), fortement carbonatés.

Diagnostic chorologique - Europa, ouest et sud-ouest de Madagascar.

Flore compagne - *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [M], *Psiadia altissima* (DC.) Drake [TP].

Variabilité - Aux côtés de la variante type [Tab. 1 (Sy-E I) et Tab. 6 (rel. 1-9)], de structure bistrate steppe-sansouïre, on observe des faciès de transition à caractère steppique de plus en plus marqué ;

- à strate de sansouïre réduite [Tab. 1 (Sy-E J) et Tab. 6 (rel. 10-15)] ;

- monostrate, à *Sclerodactylon macrostachyum* fortement recouvrant [Tab. 1 (Sy-E K) et Tab. 6 (rel. 16-22)], annonçant le passage aux steppes subsalées.

Commentaire - *Sclerodactylon macrostachyum* est une graminée essentiellement de la région malgache (Madagascar, îles du Canal du Mozambique et Seychelles coralliennes), connue également de l'est de la Tanzanie.

Légende du tableau 6

Type de substrat : B = boue corallienne ; I : mixte boue corallienne / karst récifal ; K : karst récifal.

- E124 Steppe intermédiaire à sansouïre et *Sclerodactylon macrostachyum* ; plateau récifal colmaté, avec lissage superficiel par inondation et desquamation crustacée. a) 0-1 cm : croûte blanchâtre (sel), algo-sableuse ; b) 1-8/10 cm : sable corallien, un peu gras, beige jaunâtre, un peu compact avec quelques cailloux ; c) 8/10-[] cm : dalle du platier récifal.
- E63 Steppe salée bistrate à *Sclerodactylon macrostachyum* ; plateau récifal karstique, partiellement fragmenté et comblé d'amas de sables, graviers et cailloux coralliens.
- E164 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica* ; platier récifal colmaté (clairière interlagunaire). ; dalle affleurant par plaques avec colmatage interstitiel de boues coralliennes, litée éparsément de cailloux et graviers.
- E196 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica* sur platier récifal colmaté à boue corallienne fortement affleurante et relief karstique faiblement apparent.
- E125 Steppe salée bistrate sur platier récifal colmaté ; platier récifal affleurant faiblement, fortement colmaté, avec litage superficiel de cailloux et graviers.
- E146 Steppe récifale salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica* ; platier récifal colmaté, en dalle largement affleurante.
- E58 Steppe salée bistrate à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica* sur karst corallien compact.
- E64 Steppe salée bistrate à *Sclerodactylon macrostachyum* (plus faible influence médiolittorale).
- E68 Steppe salée bistrate à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Tecticornia indica* ; plateau karstique récifal, partiellement fragmenté et comblé par une matrice de boue corallienne pure.
- E121 Steppe salée sur platier récifal colmaté ; platier récifal affleurant avec colmatage interstitiel, lité de cailloux et graviers.

index taxon		TABLEAU 6 - <i>Salsola littoralis</i> - <i>Sclerodactyletum macrostachyi</i> Boulet																				fréquence																										
strate																						fréquence relative (%)																										
N° relevé / Nb relevés		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	20																										
Sy-E (syntaxon élémentaire)		I	I	I	I	I	I	I	I	I	J	J	J	J	J	J	K	K	K	K	K																											
N° relevé original																																																
Date																																																
Pente																																																
Exposition																																																
Type substrat																																																
Recouvrement total (%)																																																
Recouvrement herbacé H (%)																																																
Hauteur strate herbacée H (cm)																																																
Recouvrement muscinal M (%)																																																
Transect																																																
Aire (m ²)																																																
Nb spécifique / Nb spéc. moyen																						2,7																										
1	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus																				22	22	33	33	33	33	33	22	22	33	44	55	55	44	55	44	55	44	55	55	33	44	20	26	II		
2	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq.																				22	12	23	23	+	+2	r2	r2	22	23	23	+2	+	+											13	17	I
3	H	<i>Tecticornia indica</i> (Willd.) K.A. Sheph. et Paul G. Wilson																				34	22	22	22	12	22	22	22	33	+2	r2														11	14	I
4	H	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.																				r2																							3	4	r	
5	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake																																											3	4	r	
6	H	<i>Capparis cartilaginea</i> Decne.																																											1	1	r	
7	H	<i>Pemphis acidula</i> J.R. Forst. et G. Forst., j.																																											1	1	r	
8	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus, j. et pl.																																											1	1	r	
9	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq., mort																																											1	1	r	

Tableau 6

Salsola littoralis-
Sclerodactyletum macrostachyi
Boulet

- E107 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Salsola littoralis* (contact avec les sansoïres). a0) : litage de coquilles de gastéropodes + litière de *Sclerodactylon* sur faible croûte ± algale ; a) 0-4 cm : boue corallienne légèrement humique, avec racines, gris beige sale, un peu argileuse (ton glauque) ; b) 4-[11] cm : boue corallienne beige jaunâtre clair, sablo-pulvérulente, très peu collante (faiblement argileuse).
- E197 Steppe salée intermédiaire sur boue corallienne avec platier récifal apparent. a) 0-1 cm : pellicule humique, noirâtre, encroûtée en surface avec litage de graviers et sables grossiers ; b) 1-4 cm : boue très humique, brun chocolat, sablo-limoneuse ; c) 4-[9] cm : boue corallienne beige jaune, limono-sableuse, peu humique.
- E87 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum*, inondable. Boue corallienne identique à E86, mais légèrement encroûtée en surface (salée ?) et plus sèche en profondeur (niveau topo plus élevé), compacte.
- E94 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* et *Salsola littoralis* ; côté NE du chemin. Sol surfacé et lissé, avec quelques graviers épars (± brillant) à profil homogène, peu compact ; boue corallienne gris beige sale, fraîche.
- E165 Steppe salée de niveau plus bas que E164 ; colonisation éparse de *Psiadia altissima*. Boue corallienne uniforme (pas de dalle affleurante).
- E131 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* sur boue corallienne affleurante. Présence de terriers de crabes.
- E106 Steppe salée à *Sclerodactylon macrostachyum* ; niveau plus bas que E105. Activité et terriers de crabes.
- E198 Steppe à *Sclerodactylon macrostachyum* sur platier récifal dominant, faiblement colmaté.
- E83 Zone submersible à boue corallienne colmatant le plateau récifal, affleurant par endroits. Sol lité de débris coralliens, coquilles, échinodermes... a) 0-[10] cm : boue corallienne un peu compactée, beige clair. Terriers et activités de crabes.
- E84 Identique à E83. Sol identique à E83.

Steppes subsalées

Les steppes subsalées de la périphérie de la cuvette centrale d'Europa [Tab. 1 (Sy-E L-M)] jalonnent la limite de l'étage supralittoral, marquée par la disparition des halophytes des sansouïres et l'apparition concomitante de plantes présentes dans différentes steppes sèches à *Sclerodactylon macrostachyum* d'Europa, comme *Fimbristylis* gr. *cymosa*, *Euphorbia* subg. *Chamaesyce* Raf. [= *Euphorbia glaucophylla* auct. non Poir.], *Psiadia altissima* (DC.) Drake.

Ces steppes adlittorales à *Sclerodactylon macrostachyum*, spécifiques aux îles coralliennes de l'ouest de l'océan Indien (îles Éparses, Seychelles coralliennes) (FOSBERG 1971, CICCIONE *et al.* 2005, BOULLET 2006), et aux régions littorales sub-arides à semi-arides du sud-ouest de Madagascar (BIGOT 1971, DURANTON 1975, THOMASSON & THOMASSON 1993, KOECHLIN *et al.* 1997), constituent un type de végétation adlittorale original, jouant dans l'environnement côtier un rôle physiologique et écologique relativement semblable, par exemple, aux végétations à oyats (*Ammophila* pl. sp.) de la façade atlantique et méditerranéenne européenne (classe des *Euphorbio paraliae-Ammophiletea australis* Géhu et Géhu-Franck 1988 *corr.* Géhu *in* Bardat *et al.* 2004).

Elles représentent une classe de végétation endémique de l'ouest de l'océan Indien que le seul matériel présenté ici ne permet pas d'aborder⁶. D'autant que l'étude synsystématique de ces steppes se heurte à deux difficultés majeures :

- taxonomique, consécutive à l'importante variabilité des genres *Euphorbia* [subg. *Chamaesyce*], *Boerhavia* et *Fimbristylis* dans toute la région malgache, notamment en situation insulaire, et l'absence d'étude systématique moderne ;
- synfloristique, par l'importance de ces genres méconnus dans la composition floristique, réduisant de fait la pertinence de l'analyse phytosociologique.

Les steppes subsalées étudiées ici s'inscrivent bien dans les difficultés précitées. Le statut taxonomique des populations de *Fimbristylis* et d'*Euphorbia* subg. *Chamaesyce* que l'on y trouve n'est pas résolu, ce qui limite la comparaison avec les steppes à *Sclerodactylon macrostachyum* des autres secteurs du canal du Mozambique. La diversité des situations écologiques des steppes adlittorales d'Europa (dunes intérieures, plateau récifal) et la proximité de leur composition floristique appellent une vue d'ensemble qui sera présentée ultérieurement.

On se bornera donc ici à la présentation des deux groupements de steppes subsalées reconnus sans préciser leur position synsystématique.

6 DURANTON (1975) décrit des cordons dunaires du sud-ouest de Madagascar, l'une de ces végétations caractérisée par *Sclerodactylon macrostachyum* et *Cyperus crassipes* Vahl [= *Cyperus maritimus* Poir.], cypéracée psammophile du littoral de Madagascar et de l'Afrique tropicale, le *Sclerodactylonetum macrostachyi* Duranton 1975 qu'il place dans la classe des *Eragrostietea cylindriflorae* Duranton 1975, concept très large et hétérogène rassemblant les végétations herbacées de structure et biologie très diverses des basses terres du sud et sud-ouest de Madagascar.

● **Groupement à *Euphorbia* sp. et *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus**

Steppe subsalée supralittorale à *Euphorbia* sp. et *Sclerodactylon macrostachyum* [Tab. 1 (Sy-E L) et Tab. 7 (rel. 1-7)]

Combinaison caractéristique - *Fimbristylis* gr. *cymosa*, *Euphorbia* sp. [= *Euphorbia glaucophylla* auct. non Poir.], *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus.

Diagnostic structural - Steppe graminéenne mi-haute (\pm 50-60 cm) subfermée, bistratée à strate basse d'hémicryptophytes et chaméphytes herbacés ; recouvrement végétal dense (70 à 85 %), les cespites de *Sclerodactylon macrostachyum* formant une nappe \pm coalescente.

Diagnostic écologique - Boues calcaires coralliennes surmontant le relief karstique, de texture variable (sablo-argilo-limoneuse), sèches souvent encroûtées en surface par des voiles de cyanobactéries, a priori non inondables, à la limite supérieure de l'étage supralittoral. Substrats alcalins, fortement carbonatés.

Diagnostic chorologique - Europa. Présence possible sur le littoral du sud-ouest de Madagascar.

Flore compagne - *Panicum voeltzkowii* Mez⁷, *Psiadia altissima* (DC.) Drake.

Variabilité - *Panicum voeltzkowii* peut former faciès [Tab. 6 (rel. 7)].

Commentaire - Le groupement se situe à l'extrémité de la caténa de boues coralliennes de la dépression centrale de l'île. Des communautés similaires dominées par *Sclerodactylon macrostachyum* occupent les mêmes niveaux topographiques en périphérie des sansouïres du sud-ouest de Madagascar (BIGOT 1971, THOMASSON & THOMASSON 1993).

● **Groupement à *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br. et *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus**

Steppe subsalée supralittorale à *Ipomoea pes-caprae* et *Sclerodactylon macrostachyum* [Tab. 1 (Sy-E M) et Tab. 7 (rel. 8-11)]

Combinaison caractéristique - *Fimbristylis* gr. *cymosa*, *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br., *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus

Diagnostic structural - Steppe graminéenne mi-haute (\pm 60-70 cm) ouverte, bistratée à strate basse d'hémicryptophytes et chaméphytes herbacés ; recouvrement végétal variable mi-dense (40 à 75 %). Les cespites de *Sclerodactylon macrostachyum* forment une trame plus ou moins enliée par les tiges d'*Ipomoea pes-caprae*.

Diagnostic écologique - Dalle récifale \pm affleurante avec colmatage interstitiel des concavités et fissures, à la limite supérieure de l'étage supralittoral.

Diagnostic chorologique - Europa.

Flore compagne - *Euphorbia* sp. [= *Euphorbia glaucophylla* auct. non Poir.], *Psiadia altissima* (DC.) Drake.

Commentaire - Le groupement frange le plateau récifal fossile et pourrait indiquer une ancienne ligne de rivage.

⁷ *Panicum voeltzkowii* Mez et *P. pseudovoeltzkowii* A.Camus sont deux espèces proches qui ne diffèrent que par la présence ou l'absence de stolons épigés, caractère de valeur taxonomique incertaine (BOSSER 1969). Le maintien de ces deux taxons et l'identité exacte des populations de *Panicum* du groupe *voeltzkowii* des steppes subsalées d'Europa, observées sans stolons, requièrent donc confirmation.

index taxon strate		TABLEAU 7 - Steppes subsalées : Groupement à <i>Euphorbia</i> sp. et <i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A.Camus et Groupement à <i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) R.Br. et <i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A.Camus											fréquence	fréquence relative (%)	indice de fréquence
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
N° relevé / Nb relevés		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	11		
Sy-E (syntaxon élémentaire)		K	K	K	K	K	K	K	L	L	L	L			
N° relevé original		E105	E101	E102	E103	E130	E199	E104	E200	E127	E128	E201			
Date		20060530	20060530	20060530	20060530	20060530	20060603	20060530	20060603	20060530	20060530	20060603			
Pente		△	0	0	0	△	± 0	0	△	△	△	△			
Exposition		SE (120)	/	/	/	SW (220)	/	/	S (190)	S (190)	S (180)	S (190)			
Type substrat		B	B	B	B	B	B	B	K	K	K	K			
Recouvrement total (%)		70	85	85	85	75	85	80	75	70	50	40			
Recouvrement herbacé H (%)		70	85	85	85	75	85	80	75	70	50	40			
Hauteur strate herbacée H (cm)		10-60(-70)	5-80(-90)				5-60(-70)	(5)10-50(-60)		(1)-8-70(-80)		0,5-60(-80)			
Recouvrement muscinal M (%)		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Transect		100	100	200	200	100	100	100	150	100	150	200			
Aire (m ₂)		6	4	4	5	4	5	5	4	8	4	6			
Nb spécifique / Nb spéc. moyen		6	4	4	5	4	5	5	4	8	4	6	5		
1	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus											11	14	l
2	H	<i>Fimbristylis</i> gr. <i>cymosa</i>											11	14	l
3	H	<i>Euphorbia</i> subg. <i>Chamaesyce</i> Raf.											8	11	l
4	H	<i>Panicum voeltzkowii</i> Mez											2	3	r
5	H	<i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) R. Br.											5	7	+
6	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake											4	5	+
7	H	<i>Phyllanthus maderaspatensis</i> L.											1	1	r
8	H	<i>Salsola littoralis</i> Moq.											1	1	r
9	H	<i>Fimbristylis</i> gr. <i>cymosa</i> , j.											7	9	+
10	H	<i>Sclerodactylon macrostachyum</i> (Benth.) A. Camus, j. et pl.											1	1	r
11	H	<i>Panicum voeltzkowii</i> Mez, j.											1	1	r
12	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake, j.											1	1	r
13	H	<i>Psiadia altissima</i> (DC.) Drake, mort											1	1	r

Tableau 7
Groupement à *Euphorbia* sp. et *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus et Groupement à *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br. et *Sclerodactylon macrostachyum* (Benth.) A.Camus

Légende du tableau 7

Type de substrat : B = boues corallienne ; K : karst récifal.

- E105 Steppe «intermédiaire» subsalée à *Sclerodactylon macrostachyum* ; *Fimbristylis* gr. *cymosa* rare et malvenant. a) 0-1 cm : boue marneuse, encroûtante en surface (cyanobactéries), gris beige, nettement argileuse ; b) 1-[7] cm : boue corallienne compacte mais très friable, un peu grossièrement sableuse, beige crème. Quelques activités de crabes et terriers.
- E101 Steppe pelousaire subsalée en limite adlittorale, bistraté. Bour corallienne nappant le relief karstique. a0) : croûte de cyanobactéries agglomérant une pellicule de boue ; a) 0-1 cm : boue sablo-limono-argileuse très fine, encroûtante, gris beige ; b) 1-[11] cm : boue compacte, beige clair, faiblement humifère, légèrement argilo-sableuse. Quelques terriers de crabe, d'où sol plus humifère par endroits, présence de scléactinaires fossiles.
- E102 Identique à E101, plus à l'est ; stratification et sol identiques à E101.
- E103 Identique à E102, plus à l'est ; stratification et sol identiques à E101.
- E130 Steppe pelousaire subsalée sur boue corallienne ; stratification et sol identiques à E101.
- E199 Steppe pelousaire, bistraté avec litage épars de graviers coralliens. a) 0-1 cm : pellicule cyanohumique de boues coralliennes, encroûtées ; b) 2-[7] cm : boue compacte sablo-argilo-limoneuse, friable, assez sèche, beige sale.
- E104 Steppe pelousaire à *Fimbristylis* gr. *cymosa* et *Panicum voeltzkowii* ; niveau topo plus élevé que pour E101 et E102 ; présence d'une clairière pionnière à *Eragrostis ciliaris* (non relevée). a0) : croûte cyanophytique ; a) 0-2 cm : boue pulvérulente limono-argileuse, très fine, légèrement humifère, beige gris clair ; b) 2-[5] cm : «marne» très compacte (couteau non enfonçant) à effet de dalle marneuse.
- E200 Steppe pelousaire à *Ipomoea pes-caprae*, bistraté identique à E199. Dalle récifale largement affleurante avec colmatage interstitiel ; ensemble subplan.
- E127 Steppe pelousaire rocheuse sur plateau récifal affleurant en dalle subcontinue ; ± bistraté mais *Ipomoea pes-caprae* intermédiaire.
- E128 Identique à E127, plus à l'ouest ; steppe pelousaire sur platier récifal affleurant subcolmaté. *Ipomoea pes-caprae* attaqué par insectes et un peu brouté par caprins.
- E201 Steppe rabougrie sur platier récifal affleurant ; stratification complexe très échelonnée, dont une strate prostrée à *Euphorbia* subg. *Chamaesyce*. Dalle dominante, avec colmatage des concavités et fissures.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Jean Hivert pour l'ensemble de sa collaboration à l'amélioration des connaissances de la flore et des habitats de l'île d'Europa.

Bibliographie

- ADAM P., WILSON N.C. & HUNTLEY B. 1988. - The phytosociology of coastal saltmarsh vegetation in New South Wales. *Wetlands (Australia)* **7** : 35-57.
- BAIZE D. & GIRARD M.-C. (coord.) 1995. - *Référentiel pédologique 1995*. INRA, Paris, 332 p.
- BARDAT J., BIRET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. et TOUFFET J. 2004. - *Prodrome des végétations de France*. Publications scientifiques du M.N.H.N., Paris, 171 p.
- BATTISTINI R. 1966. - La morphologie de l'île Europa. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, N.S., A (Zool.)*, **41** : 7-18.
- BIGOT L. 1971. - Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar (Madagascar). III. - Les «sansouïres» et les marais. *Annales de l'Université de Madagascar* **8** : 81-94.
- BOON P., ALLEN T., BROOK J., CARR G., FROOD D., HARTY C., HOYE J., MCMAHON A., MATHEWS S., ROSENGREN N., SINCLAIR S., WHITE M. and YUGOVIC J. 2011. - *Mangroves and coastal salt-marsh of Victoria: distribution, condition, threats and management*. Victoria University, Melbourne, 514 p.
- BOSSER J. 1952. - Note sur la végétation des îles Europa et Juan de Nova. *Le Naturaliste Malgache* **4** (1) : 41-42.
- BOSSER J. 1969. - *Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar*. Mémoire ORSTOM n° 35, ORSTOM, Paris, 440 p.
- BOSSER J. & HERVIEU J. 1958. - *Notice sur la carte d'utilisation des sols de la plaine de Tuléar*. ORSTOM, Tananarive, 44 p.

- BOULLET V. 2005. - *Aperçu préliminaire de la végétation et des paysages végétaux de Mayotte*. Mémoire annexe n° 1, 160 p. in ROLLAND R. & BOULLET V. (coord.), Mayotte : biodiversité et évaluation patrimoniale. Contribution à la mise en oeuvre de l'inventaire Z.N.I.E.F.F. Collectivité Départementale de Mayotte, DAF Mayotte et Conservatoire Botanique National de Mascarin, 328 p. + annexes et mémoires.
- BOULLET V. 2006. - *Mission île Europa (24 mai-3 juin 2006). Pré-rapport flore et végétation*. Conservatoire botanique national de Mascarin, 11 p.
- BOULLET V. 2008a. - *Typologie détaillée de la végétation et des habitats de l'île d'Europa - Fascicule 1 : Système de mangroves lagonaires coralliennes*. Conservatoire botanique national de Mascarin, 12 p.
- BOULLET V. 2008b. - *Typologie détaillée de la végétation et des habitats de l'île d'Europa - Fascicule 2 : Systèmes de sansouïres et steppes salées coralliennes*. Conservatoire botanique national de Mascarin, 37 p.
- BOURJEA J. (coord.) 2006. - *Mission Europa (22 mai au 6 juin 2006)*. [Rapport de mission], Ifremer, Kélonia, Université de La Réunion, CBN Mascarin, 19 p.
- BRENAN J.P.M. 1954. - Chenopodiaceae, in TURRILL W.B. & MILNE-REDHEAD E (eds.), *Flora of Tropical East Africa*, Chenopodiaceae : 1-26, Crown Agents for Oversea Governments and administrations, London.
- 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.
- BRIDGEWATER P.B. & CRESSWELL I.D. 1999. - Biogeography of mangrove and saltmarsh vegetation: implications for conservation and management in Australia. *Mangrove and Saltmarsh* **3** : 117-125.
- BRIDGEWATER P.B. & CRESSWELL I.D. 2003. - Identifying biogeographic patterns in Australian saltmarsh and mangal systems: A phytogeographic analysis. *Phytocoenologia* **33** (2-3) : 231-250.
- CACERES S. 2003. - *Étude préalable pour le classement en réserve Naturelle des Îles Éparses*. Mémoire de DESS Sciences et gestion de l'environnement tropical de l'Université de la Réunion. 135 p + 12 annexes.
- CADET T. 1972. - La végétation des régions calcaires de l'île Rodrigues. *Cahiers du Centre Universitaire de La Réunion* **2** : 1-7.
- CADET T. 1975. - Contribution à l'étude de la végétation de l'île Rodrigues (Océan Indien). *Cahiers du Centre Universitaire de La Réunion* **6** : 5-29.
- CALANE DA SILVA M., IZIDINE S. & AMUDE A.B. 2004. - *A preliminary checklist of the vascular plants of Mozambique / Catálogo provisório das plantas superiores de Moçambique*. Southern African Botanical Diversity Network Report No. 30, 183 p.
- 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.
- CAVACO A. 1954. - 66^e Famille. - Chenopodiaceae (*Chenopodiaceae*), in HUMBERT H. (éd.), *Flore de Madagascar et des Comores*. Typographie Firmin-Didot et Cie, Paris, 15 p.
- CHAPMAN V.J. 1974. - *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*. Second, Supplemented Reprint Edition, J. Cramer, Vaduz, (92) + 392 p.
- CICCIONE S., SAUVIGNET S., BOULLET V. & ROTA B. 2005. - *Mission Glorieuses (9 au 16 août 2005)*. [Rapport de mission], Centre d'étude et de découverte des tortues marines de La Réunion, Ifremer, CBN Mascarin, Globice Réunion, 11 p.
- DA LAGE A. & MÉTAILIÉ G. 2000. - *Dictionnaire de biogéographie végétale*. 579 p., CNRS Éditions, Paris.
- DEIL U. 1998. - Coastal and Sabkha Vegetation. In GHAZANFAR S.A. & FISHER M. (eds.), *Vegetation of the Arabian Peninsula*, Kluwer Academic Publishers : 209-228.
- DEIL U. 1999. - Halophytenvegetation an den Küsten der Arabischen Halbinsel - kleinräumige edaphische Zonierung und großräumige klimabedingte Differenzierung. In BRANDES D. (ed.), *Vegetation salzbeeinflusster Habitats im Binnenland*, Tagungsbericht des Braunschweiger Kolloquiums vom 27.-29. November 1998 : 119-147.
- DEIL U. 2000. - Halophytic vegetation along the Arabian coast - azonal or linked to climatic zones? *Phytocoenologia* **30** (3-4) : 591-611.
- 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.
- DERIJARD R. 1963. - Note préliminaire sur la localisation et le peuplement de certains atterrissements sablo-vaseux et vaseux intertidaux de la région de Tuléar (Madagascar). *Annales malgaches, Sciences* **1** : 201-219.
- DIERSCHKE H. 1994. - *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. 683 p., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- DURANTON J.-F. 1975. - *Recherches phytosociologiques dans le sud et le sud-ouest de Madagascar*. Thèse, Univ. Paris-Sud (Orsay), 139 p., annexes et tab. h.t.
- 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.
- GÉHU J.-M. 2008. – *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétale*. J. Cramer, Berlin et Stuttgart, 899 p.
- HAACKS M. & THANNHEISER D. 2003. The salt-marsh vegetation of New Zealand. *Phytocoenologia* **33** (2-3) : 267-288.
- HERVIEU J. 1966. – Contribution à l'étude du milieu fluvio-marin sur la côte occidentale de Madagascar. *Revue de géographie de Madagascar* **8** : 11-66.
- JANSEN P.C.M. 2004. – *Salicornia pachystachya* Bunge ex Ung.-Sternb. In GRUBBEN G.J.H. & DENTON, O.A. (Editeurs), PROTA 2: Vegetables/Légumes. [CD-Rom]. PROTA, Wageningen, Pays Bas.
- KADEREIT G., BALL P., BEER S., MUCINA L., SOKOLOFF D., TEEGE P., YAPRAK A.E. & FREITAG H. 2007. – A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., Chenopodiaceae). *Taxon* **56** (4) : 1143-1170.
- KNAPP R. 1965. – Pflanzengesellschaften und höhere Vegetations-Einheiten von Ceylon und Teilen von Ost- und Central-Afrika. *Geobotanische Mitteilungen* **33** : 1-31. Giessen.
- KNAPP R. 1968. – Höhere Vegetations-Einheiten von Äthiopien, Somalia, Natal, Transvaal, Kapland und einigen Nachbargebieten. *Geobotanische Mitteilungen* **56** : 1-36. Giessen.
- 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. CRETEAU, 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.
- MISTRAL F. 1979. – *Lou tresor dóu felibrige* ou dictionnaire provençal-français embrassant les divers dialectes de la langue d'oc moderne et... avec un supplément établi d'après les notes de Jules Ronjat. Tome premier A-F, 1196 p. et tome second G-Z, 1165 p. + suppléments (1166-1179), Marcel Petit C.P.M. [Publié pour la première fois en 1878]
- MUCINA L., ADAMS J.B., KNEVEL I.C., RUTHERFORD M.C., POWRIE L.W., BOLTON J.J., van der MERWE J.H.J., ANDERSON R.J., BORNMAN T.G., LE ROUX A. & JANSSEN J.A.M. 2006. – Coastal vegetation of South Africa. In MUCINA L. & RUTHERFORD M.C. (eds.) in *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*, SANBI, Pretoria, pp. 658-697.
- MUCINA L., JANSSEN J.A.M. & O'CALLAGHAN M. 2003. – Syntaxonomy and zonation patterns in coastal salt marshes of the Uilkraals Estuary, Western Cape. *Phytocoenologia* **33** (2-3): 309-334.
- 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).
- PAULIAN R. 1950. – L'île Europa. Une dépendance de Madagascar. *Le naturaliste malgache* **2** : 77-85.
- SAINTILAN N. 2009a. – Biogeography of Australian saltmarsh plants. *Austral Ecology* **34** (8) : 929-937.
- SAINTILAN N. (ed.) 2009b. – *Australian saltmarsh ecology*. CSIRO PUBLISHING, 248 p.
- SCHIMPER A.F.W. 1891. *Die indo-malayische Strandflora*. G. Fischer, Jena, 204 p., 7 pl. h.t.
- 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.
- SPEKE J.H. 1863. – *Journal of the discovery of the source of the Nile*. William Blackwood and sons, Edinburgh and London, 658 p.
- STEFFEN S., MUCINA L. & KADEREIT G. 2010. – Revision of *Sarcocornia* (Chenopodiaceae) in South Africa, Namibia and Mozambique. *Systematic Botany* **35** (2) : 390-408.
- 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. & THÉODORE G. 1993. – La végétation des sols récents dans le Sud-Ouest de Madagascar : exemple de Tuléar. III – La série halophile ou série des sansouïres. *Bulletin d'écologie* **24** (2-3-4) : 167-178.
- THULIN M. (ed.) 1993. – *Flora of Somalia. Volume 1*. Pteridophyta; Gymnospermae; Angiospermae (Annonaceae-Fabaceae). Royal Botanic Gardens, Kew, 1 vol. 493 p.
- VERDCOURT B. 1963. – Convolvulaceae, in HUBBARD C.E. & MILNE-REDHEAD E (eds.), *Flora of Tropical East Africa*, Convolvulaceae : 1-161, Crown Agents for Oversea Governments and administrations, London.
- WEBER H.E., MORAVEC J. & THEURILLAT J.-P. 2000. – International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. *Journal of vegetation science* **11** : 739-768.a

